



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

ANATOMÍA ECOLÓGICA DE LA VEGETACIÓN DEL SALITRAL DE LA VIDRIERA

Lic. Vanesa Pérez Cuadra

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2012

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia durante el período comprendido entre el 22 de julio de 2008 y el 03 de diciembre de 2012, bajo la dirección de la Dra. Paula M. Hermann y la Dra. Viviana N. Cambi, como directora asistente.

Lic. Vanesa Pérez Cuadra



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el....., mereciendo la calificación de (.....).

*“En ciencia el reconocimiento se concede al hombre que convence al mundo, no a aquel a
quien se le ocurre la idea”*

William Osler

Médico canadiense (1849-1919)

AGRADECIMIENTOS

A mis “madres académicas”, la Dra. Paula Hermann y la Dra Viviana Cambi, por la generosidad de brindarme la oportunidad de continuar mi formación y guiarme en este arduo camino, que se llama investigación científica. Quiero agradecerles, además, su dedicación, confianza y apoyo constantes, ya que sin ello nada hubiera sido posible. No sólo dedicaron horas a mi formación profesional, sino también a mi “construcción” como persona. Con estas palabras traté de sintetizar tantos momentos que compartieron conmigo, sólo espero haber cumplido, aunque sea mínimamente, las expectativas que tuvieron aquel día, hace nueve años, cuando me dieron la posibilidad de integrarme al grupo de trabajo.

Al Dr. Carlos Villamil por su ayuda permanente y por sus valiosos consejos.

A esos investigadores, que quizá nunca lean este agradecimiento y esta tesis, que me inspiraron a través de sus estudios y hallazgos, de los que aprendí que ninguna idea es “descabellada” a la hora de hacer ciencia.

A mi mamá y a mi papá, que siempre me acompañaron en los muestreos... y en la vida. Que me dieron todas las oportunidades necesarias y posibles para que siguiera adelante, sin exigir éxitos y sin presiones.

A Carlos Brustle, que nunca se opuso ante mis llamados para los muestreos, que me acompañó con frío y calor, y colaboró con esfuerzo en todas las campañas.

A Mary, que compartió y comparte el camino conmigo desde que me incorporé al Laboratorio de Plantas Vasculares, por las charlas, la compañía, el cariño y tantas cosas más que no se podrían resumir en pocas palabras.

A Melina, por tantos momentos y “charlas de almuerzos” en la cocina del Laboratorio.

Y por último, a todos los que en algún momento se interesaron por lo que estaba haciendo y me alentaron para seguir adelante.

SIMPLEMENTE GRACIAS.

RESUMEN

El Salitral de la Vidriera (Part. Villarino, Prov. Buenos Aires) presenta una gran cantidad de factores de estrés (sequía, salinidad, alta radiación, etc.) que impiden la implantación de muchas plantas; sin embargo, permite la existencia de otras que han logrado adaptarse a tales condiciones ambientales. El objetivo de esta tesis doctoral ha sido analizar la anatomía vegetativa de especies vegetales que conforman la comunidad xero-halófila que se desarrolla en dicho Salitral y la distribución espacial de las mismas en relación al gradiente de salinidad. A partir de esta relación se buscaron especies bioindicadoras que permitan estimar el grado de salinidad del suelo. Se ha estudiado la anatomía vegetativa (foliar y caulinar) de 35 especies pertenecientes a 15 familias botánicas. Hojas y tallos fueron tratados con técnicas tradicionales para estudios anatómicos y epidérmicos, así como también para la descripción de los macropatrones de cristales de oxalato de calcio. Se analizaron, además, muestras de la capa superficial del suelo a fin de cuantificar su salinidad. En gran parte de las especies estudiadas se identificaron características morfológicas y anatómicas que demuestran una alta adaptación al ambiente, siendo las hojas los órganos con mayor variedad de estas características. En general las adaptaciones están relacionadas con la reducción de la pérdida de agua por evapotranspiración y con los mecanismos de regulación de la concentración de sales. Entre las estrategias comunes pueden citarse: reducción del área foliar (por microfilia o plegamiento de las hojas), epidermis con células de paredes engrosadas, estomas pseudo-hundidos o protegidos por tricomas, tejido acuífero, etc. Particularmente en la organización del mesofilo se observaron diseños dorsiventrales, isolaterales y céntricos, siendo éste el carácter más variable entre los estudiados. En general en los tallos se encontraron caracteres que complementan los efectos de las variaciones anatómicas presentes en las hojas. Entre éstos pueden citarse: gran cantidad de tejidos de sostén mecánico (colénquima y esclerénquima) y rápido desarrollo de crecimiento secundario (típico o atípico). La distribución de las especies muestra una estrecha relación con las características del suelo. Ocho especies vegetales fueron consideradas como buenas bioindicadoras de salinidad debido a que su distribución espacial coincide con rangos estrechos de salinidad; con ellas se confeccionó una clave dicotómica que facilita su utilización como bioindicadores. Los estudios sobre especies vegetales de ambientes hostiles revisten especial importancia debido a los profundos cambios ambientales a los que se enfrenta el hombre; este conocimiento permitirá encontrar nuevas aplicaciones y/o utilidades para estas especies.

ABSTRACT

The Salitral de la Vidriera (Part. Villarino, Prov Buenos Aires) presents a lot of stress factors (drought, salinity, high radiation, etc.) that impede the implantation of many plants, allowing the existence of others which have successfully adapted to such environmental conditions. The objective of this thesis was to analyze the vegetative anatomy of plant species that form the xero-halophytic community of the mentioned salitral and the spatial distribution of these plants in relation with the salinity gradient. From this relationship, bioindicator species were sought to estimate the degree of soil salinity. The vegetative anatomy (leaf and stem) of 35 species belonging to 15 plant families were studied. Leaves and stems were treated with traditional techniques for anatomical and epidermal studies and also to describe their calcium oxalate crystals macropatterns. Samples of topsoil also were analyzed to quantify their salinity and then to find potential bioindicator species. In most of the studied species morphological and anatomical characteristics showed high adaptation to their environment, the leaves being the organs with the greatest variety of these characteristics. Adaptations are generally related to the reduction of water loss by evapotranspiration and mechanisms for regulation of salt concentration. The common strategies found include: reduction in leaf area (by microfily or folding of leaves), epidermal cells with thickened walls, pseudo-sunken stomata or protected by trichomes, aqueous tissue, etc. Particularly in the organization of the mesophyll were observed dorsiventral, isolateral and centric designs, this being the most variable character among those studied. In general stems characters complement the effects of anatomical variations present in the leaves. Among these may be mentioned: great development of mechanical supporting tissues (collenchyma and sclerenchyma) and rapid developing of secondary growth (typical or atypical). Relating the distribution of species with soil characteristics, it was observed that there is a relationship between them. Eight plant species were considered good salinity bioindicators, because their spatial distribution coincides with narrow ranges of salinity; they were compiled in a dichotomous key to simplify their use as bioindicators. Studies on plant species of hostile environments have particular importance due to profound environmental changes that men are facing to, this knowledge will contribute to find new applications and/or utilities for these species.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	pág. 1
Objetivos	pág. 8
 MATERIALES Y MÉTODOS.....	 pág. 9
I. Área de estudio	pág. 9
Gráfico 1: Representatividad de especies (agrupadas por familia) seleccionadas para el estudio anatómico con respecto al número total de especies y familias reportadas para la zona	pág. 13
II. Muestreo de especies vegetales	pág. 9
Figura 1: Aspecto de la vegetación en la zona de muestreo	pág. 15
Cuadro 1: Distribución de las especies estudiadas en cada una de las unidades del paisaje florístico de la vegetación de la zona	pág. 17
Gráfico 2: Estatus (endémica, nativa, introducida, adventicia, naturalizada) de las especies colectadas para su estudio anatómico (las especies se presentan agrupadas por familia botánica)	pág. 19
Gráfico 3: Hábito de las especies colectadas para su estudio anatómico (las especies se presentan agrupadas por familia botánica).....	pág. 21
III. Tratamiento del material vegetal para los estudios anatómicos.....	pág. 10
IV. Muestreo de suelo	pág. 12
 RESULTADOS	 pág. 23
I. Anatomía vegetativa.....	pág. 23
AIZOACEAE	pág. 23
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	pág. 23
Hoja	pág. 23
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 23
Epidermis vista en superficie.....	pág. 23
Anatomía	pág. 23
Tallo.....	pág. 24
Epidermis vista en superficie.....	pág. 24
Anatomía	pág. 24
Figura 2: <i>Sesuvium portulacastrum</i>	pág. 81
ANACARDIACEAE	pág. 25
<i>Schinus</i> sp	pág. 25
Hoja	pág. 25
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 25
Epidermis vista en superficie.....	pág. 25

Anatomía	pág. 25
Tallo.....	pág. 26
Epidermis vista en superficie.....	pág. 26
Anatomía	pág. 26
Figura 3: <i>Schinus</i> sp.	pág. 83
ASTERACEAE.....	pág. 26
<i>Baccharis spartioides</i>	pág. 26
Hoja	pág. 26
Anatomía	pág. 26
Tallo.....	pág. 27
Epidermis vista en superficie.....	pág. 27
Anatomía	pág. 27
Figura 4: <i>Baccharis spartioides</i>	pág. 85
<i>Baccharis tenella</i>	pág. 28
Hoja	pág. 28
Epidermis vista en superficie.....	pág. 28
Anatomía	pág. 28
Tallo.....	pág. 29
Epidermis vista en superficie.....	pág. 29
Anatomía	pág. 29
Figura 5: <i>Baccharis tenella</i>	pág. 87
<i>Baccharis trimera</i>	pág. 30
Tallo.....	pág. 30
Epidermis vista en superficie.....	pág. 30
Anatomía de las alas caulinares	pág. 30
Anatomía del tallo propiamente dicho.....	pág. 31
Figura 6: <i>Baccharis trimera</i>	pág. 89
<i>Chuquiraga erinaceae</i>	pág. 31
Hoja	pág. 23
Epidermis vista en superficie.....	pág. 31
Anatomía	pág. 32
Tallo.....	pág. 32
Epidermis vista en superficie.....	pág. 32
Anatomía	pág. 32
Figura 7: <i>Chuquiraga erinacea</i>	pág. 91
<i>Cyclolepis genistoides</i>	pág. 33
Hoja	pág. 33
Epidermis vista en superficie.....	pág. 33

Anatomía	pág. 33
Tallo.....	pág. 33
Epidermis vista en superficie.....	pág. 33
Anatomía	pág. 33
Figura 8: <i>Cyclolepis genistoides</i>	pág. 93
<i>Grindelia brachystephana</i>	pág. 34
Hoja	pág. 34
Epidermis vista en superficie.....	pág. 34
Anatomía	pág. 34
Tallo.....	pág. 34
Epidermis vista en superficie.....	pág. 34
Anatomía	pág. 34
Figura 9: <i>Grindelia brachystephana</i>	pág. 95
<i>Hymenoxys cabreræ</i>	pág. 36
Hoja	pág. 36
Epidermis vista en superficie.....	pág. 36
Anatomía	pág. 36
Tallo.....	pág. 36
Epidermis vista en superficie.....	pág. 36
Anatomía	pág. 36
Figura 10: <i>Hymenoxys cabreræ</i>	pág. 97
<i>Senecio pampeanus</i>	pág. 37
Hoja	pág. 37
Epidermis vista en superficie.....	pág. 37
Anatomía	pág. 37
Tallo.....	pág. 38
Epidermis vista en superficie.....	pág. 38
Anatomía	pág. 38
Figura 11: <i>Senecio pampeanus</i>	pág. 99
BORAGINACEAE	pág. 38
<i>Heliotropium curassavicum</i>	pág. 38
Hoja	pág. 38
Epidermis vista en superficie.....	pág. 38
Anatomía	pág. 39
Tallo.....	pág. 39
Epidermis vista en superficie.....	pág. 39
Anatomía	pág. 39
Figura 12: <i>Heliotropium curassavicum</i>	pág. 101

CHENOPODIACEAE	pág. 40
<i>Allenrolfea patagonica</i>	pág. 40
Hoja	pág. 40
Epidermis vista en superficie.....	pág. 40
Anatomía	pág. 40
Tallo.....	pág. 41
Anatomía	pág. 41
Figura 13: <i>Allenrolfea patagonica</i>	pág. 103
<i>Atriplex suberecta</i>	pág. 42
Hoja	pág. 42
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 42
Epidermis vista en superficie.....	pág. 42
Anatomía	pág. 42
Tallo.....	pág. 43
Epidermis vista en superficie.....	pág. 43
Anatomía	pág. 43
Figura 14: <i>Atriplex suberecta</i>	pág. 105
<i>Atriplex undulata</i>	pág. 43
Hoja	pág. 43
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 43
Anatomía	pág. 44
Tallo.....	pág. 44
Anatomía	pág. 44
Figura 15: <i>Atriplex undulata</i>	pág. 107
<i>Heterostachys olivascens</i>	pág. 45
Hoja	pág. 45
Anatomía	pág. 45
Tallo.....	pág. 46
Anatomía	pág. 46
Figura 16: <i>Heterostachys olivascens</i>	pág. 109
<i>Heterostachys ritteriana</i>	pág. 46
Hoja	pág. 46
Anatomía	pág. 47
Tallo.....	pág. 47
Anatomía	pág. 47
Figura 17: <i>Heterostachys ritteriana</i>	pág. 111
<i>Nitrophila australis</i>	pág. 48
Hoja	pág. 48

Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 48
Epidermis vista en superficie.....	pág. 48
Anatomía.....	pág. 48
Tallo.....	pág. 49
Epidermis vista en superficie.....	pág. 49
Anatomía.....	pág. 49
Figura 18: <i>Nitrophila australis</i>	pág. 113
<i>Sarcocornia perennis</i>	pág. 50
Tallo.....	pág. 50
Epidermis vista en superficie.....	pág. 50
Anatomía.....	pág. 50
Figura 19: <i>Sarcocornia ambigua</i>	pág. 115
<i>Suaeda argentinensis</i>	pág. 50
Hoja.....	pág. 50
Epidermis vista en superficie.....	pág. 50
Anatomía.....	pág. 51
Tallo.....	pág. 51
Epidermis vista en superficie.....	pág. 51
Anatomía.....	pág. 51
Figura 20: <i>Suaeda argentinensis</i>	pág. 117
<i>Suaeda divaricata</i>	pág. 52
Hoja.....	pág. 52
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 52
Epidermis vista en superficie.....	pág. 52
Anatomía.....	pág. 52
Tallo.....	pág. 53
Epidermis vista en superficie.....	pág. 53
Anatomía.....	pág. 53
Figura 21: <i>Suaeda divaricata</i>	pág. 119
<i>Suaeda patagonica</i>	pág. 53
Hoja.....	pág. 53
Epidermis vista en superficie.....	pág. 53
Anatomía.....	pág. 53
Tallo.....	pág. 54
Epidermis vista en superficie.....	pág. 54
Anatomía.....	pág. 54
Figura 22: <i>Suaeda patagonica</i>	pág. 121
CONVOLVULACEAE.....	pág. 54

<i>Cressa truxillensis</i>	pág. 54
Hoja.....	pág. 54
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 54
Epidermis vista en superficie.....	pág. 54
Anatomía.....	pág. 55
Tallo.....	pág. 55
Epidermis vista en superficie.....	pág. 55
Anatomía.....	pág. 55
Figura 23: <i>Cressa truxillensis</i>	pág. 123
FABACEAE.....	pág. 56
<i>Geoffroea decorticans</i>	pág. 56
Hoja.....	pág. 56
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 23
Epidermis vista en superficie.....	pág. 56
Anatomía.....	pág. 56
Tallo.....	pág. 57
Epidermis vista en superficie.....	pág. 57
Anatomía.....	pág. 57
Figura 24: <i>Geoffroea decorticans</i>	pág. 125
<i>Prosopis strombulifera</i>	pág. 57
Hoja.....	pág. 57
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 57
Epidermis vista en superficie.....	pág. 58
Anatomía.....	pág. 58
Tallo.....	pág. 58
Epidermis vista en superficie.....	pág. 58
Anatomía.....	pág. 58
Figura 25: <i>Prosopis strombulifera</i>	pág. 127
FRANKENIACEAE.....	pág. 25
<i>Frankenia juniperoides</i>	pág. 59
Hoja.....	pág. 59
Epidermis vista en superficie.....	pág. 59
Anatomía.....	pág. 59
Tallo.....	pág. 60
Epidermis vista en superficie.....	pág. 60
Anatomía.....	pág. 60
Figura 26: <i>Frankenia juniperoides</i>	pág. 129
<i>Frankenia pulverulenta</i>	pág. 61

Hoja	pág. 61
Epidermis vista en superficie.....	pág. 61
Anatomía	pág. 61
Tallo.....	pág. 62
Epidermis vista en superficie.....	pág. 62
Anatomía	pág. 62
Figura 27: <i>Frankenia pulverulenta</i>	pág. 131
MALVACEAE	pág. 25
<i>Sphaeralcea australis</i>	pág. 62
Hoja	pág. 62
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 62
Epidermis vista en superficie.....	pág. 63
Anatomía	pág. 63
Tallo.....	pág. 63
Epidermis vista en superficie.....	pág. 63
Anatomía	pág. 64
Figura 28: <i>Sphaeralcea australis</i>	pág. 133
PLUMBAGINACEAE	pág. 25
<i>Limonium brasiliense</i>	pág. 64
Hoja	pág. 64
Epidermis vista en superficie.....	pág. 64
Anatomía	pág. 64
Tallo vegetativo.....	pág. 65
Epidermis vista en superficie.....	pág. 65
Anatomía	pág. 65
Tallo floral	pág. 66
Epidermis vista en superficie.....	pág. 66
Anatomía	pág. 66
Figura 29: <i>Limonium brasiliense</i>	pág. 135
POACEAE	pág. 25
<i>Melica argyrea</i>	pág. 67
Hoja	pág. 67
Epidermis vista en superficie.....	pág. 67
Anatomía	pág. 67
Tallo.....	pág. 68
Epidermis vista en superficie.....	pág. 68
Anatomía	pág. 68
Figura 30: <i>Melica argyrea</i>	pág. 137

<i>Pappophorum phillippianum</i>	pág. 69
Hoja.....	pág. 69
Epidermis vista en superficie.....	pág. 69
Anatomía.....	pág. 69
Tallo.....	pág. 70
Epidermis vista en superficie.....	pág. 70
Anatomía.....	pág. 70
Figura 31: <i>Pappophorum phillippianum</i>	pág. 139
<i>Trichloris crinita</i>	pág. 71
Hoja.....	pág. 71
Epidermis vista en superficie.....	pág. 71
Anatomía.....	pág. 72
Tallo.....	pág. 73
Epidermis vista en superficie.....	pág. 73
Anatomía.....	pág. 73
Figura 32: <i>Trichloris crinita</i>	pág. 141
PORTULACACEAE.....	pág. 25
<i>Grahamia bracteata</i>	pág. 74
Hoja.....	pág. 74
Caracterización y macropatrón de cristales.....	pág. 74
Epidermis vista en superficie.....	pág. 74
Anatomía.....	pág. 74
Tallo.....	pág. 75
Epidermis vista en superficie.....	pág. 75
Anatomía.....	pág. 75
Figura 33: <i>Grahamia bracteata</i>	pág. 143
RANUNCULACEAE.....	pág. 25
<i>Clematis montevidensis</i>	pág. 75
Hoja.....	pág. 75
Epidermis vista en superficie.....	pág. 75
Anatomía.....	pág. 75
Tallo.....	pág. 76
Epidermis vista en superficie.....	pág. 76
Anatomía.....	pág. 76
Figura 34: <i>Clematis montevidensis</i>	pág. 145
SOLANACEAE.....	pág. 25
<i>Solanum tweedianum</i>	pág. 77
Hoja.....	pág. 77

Epidermis vista en superficie.....	pág. 77
Anatomía.....	pág. 77
Tallos.....	pág. 78
Epidermis vista en superficie.....	pág. 78
Anatomía.....	pág. 78
Figura 35: <i>Solanum tweedianum</i>	pág. 147
VERBENACEAE.....	pág. 25
<i>Aloysia gratissima</i>	pág. 78
Hoja.....	pág. 78
Epidermis vista en superficie.....	pág. 78
Anatomía.....	pág. 79
Tallos.....	pág. 79
Epidermis vista en superficie.....	pág. 79
Anatomía.....	pág. 79
Figura 36: <i>Aloysia gratissima</i>	pág. 149
II. Relación entre la vegetación y las características del suelo.	
Bioindicadores.....	pág. 151
Cuadro 2: Valores de diferentes parámetros del suelo en las cinco unidades de vegetación estudiadas (se muestran sólo los valores promedio).....	pág. 153
Clave 1: Clave dicotómica para identificación de especies bioindicadoras de salinidad para la zona del Salitral de la Vidriera.....	pág. 155
DISCUSIÓN.....	pág. 157
I. Anatomía vegetativa.....	pág. 157
II. Relación entre la vegetación y las características del suelo.	
Bioindicadores.....	pág. 175
III. Otras aplicaciones de las especies halófilas.....	pág. 176
IV. Conservación de los salitres.....	pág. 178
CONCLUSIONES.....	pág. 180
I. Anatomía vegetativa.....	pág. 180
II. Relación entre la vegetación y las características del suelo.	
Bioindicadores.....	pág. 181
III. Conclusiones finales.....	pág. 182
BIBLIOGRAFÍA.....	pág. 183

INTRODUCCIÓN

Todos los organismos vivos se encuentran en constante interacción con otros de su misma especie, de diferente especie y con factores abióticos como el clima, el suelo, la disponibilidad de agua, etc., es decir su ambiente (Begon *et al.*, 1999; Valladares *et al.*, 2007). Estas interacciones producen factores de estrés ambiental bióticos o abióticos. Los primeros resultan de la interacción con otros organismos (daños mecánicos producidos por herbivoría, efectos de la simbiosis o parasitismo), los segundos de la interacción con el ambiente (cambios en la temperatura, humedad, intensidad de luz, nutrientes y concentración dióxido de carbono); todos determinan parámetros y recursos que afectan el crecimiento de las plantas (Schulze *et al.*, 2002).

Las especies vegetales están sujetas a una gran variedad de factores ecológicos que ocurren bajo condiciones naturales, tales como congelamiento, inundaciones, salinidad, calor, sequedad, etc.; algunas de estas especies son capaces de tolerarlos y así perpetuarse en dichos ambientes. Si se trazan límites de distribución de una especie particular se observa una correspondencia estrecha con uno o varios de los parámetros mencionados anteriormente. Muchas especies vegetales son fisiológicamente incapaces de sobrevivir, por ejemplo, a las heladas invernales o a la sequía estival, aunque los límites de tolerancia varían entre los diferentes individuos de acuerdo a sus propias particularidades anatómicas y fisiológicas (Adams, 2007). La tolerancia es el término más específico que describe la adaptación especial de una planta para sobrellevar un factor de estrés, lo cual conlleva costos metabólicos, usualmente reflejados en una disminución del crecimiento (Keddy, 2007; Läubli & Lüttge, 2002). Está relacionada también con el ciclo de vida, habilidad competitiva, características morfoanatómicas, defensa contra la herbivoría, etc., todas características funcionales que pueden determinar el éxito diferencial de la especie (Henry, 2005; Van der Maarel, 2005). En este éxito diferencial también está involucrada la plasticidad fenotípica, que en la mayoría de los casos es estudiada a través de respuestas a un factor simple, generalmente abiótico, cuando en realidad los ambientes son complejos y multivariados (Valladares *et al.*, 2007). Las características más plásticas son aquellas que requieren solamente pequeños cambios en la asignación de los recursos o son de funcionamiento reversible. En contraste, aquellas características que involucran o están fuertemente influenciadas por cambios a largo plazo en los tejidos, son menos plásticas (Drenovsky *et al.*, 2012).

Las comunidades vegetales pueden contener una o unas pocas especies dominantes o pueden estar compuestas por un número semejante de diferentes especies (Shiple, 2010). Según este concepto las características de la comunidad estarán basadas en parámetros demográficos que describirán cómo los individuos de las diferentes especies interactúan entre sí. Si se suman a estos parámetros otras características funcionales (morfoanatómicas,

fiológicas, etc.) se logra una descripción integral sobre cómo está afectado, positiva o negativamente, el éxito de cada especie que conforma la comunidad (Baumberger *et al.*, 2012; Shipley, 2010). Las especies que poseen caracteres funcionales adaptados a las condiciones ambientales son las que lograron “atravesar los filtros ambientales” (fuerzas selectivas que impone el ambiente) mientras que aquellas especies que están poco adaptadas resultan excluidas (Shipley, 2010).

Existen grandes extensiones de terreno en el mundo ocupadas por salinas o salitrales, lo cual las torna inutilizables e improductivas según los modelos agrícolas actuales (Flowers *et al.*, 2010). Sin embargo, varias especies vegetales habitan allí y de gran parte de ellas poco se conoce sobre su anatomía, morfología y la forma en que se relacionan con el ambiente que las rodea. Se han desarrollado estudios de comunidades vegetales a lo largo de diferentes gradientes ambientales donde la sequedad y/o salinidad son factores importantes: líneas de mareas (Rand, 2000), a lo largo de estuarios (Gillham, 1957), de costas de lagos salinos (Asri & Ghorbanli, 1997; Barrett, 2006; Costa *et al.*, 2003), de costas marítimas (Pandža *et al.*, 2007) y de gradientes latitudinales (Isacch *et al.*, 2006; Pielou & Routledge, 1976), que hacen hincapié en aspectos netamente ecológicos. Particularmente en Argentina, se realizaron estudios fitosociológicos en las Salinas Grandes (noroeste de la Prov. de Córdoba, sudeste de la Prov. de La Rioja, sursudeste de la Prov. de Catamarca y suroeste de la Prov. de Santiago del Estero) (Ragonese, 1951), anatómicos en la vegetación de lugares específicos como la Puna de Jujuy y Mendoza, y costa del Río Salado, obteniéndose excelentes descripciones anatómicas de las especies más representativas (Ancibor, 1980, 1981, 1982, 1992; Apóstolo, 2005), y a nivel local se estudiaron las asociaciones halófilas del partido de Bahía Blanca (Verettoni, 1960). Esto demuestra el interés constante en los estudios que implican comprender la dinámica de ambientes donde gobiernan dos factores de estrés relacionados, falta de agua y salinidad.

Los salitrales son ambientes muy importantes, primero como hábitats de una gran cantidad de especies nativas y endémicas, segundo como reservorios de genes con utilidades a futuro en el mejoramiento de especies cultivables (Ashraf *et al.*, 2010; Khan & Duke, 2001; Patil *et al.*, 2012). Tal vez, y aún más importante, sea el papel potencial de las especies de salitrales en el mejoramiento del suelo y en la recuperación de suelos salinos y sódicos. Los primeros son los que poseen una conductividad eléctrica mayor de $4 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ y un porcentaje de cationes sodio menor que 15 respecto del total de cationes de intercambio; los segundos están definidos por una conductividad eléctrica menor de $4 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ y un porcentaje de cationes sodio mayor que 15 respecto del total de cationes de intercambio. El uso racional y conservacionista de este tipo de suelos es una meta importante para la economía mundial, aunque para esto deben conocerse las características del ambiente y de la vegetación que se desarrolla sobre ellos (Coleman, 1970). Este último punto se pone de manifiesto más aún en estos tiempos, donde la rehabilitación de áreas salinizadas para el

cultivo es un desafío para las próximas décadas (Abbad *et al.*, 2004; Ashraf *et al.*, 2010; Patil *et al.*, 2012; Plenchette & Duponnois, 2005). Uno de los problemas globales más urgentes, particularmente en regiones áridas y semiáridas, es encontrar agua y tierra cultivable para soportar las demandas crecientes de alimentos de la población mundial. Alrededor del 23% de las áreas cultivables son salinas y 37%, sódicas. Muchos investigadores proponen explotar a la vegetación xerófita y halófila para una mejor utilización del agua salada, y para la rehabilitación de suelos altamente salinos. Se estima que entre 2.500 y 3.000 especies de plantas se encuentran naturalmente en salitrales; podría intentarse una aproximación a la domesticación de las halófitas naturales y usarlas como alimento, forraje y cultivos oleaginosos. Esto es de particular importancia cuando los cultivos convencionales producidos por prácticas de agricultura sustentable ya no son productivos por no adaptarse a las condiciones del suelo (Ahmad & Chang, 2002; Ashraf *et al.*, 2010; Jan *et al.*, en prensa). Otro de los usos de las plantas halófilas es el tratamiento de efluentes de la acuicultura marina, debido a que se las utiliza para la remoción de nitrógeno y fósforo que son utilizados por ellas como nutrientes (Brown *et al.*, 1999). Particularmente en América, los salitrales de la costa este del Atlántico Sur son globalmente importantes por su gran extensión. En Argentina, la provincia de Buenos Aires presenta la mayor parte de este tipo de salitrales, siendo las zonas de Bahía Samborombón, Bahía Blanca y Bahía Anegada las de mayor importancia (Isaach *et al.*, 2006).

La vegetación de los salitrales es muy variada, no sólo en cuanto a la diversidad taxonómica sino también a la fisonomía de la vegetación; esto se relaciona con las diferentes estrategias que poseen las plantas para hacer frente a diferentes factores limitantes del crecimiento (Ragonese, 1951). A simple vista se puede observar una gradación: desde plantas en cojín que se presentan dispersas en la zona de máxima salinidad tolerable, hasta plantas de porte arbustivo que se van sucediendo a medida que el gradiente de salinidad torna más benévolas las condiciones del suelo; paralelamente, diferentes especies que se resguardan entre las arbustivas también dejan paso a especies menos rústicas (Ragonese, 1951). Al observar un salitral, en este caso particular el Salitral de la Vidriera, se percibe que cada sección del mismo forma parte de una etapa de la sucesión vegetal, hasta que se llega a un punto en el que no se producen cambios perceptibles en las especies ni en las condiciones y recursos, por lo cual se asume que se ha alcanzado una estructura de comunidad estable (Begon *et al.*, 1999). La sucesión vegetal involucra especies que difieren en su ciclo de vida; así por ejemplo las anuales efímeras tienen la habilidad de completar su ciclo de vida en unas pocas semanas en una clara adaptación a la condición de escasez de precipitaciones (Seddon, 1974), mientras que las dominantes son perennes establecidas como buenas competidoras en el ambiente. Estas diferentes especies que componen la sucesión vegetal (pioneras, de etapas medias y tardías) se encuentran expuestas a diferentes intensidades de radiación solar por lo que la

tasa fotosintética y por consecuencia la de crecimiento (acumulación de biomasa) se verán afectadas por dicha condición (Oguchi *et al.*, 2005). Debe destacarse que las especies endémicas se ven afectadas por la presencia de diferentes competidores cuando éstos dominan el hábitat, sobre todo cuando las dominantes son especies introducidas y por lo tanto no presentan competidores ni predadores naturales (Imbert *et al.*, 2012).

Es posible postular algunas simples relaciones suelo-planta entre las comunidades vegetales y las condiciones del suelo (Krüger & Peinemann, 1996). Por ejemplo, en estudios fitosociológicos de la estepa del oeste de Chubut se encontraron relaciones entre los atributos florísticos (fisonomía de la vegetación, homogeneidad o heterogeneidad de especies, dominancia, etc.) y estructurales (cobertura, fidelidad, etc.) de las distintas unidades con factores ambientales ligados a la disponibilidad hídrica (precipitación y tipo de suelo) (Golluscio *et al.*, 1982). En un estudio desarrollado en la costa de California (USA) se hallaron diferencias significativas en las características del suelo (saturación de agua, nutrientes, etc.) y de las plantas (suculencia de las hojas, porcentaje de compuestos orgánicos, etc.) lo cual da soporte a la idea del importante rol que juegan las diferencias en factores bióticos y abióticos presentes en las comunidades aún en estudios a pequeña escala (Omer, 2004). En el caso de los salitres, la textura y salinidad del suelo y la disponibilidad de agua son los factores predominantes que determinan la distribución de muchas de las especies (Barrett, 2006; Bonis *et al.*, 2005; Flowers *et al.*, 1986; Ogburn & Edwards, 2010); estos factores son, en general, considerados como reguladores de la distribución de las especies (Keddy, 2007). Algunos autores (Bertness *et al.*, 1992; Krüger & Peinemann, 1996; Verettoni, 1962) entienden a la salinidad como factor estructurador de las comunidades vegetales, ya que los valores de conductividad eléctrica y la abundancia de especies están correlacionados, y es evidente que al decrecer el nivel de salinidad la comunidad se torna florísticamente más compleja. Sumado a esto, pequeñas diferencias en la elevación del terreno producen importantes cambios en las características del suelo (debido a la erosión de la capa superficial del mismo generada por la acción del agua y del viento) y en la distribución de especies (Barrett, 2006). Fuera de los factores abióticos, existen otros como los bióticos o de manejo que también afectan la distribución de las especies. Estudios en praderas salinas pastoreadas determinaron que la diversidad de especies vegetales es significativamente mayor en terrenos bajo pastoreo que en los no pastoreados. En estos últimos, luego de cinco años de clausura, se reconoce la implantación de especies perennes que son competitivamente más eficientes y que reducen la implantación de otras especies. El pastoreo actúa como un agente perturbador que mantiene a la sucesión en un estadio pionero (sucesión retrogresiva) mientras que la sucesión avanza a estadios más avanzados en ausencia de pastoreo, con la consecuente disminución en la diversidad de especies (Bonis *et al.*, 2005). Si bien algunos autores (Ragonese, 1951; Verettoni, 1960) han mencionado la importancia de los estudios de

comunidades vegetales halófilas y el valor de comprender cómo se desarrollan para extraer conclusiones útiles que sirvan como herramientas para un posible manejo de estos suelos, en general, las investigaciones no han tenido el impacto esperado, ya que aún en nuestros días los suelos salobres siguen siendo improductivos en muchos casos.

La vegetación halófila está sometida a baja disponibilidad de agua (sequía física y fisiológica), radiación intensa, alternancia de temperaturas extremas, baja fertilidad del suelo y estrés salino (Ruttsatz, 1978; Wahid, 2003). Estas limitaciones son extremadamente perjudiciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas. A pesar de esto existen especies que logran sobrevivir exitosamente en estos ambientes, presentando características particulares, por ejemplo en su morfoanatomía y fisiología (Wahid, 2003). Una de las posibles explicaciones es que, si bien los recursos que pueden encontrarse son muy escasos o difíciles de aprovechar, este tipo de ambiente es menos habitado por lo cual habrá menos competidores. Suele observarse una variación intraespecífica en la tolerancia a la sal, la cual es importante al momento de explicar patrones de abundancia y distribución relativa de los diferentes individuos, así como para entender el grado de respuesta de las especies para soportar la salinidad causada por factores naturales y/o antrópicos (Hester *et al.*, 2001). Por esto, la mejor aproximación para entender el funcionamiento de las halófitas es la eco-fisiológica, donde se integran las características del ambiente, de la planta y los mecanismos de tolerancia y resistencia a la sal de los tejidos vegetales (Breckle, 1986).

En términos nomenclaturales, existe, y existió, una controversia sobre la correcta utilización de ciertos términos que definen a las plantas que habitan ambientes secos (xerófitas) (Seddon, 1974), lo cual en parte se debe a que las reacciones al factor de estrés son diversas, y la terminología usada en la clasificación de las plantas es igualmente heterogénea (Eggli & Nyffeler, 2009). Delf (1915) describió como xerófitas a las plantas que se desarrollan en lugares secos, y enfatizó que para una correcta definición se necesita el análisis conjunto de las características del hábitat, la anatomía y fisiología del vegetal, llegando así a una concepción natural del término, involucrando la reacción de la planta hacia el ambiente. Años después, Thoday (1933), definió como xerófitas a aquellas plantas que viven en ambientes secos, denominando como xeromórficos a aquellos caracteres propios de las xerófitas. Existen algunas plantas no xerófilas que, sin embargo, están sometidas a sequía física estacional (por ejemplo las que se encuentran en zonas con veranos muy secos o donde el agua está congelada en invierno); las características específicas que les confieren adaptación a tales condiciones estacionales fueron definidas como xeroplásticas. La mayor controversia es, quizás, entender a las especies xerófilas como adaptadas a condiciones ambientales excepcionales cuando en realidad para ellas dichas condiciones son típicas (Seddon, 1974).

Las halófitas, consideradas como un tipo específico de xerófitas (Dickison, 2000), son plantas que habitan en ambientes salinos. Este tipo de plantas son reconocidas desde hace

mucho tiempo pero no fue antes del siglo XIX cuando las primeras publicaciones científicas sobre ellas comenzaron a surgir. Las halófitas se encuentran desde salinas a orillas del mar (incluyendo los manglares tropicales) hasta desiertos salinos (Flowers *et al.*, 1986). Dentro de las Angiospermae, los órdenes con el mayor número de halófitas son Caryophyllales (donde se destacan las Chenopodiaceae con aproximadamente 381 especies de halófitas) y Alismatales (Flowers & Colmer, 2008; Flowers *et al.*, 2010). De todas formas, es difícil listar el número completo de halófitas debido a que no se conocen exhaustivamente los límites de tolerancia de muchas de las especies, aunque se estima que el número total de estas especies no sería mayor de 0,25% del total de Angiospermae (Flowers & Colmer, 2008; Flowers *et al.*, 2010). Como se mencionó anteriormente, entre las Dicotiledoneae, la familia Chenopodiaceae es una de las que posee mayor cantidad de especies halófilas distribuidas en estepas de todo el mundo (Giusti, 1967, 1984), siendo asombrosas las características anatómicas que presentan. Por ejemplo, pudo comprobarse la existencia de un cilindro interno de células fotosintéticamente activas localizadas por dentro de la endodermis en tallos de seis Salicornieae (Redondo-Gómez *et al.*, 2005). Entre las Monocotiledoneae, y más específicamente dentro de las Poaceae, la subfamilia Chloridoideae incluye una gran cantidad de especies de ambientes xerófilos propios de sabanas o campos salitrosos distribuidos en todo el mundo (Nicora & Rúgolo de Agrasar, 1987; Peterson *et al.*, 2007). Particularmente en dicho tipo de ambientes de Argentina, Brasil, México y USA se encuentra más del 20% de las especies de Chloridoideae del Nuevo Mundo, con gran cantidad de endemismos (Peterson *et al.*, 2007). Son especies capaces de vegetar en regiones con suelos poco fértiles y escasas precipitaciones donde las forrajeras cultivadas usuales no siempre pueden hacerlo, y por lo tanto son utilizadas como forraje ocasional.

Existen dos hipótesis principales con respecto al origen de la halofilia; por un lado podría ser un carácter de tipo ancestral que fue perdido secundariamente en muchas de las especies actuales (Flowers *et al.*, 1977); mientras que, la otra hipótesis postula que es un carácter de múltiple origen que ha evolucionado independientemente en diferentes linajes (Flowers *et al.*, 2010). Debido a que en la mayoría de los órdenes con especies halófilas el porcentaje de ellas es del 1% o menor, se torna improbable la hipótesis de la condición ancestral de resistencia a la sal (Flowers *et al.*, 2010). Todas las plantas, no sólo las halófilas, tienen las características necesarias para tolerar cierta salinidad del suelo (adquirir iones que son luego compartimentalizados en vacuolas y discriminar el potasio sobre el sodio); esto les otorga las bases fisiológicas para la tolerancia a la sal, por lo cual no es sorprendente que exista un continuo desde plantas tolerantes hasta plantas sensibles (Flowers *et al.*, 2010). Las diferencias en tolerancia a la salinidad pueden ser detectadas en parámetros celulares como la permeabilidad y viscosidad de membrana. La primera es un buen indicador para el estrés salino y tolerancia a la salinidad, e incluso se la utiliza como un criterio de selección en el desarrollo de genotipos tolerantes. La segunda responde de

manera diferente en los genotipos sensibles y tolerantes, por lo cual su uso como indicador no es siempre satisfactorio aunque en algunos casos otorga información que complementa a los estudios de permeabilidad de membrana (Mansour & Salama, 2004). Debe destacarse que las plantas responden a la salinidad dependiendo del tipo de sales y del nivel de las mismas, del genotipo del vegetal y de la etapa de crecimiento (Muscolo *et al.*, 2011).

La salinidad produce cambios en la morfología, la anatomía y ultraestructura de las células vegetales, así como también conlleva modificaciones fisiológicas que afectan los patrones de crecimiento de las plantas (Ashraf *et al.*, 2010; Reinoso *et al.*, 2005). En ausencia de estructuras u órganos secretores de sal, las modificaciones anatómicas de las plantas tolerantes están relacionadas con cambios metabólicos que son resultado de una compleja y adecuada regulación fisiológica (acumulación de grandes cantidades de sales por ajuste osmótico) que involucra la síntesis de ciertas sustancias orgánicas (como por ejemplo los taninos) que protegen al citoplasma de la alta salinidad (Ashraf *et al.*, 2010; Hester *et al.*, 2001; Ogburn & Edwards, 2010; Reinoso *et al.*, 2004). La concentración de sales en los tejidos vegetales está regulada por características genéticas de cada una de las especies, lo cual es completamente independiente de la concentración de las sales en el ambiente, particularmente en el suelo (Breckle, 1986). Pueden controlar las concentraciones tisulares del catión sodio o anión cloro por procesos selectivos, como la exclusión de iones a nivel de la raíz o la secreción de los mismos a través de estructuras especializadas (tricomas y glándulas) particularmente en la epidermis foliar (Ashraf *et al.*, 2010; Hester *et al.*, 2001).

Es importante recalcar que no hay características comunes anatómicas o fisiológicas exactamente definidas para la totalidad de las halófitas; cada especie resuelve su problema de escasez del agua gracias a sus propias adaptaciones, las que pudieron generarse debido a las variaciones genéticas que poseen (Pyykkö, 1966). Las características morfológicas suelen estar asociadas con la tolerancia de las plantas a las condiciones de estrés. Por ejemplo, uno de los primeros efectos del estrés salino es la deficiencia de agua, con lo cual las variables morfométricas que influyen en la pérdida de agua por transpiración, como tamaño, forma y número de hojas, se ven afectadas (Hester *et al.*, 2001). Dentro de las adaptaciones anatómicas se pueden citar: epidermis gruesas o silicificadas, células buliformes que permiten el enrollamiento de las hojas, estomas protegidos, denso indumento lanoso, esclerénquima bien desarrollado y mesófilo diferenciado en clorénquima en empalizada compacto y clorénquima esponjoso (Ancibor, 1980, 1981, 1982; Fahmy, 1997; Ragonese, 1990). La capacidad de retención de agua es otra característica adaptativa que es crítica en virtud de la sequía fisiológica generada por el estrés salino; en este sentido la succulencia es importante ya que, además de retener agua, influye en la reducción de la concentración de iones tóxicos, como el sodio y el cloro (Ashraf *et al.*, 2010). La succulencia, ya sea en hojas o tallos, es una característica que se ha establecido en los últimos cinco

millones de años debido a una estabilización ambiental en las regiones áridas que generó la aceleración de la evolución en especies reproductivamente aisladas, lo que creó una fuerte fuerza selectiva en las poblaciones ancestrales (Landrum, 2002). Mediante diferentes estudios se ha comprobado que al aumentar la concentración de sales en el suelo (sobre todo de sodio) aumenta la succulencia en hojas de diferentes especies, con lo cual denota una dependencia entre este rasgo y las características del suelo (Longstreth & Nobel, 1979; Park *et al.*, 2009). Si bien en algunos casos, como en los cactus, la succulencia es fácilmente identificable, en otras especies no lo es tanto; es por esto que se debe entender al carácter como de tipo continuo desde las suculentas hasta las que no lo son (Ogburn & Edwards, 2010). De esta forma la succulencia es definida en términos de la habilidad de las plantas para funcionar y sobrevivir en su hábitat particular, más específicamente como una herramienta estratégica en el uso del agua (Ogburn & Edwards, 2010).

Otras características adaptativas consideradas importantes son las estructuras secretoras de sal y las vías fotosintéticas. La presencia de tricomas secretores de sal y glándulas de sal ha sido citada como distintiva para halófitas. Los primeros son muy frecuentes en *Atriplex* spp. (Chenopodiaceae) y en algunos representantes de la familia Poaceae. Las glándulas de sal se presentan en Poaceae, Aveniaceae, Acanthaceae, Frankeniaceae, Plumbaginaceae y Tamaricaceae, aunque sólo algunos géneros de cada una las poseen (Wahid, 2003). Por otro lado, las rutas fotosintéticas son importantes cuando el agua es limitante, ya sea por sequía física o fisiológica. Las plantas que poseen una vía fotosintética C_4 hacen un uso más eficiente del agua que las que utilizan la vía C_3 ; consecuentemente, para tasas equivalentes de fotosíntesis en climas idénticos, las plantas C_4 no necesitan absorber ni transportar la misma cantidad de agua que las C_3 . La demanda hidráulica se ve reflejada en la estructura del xilema, donde una reducción en el transporte de agua en plantas C_4 afecta las características fácilmente observables del xilema, como por ejemplo tamaño de los vasos, esencialmente su diámetro (Kocacinar & Sage, 2003).

El objetivo de esta tesis ha sido analizar la morfología y anatomía de las especies vegetales que conforman la comunidad halófila que se desarrolla en el Salitral de la Vidriera, ambiente que presenta características geográficas y ambientales particulares. Así también a partir de este análisis se determinó de qué manera las especies vegetales, relacionadas filogenéticamente o no, se adaptaron a este ambiente hostil y qué caracteres anatómicos favorecen el aumento de la capacidad competitiva de las especies. Se analizó cómo el gradiente de salinidad afecta su distribución espacial y a través de dicha relación se establecieron posibles bioindicadores que permiten estimar el grado de salinidad del suelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

I. Área de estudio

El área de estudio, Salitral de la Vidriera y su zona aledaña, está ubicada entre los 38°46' y 38°52' de latitud sur y 62°34' y 62°20' de longitud oeste. Se encuentra situada aproximadamente a 30 kilómetros de la ciudad de Bahía Blanca, Partido de Villarino, Prov. de Buenos Aires, y corresponde a la provincia fitogeográfica del Espinal dentro del distrito del Caldén (Cabrera, 1971).

La zona presenta microrrelieves, con elevaciones del terreno por la acumulación de sedimentos y material de detritos, y hondonadas formadas por el escurrimiento del agua de lluvia (Melo *et al.*, 2003; Benedetti *et al.*, 2010). El clima en la zona, en general, es templado y seco. Enero y julio son los meses de temperaturas extremas promedio. La variación climática estacional se presenta con una estación fría (el invierno), y una cálida (el verano); mientras que, primavera y otoño son estaciones de transición. Las precipitaciones anuales oscilan comúnmente entre 400 y 500 mm, rangos considerados de ambientes secos. La evapotranspiración potencial media anual calculada por el método de Thornwaite, es de 747 mm, mientras que, la evapotranspiración real media anual es de 566,2 mm (Bonorino, 1970).

La vegetación en la zona se encuentra distribuida en parches. Estos son entendidos como la unidad elemental del mosaico paisajístico y tienen atributos particulares tanto estructurales como funcionales (Benedetti *et al.*, 2010). En la zona del Salitral de la Vidriera, los parches (estratos o unidades) están representados por asociaciones de plantas halófilas y xerófilas de composición florística bien definida (Benedetti *et al.*, 2010).

La flora de la zona está representada por 161 especies vegetales correspondientes a 35 familias botánicas (C. B. Villamil, comunicación personal) (Gráfico 1), con diferentes estatus en relación con su origen y distribución fitográfica en Argentina (endémicas, nativas, introducidas, adventicias o naturalizadas), predominando las especies nativas y adventicias.

II. Muestreo de especies vegetales

El muestreo de las especies vegetales se realizó en cinco unidades florísticas luego de censos de reconocimiento del área y muestreos preliminares realizados por la autora y por C. B. Villamil (comunicación personal). Dichas unidades florísticas se caracterizan por:

- Unidad 1: dominada por *Geoffroea decorticans* (Fig. 1 A), presenta características de ambiente xerófilo.
- Unidad 2: codominada por *Allenrolfea patagonica*, *Cyclolepis genistoides* y *Sarcocornia perennis* (Fig. 1 B-C), presenta características de ambiente halófilo y xerófilo.
- Unidad 3: zona desmontada (Fig. 1 D-E), se observan etapas tempranas de la sucesión vegetal con aparición de diferentes especies efímeras.

- Unidad 4: habitada exclusivamente por *Heterostachys ritteriana* (Fig. 1 F), ambiente halófilo.
- Unidad 5: zona codominada por *Atriplex undulata*, *Cyclolepis genistoides* y *Sarcocornia perennis* (Fig. 1 G-H), presenta características de ambiente halófilo y xerófilo.

Dentro de cada unidad, el muestreo de las especies vegetales se llevó a cabo a través de transectas de 10 m, trazadas desde un camino de acceso tomado como referencia (RN 3 Sur; caminos vecinales). Las especies de interés no incluidas en los muestreos al azar, y que fueron consideradas valiosas para el estudio ya sea por su carácter de endémicas o por no ser habitantes típicos de salitrales, se muestrearon de forma exhaustiva y puntual dentro del área de estudio (Cuadro 1).

Se coleccionaron 35 especies pertenecientes a 14 familias de Dicotiledoneae y 1 familia de Monocotiledoneae (Gráfico 1, Cuadro 1), siendo la mayor parte de éstas endémicas o nativas de Argentina (Gráfico 2) y correspondiendo mayormente a especies de hábito arbustivo y herbáceo (Gráfico 3).

La recolección del material se realizó durante un lapso de cuatro años en diferentes estaciones (otoño, primavera y verano), de manera de coleccionar cada especie en su fase reproductiva, condición indispensable para su correcta identificación taxonómica. Las especies coleccionadas fueron determinadas por la autora y por C. B. Villamil, director del Herbario del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur (BBB); estos ejemplares están depositados en el Herbario BBB y duplicados, en el herbario personal de la autora. Tanto las familias botánicas como las especies estudiadas siguen la taxonomía propuesta por Zuloaga *et al.* 2008. Durante los muestreos se recopilaban, además, datos de interés sobre el estado de la vegetación, los cuales contribuyeron a la comprensión de la dinámica del ambiente.

III. Tratamiento del material vegetal para los estudios anatómicos

De cada especie vegetal se recolectaron exclusivamente hojas y tallos vegetativos (sólo para *Limonium brasiliense* se estudió además el tallo floral) por ser éstos los órganos que exhiben mayor diversidad de caracteres morfoanatómicos (Dickson, 2000). El material coleccionado fue fijado y conservado en FAA (formol-alcohol-ácido acético glacial). Los tallos de las especies que poseen hojas adpresas fueron desprovistos de las mismas para asegurar una buena fijación e infiltración. Para el estudio anatómico, las muestras se deshidrataron en una serie de concentración creciente de alcohol etílico-alcohol butílico terciario, se infiltraron en parafina e incluyeron en Paramat (Johansen, 1940). Para las secciones se utilizó la parte media de las hojas y/o folíolos y la zona del tercer al sexto (en algunos hasta el décimo) entrenudo de los tallos. Se realizaron cortes transversales, seriados en algunos tallos, y longitudinales; ambos tipos de cortes fueron de 10 µm,

utilizándose un micrótopo rotativo Reichert-Jung. Los tacos de hojas y tallos de especies con alta proporción de tejidos lignificados (y por lo tanto más resistentes al corte), fueron sumergidos en agua tibia durante 12-48 h previas a su sección. Posteriormente se tiñeron con safranina-fast green, procediéndose, luego, al montaje de los mismos con bálsamo de Canadá. En algunos casos se realizaron disociados débiles (Gattuso & Gattuso, 1999) de los órganos para el estudio de tipos celulares y/o estructuras específicas.

Se efectuaron pruebas microquímicas accesorias (reactivo de Lugol, sulfato férrico, azul de cresil y Sudán IV) (D'Ambrogio de Argüeso, 1986) para la identificación de diferentes sustancias ergásticas presentes en las muestras, como por ejemplo: almidón, taninos, mucílagos y aceites esenciales.

Para el estudio de las características epidérmicas vistas en superficie, hojas o folíolos y tallos fueron procesados separadamente. Se excluyeron de este estudio las hojas extremadamente reducidas de cuatro especies debido a la imposibilidad de aislarlas, las hojas densamente pilosas de una especie, en la que los tricomas impidieron la observación del resto de las células epidérmicas y los tallos de tres especies con hojas adpresas debido al grado de fusión de éstas con el primero. En las especies con hojas crasas, se realizaron cortes manuales paralelos a la superficie de la hoja y se extrajo con pinceles y pinzas parte del mesofilo para una adecuada observación de la epidermis. En las restantes especies, las muestras fijadas en FAA, fueron tratadas con la técnica de Metcalfe (D'Ambrogio de Argüeso, 1986) o sometidas a un proceso de diafanizado (Dizeo de Strittmatter, 1973) según las características de cada una; la diafanización, se llevó a cabo con un tiempo reducido de hervor (dos o tres minutos en la solución de hidróxido de sodio y alcohol 90°). Se utilizó safranina como coloración de contraste y se realizó un montaje semipermanente en gelatina-glicerizada. Los estomas fueron clasificados de acuerdo a Metcalfe & Chalk (1979). Las hojas o folíolos de las especies que presentan cristales de oxalato de calcio de tamaño mayor a 5 μm y no enmascarados por la presencia de taninos u otros pigmentos, fueron diafanizadas para el estudio de sus macropatrones. Para esto, fueron montadas enteras en un portaobjetos y observadas en sentido acrópetalo y centrípeto de manera de poder describir la distribución de los cristales. La ubicación de los mismos se determina en base al orden de las nervaduras propuesta por Hickey (1974). Para la clasificación de las drusas de oxalato de calcio se utilizó la propuesta por Pérez Cuadra & Hermann (en prensa).

Se analizaron aproximadamente cinco a diez muestras de cada órgano por cada especie estudiada. Se estudió el material en microscopio compuesto Zeiss, bajo luz normal y polarizada, y las observaciones se registraron mediante microfotografías digitales.

Las hojas de las especies que presentan tricomas secretores de sal o glándulas de sal fueron observadas con microscopio electrónico de barrido (MEB) para estudiar detalles específicos de estas estructuras, así como también de otras características superficiales como pelos, papilas y ornamentaciones en la cutícula. Para ello se seleccionaron hojas

maduras, se deshidrató el material en una serie creciente de alcohol etílico (50%, 70%, 95%, 100%), transfiriéndose, luego, a acetona. Posteriormente se llevaron a punto crítico con dióxido de carbono, se fijaron a soportes con pintura de plata y se metalizaron con oro (30 nm). Las observaciones y fotografías se realizaron en un microscopio LEO/EVO 40 VP a 7 kV.

Tanto el material fijado como los preparados (semipermanentes y permanentes) de todas las especies estudiadas se encuentran depositados en la Histoteca de la Cátedra de Biología de Plantas Vasculares.

IV. Muestreo de suelo

El muestreo de suelo se realizó en las cinco unidades de vegetación descritas anteriormente. Debe destacarse que estas unidades se encuentran en la zona del área de estudio menos afectada por la acción antrópica, por lo que fue seleccionada especialmente para el análisis de las características edáficas y su relación con la vegetación suprayacente. Para los muestreos se tomó en cuenta que al menos siete días antes no hubiera precipitado en la zona, ya que esto afecta la distribución de sales en el suelo con su consecuente efecto en el análisis. Se realizaron muestreos en primavera, verano y otoño, obteniéndose entre tres y seis réplicas. Estas réplicas se tomaron al azar en la capa superficial del suelo (0-40 cm) de cada unidad florística sobre las mismas transectas trazadas para el muestreo de las especies vegetales. Cada sitio fue identificado con sus coordenadas geográficas correspondientes. A cada muestra se le retiraron todos los restos de material vegetal remanente y se empaquetaron en bolsas plásticas debidamente rotuladas. Dichas muestras fueron remitidas a la Estación Experimental del INTA Hilario Ascasubi, lugar que cuenta con un Laboratorio de Suelos y Aguas, donde se evaluó la conductividad eléctrica, pH, concentración de calcio, magnesio y sodio. En cada una de las unidades, y paralelamente al muestreo de suelo, se registró la presencia/ausencia de las especies estudiadas anatómicamente (Cuadro 1) a fin de evaluar su potencial uso como bioindicadores de salinidad.

Gráfico 1. Representatividad de especies (agrupadas por familias) seleccionadas para el estudio anatómico con respecto al número total de especies y familias reportadas para la zona.

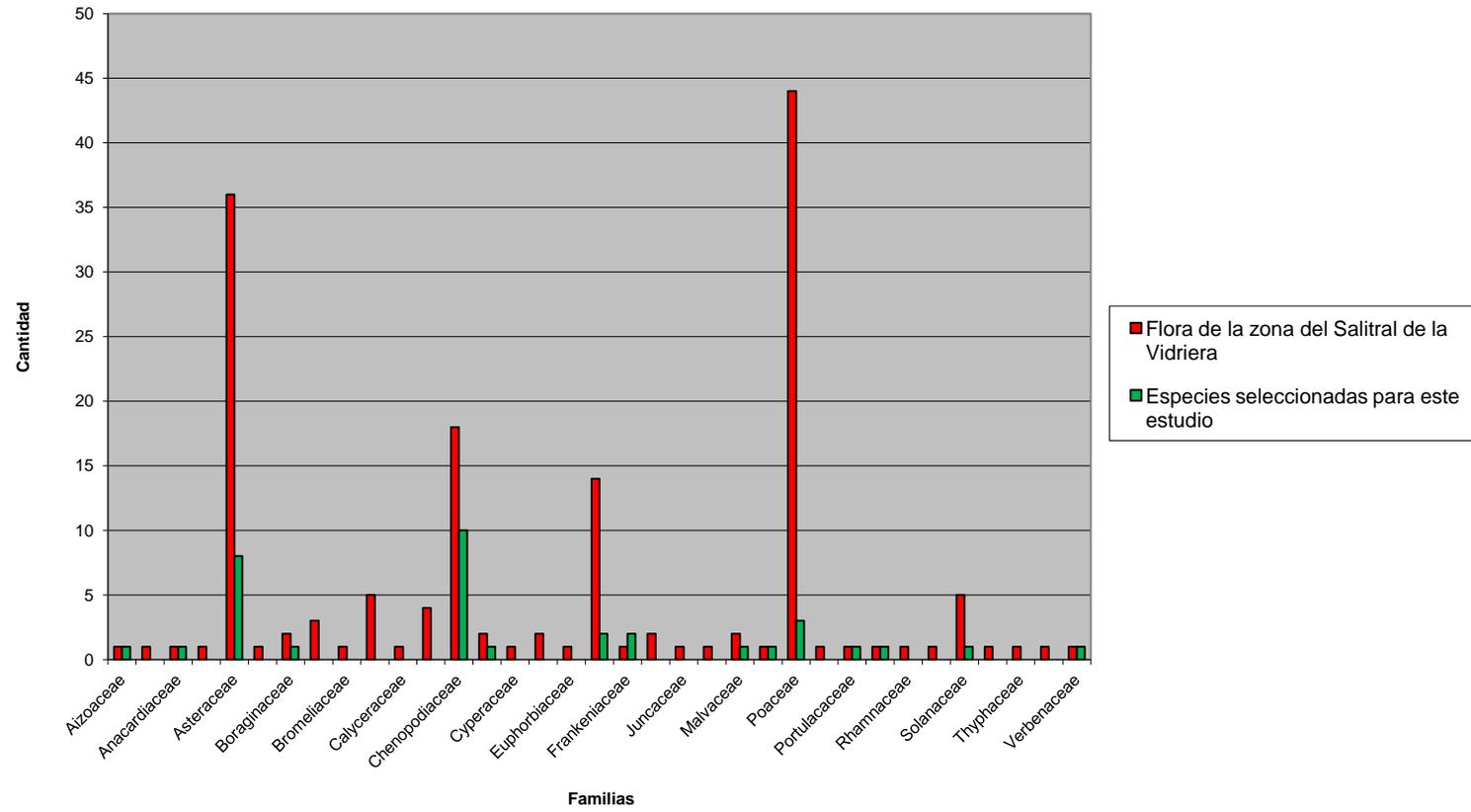
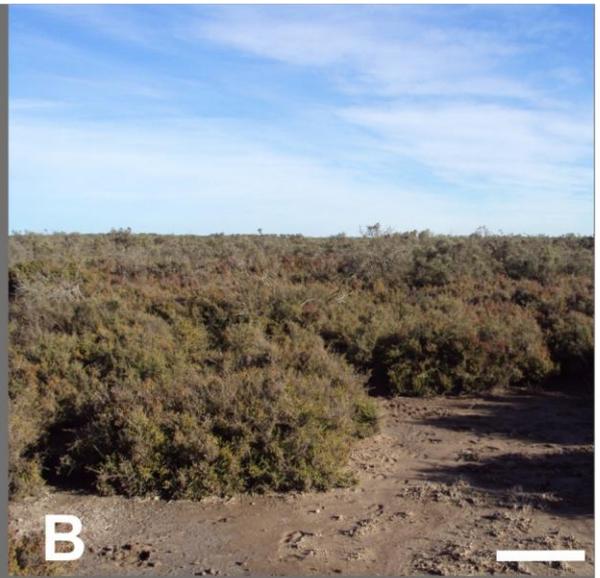
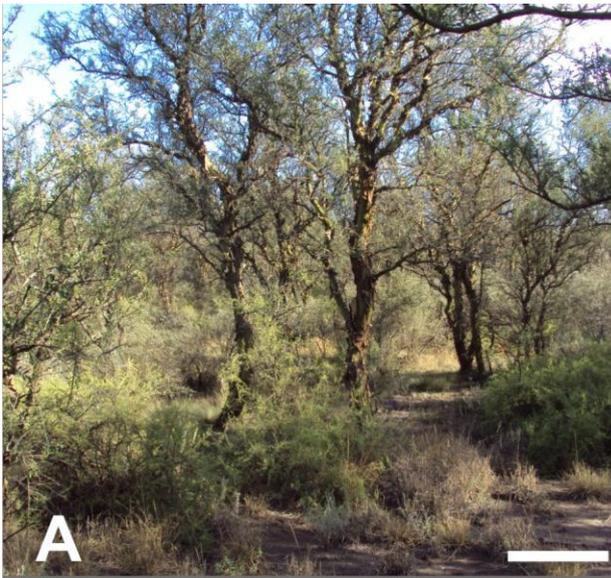


Figura 1. Aspecto de la vegetación en la zona de muestreo. A, Unidad dominada por *Geoffroea decorticans*. B-C, Unidad codominada *Allenrolfea patagonica*, *Cyclolepis genistoides* y *Sarcocornia perennis*. D-F, Unidad desmontada donde se encuentran gran cantidad de especies efímeras. F, Unidad de *Heterostachys ritteriana*. G-H, Unidad codominada por *Atriplex undulata*, *Cyclolepis genistoides* y *Sarcocornia perennis*. Barras: A-H, 50 cm.



Cuadro 1. Distribución de las especies estudiadas en cada una de las unidades del paisaje florístico de la vegetación de la zona.

		Unidad 1	Unidad 2	Unidad 3	Unidad 4	Unidad 5	Muestreo puntual
Aizoaceae	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.						X
Anacardiaceae	<i>Schinus</i> L. sp.		X				
Asteraceae	<i>Baccharis spartioides</i> (Hook. & Arn. ex DC.) J. Remy		X	X			
	<i>Baccharis tenella</i> Hook. & Arn.			X			
	<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.			X			
	<i>Chuquiraga erinacea</i> D. Don	X					
	<i>Cyclolepis genistoides</i> D. Don	X	X			X	
	<i>Grindelia brachystephana</i> Griseb.			X			
	<i>Hymenoxys cabreriae</i> K. L. Parker			X			
	<i>Senecio pampeanus</i> Cabrera			X			
Boraginaceae	<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	X					
Chenopodiaceae	<i>Allenrolfea patagonica</i> Moq. (Kuntze)		X			X	
	<i>Atriplex suberecta</i> I Verd.						X
	<i>Atriplex undulata</i> (Moq.) D. Dietr.		X			X	
	<i>Heterostachys olivascens</i> (Speg.) Speg.						X
	<i>Heterostachys ritteriana</i> (Moq.) Ung.-Sternb.				X		
	<i>Nitrophila australis</i> Chodat & Wilczek						X
	<i>Sarcocornia perennis</i> (Mill.) A. J. Scott	X	X	X		X	
	<i>Suaeda argentinensis</i> A. Soriano					X	
	<i>Suaeda divaricata</i> Moq.						X
	<i>Suaeda patagonica</i> Speg.						X
Convolvulaceae	<i>Cressa truxillensis</i> Kunth	X					
Fabaceae	<i>Geoffroea decorticans</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart	X					
	<i>Prosopis strombulifera</i> (Lam.) Benth.	X					
Frankeniaceae	<i>Frankenia juniperoides</i> (Hieron.) M. N. Correa		X			X	
	<i>Frankenia pulverulenta</i> L.			X			
Malvaceae	<i>Sphaeralcea australis</i> Speg.	X					
Plumbaginaceae	<i>Limonium brasiliense</i> (Boiss.) Kuntze					X	
Poaceae	<i>Melica argyrea</i> Hack.						X
	<i>Pappophorum phillippianum</i> Parodi			X			
	<i>Trichloris crinita</i> (Lag.) Parodi			X			
Portulacaceae	<i>Grahamia bracteata</i> Hook. & Arn.		X				
Ranunculaceae	<i>Clematis montevidensis</i> Spreng.						X
Solanaceae	<i>Solanum tweedianum</i> Hook.			X			
Verbenaceae	<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) Tronc.	X					

Gráfico 2. Estatus (endémica, nativa, introducida, adventicia, naturalizada) de las especies colectadas para su estudio anatómico (las especies se presentan agrupadas por familia botánica).

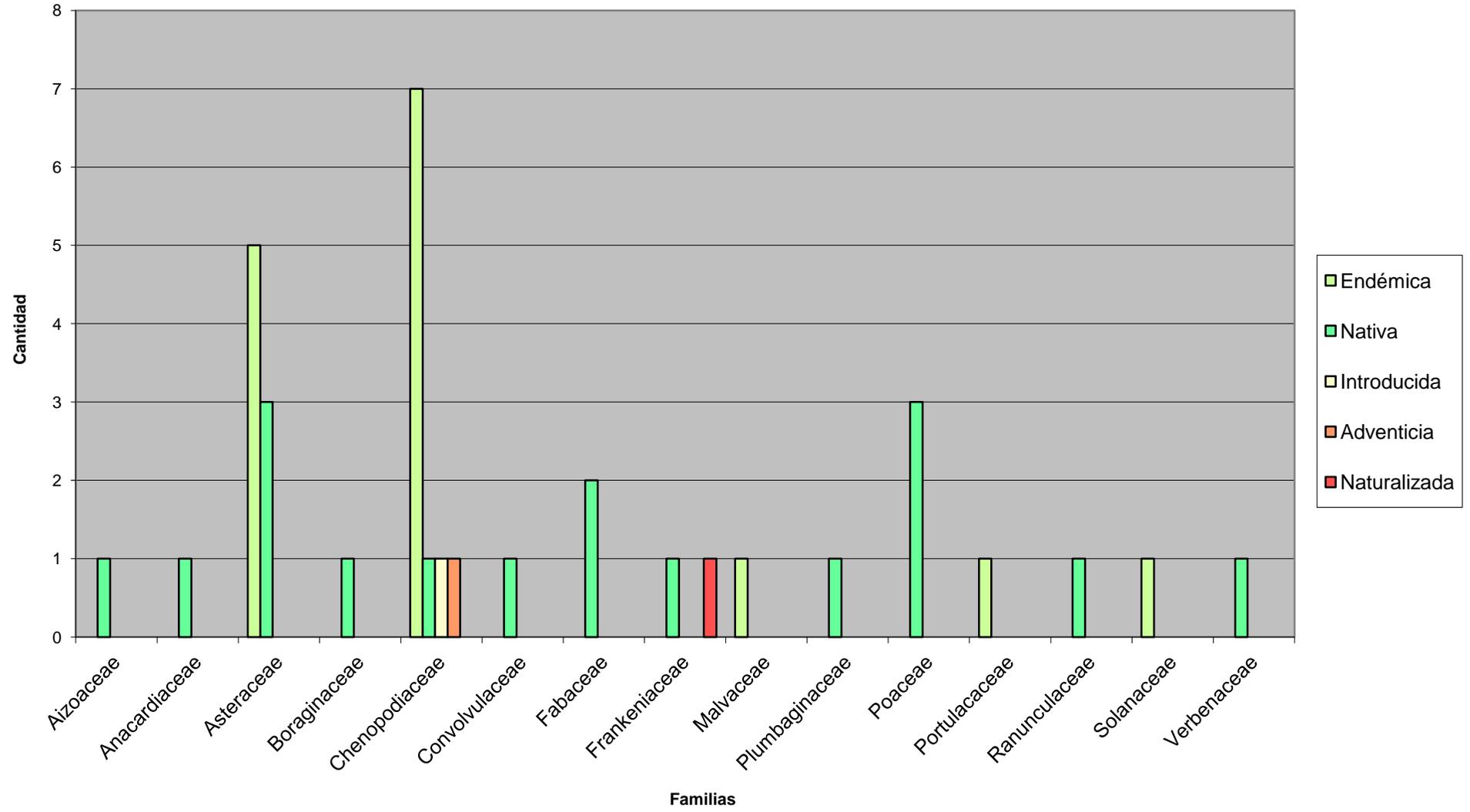
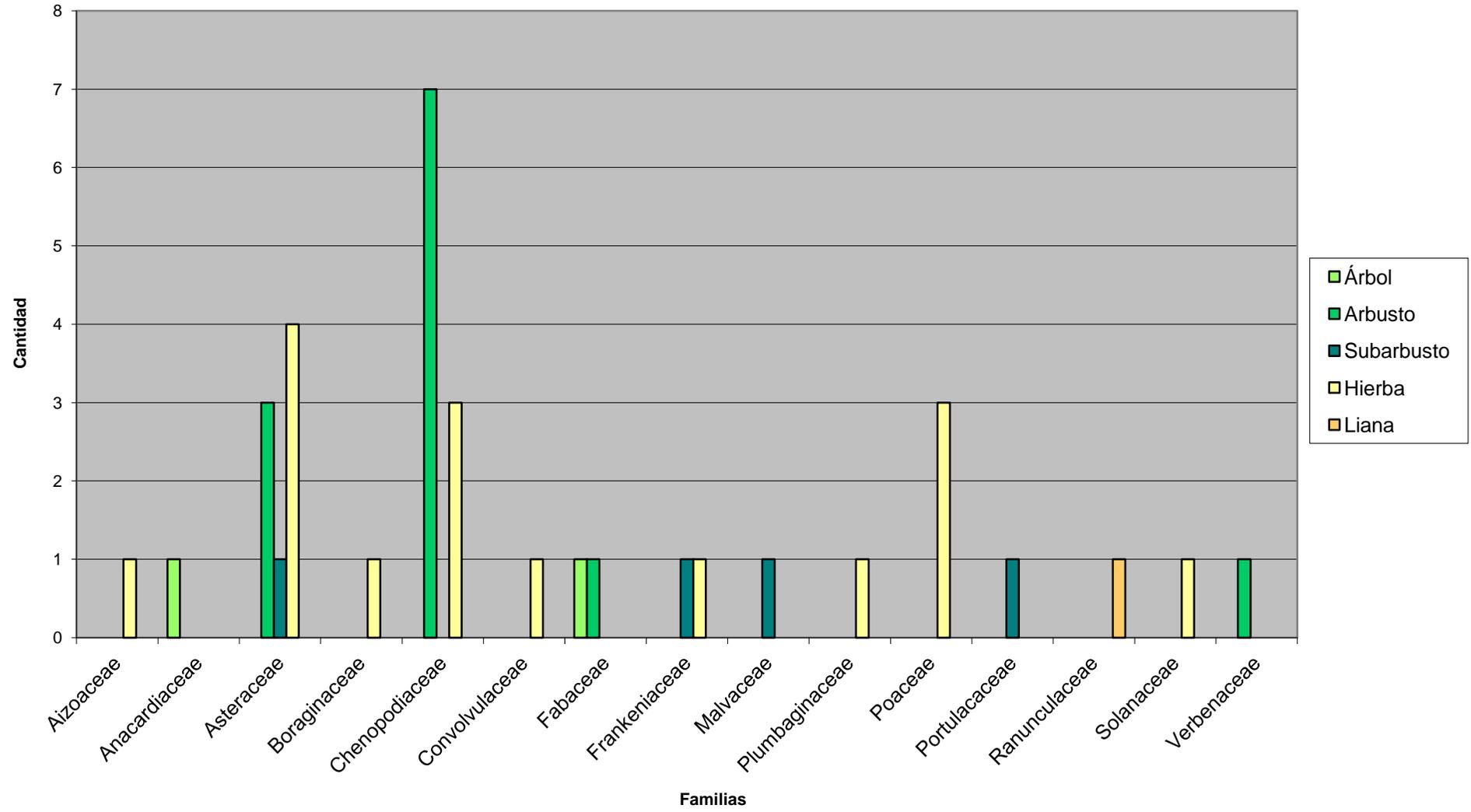


Gráfico 3. Hábito de las especies colectadas para su estudio anatómico (las especies se presentan agrupadas por familia botánica).



RESULTADOS

Los resultados se presentan en dos secciones. En la Sección I se detallan las descripciones de la anatomía vegetativa de las especies estudiadas, donde tanto las familias botánicas como las especies dentro de cada una se encuentran ordenadas alfabéticamente. En la Sección II se describe la relación entre las especies vegetales y las características del suelo, destacando su potencial uso como bioindicadoras de salinidad.

Debe aclararse que en la Sección I, las estructuras morfológicas y/o anatómicas son descritas en la vista o sección (superficial o corte transversal) donde se observan todas sus características diagnósticas, siendo sólo mencionadas sin mayor detalle en la restante. Se aclara también que cuando se hace referencia a papilas se toma la definición *sensu lato* según el criterio de Metcalfe & Chalk (1979).

I. Anatomía vegetativa

AIZOACEAE

Sesuvium portulacastrum (L.) L.

Fig. 2 A

Hoja

Caracterización y macropatrón de cristales

Drusas de gran tamaño, tipo A₁ (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha), se observan esencialmente en las áreas intercostales (Fig. 2 B); en algunos casos pueden hallarse en la cercanía de los nervios menores (Fig. 2 B). Se presentan en mayor cantidad en la base de la hoja, disminuyendo en sentido acrópeto. No se observó variación en la densidad en sentido centripeto.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas presentan dos morfologías: redondeadas a ovals (grandes, reservantes de agua) (Fig. 2 C) y poligonales (notoriamente más pequeñas que las anteriores) (Fig. 2 C); ambas de paredes lisas (Fig. 2 C). Los estomas, en ambas epidermis, son anomocíticos y laterocíticos y se encuentran distribuidos al azar entre las células epidérmicas poligonales (Fig. 2 C).

Anatomía

La sección transversal de la lámina es ovalada.

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas reservantes de agua (isodiamétricas) presentan el doble o triple de la altura de las células epidérmicas restantes, éstas últimas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 2 D-E). La pared tangencial externa está algo engrosada siendo las demás delgadas. Los estomas, con desarrollo a nivel de las células epidérmicas cuadrangulares a rectangulares (Fig. 2 D), presentan proyecciones cuticulares

en la cara tangencial externa de las células oclusivas; la cámara subestomática es amplia (Fig. 2 D). El mesofilo es céntrico, con tres a cuatro capas de clorénquima tanto hacia adaxial como abaxial (Fig. 2 E), formado por células, en general, alargadas, de paredes lobuladas (Fig. 2 D-E). Se observa además tejido acuífero compuesto por dos a tres capas de células también alargadas y de paredes lobuladas (Fig. 2 E) y, en algunos casos, con escasos cloroplastos. En este último tejido se encuentran las drusas tipo A₁ mencionadas anteriormente. Se observa un haz vascular colateral central y nueve a trece haces menores a cada lado del primero (Fig. 2 E); sólo el haz central presenta un casquete de células colenquimáticas junto al floema, mientras que ninguno posee vaina diferenciada. Los haces vasculares que se ven en los márgenes de la hoja se encuentran levemente girados, de manera tal que el xilema se dispone hacia dicho margen o, en algunos casos, hacia la epidermis abaxial y no hacia la epidermis adaxial.

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Al igual que lo descrito para la hoja se observan dos tipos de células epidérmicas: isodiamétricas grandes (también reservantes de agua) y rectangulares (con su eje principal paralelo al eje mayor del tallo), ambas de paredes lisas. Entre las células rectangulares hay estomas anomocíticos, distribuidos en hileras.

Anatomía

El tallo es de sección transversal ovalada.

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas, de características similares a las descritas para la hoja (Fig. 2 F-G), presentan la pared tangencial externa más engrosada que en dicho órgano (Fig. 2 G). Los estomas se encuentran a nivel de las células epidérmicas no reservantes de agua; la cámara subestomática es pequeña. Se observan siete capas de tejido clorénquimático (Fig. 2 F-G) de células redondeadas y con paredes lobuladas (Fig. 2 G). Estas células, de tamaño creciente en dirección centripeta, delimitan conspicuos espacios intercelulares (Fig. 2 F-G). Las células de tejido acuífero próximas al clorénquima contienen escasos cloroplastos (Fig. 2 G), que disminuyen en cantidad hasta desaparecer en torno a los haces vasculares; de la misma forma disminuye el tamaño de las células de este tejido (Fig. 2 F). Tanto el clorénquima como el tejido acuífero presentan drusas similares a las descritas para la hoja. La estela está formada por dieciocho a veinte haces vasculares colaterales; los doce centrales se presentan en grupos de seis enfrentados entre sí (Fig. 2 F) y los restantes, menores, mantienen su individualidad en los extremos del cilindro vascular (Fig. 2 F). Todos poseen casquetes de colénquima angular hacia el floema (Fig. 2 H). A partir del tercer entrenudo se observa cambium interfascicular y xilema secundario originado por el mismo (Fig. 2 H). La médula está formada por células

parenquimáticas isodiamétricas, de paredes delgadas y algo lobuladas (Fig. 2 F) que también contienen algunas drusas similares a las mencionadas para las restantes regiones del tallo.

ANACARDIACEAE

Schinus L. sp.

Fig. 3 A-B

Hoja

Caracterización y macropatrón de cristales

Drusas de tipo A_1 (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha) se disponen en hileras (de dos a ocho cristales) principalmente a los lados del nervio medio, lo mismo ocurre en los nervios mayores (Fig. 3 C). Estas drusas también se encuentran en cercanía de los nervios menores (Fig. 3 C) y algunas, en las áreas intercostales. La cantidad de drusas disminuye en sentido acrópeto (no se observan en el ápice de la hoja), la mayor cantidad se encuentra en la zona cercana al nervio central no hallándose ninguna hacia los márgenes de la lámina (Fig. 3 C).

Epidermis vista en superficie

Cutícula finamente estriada. Las células epidérmicas presentan dos morfologías: irregulares y de paredes onduladas más frecuentes en la epidermis adaxial, y poligonales de paredes lisas (Fig. 3 D). Las hojas son anfiestomáticas; los estomas de tipo anomocítico, están rodeados por las células epidérmicas poligonales (Fig. 3 D), y se encuentran distribuidos al azar (Fig. 3 D). En la epidermis abaxial sobre el nervio medio y en la base de la lámina, se observan tricomas eglandulares unicelulares.

Anatomía

La sección transversal de la lámina es rectangular con márgenes redondeados.

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 3 E-F) con la pared tangencial externa apenas engrosada (Fig. 3 F). En la zona del nervio medio, sobreelevada tanto hacia adaxial como abaxial, las células epidérmicas son isodiamétricas (Fig. 3 E), más pequeñas en la cara abaxial (Fig. 3 E). Los estomas se ubican a igual nivel que las células epidérmicas restantes (Fig. 3 E). Las células oclusivas presentan una prolongación cuticular en la pared tangencial externa; la cámara subestomática es reducida (Fig. 3 E). Los tricomas eglandulares son de paredes gruesas y extremo aguzado. A nivel del nervio medio se observa una capa de colénquima angular como tejido de sostén subepidérmico. El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 3 E-F), se observan dos capas de clorénquima en empalizada hacia adaxial (Fig. 3 E-F) y una hacia abaxial (Fig. 3 E-F); los cloroplastos presentan abundantes depósitos de almidón. Las

células del clorénquima esponjoso (Fig. 3 E-F) también contienen cloroplastos con depósitos de almidón. Algunas células de ambos clorénquimas poseen drusas tipo A₁. Se observa un haz vascular central, y un número variable de haces vasculares menores a cada lado del principal, siempre superior a diez. Todos los haces son colaterales y la mayoría posee un gran conducto esquizógeno que se ubica en el floema (Fig. 3 E-F). Todos los haces presentan una vaina parenquimática, pero no tejido de sostén asociado (Fig. 3 E-F).

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es finamente estriada. Las células epidérmicas son isodiamétricas a poligonales, de paredes rectas. Se observan estomas ciclocíticos, distribuidos en hileras.

Anatomía

La sección transversal del tallo es circular (Fig. 3 H).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares (Fig. 3 G), algunas presentan una papila central y sus paredes son engrosadas, principalmente la tangencial externa (Fig. 3 G). Se encuentran escasos estomas de similares características a los observados en las hojas; la cámara subestomática es reducida. La corteza (Fig. 3 G-H) está formada por cinco a siete capas de células parenquimáticas isodiamétricas de paredes algo engrosadas, con gran cantidad de taninos (Fig. 3 G); las más cercanas a la epidermis son de mayor tamaño (Fig. 3 G) y poseen algunos cloroplastos. En estrecha relación con el floema, se encuentran conductos esquizógenos (similares a los hallados en las hojas) (Fig. 3 G-H). En este tejido conductor se encuentra gran cantidad de células taníferas dispuestas en grupo sin un patrón específico (Fig. 3 G-H). Xilema y floema forman un cilindro continuo (Fig. 3 H) por actividad cambial (Fig. H-I), existiendo en la estructura primaria haces vasculares individuales. La médula es grande (Fig. 3 H), formada por células parenquimáticas isodiamétricas (Fig. 3 H) de paredes algo engrosadas, algunas de las cuales presentan taninos (Fig. 3 H-I).

ASTERACEAE

Baccharis spartioides (Hook. & Arn. Ex DC.) J. Remy

Fig. 4 A

Hoja

Anatomía

La sección transversal es circular (Fig. 4 B).

La cutícula es delgada aunque más gruesa hacia abaxial. Las células epidérmicas son en general isodiamétricas a cuadrangulares (Fig. 4 B), con las paredes tangenciales algo

engrosadas. Las hojas son anfistomáticas y los estomas se pueden encontrar tanto a igual nivel que las células epidérmicas restantes como sobreelevados (Fig. 4 C); esta última posibilidad es más frecuente en la epidermis adaxial. Las células oclusivas poseen proyecciones cuticulares en sus paredes tangenciales (externa e interna) (Fig. 4 C). La cámara subestomática es, en general, amplia (Fig. 4 B). En ambas epidermis se observan tricomas glandulares multicelulares uniseriados; las células que los componen, de paredes delgadas, aumentan de tamaño desde la zona proximal a la distal, y la terminal presenta una o dos pequeñas drusas tipo A_1 (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha). Los tricomas se disponen de manera agregada constituyendo nidos. El mesofilo es de tipo céntrico (Fig. 4 B); se observan cuatro a cinco capas de clorénquima hacia adaxial y abaxial (Fig. 4 B), conteniendo algunos cristales simples de oxalato de calcio en forma de poliedros rectangulares. Delimitando el clorénquima hacia el interior se presentan células isodiamétricas de paredes delgadas y lobuladas que contienen taninos. Se observa un haz vascular colateral central, con vaina parenquimática y sin tejido de sostén asociado (Fig. 4 B) y uno a dos menores (de características similares) a cada lado de éste (Fig. 4 B) que emiten proyecciones de xilema hacia adaxial. Contiguo al floema y por dentro de la vaina parenquimática de cada haz vascular se desarrolla un conducto esquizógeno de tamaño similar al del haz o, en algunos casos, algo mayores (Fig. 4 B).

Tallo

Epidermis vista en superficie

Presenta una cutícula levemente estriada. Las células epidérmicas son poligonales, de paredes lisas (Fig. 4 D). Se observan estomas ciclocíticos (Fig. 4 D, F), ubicados en hileras paralelas al eje mayor del órgano y nidos pilosos mixtos formados por tricomas glandulares y eglandulares de tipo látigo, en ambos casos multicelulares (Fig. 4 D, F).

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular a ovalada y es estriado con costillas poco pronunciadas (Fig. 4 E).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas poseen dos morfologías: sobre las costillas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 4 J) y sobre los valles piriformes (Fig. 4 J), éstas últimas más pequeñas que las anteriores (Fig. 4 J); en ambos casos pueden encontrarse una o varias papilas por célula. Todas poseen la pared tangencial externa engrosada (Fig. 4 J). Los estomas están ubicados a igual nivel que las células epidérmicas (Fig. 4 J), y sus células oclusivas presentan proyecciones cuticulares hacia la cara tangencial externa (de mayor tamaño) e interna. En general, los estomas se encuentran sobre las costillas presentando una cámara subestomática pequeña (Fig. 4 J). Los tricomas glandulares pueden ser uni (Fig. 4 G) o biseriados (Fig. 4 H) presentando pequeñas drusas

tipo A₁ en sus células apicales (Fig. 4 G-H); los eglandulares son uniseriados (Fig. 4 I). Las células que forman los tricomas son de paredes delgadas (Fig. 4 G-I). En la corteza, y en relación con las zonas costales, se observan paquetes de clorénquima (Fig. 4 E, J) formados por cuatro a cinco capas de células rectangulares (Fig. 4 J); una vaina de células parenquimáticas limita a los paquetes de clorénquima por los lados y por el interior (Fig. 4 E, J). En similar zona con referencia a los valles, en cambio, a nivel subepidérmico se presentan una a dos capas de colénquima angular y hacia el interior paquetes de células parenquimáticas (Fig. 4 E). En posición cortical más profunda, y en general en relación a los valles, se desarrollan canales esquizógenos de gran tamaño (Fig. 4 E, J). Se reconocen aproximadamente once a quince haces vasculares colaterales. Tanto el cambium fascicular como el interfascicular se ven activos (Fig. 4 E). La médula es grande y está formada por células parenquimáticas de paredes delgadas (Fig. 4 E) que aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 4 E). Algunas de estas células presentan pequeños estiloides de punta roma, cristales poliédricos rectangulares y ovalados solitarios o reunidos en pequeños grupos (Fig. 4 K-L).

Baccharis tenella Hook. & Arn.

Fig. 5 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

Ambas epidermis se encuentran totalmente cubiertas por tricomas eglandulares (Fig. 5 B) de tipo látigo, tricelulares, cuya célula terminal es de gran longitud.

Anatomía

La sección transversal de la lámina es ovalada en forma de V abierta (Fig. 5 C).

La epidermis posee una cutícula delgada (Fig. 5 D). Las células epidérmicas son isodiamétricas a rectangulares (Fig. 5 C), con la pared tangencial externa levemente engrosada (Fig. 5 D). Los estomas, en ambas caras, son pseudo-hundidos (en este trabajo se consideran estomas hundidos a aquellos en los que la pared tangencial externa de las células oclusivas se ubica por debajo del nivel de la pared tangencial interna de las células epidérmicas; pseudo-hundidos, cuando las paredes tangenciales internas de las células oclusivas y epidérmicas se encuentran al mismo nivel mientras que la pared tangencial externa de las células oclusivas está por debajo del nivel de la pared tangencial externa de las restantes epidérmicas, quedando protegidos por una pequeña cámara epiestomática); poseen una cámara subestomática pequeña. Ambas caras de la hoja presentan gran cantidad de tricomas eglandulares (Fig. 5 C) de paredes delgadas. El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 5 C), y el clorénquima en empalizada está formado por dos a cuatro capas de células. Por dentro de éste se encuentran células isodiamétricas con pocos cloroplastos que

conforman el clorénquima esponjoso (Fig. 5 C). En la zona del nervio medio, hacia adaxial y abaxial, el clorénquima en empalizada está interrumpido por tejido acuífero (Fig. 5 C-D). Estas células, escasas hacia adaxial (Fig. 5 C), se continúan en profundidad acompañadas por algunas fibras en número reducido (Fig. 5 D), mientras que hacia abaxial el tejido acuífero está más desarrollado (aproximadamente siete capas celulares) (Fig. 5 C), presentando paredes algo engrosadas. El haz vascular central es colateral (Fig. 5 C-D) y hay de tres a cuatro haces vasculares también colaterales y de menor tamaño a cada lado de éste (Fig. 5 C). El haz vascular central posee una vaina parenquimática incompleta diferenciada sólo en ambos laterales (Fig. 5 D) mientras que los haces menores la presentan completa; ningún haz tiene tejido de sostén asociado (Fig. 5 C-D). Rodeando a los haces vasculares y por fuera de la vaina parenquimática se observan una a dos capas de tejido acuífero formado por células isodiamétricas y de paredes delgadas (Fig. 5 C). Se observa un pequeño conducto esquizógeno hacia abaxial del floema del haz vascular central (Fig. 5 D).

Tallo

Epidermis vista en superficie

Se observa una cutícula lisa. Las células son poligonales de paredes rectas. Los estomas son anomocíticos, dispuestos en hileras. Se observan tricomas eglandulares similares a los descritos para la hoja.

Anatomía

El tallo es de sección pentagonal, con cinco costillas marcadas (Fig. 5 E).

La cutícula es gruesa. Las células epidérmicas que se encuentran sobre las costillas son piriformes a cuadrangulares, presentando en algunos casos una papila central; sobre los valles las células son, en general, cuadrangulares presentando una o varias papilas más pequeñas. Todas las células poseen la pared tangencial externa más engrosada que las restantes (Fig. 5 F). Los estomas pseudo-hundidos (Fig. 5 F), poseen proyecciones cuticulares hacia la cara tangencial externa e interna de las células oclusivas. Se observan tricomas eglandulares en menor cantidad que en las hojas. En las zonas costales se encuentran, en posición subepidérmica, una o dos capas de células parenquimáticas de paredes engrosadas y por debajo de éstas un paquete de fibras en forma de triángulo, cuya base se ubica hacia la epidermis (Fig. 5 E); en la zona intercostal hay cinco a seis capas de clorénquima, formadas por células rectangulares (Fig. 5 E). Rodeando el clorénquima, por ambos lados y hacia el interior, se encuentra una vaina incompleta de tejido acuífero (Fig. 5 E). Por dentro de ésta se observa la endodermis (Fig. 5 G-H) delimitando el cilindro vascular constituido por diez a doce haces vasculares colaterales, todos con casquete de fibras floemáticas (Fig. 5 E). Se observa desarrollo de tejidos vasculares secundarios (Fig. 5 E). La

médula, grande y de forma estrellada (Fig. 5 E), presenta en su parte externa algunas células parenquimáticas con paredes esclerosadas en contacto con el xilema (Fig. 5 E, H). Las restantes células parenquimáticas medulares son isodiamétricas con paredes levemente engrosadas; estas células delimitan espacios intercelulares pequeños y aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 5 E).

Baccharis trimera (Less.) DC.

Fig. 6 A

Esta especie presenta microfilia extrema tomando la función fotosintética las alas caulinares.

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa, las células epidérmicas son poligonales alargadas (Fig. 6 B-C), de paredes rectas (Fig. 6 B-C). Los estomas, en ambas epidermis, son ciclocíticos (Fig. 6 B) y anisocíticos (Fig. 6 C), ambos distribuidos al azar (Fig. 6 B). Se encuentran tricomas glandulares y eglandulares dispuestos en nidos mixtos, los primeros multicelulares y los segundos, de tipo látigo, tricelulares (Fig. 6 B-C).

Anatomía de las alas caulinares

La sección transversal del ala es rectangular con los márgenes redondeados.

Sobre la epidermis se observa una cutícula delgada. Las células epidérmicas pueden ser cuadrangulares a rectangulares (Fig. 6 D-G), presentándose una alternancia de los diferentes tipos de células sin un patrón específico (Fig. 6 D). La pared tangencial externa de todas las células epidérmicas está engrosada (Fig. 6 D-G). Los estomas se ubican a igual nivel que las células epidérmicas restantes (Fig. 6 D); la cámara subestomática es pequeña. Se observan tricomas glandulares (Fig. 6 E, G) uni o biseriados y eglandulares, uniseriados (Fig. 6 F); sólo están esclerosadas las paredes de la célula terminal de los tricomas eglandulares. Ambos tipos de tricomas conforman los nidos pilosos. El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 6 D, G). El clorénquima en empalizada está formado por tres a cuatro capas de células, hacia adaxial y abaxial, con un ordenamiento compacto (Fig. 6 D, G); el clorénquima esponjoso se encuentra en posición central ocupando una pequeña franja entre ambas bandas de clorénquima en empalizada. Los haces vasculares son colaterales, de diferentes tamaños, los mayores presentan casquetes de fibras floemáticas (en algunos casos se observan además algunas pocas fibras formando un casquete xilemático) y una vaina de células parenquimáticas bien desarrollada (Fig. 6 D, G); mientras que, los menores sólo poseen vainas parenquimáticas. Algunos haces presentan un conducto esquizógeno entre el floema y la vaina parenquimática (Fig. 6 D, G). La mayoría de los haces vasculares

presentan el xilema hacia una de las epidermis; mientras que, algunos se presentan rotados orientando el xilema de diferentes maneras.

En los extremos de las alas se observan paquetes de fibras.

Anatomía del tallo propiamente dicho

El tallo presenta sección circular con algunas costillas levemente marcadas (Fig. 6 H).

La cutícula es delgada, las células epidérmicas son isodiamétricas a rectangulares (Fig. 6 H-I); las que se encuentran sobre las costillas son más pequeñas que las restantes (Fig. 6 H) y con pequeñas papilas. Todas las células epidérmicas presentan la pared tangencial externa engrosada (Fig. 6 I). Los estomas se encuentran a igual nivel que las células epidérmicas restantes, siendo la cámara subestomática grande. Se observan tricomas glandulares y eglandulares de características similares a los descritos para el ala caulinar. A nivel subepidérmico en las zonas costales se encuentran paquetes de fibras (Fig. 6 H). En los valles se observa clorénquima (Fig. 6 H) formado por tres a cuatro capas de células aproximadamente rectangulares (Fig. 6 I). Más hacia el centro del tallo se observa una vaina de células parenquimáticas de paredes algo engrosadas (Fig. 6 H-I) y por dentro de ésta, una endodermis (Fig. 6 I). Se encuentran entre diez y doce haces vasculares colaterales primarios con casquetes de fibras floemáticas (Fig. 6 H-I); los haces vasculares que se corresponden con las costillas son de tamaño considerablemente mayor que los restantes. Se observa cambium interfascicular e incipiente crecimiento secundario (Fig. 6 H-I). La médula es grande (Fig. 6 H), presenta en su parte externa algunas células parenquimáticas de paredes esclerosadas (Fig. 6 I) que en la zona de contacto con el xilema se entremezclan con las fibras de este tejido (Fig. 6 I). La parte más interna de la médula está formada por células parenquimáticas isodiamétricas de paredes levemente engrosadas, que aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 6 H).

Chuquiraga erinacea D. Don

Fig. 7 A

Hoja

Las hojas son adpresas sólo en su base y convolutas, quedando la cara abaxial más expuesta a las condiciones ambientales, y la adaxial confinada a un surco.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son rectangulares (de forma algo irregular) con su eje mayor paralelo al eje mayor de la hoja; algunas presentan las paredes de los extremos rectas, mientras que en otras son redondeadas, y todas sus paredes son lisas. Sólo se observan estomas anomocíticos en la epidermis adaxial (Fig. 7 B); las células oclusivas son grandes (Fig. 7 B). Los estomas se disponen en hileras con el eje mayor de las células oclusivas perpendicular al eje mayor de la hoja (Fig. 7 B). Presentan tricomas

eglandulares unicelulares (Fig. 7 B) que son notoriamente más abundantes en la epidermis adaxial.

Anatomía

La sección transversal de la lámina es rectangular en forma de U invertida (con los márgenes curvados hacia adaxial) (Fig. 7 C).

La cutícula es gruesa hacia abaxial (Fig. 7 F) y más delgada hacia adaxial. Las células epidérmicas son isodiamétricas a piriformes (Fig. 7 D), las paredes son levemente más engrosadas en la epidermis abaxial que en la adaxial. Los estomas se encuentran a igual nivel que las células epidérmicas restantes y la cámara subestomática es reducida. Los tricomas eglandulares son de paredes esclerosadas (Fig. 7 C-D, F) y extremos romos. Debajo de la epidermis abaxial se encuentra una hipodermis (Fig. 7 C-F) formada por cuatro a cinco capas de fibroesclereidas (Fig. 7 D-E) en la región media de la lámina y un número menor de capas hacia los márgenes (Fig. 7 C) hasta quedar reducida a una sola capa (Fig. 7 F). La hipodermis no se continúa hacia adaxial. El mesofilo es dorsiventral inverso (Fig. 7 C-D), con una a dos capas de clorénquima en empalizada hacia abaxial (Fig. 7 C-D); mientras que, hacia adaxial se encuentra el clorénquima esponjoso que presenta grandes espacios intercelulares (Fig. 7 C-D). Se observa un haz vascular colateral central mayor (Fig. 7 C-D) y tres a cuatro haces menores a cada lado de éste (Fig. 7 C); sólo el central está rodeado por una vaina parenquimática (Fig. 7 D) y ninguno presenta casquetes de tejido de sostén.

Tallo

Epidermis vista en superficie

Presenta características similares a las de la epidermis foliar, aunque sin estomas.

Anatomía

El tallo es de sección transversal ovalada.

La cutícula es gruesa (Fig. 7 H). Las células epidérmicas son isodiamétricas a piriformes con las paredes algo engrosadas (Fig. 7 H). Se observan tricomas eglandulares similares a los descritos para la hoja (Fig. 7 H). La corteza está formada por dos a tres capas de colénquima angular, que se continúan hacia el interior con dieciocho capas de parénquima (Fig. 7 G), las ocho capas más internas de menor tamaño que las anteriores (Fig. 7 G). La estela está formada por diez a dieciséis haces vasculares colaterales (Fig. 7 G) y una médula pequeña de células parenquimáticas redondeadas (Fig. 7 G).

Cyclolepis genistoides D. Don

Fig. 8 A

HojaEpidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Se observan células epidérmicas isodiamétricas o poliédricas, de paredes lisas. En ambas epidermis se encuentran estomas ciclocíticos distribuidos al azar y tricomas glandulares (Fig. 8 B) y eglandulares, ambos multicelulares. Los últimos son de tipo T, el eje mayor de la célula apical es paralelo al eje mayor de la hoja.

Anatomía

La sección transversal de la lámina es rectangular con los márgenes redondeados (Fig. 8 C).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 8 C) con la pared tangencial externa engrosada (Fig. 8 D). Los estomas son pseudo-hundidos (Fig. 8 D) y la cámara subestomática es pequeña (Fig. 8 D). Se observan tricomas glandulares y eglandulares, los primeros son uniseriados y de paredes delgadas, mientras que los segundos son de paredes más gruesas. El mesofilo es isolateral, se encuentran tres a cuatro capas de células de clorénquima en empalizada hacia adaxial y abaxial (Fig. 8 C); las paredes de estas células son onduladas (Fig. 8 D). En la zona central del mesofilo hay clorénquima esponjoso (Fig. 8 C), cuyas células también poseen las paredes onduladas. Los haces vasculares se encuentran inmersos en cuatro a cinco capas de tejido acuífero (Fig. 8 C), formado por células isodiamétricas y de paredes delgadas. Se observa un haz vascular central colateral y entre cinco y siete haces colaterales menores a cada lado de éste (Fig. 8 C). Todos presentan un casquete de fibras floemático y una vaina parenquimática. En el haz vascular central se encuentran algunas fibras formando un casquete xilemático.

TalloEpidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares, de paredes rectas. Los estomas son similares a los foliares, distribuyéndose en hileras paralelas al eje mayor del tallo. Se observan tricomas glandulares y eglandulares, semejantes a los descritos para la hoja, con un patrón de distribución heterogéneo (alternancia de zonas con diferente cantidad de tricomas).

Anatomía

El tallo es de sección circular con costillas marcadas (Fig. 8 E).

Presenta una cutícula gruesa (Fig. 8 F), de mayor grosor en las costillas que en los valles. Las células epidérmicas son más o menos piriformes, con la pared tangencial externa algo engrosada (Fig. 8 F). Los estomas, pseudo-hundidos, se encuentran frecuentemente en las zonas intercostales; la cámara subestomática es reducida. En esta misma zona se observa gran cantidad de tricomas glandulares (Fig. 8 E, G) y eglandulares ambos de paredes delgadas; en algunos de los primeros se encuentran arenas cristalinas en la célula terminal (Fig. 8 H). En las zonas costales a nivel subepidérmico, se observan una o dos capas de colénquima angular (Fig. 8 E-F) que se continúan en profundidad con un grupo más o menos compacto de células parenquimáticas poligonales pequeñas de paredes engrosadas (Fig. 8 E-F). En los valles se encuentra clorénquima (Fig. 8 E), las células de posición subepidérmica son rectangulares; mientras que, las más profundas son isodiamétricas. Se observan aproximadamente dieciséis haces vasculares colaterales (Fig. 8 E); los que coinciden con las zonas costales se ubican levemente más hacia afuera que los de posición intercostal (Fig. 8 E). La médula está formada por células parenquimáticas isodiamétricas de paredes delgadas (Fig. 8 E) que aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 8 E).

Grindelia brachystephana Griseb.

Fig. 9 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

Cutícula estriada. Las células epidérmicas son de formas variables, desde rectangulares a irregulares (Fig. 9 B), en general con paredes lisas (Fig. 9 B). Las hojas son anfiestomáticas, los estomas anomocíticos (Fig. 9 B) se distribuyen al azar (Fig. 9 B); se observan tricomas glandulares multicelulares sólo en la cara abaxial, y eglandulares, uni a tetracelulares, (Fig. 9 B) en ambas caras de la hoja.

Anatomía

La sección transversal de la lámina es rectangular en forma de V abierta con los márgenes redondeados.

Cutícula delgada. La epidermis está formada por células cuadrangulares a rectangulares (Fig. 9 C-F), con la pared tangencial externa apenas engrosada (Fig. 9 C-F). Los estomas se disponen a igual nivel que las células epidérmicas restantes y la cámara subestomática es grande. Se observan tricomas glandulares biseriados con cabeza pequeña unicelular y globosa (Fig. 9 D) en la epidermis abaxial y tricomas eglandulares uniseriados (Fig. 9 C, E) en ambas epidermis. En los eglandulares la célula proximal es grande e isodiamétrica (Fig. 9 E), la terminal presenta el extremo aguzado (Fig. 9 E). Las paredes celulares de los tricomas están algo engrosadas (Fig. 9 E) y en algunos casos esclerosadas (particularmente en los

eglandulares). En la región del nervio medio se forma una costilla sobreelevada tanto hacia adaxial como hacia abaxial (Fig. 9 C). En dicha zona en posición subepidérmica, y hacia ambos lados de la hoja, se observan dos a tres capas de colénquima angular (Fig. 9 C) que se continúan con otras dos a cuatro de parénquima colenquimatoso (Fig. 9 C). El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 9 C, F), se encuentran tres a cuatro capas de clorénquima en empalizada, hacia adaxial y abaxial, con grandes espacios intercelulares (Fig. 9 C, F); el clorénquima esponjoso se ubica en posición central. Se observa un haz vascular colateral central (Fig. 9 C) y quince a diecinueve, también colaterales, a cada lado de éste; todos poseen un conducto esquizógeno entre la vaina parenquimática y el floema (Fig. 9 C, F). En relación a los haces laterales, se observan columnas (de dos a tres hileras) de células parenquimáticas grandes de paredes levemente engrosadas (Fig. 9 F) que se extienden, a partir de sus vainas parenquimáticas, hacia la epidermis adaxial y abaxial (Fig. 9 F).

Tallo

Epidermis vista en superficie

La epidermis caulinar presenta una cutícula estriada, las células epidérmicas son rectangulares (con el eje mayor paralelo al eje mayor del órgano) y de paredes lisas. Los estomas son ciclocíticos, dispuestos aproximadamente en hileras paralelas al eje mayor del tallo. Se observan tricomas eglandulares (Fig. 9 G) en mayor cantidad que en las hojas.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular (Fig. 9 H).

Sobre la epidermis se observa una cutícula delgada. La epidermis está formada por células cuadrangulares a rectangulares, de paredes levemente engrosadas. Se encuentran estomas a igual nivel que las células epidérmicas restantes, los que presentan una cámara subestomática pequeña. Los tricomas eglandulares son similares a los descritos para la hoja (Fig. 9 H). En posición subepidérmica la corteza posee una capa de células de colénquima angular (Fig. 9 H), que se continúa aproximadamente con siete capas de células parenquimáticas (Fig. 9 H) de paredes delgadas y algo lobuladas; estas últimas aumentan de tamaño hacia el centro y se disponen de manera laxa. En la región más interna de la corteza se encuentran conductos esquizógenos (Fig. 9 I), en número variable. El tejido vascular está formado por dieciséis haces colaterales con casquetes de fibras floemáticas (Fig. 9 I). Se observa cambium interfascicular y crecimiento secundario incipiente (Fig. 9 I). La médula es grande y está formada por células parenquimáticas de paredes delgadas y lobuladas (Fig. 9 H) que aumentan de tamaño hacia el centro del órgano (Fig. 9 H). Algunas células poseen pequeños estiloides en su interior, en ciertos casos, de agrupación laxa.

Hymenoxys cabreræ K. L. Parker

Fig. 10 A

HojaEpidermis vista en superficie

La cutícula presenta estriaciones. Se observan células alargadas de formas irregulares y de paredes onduladas (Fig. 10 B). Las hojas, anfiestomáticas, presentan estomas anomocíticos (Fig. 10 B) distribuidos al azar. Los tricomas glandulares son multicelulares (Fig. 10 C) y se distribuyen en ambas epidermis.

Anatomía

La sección transversal de la lámina es rectangular con los márgenes redondeados (Fig. 10 D).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 10 D-E), algunas presentan pequeñas papilas y poseen la pared tangencial externa algo engrosada (Fig. 10 E). Los estomas se ubican a igual nivel que las células epidérmicas restantes (Fig. 10 E); la cámara subestomática es reducida. Se encuentran tricomas glandulares uniseriados de paredes delgadas. El mesofilo es de tipo céntrico, se observan cuatro a cinco capas de células de clorénquima hacia la cara adaxial y abaxial (Fig. 10 D). Hacia el interior se encuentra tejido acuífero constituido por tres a cuatro capas de células en la zona central de la hoja y un número menor de capas hacia los márgenes de la misma (Fig. 10 D). Los tejidos conductores se organizan en un haz vascular colateral central mayor y entre siete y ocho a cada lado de este, también colaterales (Fig. 10 D); todos con vainas parenquimáticas. El haz vascular central (Fig. 10 F), y los dos más próximos al mismo, presentan casquetes de parénquima colenquimatoso hacia el xilema y el floema (Fig. 10 F). Los haces vasculares menores no presentan casquete xilemático y, sólo algunos poseen casquetes floemáticos formados por un escaso número de células.

TalloEpidermis vista en superficie

La cutícula es estriada. Las células epidérmicas son rectangulares con sus paredes lisas. Los estomas son anomocíticos y se ubican en hileras. Se observan tricomas eglandulares en menor proporción que en las hojas.

Anatomía

El tallo es de sección circular con costillas poco prominentes (Fig. 10 G).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares (Fig. 10 G-H), de paredes delgadas (Fig. 10 H). Los estomas son similares a los descritos para las hojas

(Fig. 10 H), con la cámara subestomática reducida (Fig. 10 H); los tricomas glandulares (Fig. 10 G) también son similares a los foliares. La corteza presenta paquetes de clorénquima (Fig. 10 G-H) que alternan con colénquima angular ubicado en las zonas costales (Fig. 10 G); ambos tejidos están formados por tres a cuatro capas de células (Fig. 10 G). La estela consta de dieciséis haces vasculares colaterales, algunos de los cuales se encuentran levemente más desplazados hacia el exterior que los restantes (Fig. 10 G). Todos presentan un casquete de fibras floemáticas (Fig. 10 G, I) y están rodeados, por los lados y hacia el xilema, por una banda de parénquima esclerosado (Fig. 10 G, I). La médula, amplia (Fig. 10 G), está formada por parénquima de células isodiamétricas (Fig. 10 G); las células de esta zona tiende a romperse a la madurez (Fig. 10 G) por lo que los tallos maduros resultan huecos.

Senecio pampeanus Cabrera

Fig. 11 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

La cutícula presenta algunas estriaciones. Las células epidérmicas son de formas irregulares en la cara adaxial (Fig. 11 B); mientras que, en la abaxial son alargadas (Fig. 11 C) con el eje mayor paralelo al eje mayor de las hojas; en ambos casos sus paredes son algo onduladas (Fig. 11 B-C). Se observan estomas anomocíticos en ambas epidermis (Fig. 11 B) distribuidos al azar. En la epidermis abaxial, y hacia los márgenes de la lámina, se encuentran tricomas glandulares multicelulares (Fig. 11 C).

Anatomía

La sección transversal en la zona del nervio medio es triangular invertida con la lámina reducida a pequeñas proyecciones (Fig. 11 D).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares de diferentes tamaños (Fig. 11 D-E), más pequeñas en la epidermis abaxial (Fig. 11 D-E); sólo la pared tangencial externa está apenas engrosada (Fig. 11 E). Los estomas se encuentran a nivel epidérmico (Fig. 11 E); las células oclusivas presentan una proyección cuticular de la pared tangencial externa y la cámara subestomática es reducida. Los tricomas glandulares son uniseriados y de paredes delgadas. En la zona del nervio medio de la hoja, y en posición subepidérmica, se observa una capa de colénquima angular, tanto hacia la cara adaxial como abaxial; hacia adaxial éste se continua en profundidad y hacia los márgenes en una o dos capas de células isodiamétricas con cloroplastos (Fig. 11 D). El mesófilo es dorsiventral (Fig. 11 D-E), con dos a tres capas de clorénquima en empalizada (Fig. 11 E), ocho a diez capas de tejido acuífero (Fig. 11 D-E) y clorénquima esponjoso en cantidad similar al de empalizada. Se observan cinco haces vasculares colaterales (Fig. 11 D),

aproximadamente del mismo tamaño (Fig. 11 D). Los haces vasculares son colaterales; particularmente en los del nervio medio, el central es apenas mayor que los dos contiguos y los más alejados considerablemente más pequeños. Todos los haces están rodeados por una vaina parenquimática (Fig. 11 E-F) y no presentan tejidos de sostén. Entre el floema y la vaina parenquimática de cada haz vascular (excepto en los más pequeños) se encuentra un canal esquizógeno (Fig. 11 D-E).

Tallo

Epidermis vista en superficie

Se observa una cutícula lisa. Las células epidérmicas son rectangulares de paredes rectas, con su eje mayor paralelo al eje mayor del órgano; los extremos de las células pueden ser rectos o aguzados. En cercanías de los estomas las células son algo más cortas tornándose poliédricas en algunos casos. Los estomas, anomocíticos o ciclocíticos, están dispuestos en hileras paralelas al eje mayor del órgano.

Anatomía

El tallo presenta sección circular con costillas más o menos salientes (Fig. 11 G).

La cutícula es delgada. Las células son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 11 G-H), algunas papilosas, y la pared tangencial externa está levemente engrosada (Fig. 11 H). Los estomas se encuentran a nivel epidérmico (Fig. 11 H) y la cámara subestomática es pequeña. En las zonas costales más prominentes se encuentran cuatro a seis capas de células de colénquima angular (Fig. 11 G-H). Alternando con este colénquima angular se observan también cuatro a seis capas de clorénquima formado por células isodiamétricas de variados tamaños (Fig. 11 G-H). El tejido vascular consta de aproximadamente quince haces colaterales (Fig. 11 G). En algunos casos el parénquima entre haces presenta paredes levemente engrosadas (Fig. 11 H). Por fuera del floema y por dentro de la vaina parenquimática de cada haz vascular se observan conductos esquizógenos (Fig. 11 G-H), algunos muy grandes. La médula, amplia, (Fig. 11 G), está formada por células parenquimáticas de paredes delgadas (Fig. 11 G).

BORAGINACEAE

Heliotropium curassavicum L.

Fig. 12 A-B

Hoja

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son de forma irregular (Fig. 12 C), tamaño variable (Fig. 12 C) y paredes onduladas (Fig. 12 C). En ambas epidermis los estomas son

anomocíticos (Fig. 12 C) y están ubicados al azar. Se observan litocistos, en torno a los cuales las células epidérmicas se disponen de manera radiada.

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular con márgenes redondeados.

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares (Fig. 12 D-F), algunas poseen una pequeña papila central (Fig. 12 D-E) y la pared tangencial externa es engrosada (Fig. 12 E). Los estomas son pseudo-hundidos (Fig. 12 F) y la cámara subestomática es grande (Fig. 12 F). Se encuentran litocistos con un cistolito redondeado u ovoide en su interior (Fig. 12 E-F). El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 12 D, F), observándose dos a tres capas de clorénquima en empalizada hacia adaxial (Fig. 12 D, F) y, en general, una hacia abaxial (Fig. 12 D, F); en este tejido se observan grandes espacios intercelulares (Fig. 12 F); en posición central se encuentra el clorénquima esponjoso. Rodeando al nervio medio se observa tejido acuífero (Fig. 12 D) con mayor número de capas hacia abaxial (Fig. 12 D). El haz vascular central es colateral (Fig. 12 D) y hay entre dieciséis y diecisiete haces vasculares menores también colaterales (Fig. 12 F) que se encuentran a cada lado de éste. Todos los haces están rodeados por una vaina parenquimática (Fig. 12 D, F) cuyas células pueden presentar algunos cloroplastos, pero ninguno presenta tejido de sostén asociado (Fig. 12 D, F).

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son rectangulares de extremos rectos o aguzados (Fig. 12 G) y con su eje mayor paralelo al eje longitudinal del tallo. Los estomas son anomocíticos (Fig. 12 G); algunos con las células oclusivas dispuestas de manera perpendicular al eje mayor del tallo. A diferencia de lo descrito para la hoja, las células epidérmicas que rodean a los litocistos (Fig. 12 G), no se disponen de manera radial (Fig. 12 G).

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular (Fig. 12 H).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares (Fig. 12 H-I), algunas papilosas y con la pared tangencial externa engrosada (Fig. 12 I). Los estomas se encuentran a igual nivel que las células epidérmicas restantes (Fig. 12 I), y la cámara subestomática es reducida (Fig. 12 I). Los litocistos, por su desarrollo en profundidad, interrumpen prácticamente el clorénquima subepidérmico (Fig. 12 I) formado por dos a tres capas de células (Fig. 12 H-I) con grandes espacios intercelulares (Fig. 12 I). Algo más hacia el interior se encuentran dos a tres capas de colénquima angular con algunos

espacios intercelulares (Fig. 12 H-I), que se continúan con cinco capas de células parenquimáticas (Fig. 12 H-I), algunas de las cuales presentan gránulos de almidón. No se observaron haces vasculares correspondientes al crecimiento primario aunque pudieron distinguirse los casquetes de fibras floemáticas pertenecientes a los mismos. Los tejidos vasculares forman un cilindro continuo, debido al comienzo del crecimiento secundario, (Fig. 12 H). La médula es grande (Fig. 12 H) y está formada por células parenquimáticas isodiamétricas (Fig. 12 H) que aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 12 H).

CHENOPODIACEAE

Allenrolfea patagonica Moq. (Kuntze)

Fig. 13 A-B

Hoja

Las hojas adpresas (Fig. 13 B) presentan su parte libre (aproximadamente un tercio de su longitud) de forma triangular (Fig. 13 B). La base de las mismas envuelven al tallo; la parte media de esta base es muy gruesa pero las extensiones que rodean al tallo en ambas direcciones decrecen en grosor. Como consecuencia de la posición adpresa de las hojas, la cara adaxial solo expone aproximadamente un tercio de su superficie, mientras que la cara abaxial está casi completamente expuesta al ambiente (Fig. 13 B).

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son aproximadamente isodiamétricas, de tamaño variable. En ambas epidermis se observan estomas ciclocíticos (Fig. 13 C) ubicados al azar, las células subsidiarias (seis) son más grandes (Fig. 13 C) y de paredes más delgadas que el resto de las células epidérmicas. Es común encontrar dos a tres estomas próximos entre sí separados sólo por algunas pocas células epidérmicas.

Anatomía

La sección transversal de la lámina es semicircular (Fig. 13 D).

La cutícula es abundante en la cara abaxial y más delgada en la adaxial. La epidermis está formada por células cuadrangulares papilosas (Fig. 13 D-E), con la pared tangencial externa engrosada (Fig. 13 E). Los estomas son pseudo-hundidos hacia abaxial (Fig. 13 E) y se disponen a nivel epidérmico en la epidermis adaxial donde no hay contacto con el tallo; la cámara subestomática es reducida (Fig. 13 E). El mesofilo es de tipo dorsiventral inverso (Fig. 13 D) con dos a cuatro capas de clorénquima en empalizada hacia abaxial (Fig. 13 D). Este tejido se extiende por debajo de la epidermis abaxial formando una banda semicircular hasta alcanzar la epidermis adaxial (Fig. 13 D). No se diferencia clorénquima esponjoso. Inmediatamente por dentro del clorénquima en empalizada se observan células grandes que constituyen el tejido acuífero que rodean a los haces vasculares (Fig. 13 D). Las células de este tejido son algo isodiamétricas (Fig. 13 D) y varían en tamaño: son generalmente

grandes hacia la cara abaxial (Fig. 13 D) y más pequeñas hacia la cara adaxial de la hoja (Fig. 13 D). Se observan entre siete y nueve haces vasculares dentro del tejido acuífero (Fig. 13 D); los haces se reconocen por los grupos de células floemáticas (Fig. 13 D) ya que el tejido xilemático tiende a confluir formando una estructura central triangular relativamente compacta (Fig. 13 D).

Tallo

Los tallos jóvenes están totalmente cubiertos por hojas (Fig. 13 B), cuyas bases los abrazan, por lo que no se diferencia una epidermis caulinar. En tallos maduros, con crecimiento secundario, las hojas caen quedando éstos desnudos (Fig. 13 B).

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular (Fig. 13 F-G).

En secciones de los primeros entrenudos se encuentran dos a tres capas de células ovales, pequeñas, de paredes engrosadas que constituyen la corteza en contacto con los tejidos foliares (Fig. 13 F-G). Los haces vasculares, entre ocho y doce, son colaterales (Fig. 13 F-G) y se encuentran muy próximos a los tejidos foliares debido a que la corteza es delgada (Fig. 13 F-G). La médula está formada por células parenquimáticas isodiamétricas de paredes delgadas (Fig. 13 F-G). Hacia aproximadamente el séptimo entrenudo se observa todavía la corteza primaria (Fig. 13 G); en porciones relativamente más basales se advierte el máster cambium diferenciado en la zona más interna de la corteza (Carlquist, 2007) (Fig. 13 G), que produce corteza secundaria (formada por células parenquimáticas) hacia afuera y las primeras esclereidas de la matriz esclerenquimática hacia adentro (en esta matriz quedan incluidos los haces vasculares primarios y se desarrollan los secundarios). El parénquima medular se torna aerenquimatoso (Fig. 13 G). Prosiguiendo en sentido basípeto, en el noveno entrenudo se reconocen restos de tejidos foliares que aún recubren al tallo y una corteza primaria conformada por cuatro o cinco capas de células grandes relativamente isodiamétricas y de paredes suberinizadas. Hacia el centro se observan esclereidas corticales (Fig. 13 H) derivadas de la corteza primaria y cuya diferenciación ocurre antes de que comience la actividad del máster cambium. Se disponen en grupos de cinco a quince esclereidas formando una o dos capas de células (Fig. 13 H). Se observan cuatro a diez capas de corteza secundaria (Fig. 13 H), producidas por el máster cambium. Estas últimas células son algo isodiamétricas, de paredes poco suberinizadas y de menor tamaño que las de la corteza primaria. Más avanzado el crecimiento secundario se observa que los grupos de esclereidas corticales delimitan puntos de rotura por donde se fragmenta la corteza primaria (Fig. 13 H) por la tensión debida al aumento en diámetro que producen los tejidos secundarios. Los haces vasculares secundarios (originados a partir del cambium vascular constituido por pequeños grupos de células derivadas del máster cambium (Carlquist, 2007) se encuentran inmersos en la matriz

esclerenquimática (Fig. 13 H) cuyas células se disponen en hileras radiales, mientras que, los primarios rodean a la médula aerenquimatososa.

Atriplex suberecta I Verd.

Fig. 14 A

Hoja

Caracterización y macropatrón de cristales

Se observan drusas, algunas muy grandes, de tipo A₁ (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha). En la base de la hoja se ubican a los lados del nervio medio. En el resto de la lámina, se hallan en las áreas intercostales (Fig. 14 B), observándose un incremento en el tamaño de las mismas hacia el ápice. La cantidad de drusas disminuye en sentido acrópeto y centrífugo.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son poligonales y de paredes lisas (Fig. 14 C). En ambas epidermis se encuentran estomas anomocíticos y anisocíticos, dispuestos al azar y tricomas glandulares multicelulares secretores de sal (Fig. 14 C). Estos tricomas son más abundantes en la epidermis abaxial y en la base de la lámina, disminuyendo en cantidad hacia el ápice.

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular con márgenes redondeados.

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son isodiamétricas a rectangulares (Fig. 14 D), formatos que suelen encontrarse alternados. Se observan estomas a igual nivel de las células epidérmicas restantes, con una cámara subestomática pequeña. Los tricomas secretores de sal son uniseriados. Debajo de la epidermis se encuentra una hipodermis constituida por una capa de células parenquimáticas grandes (Fig. 14 D-E) de aspecto turgente. El mesofilo es de tipo Kranz-Atriplicoid (Carolin *et al.*, 1975), se observa una capa de clorénquima radiado (Fig. D-E) y drusas tipo A₁ (Fig. 14 F) en idioblastos. Los haces vasculares, colaterales, (Fig. 14 D-E) se encuentran en número variable. Están rodeados por una vaina parenquimática con abundante cantidad de cloroplastos (Fig. 14 D-E), esta vaina se interrumpe en la zona del floema (Fig. 14 E). Los haces vasculares no presentan tejidos de sostén asociados (Fig. 14 E).

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son rectangulares de paredes lisas. No se observan estomas. Los tricomas glandulares son semejantes a los de las hojas y se encuentran aproximadamente en la misma cantidad que en la epidermis abaxial de éstas.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular a ovalada (Fig. 14 G).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son piriformes o rectangulares (Fig. 14 G-H) con todas las paredes engrosadas por igual (Fig. 14 H). Se observan tricomas glandulares similares a los descritos para la hoja (Fig. 14 G). A nivel subepidérmico se encuentran dos a cuatro capas de colénquima angular (Fig. 14 G-H) y más profundamente cinco capas de tejido acuífero (Fig. 14 G-H), algunas de cuyas células presentan grandes drusas tipo A₁. Como parte de la capa más interna de la corteza se encuentran grupos de aproximadamente cinco esclereidas corticales (Fig. 14 G-H) formando un anillo discontinuo. Por dentro de la corteza se observa el máster cambium (Fig. 14 G-H), y la matriz esclerenquimática (Fig. 14 G-H) y más hacia el centro, doce haces vasculares colaterales. La médula está formada por células parenquimáticas isodiamétricas (Fig. 14 G) que aumentan de tamaño de manera centrípeta (Fig. 14 G); algunas presentan drusas tipo A₁ de menor tamaño que las encontradas en la corteza.

Atriplex undulata (Moq.) D. Dietr.

Fig.15 A-B

Hoja

Caracterización y macropatrón de cristales

Presenta dos tipos de cristales: drusas (Fig. 15 D-G) y poliedros compuestos (Fig. 15 H). Las drusas pueden ser de tipo A₁ (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha) (Fig. 15 F) y de tipo B (drusas de contorno liso) (Fig. 15 E, G). Los poliedros (Fig. 15 H) presentan un cuerpo rectangular y pirámides regulares en ambos extremos. Los cristales se disponen en las áreas intercostales de las hojas (Fig.15 C). Las drusas tipo A₁, que son las más abundantes y de mayor tamaño, se hallan distribuidas por toda la lámina (Fig. 15 C) y su tamaño aumenta en sentido acrópeto y centrípeta. Algunas pequeñas drusas de este tipo se encuentran en la base de la lámina rodeando al nervio medio. Las drusas tipo B y los poliedros compuestos, ambos en menor cantidad, se hallan sólo hacia los márgenes de la hoja y sin variación notoria en sus tamaños.

Anatomía

La sección transversal de la lámina es rectangular con márgenes redondeados (Fig. 15 D).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 15 D-E), de paredes delgadas (Fig. 15 D). En ambas epidermis se observan estomas a igual nivel que las células epidérmicas adyacentes; la cámara subestomática es pequeña. También en ambas epidermis se encuentra una gran cantidad de tricomas glandulares secretores de sal, similares a los descritos para *A. suberecta* (Fig. 15 D-E). Dos a tres capas de células parenquimáticas de paredes engrosadas se extienden desde ambas epidermis hasta la vaina parenquimática del nervio medio, algunas de estas células presentan drusas tipo A₁. El mesofilo es de tipo Kranz-Atriplicoid; el clorénquima presenta una a cuatro capas de células (Fig. 15 D-E, I). Se observan idioblastos de variados tamaños, conteniendo los tipos de cristales descritos anteriormente (Fig. 15 D-E); los poliedros y las drusas tipo B (drusas de contorno liso) se encuentran con más frecuencia hacia la epidermis abaxial. El haz vascular colateral central está flanqueado por catorce a quince haces vasculares colaterales menores a cada lado. Sólo el haz vascular central, y algunos de mayor tamaño, poseen colénquima angular hacia el xilema y el floema; los restantes no presentan casquetes de tejido de sostén asociado. Todos los haces presentan una vaina parenquimática incompleta interrumpida a nivel del floema o del paquete de colénquima (Fig. 15 D, I). Las células de esta vaina tienen paredes levemente engrosadas y cloroplastos grandes formando una masa compacta (Fig. 15 D, I).

Tallo

Anatomía

El tallo es de sección circular con algunas costillas (Fig. 15 J).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son isodiamétricas pequeñas, de paredes levemente engrosadas, con excepción de la tangencial externa donde el engrosamiento es mayor. Se observan estomas a igual nivel que las células epidérmicas restantes, siendo la cámara subestomática reducida. Los tricomas glandulares secretores de sal son similares a los de la hoja (Fig. 15 J). En las costillas y en posición subepidérmica, se observan paquetes de colénquima angular, formados por tres a cuatro capas de células. En los valles, en cambio, se observan dos a tres capas de clorénquima (Fig. 15 J) formado por células isodiamétricas, que se continúan en las costillas por debajo del colénquima angular (Fig. 15 J). Se encuentran idioblastos con drusas (Fig. 15 J) tipo A₁ y B, aunque no cristales poliédricos compuestos. Formando parte de la capa más interna de la corteza se observan grupos de aproximadamente cinco esclereidas (Fig. 15 J-K) formando un anillo discontinuo. Se reconocen doce haces vasculares colaterales de crecimiento primario y el máster cambium (Fig. 15 K) a partir del cual han comenzado a diferenciarse haces vasculares

secundarios (Fig. 15 J-K). La médula está formada por células parenquimáticas de paredes delgadas que presentan drusas tipo A₁ de diferentes tamaños (Fig. 15 J).

Heterostachys olivascens (Speg.) Speg.

Fig. 16 A-B

Hoja

Las hojas son adpresas (Fig. 16 B). Las partes libres de las mismas están parcialmente imbricadas entre sí, formando una estructura compacta subsférica (Fig. 16 B), constituida por aproximadamente ocho hojas. Esta posición de las hojas determina que la cara adaxial, prácticamente no exponga su superficie, mientras que la cara abaxial está en su mayoría expuesta al ambiente.

Anatomía

La sección transversal de la lámina es semicircular (Fig. 16 C).

Se observa una gruesa cutícula en la cara abaxial (Fig. 16 D) y una notoriamente más delgada hacia abaxial (Fig. 16 E). La epidermis adaxial está formada por células cuadrangulares papilosas (Fig. 16 C-D), con paredes engrosadas principalmente en su cara tangencial externa (Fig. 16 D) mientras que las células de la epidermis abaxial presentan diversas morfologías según la región de la hoja en donde se encuentren. Las que se ubican cercanas a los márgenes son similares a las de la cara abaxial y presentan abundante cutícula. Hacia el centro de la cara adaxial tanto el espesor de la cutícula (Fig. 16 E) como las papilas disminuyen en tamaño progresivamente hasta que finalmente las células comienzan a hacerse rectangulares en el centro de la hoja (Fig. 16 E). Los estomas se encuentran a nivel epidérmico (Fig. 16 D-E); particularmente los de la cara abaxial están protegidos por una pequeña cavidad determinada por las papilas de las células contiguas (Fig. 16 D); la cámara subestomática es amplia en los estomas abaxiales (Fig. 16 D) y reducida en los adaxiales (Fig. 16 E). El mesofilo es de tipo dorsiventral inverso; hacia abaxial se observan dos a cuatro capas de células de clorénquima en empalizada (Fig. 16 C) rectangulares, y de longitud variable. Este tejido se extiende por debajo de la epidermis abaxial formando una banda semicircular hasta alcanzar la epidermis adaxial (Fig. 16 C), al igual que en *A. patagonica*. No se diferencia clorénquima esponjoso. Inmediatamente por dentro del clorénquima en empalizada se observan células grandes, isodiamétricas, que constituyen el tejido acuífero (Fig. 16 C). Se observan entre siete y nueve haces vasculares dentro del tejido anterior (Fig. 16 C); éstos se reconocen por los grupos de células floemáticas (Fig. 16 C) ya que el tejido xilemático forma una estructura triangular central compacta (Fig. 16 C), similar a lo descrito para *A. patagonica*.

Tallo

Los tallos jóvenes de esta especie, al igual que los de *A. patagonica*, están totalmente cubiertos por hojas, cuyas bases los abrazan quedando éstos completamente protegidos (Fig. 16 B) por lo que no se diferencia una epidermis caulinar. En tallos maduros con crecimiento secundario, las hojas caen quedando los mismos desnudos (Fig. 16 B).

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular (Fig. 16 F-I).

A nivel de los primeros entrenudos, se observa una corteza de células grandes con paredes suberinizadas que disminuyen en tamaño hacia la estela (Fig. 16 F). Esta amplia corteza determina que los tejidos vasculares se encuentren alejados de los tejidos foliares (Fig. 16 F). Hacia el centro se observa tempranamente el máster cambium rodeando los cuatro o cinco haces vasculares primarios y una médula parenquimática compacta y pequeña (Fig. 16 G). En el cuarto entrenudo, el máster cambium ya ha originado corteza secundaria (de células parenquimáticas con paredes suberinizadas) hacia afuera (Fig. 16 G), y esclereidas hacia adentro que rodean a los haces vasculares primarios y que posteriormente conformarán una matriz esclerenquimática de células ordenadas en hileras definidas (Fig. 16 G). Algo más hacia la base, las células de la corteza aumentan el depósito de suberina y el máster cambium produce más esclereidas acrecentando la matriz esclerenquimática. En la médula comienzan a esclerosarse algunas células del tejido parenquimático.

En las regiones basales, el tallo se defolia (a partir del quinto entrenudo) perdiendo la protección que brindan las hojas, por lo cual aquí se reconoce una epidermis (Fig. 16 H-I) de células pequeñas con todas sus paredes levemente engrosadas. Aproximadamente en una zona de transición entre la corteza primaria o de células grandes y la corteza secundaria o de células menores se diferencian esclereidas (Fig. 16 H-I) presentando características similares a las descritas para *A. patagonica*. En la médula aumenta la cantidad de células esclerosadas, a la vez que la misma adquiere un aspecto aerenquimatoso (Fig. 16 H-I). Los haces vasculares secundarios (Fig. 16 I) se generan de la misma forma descrita para la especie citada anteriormente.

Heterostachys ritteriana (Moq.) Ung.-Sternb.

Fig. 17 A-B

Hoja

Las hojas son adpresas (Fig. 17 B). Presentan una disposición y morfología foliar similar a la descrita para *H. olivascens*; la diferencia consiste, esencialmente, en que en *H. ritteriana* el conjunto de hojas (más de quince) forma una estructura cilíndrica y alargada (Fig. 17 B).

Anatomía

La sección transversal de la hoja es semicircular (Fig. 17 C).

Las hojas poseen abundante cutícula en la cara abaxial siendo menor en la adaxial. La epidermis abaxial está formada por células cuadrangulares y papilosas (Fig. 17 C) con paredes engrosadas principalmente en su cara tangencial externa (Fig. 17 C); las de la epidermis adaxial son de características similares a las de *H. olivascens* aunque en este caso nunca son papilosas (Fig. 17 D). Los estomas son pseudo-hundidos en la cara abaxial y se ubican a nivel epidérmico en la adaxial (Fig. 17 D); la cámara subestomática es reducida. El mesofilo es de tipo dorsiventral inverso; el clorénquima en empalizada está formado por dos a cuatro capas de células rectangulares de longitud variable (Fig. 17 C). Este tejido se extiende por debajo de la epidermis abaxial formando una banda semicircular hasta alcanzar la epidermis adaxial (Fig. 17 C), al igual que lo descrito para *A. patagonica* y *H. olivascens*. No se diferencia clorénquima esponjoso. Inmediatamente por dentro del clorénquima en empalizada se observan células grandes isodiamétricas que constituyen el tejido acuífero (Fig. 17 C-D). Dentro de este hay entre siete y nueve haces vasculares (Fig. 17 C-D); que se reconocen por los grupos de células floemáticas (Fig. 17 C-D) ya que el tejido xilemático forma una estructura triangular central más o menos compacta (Fig. 17 C-D), similar a lo descrito para *A. patagonica* y *H. olivascens*.

Tallo

Se observan las mismas características descritas para tallos jóvenes y maduros (Fig. 17 B) de *A. paragonica* y *H. olivascens*.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular (Fig. 17 E-H).

A nivel de los primeros entrenudos se observa una corteza de células grandes con paredes suberinizadas que disminuyen en tamaño hacia la estela (Fig. 17 E). Hacia el centro se observa el máster cambium rodeando al conjunto de cuatro o cinco haces vasculares y una médula parenquimática compacta y pequeña (Fig. 17 E). En el cuarto entrenudo, el máster cambium origina corteza secundaria (formada por células parenquimáticas de paredes suberinizadas) hacia afuera (Fig. 17 F), y esclereidas hacia adentro que rodean a los haces vasculares primarios y que posteriormente conformarán una matriz esclerenquimática (Fig. 17 F). Algo más hacia la base, las células de la corteza aumentan el depósito de suberina y el máster cambium produce más esclereidas aumentando la matriz esclerenquimática. En la médula comienzan a esclerosarse algunas células del tejido parenquimático.

El tallo se defolia en las regiones basales (a partir del quinto entrenudo), quedando expuesta su epidermis (Fig. 17 G) de células pequeñas y con todas sus paredes levemente engrosadas. En la zona de transición entre la corteza primaria y secundaria se diferencian

esclereidas (Fig. 17 F-H) de características y funciones similares a lo descrito para *A. patagonica*. En la médula aumenta la cantidad de células esclerosadas, a la vez que la misma adquiere un aspecto aerenquimatoso (Fig. 17 G-H). Los haces vasculares secundarios (Fig. 17 H) se generan de la misma forma descrita para la especie mencionada anteriormente.

La anatomía caulinar de esta especie presenta una extrema similitud con la detallada para *A. patagonica* y *H. olivascens*.

Nitrophila australis Chodat & Wilczek

Fig. 18 A-B

Hoja

Caracterización y macropatrón de cristales

Se observan drusas tipo A_1 (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha), en las áreas intercostales aunque en algunos casos llegan a las cercanías de los haces vasculares (Fig. 18 C). La cantidad disminuye en sentido acrópeto pero no presenta variaciones en sentido centrífugo ni centrípeto.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es estriada (Fig. 18 D). La epidermis adaxial presenta células poligonales de tamaños variados y paredes lisas (Fig. 18 D), mientras que la abaxial está formada mayormente por células alargadas siendo su eje mayor paralelo al eje mayor de la hoja. En ambas epidermis los estomas son anomocíticos y ciclocíticos (Fig. 18 D) y se encuentran distribuidos al azar (Fig. 18 D).

Anatomía

La sección transversal de la lámina es ovalada (Fig. 18 E).

Presenta una cutícula relativamente gruesa (Fig. 18 F). La epidermis está formada por células cuadrangulares o rectangulares (Fig. 18 E-F); algunas presentan papilas y todas poseen la pared tangencial externa engrosada (Fig. 18 F). Los estomas se ubican a nivel epidérmico (Fig. 18 F) y se observa una proyección cuticular hacia el ostiolo en la cara tangencial externa de las células oclusivas (Fig. 18 F). La cámara subestomática es grande (Fig. 18 F). El mesofilo es de tipo céntrico (Fig. 18 E). Por debajo de la epidermis se observan cuatro a cinco capas de células de clorénquima tanto hacia la cara adaxial como hacia la abaxial (Fig. 18 E). Hacia el interior se encuentra tejido acuífero formado por cinco a seis capas de células (Fig. 18 E) que contienen drusas tipo A_1 de variados tamaños. El tejido acuífero rodea al tejido vascular formado por un haz colateral mayor (Fig. 18 E, G) y cuatro a ocho haces menores a cada lado del mismo (Fig. 18 E). El haz central y en algunos casos

los más cercanos a éste poseen un casquete de colénquima angular hacia el floema (Fig. 18 G). Ningún haz vascular presenta vaina parenquimática (Fig. 18 E, G).

Las hojas presentan carenas marginales (proyecciones generalmente de células epidérmicas) más notorias hacia el tercio proximal y reduciéndose hacia el tercio distal (Fig. 18 E); en la zona proximal donde resulta más notoria, la carena incluye tres a cinco células de la epidermis adaxial y otras tantas de la abaxial, y, ocasionalmente, algunas células clorénquimáticas (Fig. 18 E); hacia la parte media de la hoja la proyección solo está formada, en general, por una célula y no es reconocible hacia el tercio distal. Las hojas poseen un mucrón apical formado por epidermis y una pequeña porción de mesofilo.

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. La epidermis está formada por células poligonales alargadas cuyo eje mayor es paralelo al eje mayor del tallo. Presentan escasos estomas ciclocíticos que se ubican en hileras aproximadamente paralelas al eje mayor del órgano con orientaciones variables de las células oclusivas.

Anatomía

En corte transversal el tallo es de sección ovalada a oblonga (Fig. 18 I).

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son piriformes y papilosas (Fig. 18 H-I), con la pared tangencial externa engrosada (Fig. 18 H). Se observan estomas a nivel epidérmico con cámara subestomática reducida. A nivel subepidérmico se encuentran una o dos capas de colénquima angular (Fig. 18 H-I). Hacia el centro del tallo se observan siete a ocho capas de células parenquimáticas isodiamétricas, de paredes lisas (Fig. 18 H-I). Los grandes espacios intercelulares de esta región dan lugar a un parénquima aerenquimatoso (Fig. 18 H-I) en cuyas células se encuentran drusas equivalentes a las halladas en las hojas. El tejido vascular se dispone en cuatro haces vasculares colaterales (Fig. 18 I-J), dos mayores y dos menores, enfrentados mayor con mayor y menor con menor (Fig. 18 I-J). Se encuentra un casquete de colénquima angular hacia el floema (Fig. 18 J) en cada haz vascular y uno semejante pero mucho más pequeño sobre el xilema (Fig. 18 J). Una vaina colenquimatosa, generalmente amilífera, rodea al conjunto de los cuatro haces vasculares por fuera de los casquetes de colénquima angular (Fig. 18 I-J). Cada haz vascular está rodeado, además, por una vaina incompleta y menos notoria de células colenquimatosas sin gránulos de almidón (Fig. 18 J). Esta última incluye al casquete del xilema alcanzando la base del casquete floemático (Fig. 18 J). A partir de la vaina que rodea a todos los haces y entre las vainas que rodean a cada haz se continúa el tejido colenquimático por los radios medulares hasta casi alcanzar la médula (Fig. 18 I-J). Esta última, pequeña (Fig. 18 I), está formada por

células parenquimáticas isodiamétricas (Fig. 18 I-J), y algunas de ellas presentan drusas tipo A₁.

Sarcocornia perennis (Mill.) A. J. Scott

Fig. 19 A-B

Esta especie es áfila tomando la función fotosintética la “corteza carnosa” del tallo.

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son poligonales y de paredes lisas (Fig. 19 C). Los estomas son paracíticos (Fig. 19 C) y se disponen aproximadamente en hileras con el eje mayor de las células oclusivas en posición transversal con respecto al eje mayor del órgano.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular.

La cutícula es delgada. La epidermis está formada por células piriformes por la presencia de una papila central (Fig. 19 D), y la pared tangencial externa es engrosada. Los estomas son pseudo-hundidos con la cámara subestomática reducida. Se observan tres capas de clorénquima formado por células alargadas de paredes irregulares (Fig. 19 D); limitando con la capa más interna del clorénquima, o en algunos casos inmersos en las capas más externas del tejido acuífero, se observan haces vasculares colaterales pequeños (Fig. 19 D-E) sin casquete ni vainas (Fig. 19 D-E). Hacia el interior se encuentran nueve a diez capas de tejido acuífero (Fig. 19 D-E). Dentro de la corteza, tanto en el clorénquima como en el tejido acuífero, se encuentran traqueidas aisladas, grandes, con depósito espiralado de pared secundaria; se las observa en diferentes direcciones, llegando algunas a ubicarse en cercanías de los estomas. En el límite interno de la corteza se localizan esclereidas aisladas, grandes y de paredes muy gruesas (Fig. 19 F-H) frecuentemente en contacto con la endodermis (Fig. 19 F, H). Formando la estela se encuentra una capa de periciclo (Fig. 19 F, H) y siete haces vasculares colaterales (Fig. 19 F, H). La médula es pequeña (Fig. 19 F, H) y está formada por células parenquimáticas isodiamétricas que aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 19 F, H); la médula se ahueca en tallos maduros (Fig. 19 H).

Suaeda argentinensis A. Soriano

Fig. 20 A

HojaEpidermis vista en superficie

La cutícula posee algunas estriaciones. Las células epidérmicas son, en general, poligonales, alargadas, de paredes lisas (Fig. 20 B) con su eje mayor paralelo al eje mayor de la hoja. Las hojas son anfiestomáticas, los estomas paracíticos (Fig. 20 B) y anomocíticos se ubican en hileras paralelas al eje mayor del órgano, más o menos próximas entre sí, presentando el eje mayor de las células oclusivas perpendicular al eje mayor de la hoja.

Anatomía

La hoja es de sección transversal ovalada (Fig. 20 C).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares (Fig. 20 C-E), levemente papilosas y de paredes delgadas (Fig. 20 C-E). Algunas presentan una región central densa y una región translúcida (Fig. 20 C-E); probablemente sean células secretoras. Los estomas son pseudo-hundidos y la cámara subestomática es reducida. El mesofilo es de tipo Kranz-Suaedoid (Carolin *et al.*, 1975) (Fig. 20 C, E), con una única capa de clorénquima inmediatamente por debajo de la epidermis formado por células alargadas que presentan menor altura hacia la epidermis adaxial. Por dentro se encuentra una vaina parenquimática general (Fig. 20 C, E), compuesta por una capa de células cuadrangulares a rectangulares (Fig. 20 C, E), con cloroplastos dispuestos en U sobre las paredes radiales y tangencial interna (Fig. 20 C, E). Hacia el interior se observan de tres a cuatro capas de tejido acuífero (Fig. 20 C), formado por células parenquimáticas grandes de paredes delgadas y lobuladas (Fig. 20 C), y con algunos cloroplastos. En la parte media de la hoja, se observa un haz vascular colateral central (Fig. 20 C) y seis a siete haces vasculares colaterales menores a cada lado del mayor (Fig. 20 C); sólo el central presenta un casquete de colénquima angular en contacto con el floema (Fig. 20 C).

TalloEpidermis vista en superficie

Sobre la epidermis se observa una cutícula estriada. Las células epidérmicas son rectangulares, romboidales o fusiformes de paredes lisas y con su eje mayor paralelo al eje mayor del tallo. Se observan estomas paracíticos, ubicados en hileras, con el eje mayor de las células oclusivas perpendicular al eje mayor del órgano. Presenta tricomas eglandulares uni a tricelulares muy escasos.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular a ovalada (Fig. 20 F).

La cutícula es delgada. La epidermis está formada por células más o menos cuadrangulares (Fig. 20 F-G), que en general presentan papilas; sólo las paredes tangenciales están levemente engrosadas (Fig. 20 G). Se observan células epidérmicas secretoras similares a las descritas para la hoja y escasos estomas, a igual nivel que las células epidérmicas circundantes; la cámara subestomática es reducida. Los tricomas son eglandulares, uniseriados, de paredes delgadas y extremos romos (Fig. 20 G). Como tejido de sostén subepidérmico se observa una capa de colénquima angular (Fig. 20 F-G). Hacia el interior se observan cuatro a siete capas de células parenquimáticas isodiamétricas de paredes delgadas (Fig. 20 G) cuyo tamaño aumenta y luego disminuye hacia el centro; ellas delimitan espacios intercelulares relativamente grandes (Fig. 20 G). En el límite interno de la corteza se observa una vaina amilífera y por dentro de ésta el máster cambium (Fig. 20 F). En el cilindro vascular se reconocen de trece a dieciséis haces vasculares colaterales (Fig. 20 F). La médula, amplia (Fig. 20 F), está formada por células parenquimáticas de paredes delgadas (Fig. 20 F) cuyo tamaño aumenta hacia el centro y dejan espacios intercelulares grandes que determinan que las paredes celulares se vean onduladas (Fig. 20 F).

Suaeda divaricata Moq.

Fig. 21 A

Hoja

Caracterización y macropatrón de cristales

Se observan únicamente pequeñas drusas tipo A₂ (drusas cuyo contorno presenta proyecciones aciculares) esencialmente asociadas a los nervios menores (Fig. 21 B); se presentan en baja densidad, en el tercio medio de la hoja.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es estriada. Las células epidérmicas son poligonales de paredes lisas (Fig. 21 C). En ambas epidermis se observan estomas paracíticos y anomocíticos (Fig. 21 C), dispuestos en hileras paralelas al eje mayor del órgano y con el eje mayor de las células oclusivas perpendicular al eje mayor de la hoja.

Anatomía

La hoja es de sección transversal ovalada (Fig. 21 D).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares (Fig. 21 D-E), con algunas papilas y la pared tangencial externa apenas engrosada. Los estomas son pseudo-hundidos (Fig. 21 D-E) y la cámara subestomática es reducida (Fig. 21 E). Al igual que en *S. argentinensis* el mesofilo es de tipo Kranz-Suaedoid (Carolin *et al.*, 1975) (Fig. 21 D); se

observa una única capa de clorénquima (Fig. 21 D-E) formada por células rectangulares. Por dentro de ésta se encuentra una vaina parenquimática general (Fig. 21 D-E), formada por una capa de células cuadrangulares a rectangulares (Fig. 21 D-E), cuyos cloroplastos se disponen sobre las paredes radiales y tangencial interna formando una U (Fig. 21 E) como en *S. argentinensis*. Hacia el interior se observan una a dos capas de tejido acuífero (Fig. 21 D), formado por células grandes de paredes delgadas y lobuladas (Fig. 21 D), con pequeños cloroplastos y drusas tipo A_2 (Fig. 21 F) dispuestas sobre sus paredes radiales. El haz vascular central es colateral (Fig. 21 D) y está flanqueado por seis a siete haces vasculares menores también colaterales a cada lado del mayor (Fig. 21 D). Ninguno de ellos posee tejido de sostén asociado.

Tallo

Epidermis vista en planta

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son rectangulares con los extremos rectos o aguzados y de paredes lisas.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular a ovalada (Fig. 21 G).

La cutícula es delgada. La epidermis está formada por células isodiamétricas (Fig. 21 G-H), con una papila central (Fig. 21 H) y poseen todas sus paredes, a excepción de la tangencial interna, levemente engrosadas (Fig. 21 H). Hacia el interior se observa una a dos capas de colénquima angular (Fig. 21 G-H), y cuatro a cinco capas de células parenquimáticas isodimétricas de paredes delgadas (Fig. 21 G-H). En el límite interno de la corteza se observa una capa discontinua de esclereidas (Fig. 21 G), por dentro de la cual se diferencia el máster cambium. A partir de este meristema se diferencia una matriz esclerenquimática en la que se encuentran parcialmente inmersos ocho haces vasculares colaterales del crecimiento primario. La médula, pequeña (Fig. 21 G), está formada por células parenquimáticas isodiamétricas que delimitan grandes espacios intercelulares (Fig. 21 G).

Suaeda patagonica Speg.

Fig. 22 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son poligonales y de paredes lisas (Fig. 22 B). Las hojas son afiestomáticas y los estomas paracíticos (Fig. 22 B) dispuestos al azar, con el eje mayor de las células oclusivas en general perpendicular al eje mayor de la hoja.

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular con forma de V abierta y márgenes redondeados (Fig. 22 C).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son rectangulares (Fig. 22 C-D) con la pared tangencial externa engrosada. Los estomas son pseudo-hundidos y la cámara subestomática es reducida. El mesofilo es de tipo céntrico (Fig. 22 C-D), encontrándose tres a cuatro capas de clorénquima (Fig. 22 C); hacia adaxial, en general, la capa más interna presenta células de mayor tamaño mientras que hacia abaxial las células de las diferentes capas son más uniformes en tamaño. En posición central se presentan dos a tres capas de tejido acuífero (Fig. 22 C-D). Se observa un haz vascular colateral central (Fig. 22 C) y seis a nueve haces colaterales menores a cada lado de éste (Fig. 22 C-D). Ninguno de los cuales posee tejidos de sostén asociados ni vainas parenquimáticas (Fig. 22 D).

Tallo

Epidermis vista en superficie

Se observa una cutícula levemente estriada. Las células epidérmicas son rectangulares a fusiformes y de paredes lisas (Fig. 22 E), con el eje mayor paralelo al eje mayor del tallo. Los estomas son paracíticos (Fig. 22 E), dispuestos en hileras paralelas al eje mayor del órgano y con el eje mayor de las células oclusivas perpendicular al eje mayor del tallo.

Anatomía

El tallo presenta sección transversal ovalada (Fig. 22 G).

La cutícula es gruesa (Fig. 22 F). La epidermis está formada por células cuadrangulares (Fig. 22 F-G) con las paredes tangenciales engrosadas (Fig. 22 F). Algunas de estas células presentan pequeñas papilas. Hacia el interior se encuentran dos a tres capas de colénquima angular (Fig. 22 F-G) y seis capas de parénquima (Fig. 22 G); las células de las capas más internas presentan sus paredes algo engrosadas. Se observa máster cambium (Fig. 22 H) y una matriz esclerénquima derivada de él. La estela está formada por once haces vasculares colaterales (Fig. 22 G), con casquetes de fibras floemáticas (Fig. 22 G-H), parcialmente inmersos en la matriz esclerenquimática (Fig. 22 G-H). La médula es grande (Fig. 22 G), formada por células parenquimáticas isodiamétricas que aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 22 G).

CONVOLVULACEAE

Cressa truxillensis Kunth

Fig. 23 A

HojaCaracterización y macropatrón de cristales

El único tipo de cristal presente son drusas tipo A_1 (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha) que se ubican, en general, en las áreas intercostales (Fig. 23 B); hacia los márgenes de la hoja las drusas tienden a disponerse en las cercanías de los nervios menores. La mayor cantidad de drusas se encuentra en la zona media de la lámina, aumentando la cantidad hacia el ápice.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son poligonales de paredes lisas. En ambas epidermis se encuentran estomas paracíticos, anisocíticos y ciclocíticos distribuidos al azar. Poseen, además, numerosos tricomas eglandulares en forma de T, tricelulares, con el extremo apical unicelular y paralelo al eje mayor de la hoja.

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular con márgenes redondeados (Fig. 23 C).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 23 C-F) presentando en algunos casos pequeñas papilas; sólo la pared tangencial externa está algo engrosada (Fig. 23 D-F). Presentan escasos depósitos de taninos (Fig. 23 E). Los estomas se ubican a igual nivel que las células epidérmicas restantes (Fig. 23 E) y la cámara subestomática es reducida. Los tricomas (Fig. 23 C-F) presentan las paredes engrosadas (Fig. 23 D); en muchos casos se ubican cercanos a una cavidad o conducto de forma isodiamétrica u ovalada (Fig. 23 D). El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 23 C, F), observándose tres a cuatro capas de clorénquima en empalizada (Fig. 23 F) por debajo de ambas epidermis; sus células presentan estiloides muy pequeños. El clorénquima esponjoso se ubica en el centro, entre ambas bandas de clorénquima en empalizada (Fig. 23 C, F) y presenta algunas drusas tipo A_1 , que suelen ser más frecuentes hacia abaxial o a los lados de los haces vasculares. El haz vascular central colateral (Fig. 23 C) posee un casquete colenquimático contra el floema y vaina parenquimática (Fig. 23 C) con cloroplastos y algunas drusas tipo A_1 . A cada lado de éste se observan ocho a diez pero sin casquetes de colénquima angular (Fig. 23 C, F).

Tallo

Epidermis vista en planta

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son, en general, cuadrangulares de paredes lisas. Se observan estomas paracíticos y anisocíticos, distribuidos al azar, y tricomas eglandulares, similares a los descritos para la hoja con la célula terminal paralela al eje mayor del órgano.

Anatomía

El tallo es de sección circular (Fig. 23 G).

Sobre la epidermis se observa una cutícula delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares o rectangulares (Fig. 23 G), de paredes tangenciales engrosadas, presentando algunas de ellas pequeñas papilas. Al igual que en las hojas, en las células epidérmicas se observan algunos glóbulos de taninos (Fig. 23 G). Los estomas son pseudo-hundidos y la cámara subestomática es pequeña. Los tricomas eglandulares poseen las mismas características de engrosamiento de sus paredes descritos para los foliares. En la corteza se encuentran tres a cuatro capas de clorénquima (Fig. 23 G); las células más cercanas a la epidermis son rectangulares mientras que las restantes son algo más isodiamétricas. Hacia el interior presenta dos capas de células parenquimáticas de paredes algo engrosadas (Fig. 23 G) y una capa de esclereidas corticales (Fig. 23 G-I), formando un anillo incompleto (Fig. 23 G-H). La estela está compuesta por un cilindro completo de xilema y floema (Fig. 23 G-H) debido al desarrollo de tejidos conductores secundarios (Fig. 23 G-H). Hacia la médula se encuentran paquetes de floema (Fig. 23 G-H) correspondientes a haces vasculares primarios bicolaterales. Se observan drusas tipo A₁ en el parénquima floemático primario y secundario. La médula, parenquimática (Fig. 23 G), está formada por células isodiamétricas y tiende a ahuecarse (Fig. 23 G).

FABACEAE

Geoffroea decorticans (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart

Fig. 24 A

Hoja

Caracterización y macropatrón

Se observan cristales poliédricos de formas variadas (romboedros, bipirámides truncas, poliedros rectangulares simples o compuestos con pirámides en ambos extremos) (Fig. 24 D). Los cristales se ubican por sobre los nervios mayores (principalmente en sus márgenes) (Fig. 24 C) y en las áreas intercostales (Fig. 24 C-D); en este último caso los cristales son de menor tamaño que los anteriores. No se observan variaciones en la densidad.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son poligonales (Fig. 24 E) de paredes rectas (Fig. 24 E). Los folíolos son anfstomáticos y los estomas (Fig. 24 E), anomocíticos, están distribuidos al azar. Se encuentran tricomas eglandulares unicelulares en ambas epidermis (Fig. 24 E).

Anatomía

Los folíolos son de sección transversal rectangular con márgenes redondeados.

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 24 F) con la pared tangencial externa engrosada. Los estomas son de tipo pseudo-hundidos y la cámara subestomática es reducida. Se encuentran tricomas eglandulares de paredes engrosadas en toda su longitud (con excepción de la base) (Fig. 24 E) y de extremo aguzado (Fig. 24 E). A nivel subepidérmico se encuentran células taníferas grandes (Fig. 24 F), que en algunos casos alcanzan tamaño similar a los haces vasculares menores; estas células son más abundantes hacia abaxial (Fig. 24 F). El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 24 F), con cuatro capas de clorénquima en empalizada hacia adaxial y seis a siete hacia abaxial; el clorénquima esponjoso se encuentra en una posición central. Se observa un haz vascular colateral central (Fig. 24 G) y un número variable de haces menores también colaterales a los lados de éste (Fig. 24 F). A excepción de los haces vasculares más pequeños, los restantes poseen casquetes de fibras floemáticas (Fig. 24 G), y vainas parenquimáticas (Fig. 24 F-G). El haz central, y dos de mayor tamaño, poseen además un casquete de fibras xilemáticas (Fig. 24 G).

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares, de paredes lisas. Se encuentran muy pocos estomas anomocíticos, dispuestos en hileras. Se encuentran tricomas eglandulares de características similares a los descritos para la hoja.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular.

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares, con la pared tangencial externa engrosada. Los estomas se encuentran a nivel epidérmico y la cámara subestomática es reducida. Se observan tricomas eglandulares con las paredes menos engrosadas que en los foliares. En posición subepidérmica se encuentran células taníferas formando una capa discontinua (Fig. 24 H) y ocho capas de clorénquima (Fig. 24 H). La estela está formada por entre quince y dieciséis haces vasculares colaterales (Fig. 24 H), cada uno con un casquete de fibras floemáticas; algunas de las células parenquimáticas de

los tejidos conductores presentan taninos (Fig. 24 H-I). Se observa el comienzo del crecimiento secundario (Fig. 24 H-I). La médula es grande (Fig. 24 H), formada por células parenquimáticas isodiamétricas (Fig. 24 H-I), algunas con las paredes esclerosadas (Fig. 24 I); las que se encuentran cercanas al xilema presentan taninos (Fig. 24 H-I) y todas aumentan de tamaño de manera centripeta (Fig. 24 H).

Prosopis strombulifera (Lam.) Benth.

Fig. 25 A

Hoja

Caracterización y macropatrón de cristales

Se observan cristales poliédricos de formas variadas (romboedros, bipirámides truncas, poliedros rectangulares simples). La mayor cantidad (Fig. 25 B) se encuentra rodeando a los nervios menores. Algunos cristales se observan sobre los nervios mayores reunidos en pequeños grupos (de dos a doce cristales) dispuestos en hileras discontinuas. No se observa variación en la cantidad sobre toda la superficie del folíolo.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células son poligonales (Fig. 25 C), algunas isodiamétricas y con paredes lisas (Fig. 25 C). En ambas epidermis se encuentran estomas paracíticos (Fig. 25 C) y anomocíticos (Fig. 25 C) distribuidos al azar (Fig. 25 C) y poseen el eje mayor de las células oclusivas, en general, perpendicular al eje mayor del folíolo. Se observan tricomas eglandulares unicelulares tanto hacia adaxial como abaxial.

Anatomía

Los folíolos son de sección transversal ovalada (Fig. 25 D).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 25 D-E), de paredes delgadas (Fig. 25 E) y con gran contenido de taninos (Fig. 25 D-E). Los estomas se ubican a nivel epidérmico y la cámara subestomática es reducida. Se encuentran tricomas eglandulares de paredes esclerosadas y extremo aguzado (Fig. 25 D), son de mayor longitud en la epidermis abaxial. El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 25 D-E), con tres a cuatro capas de clorénquima en empalizada (Fig. 25 D-E) entre las cuales se encuentran células taníferas (Fig. 25 D-E) e idioblastos con cristales de oxalato de calcio (Fig. 25 F-G); el clorénquima esponjoso se encuentra en posición central. En la porción media de la hoja, donde se observan los haces vasculares, existen dos a tres capas de células parenquimáticas redondeadas con taninos (Fig. 25 D-E). Se presentan dos haces vasculares colaterales mayores (Fig. 25 D), con casquetes de fibras xilemáticos y floemáticos; estos últimos de mayor tamaño (Fig. 25 D-E). Una vaina parenquimática rodea estos haces principales (Fig. 25 D-E); sus células son de mayor tamaño en la mitad abaxial

de esta vaina y todas contienen taninos. A los lados de los haces mayores se observan entre uno y tres haces vasculares menores (Fig. 25 D). Éstos también están rodeados por vainas parenquimáticas y no presentan casquetes de tejido de sostén (Fig. 25 D).

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células son rectangulares y paredes lisas, con su eje mayor paralelo al eje mayor del órgano. No se observan estomas y sí escasos tricomas eglandulares similares a los foliares.

Anatomía

El tallo presenta sección circular con algunas costillas marcadas (Fig. 25 H).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son isodiamétricas y de paredes engrosadas (Fig. 25 I). Se encuentran tricomas eglandulares de características similares a los descritos para la hoja. Se observan una a dos capas de colénquima angular (Fig. 25 H-I), y luego siete a ocho capas de parénquima formado por células isodiamétricas y con taninos en cantidad creciente hacia la estela (Fig. 25 H-I), en ocasiones las células de la capa más interna pueden no presentar taninos. Seis capas de fibras rodean completamente la estela. Se observan aproximadamente ocho haces vasculares colaterales primarios (Fig. 25 H-I) y un desarrollo incipiente de tejidos vasculares secundarios. El parénquima floemático primario y secundario presenta gran cantidad de taninos (Fig. 25 H-I). La médula, grande (Fig. 25 H), y de naturaleza parenquimática está formada por células isodiamétricas (Fig. 25 H), de paredes algo engrosadas. Las células aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 25 H) y presentan gran cantidad de taninos (Fig. 25 H).

FRANKENIACEAE

Frankenia juniperoides (Hieron.) M. N. Correa

Fig. 26 A-B

Hoja

Las hojas son adpresas donde sólo la base de las mismas envuelven al tallo, y revolutas, quedando la cara adaxial más expuesta a las condiciones ambientales y la abaxial confinada a un surco.

Epidermis vista en planta

La cutícula es lisa (Fig. 26 D). Las células epidérmicas son poligonales de paredes rectas (Fig. 26 C-D). Presenta glándulas de sal ubicadas en depresiones en la cara adaxial (Fig. 26 C-D) y a nivel epidérmico en la abaxial; las mismas están delimitadas por células epidérmicas dispuestas en anillo (Fig. 26 C). En ambas epidermis se observan estomas

paracíticos distribuidos al azar y sólo en la cara abaxial gran cantidad de tricomas eglandulares unicelulares.

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular en forma de U invertida con los márgenes curvados hacia abaxial (Fig. 26 F).

La cutícula es más gruesa en la epidermis adaxial (Fig. 26 F). Está formada por células rectangulares (de mayor tamaño en la epidermis adaxial) con la pared tangencial externa engrosada (Fig. 26 F). El tamaño de las células epidérmicas disminuye hacia los márgenes de la lámina donde adquieren forma isodiamétrica (Fig. 26 F). Los estomas se ubican a igual nivel que las células epidérmicas y la cámara subestomática es reducida. Los tricomas eglandulares son de paredes algo engrosadas (Fig. 26 F). Las glándulas de sal son las descritas como típicas de Frankeniaceae (Metcalfe & Chalk, 1950) (Fig. 26 E) y se ubican hacia los márgenes de las hojas. El mesofilo es de tipo dorsiventral (Fig. 26 F). El clorénquima en empalizada se extiende hasta los márgenes de la hoja con dos a tres capas de células (Fig. 26 F); en la región central de la lámina las células presentan formas irregulares y variadas (isodiamétricas a ovaladas) que le dan un aspecto algo desordenado al tejido (Fig. 26 F). Todas las células de este tejido poseen gran cantidad de taninos (Fig. 26 F). El clorénquima esponjoso está compuesto por células de forma isodiamétrica a irregular (Fig. 26 F). Un haz vascular central colateral y cinco a siete haces vasculares menores, también colaterales, a cada lado de éste forman el sistema vascular de las hojas (Fig. 26 F). En general los haces son muy pequeños; sólo el central es de mayor tamaño que los restantes. Este último presenta un casquete de fibras floemático (Fig. 26 F) y una vaina parenquimática con gran cantidad de taninos (Fig. 26 F), mientras que los haces menores no presentan tejido de sostén asociado ni vainas parenquimáticas (Fig. 26 F).

Tallo

Epidermis vista en planta

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son rectangulares de paredes lisas. Los estomas, paracíticos, se ubican aproximadamente en hileras paralelas al eje mayor del órgano. Se encuentran tricomas eglandulares similares a los descritos para la epidermis foliar. No se observan glándulas de sal.

Anatomía

El tallo presenta sección transversal circular (Fig. 26 G).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares, rectangulares u ovaladas, de paredes delgadas a excepción de la tangencial externa que está engrosada; estas células presentan su lumen celular con taninos. Los estomas son de características

similares a los de la epidermis foliar. Los tricomas esclerosan sus paredes (Fig. 26 H) acompañando el progresivo crecimiento secundario hasta que caen conjuntamente con la epidermis. La corteza está formada por siete a ocho capas de células parenquimáticas isodiamétricas de paredes algo engrosadas (Fig. 26 I, K). La mayor parte de estas células contienen taninos (Fig. 26 G, I, K) mientras que solo algunas presentan drusas tipo A₁ (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha) (Fig. 26 K) y B (de diferentes tamaños), particularmente las que se encuentran en regiones internas de la corteza. Limitando la estela en tallos maduros se encuentra un anillo incompleto de esclereidas (Fig. 26 G, I-J), en general formado por una o dos capas de células (Fig. 26 G, I-J) entre las cuales se observan algunas células taníferas. Por dentro del anillo de esclereidas se encuentran una o dos capas de células parenquimáticas con taninos (Fig. 26 G, I-J), en general, de menor tamaño que las ubicadas por fuera de este anillo (Fig. 26 G). Los tejidos vasculares forman un cilindro completo debido al crecimiento secundario (Fig. 26 G, J); prácticamente no se observan radios xilemáticos (Fig. 26 G, J). La médula, pequeña (Fig. 26 G), está formada por células parenquimáticas que aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 26 G), y delimitan espacios intercelulares grandes entre ellas. Estas células también presentan taninos (Fig. 26 G), aunque en menor cantidad que las células de la corteza, y algunas poseen drusas similares a las ya descritas pero de mayor tamaño; la médula tiende a ahuecarse a la madurez del órgano.

El crecimiento secundario más avanzado también produce cuatro a cinco capas de súber en posición subepidérmica (Fig. 26 G-I) formado por células rectangulares con paredes algo engrosadas (Fig. 26 H). Tanto el súber como el felógeno y la felodermis presentan taninos (Fig. 26 H); ésta última sólo tiene unas pocas capas de espesor.

Frankenia pulverulenta L.

Fig. 27 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa; las células epidérmicas de la cara adaxial son de forma irregular; mientras que, las de la abaxial son alargadas y de paredes levemente onduladas (Fig. 27 B). Las hojas son anfiestomáticas, los estomas son anomocíticos y se distribuyen al azar (Fig. 27 B). Las glándulas de sal, también en ambas epidermis, se ubican a nivel epidérmico (Fig. 27 B). Rodeando a las glándulas se observan células epidérmicas de disposición radial (Fig. 27 B), en general de características similares a las restantes (Fig. 27 B). La epidermis abaxial presenta tricomas eglandulares unicelulares (Fig. 27 B) en escasa cantidad.

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular en forma de U invertida con los márgenes curvados hacia abaxial (Fig. 27 C).

La cutícula es muy delgada. La epidermis está formada por células isodiamétricas a rectangulares (Fig. 27 C-E), con la pared tangencial externa levemente engrosada (Fig. 27 D); las de la epidermis abaxial son de menor tamaño (Fig. 27 C, E). Los estomas son pseudo-hundidos (Fig. 27 C, E) y la cámara subestomática, pequeña (Fig. 27 C, E). Se observan tricomas eglandulares de paredes delgadas y extremos agudos o romos (Fig. 27 C, E). Las glándulas de sal (Fig. 27 D) son similares a las descritas para *F. juniperoides*; en algunos casos alcanzan un nivel similar al de las células epidérmicas contiguas, mientras que en otros están hundidas, quedando protegidas. El mesofilo es de tipo dorsiventral (Fig. 27 C, E), con clorénquima en empalizada compuesto por dos capas de células rectangulares (Fig. 27 C-E). El clorénquima esponjoso presenta células de formas irregulares (Fig. 27 C, E) con excepción de las que se encuentran entre el floema del haz vascular central y la epidermis abaxial que son, en general, isodiamétricas (Fig. 27 C, E). Un haz vascular colateral central y siete haces colaterales menores, a cada lado de éste forman el sistema vascular de las hojas (Fig. 27 C, E). Los haces vasculares no presentan tejidos de sostén asociado y sólo el central posee una vaina poco definida formada por células parenquimáticas con cloroplastos (Fig. 27 E). Los haces vasculares menores son muy pequeños y están formados sólo por unas pocas células conductoras.

Tallo

Epidermis vista en planta

Una cutícula lisa se observa sobre células epidérmicas rectangulares de paredes rectas. Los estomas son paracíticos, distribuidos en hileras paralelas al eje mayor del órgano, con las células oclusivas perpendiculares a dicho eje. Se observan tricomas eglandulares, en menor cantidad que en las hojas y glándulas de sal, ambos similares a los descritos para la hoja.

Anatomía

El tallo presenta sección transversal circular (Fig. 27 F).

La cutícula es muy delgada. Las células epidérmicas son piriformes a cuadrangulares (Fig. 27 F-G), papilosas y con la pared tangencial externa engrosada (Fig. 27 G). Se observan algunos estomas pseudo-hundidos con la cámara subestomática pequeña. Se encuentran tricomas eglandulares (Fig. 27 F) más cortos aunque de características similares a los foliares. Las glándulas de sal, también semejantes a las foliares, se ubican a nivel epidérmico (Fig. 27 G) o levemente hundidas. La corteza está formada por tres a cuatro capas de células isodiamétricas; las de las capas subepidérmicas tienen cloroplastos (Fig.

27 G). En la zona más interna de la corteza se observan algunas células con gránulos de almidón. Limitando la estela se encuentra un anillo completo de esclereidas (Fig. 27 F, H), en general formado por una sola capa de células aunque pueden llegar a encontrarse hasta dos o tres capas celulares (Fig. 27 F, H). El tejido vascular forma un cilindro completo debido al crecimiento secundario (Fig. 27 F, H). La médula, amplia, está formada por células parenquimáticas isodiamétricas (Fig. 27 F) y de paredes algo engrosadas. La parte central de este tejido tiende a romperse, lo que hace que la médula sea hueca en su parte más interna (Fig. 27 F).

MALVACEAE

Sphaeralcea australis Speg.

Fig. 28 A

Hoja

Caracterización y macropatrón de cristales

Se observan pequeñas drusas tipo A₁ (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha) dispuestas sobre los nervios menores (Fig. 28 B) y sólo algunas sobre el nervio medio y los nervios mayores. La cantidad de cristales disminuye en sentido acropéto y centrífugo.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Se observan células poligonales de paredes lisas (Fig. 28 C). En ambas epidermis se encuentran estomas anisocíticos y anomocíticos (Fig. 28 C) y tricomas eglandulares estrellados multicelulares (Fig. 28 D); la epidermis abaxial posee además tricomas glandulares, también multicelulares.

Anatomía

La hoja presenta sección transversal rectangular en forma de V abierta con márgenes redondeados.

Sobre la epidermis se observa una cutícula delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares o rectangulares (Fig. 28 E-F) con la pared tangencial externa apenas engrosada. Se observan estomas a igual nivel que las células epidérmicas restantes y con la cámara subestomática reducida. Los tricomas eglandulares poseen las paredes de las células de los brazos esclerosadas mientras que las del pie pueden o no estarlo. Los tricomas glandulares son uniseriados y de paredes delgadas (Fig. 28 E). El mesofilo es de tipo dorsiventral (Fig. 28 E-F). El clorénquima en empalizada está formado por tres a cuatro capas de células (Fig. 28 E-F), algunas de las cuales presentan drusas tipo A₁; entre las células de este tejido se encuentran células taníferas (Fig. 28 E-F) mientras que no están presentes en el clorénquima esponjoso. Se observan tres costillas abaxiales en la parte

media de la lámina; en estas zonas el clorénquima está interrumpido tanto hacia adaxial como abaxial por dos o tres capas de células parenquimáticas grandes de paredes engrosadas; hacia la cara abaxial, y en posición subepidérmica, se encuentra una capa de colénquima angular subepidérmico. En cada una de estas costillas hay un haz vascular colateral (Fig. 28 E) que presenta drusas similares a las descritas para el clorénquima en las células del parénquima floemático; poseen un casquete de colénquima angular junto al floema y una vaina parenquimática. A ambos lados de las costillas se observa un número variable de haces vasculares menores, también colaterales, rodeados por una vaina parenquimática (Fig. 28 F) cuyas células presentan algunos cloroplastos y drusas tipo A₁ especialmente en las células de la mitad abaxial. Estos haces no poseen tejido de sostén.

Tallo

Epidermis vista en superficie

Se observan características similares a las descritas para la hoja, incluyendo tricomas glandulares y eglandulares (Fig. 28 G), los segundos notoriamente más frecuentes que los primeros. No se observaron estomas.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular (Fig. 28 H).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares (Fig. 28 H), de paredes tangenciales engrosadas, la externa, de mayor engrosamiento. Algunas células presentan pequeñas papilas. Se observan tricomas glandulares similares a los foliares y eglandulares de paredes generalmente esclerosadas (Fig. 28 H). Tres capas de células isodiamétricas forman el clorénquima (Fig. 28 H). Hacia el interior hay dos a tres capas de colénquima angular (Fig. 28 H) y por dentro de éste se observan cuatro capas de células parenquimáticas (Fig. 28 H) con algunos gránulos de almidón. La estela está formada por doce haces vasculares con casquetes de fibras floemáticas (Fig. 28 H). La médula es amplia y está formada por células parenquimáticas; las contiguas al xilema tienen sus paredes esclerosadas mientras que las más internas son de paredes más delgadas (Fig. 28 H); las células aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 28 H) y algunas presentan taninos (Fig. 28 H).

PLUMBAGINACEAE

Limonium brasiliense (Boiss.) Kuntze

Fig. 29 A

HojaEpidermis vista en superficie

La cutícula es estriada (Fig. 29 B). Las células epidérmicas son poligonales a rectangulares, de paredes lisas. En ambas epidermis se observan estomas (Fig. 29 B) ciclocíticos y anisocíticos, distribuidos al azar y glándulas de sal (Fig. 29 B) rodeadas por células epidérmicas de disposición anular (Fig. 29 B).

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular con márgenes carenados.

La cutícula es delgada; las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 29 C-E) con paredes levemente engrosadas y un espesor algo mayor en la pared tangencial externa (Fig. 29 C-D). Estas células presentan glóbulos de taninos en su interior (Fig. 29 D-E). Las carenas marginales están formadas por aproximadamente siete a ocho células de cada una de las epidermis (Fig. 29 D). Los estomas se encuentran a igual nivel que las células epidérmicas restantes y la cámara subestomática es reducida. Se observan glándulas de sal (Fig. 29 C) características de las Plumbaginaceae (Metcalfe & Chalk, 1950) que se ubican al mismo nivel que las células epidérmicas o, más frecuentemente, en depresiones de la epidermis (Fig. 29 C). El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 29 D). Se observan dos capas de clorénquima en empalizada, la primera compacta, y la segunda de disposición más laxa (Fig. 29 D); el clorénquima esponjoso se encuentra en posición central. Algunas células de ambos clorénquimas contienen taninos (Fig. 29 C-E) al igual que las células epidérmicas. En la zona del nervio medio por debajo de la epidermis adaxial se observan dos capas de clorénquima en empalizada (Fig. 29 E) mientras que debajo de la abaxial hay clorénquima esponjoso (Fig. 29 E). Los haces vasculares son colaterales (Fig. 29 E). En la zona del nervio medio se observan cuatro haces vasculares (Fig. 29 E); los cuatro se encuentran inmersos en parénquima aerenquimatoso (Fig. 29 E) formado por células de formas y tamaños variados, con taninos (Fig. 29 E) y algunas drusas tipo B (drusas de contorno liso). De estos haces, uno está ubicado hacia adaxial, el de mayor tamaño hacia abaxial, y los otros dos en una zona central del mesofilo aproximadamente equidistantes de los dos primeros (Fig. 29 E). Las células parenquimáticas de los tejidos conductores presentan taninos. Cada uno de estos haces posee casquetes de fibras xilemáticas y floemáticas (Fig. 29 E), siendo el segundo de mayor tamaño (Fig. 29 E) y están rodeados por una vaina de fibras (Fig. 29 E), formada por dos a tres capas de células. En algunos casos entre los haces se observan dos capas de fibras que conectan las vainas de los haces (Fig. 29 E). Hacia adaxial de este grupo de cuatro haces se observan otros haces

vasculares pequeños (Fig. 29 E) con pocas células conductoras y un par de fibras que forman un casquete floemático. Los haces vasculares dispuestos a ambos lados de la costilla media (diez o más) sólo poseen casquetes de fibras floemáticas. Ninguno de los haces vasculares foliares presentan vainas parenquimáticas.

Tallo vegetativo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es estriada. Las células epidérmicas son poligonales a rectangulares, de paredes lisas. Se observan estomas ciclocíticos distribuidos al azar y escasas glándulas de sal similares a las foliares.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular (Fig. 29 F).

La cutícula es delgada. La epidermis está formada por células cuadrangulares, de paredes delgadas y con gran cantidad de taninos (Fig. 29 G). Se observan estomas pseudo-hundidos (Fig. 29 G) con la cámara subestomática reducida (Fig. 29 G). Las glándulas de sal son de características similares a las descritas para las hojas pero siempre a nivel epidérmico. La corteza está formada por once a trece capas de células parenquimáticas isodiamétricas, de variados tamaños, y algunas con gran cantidad de taninos (Fig. 29 F-G). Escasos cristales poliédricos rectangulares y otros de forma ovalada se encuentran en algunas células. Los haces vasculares forman anillos concéntricos (Fig. 29 F). El anillo más externo (Fig. 29 G) presenta gran cantidad de haces vasculares con pocos elementos de conducción, el segundo anillo (Fig. 29 G) cuenta con veintitrés haces vasculares de mayor tamaño y el tercer anillo (Fig. 29 G), con dieciséis haces vasculares. Todos son colaterales (Fig. 29 H) y poseen taninos en las células del parénquima floemático (Fig. 29 H). Los haces de los anillos más internos presentan un pequeño casquete de fibras sobre el floema (Fig. 29 H), que en algunos casos, puede prolongarse a modo de vaina incompleta hacia los lados (Fig. 29 H). Los haces están inmersos en parénquima formado por células pequeñas en comparación con las de la corteza (Fig. 29 F, H). La médula es grande (Fig. 29 F), formada por células parenquimáticas isodiamétricas de paredes levemente engrosadas, que aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 29 F). Algunas células poseen taninos y/o drusas tipo B (Fig. 29 I).

Tallo floral

Epidermis vista en planta

Se observa una cutícula lisa. Las células epidérmicas son rectangulares con el eje mayor paralelo al eje longitudinal del tallo y de paredes lisas. Se observan estomas anisocíticos y

anomocíticos, dispuestos al azar, y escasas glándulas de sal similares a las foliares y del tallo vegetativo.

Anatomía

El tallo presenta sección transversal circular de contorno irregular (Fig. 29 J).

La cutícula es gruesa. La epidermis está compuesta por células isodiamétricas a cuadrangulares (Fig. 29 J), con la pared tangencial externa levemente engrosada. Se encuentran estomas a igual nivel que las células epidérmicas restantes y glándulas de sal, similares a las descritas para la hoja y el tallo vegetativo, también a nivel epidérmico. La corteza está formada por cuatro a seis capas de clorénquima (Fig. 29 J) compuesto por células rectangulares. Limitando con este tejido se observan algunos haces vasculares colaterales pequeños formando un anillo completo (Fig. 29 J), inmersos en un parénquima (aproximadamente cuatro capas) de células isodiamétricas de paredes delgadas y con taninos (Fig. 29 J). Continuando hacia el centro se observa un segundo ciclo de haces vasculares colaterales (Fig. 29 J), en el que se observan cinco haces externos menores (Fig. 29 J) y seis internos mayores (Fig. 29 J), los primeros incluidos totalmente en un parénquima esclerosado mientras que los segundos sólo están parcialmente incluidos (Fig. 29 J). La médula está formada por células parenquimáticas isodiamétricas (Fig. 29 J) con espacios intercelulares grandes, algunas de las cuales presentan taninos.

POACEAE

Melica argyrea Hack.

Fig. 30 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. La epidermis está formada por células largas de paredes levemente onduladas. Estas paredes son gruesas en las células ubicadas en las costillas y delgadas en las que se encuentran en los valles. Las células síliceas y suberosas (de menor longitud que las anteriores) son rectangulares (Fig. 30 C); las primeras de bordes ondulados y las segundas, de bordes lisos. Estos pares sílico-suberosos se encuentran sólo en las zonas costales, en hileras de a tres pares (Fig. 30 C). Tanto en la epidermis adaxial como abaxial los estomas se encuentran en las cercanías de las costillas (Fig. 30 B) y poseen células anexas ovaladas. En ambas epidermis, también se observan tricomas eglandulares unicelulares (más abundantes en la cara adaxial) (Fig. 30 B), y aguijones cuya barba es de mayor largo que la base (Fig. 30 B-C), orientados en una sola dirección en la cara adaxial (hacia la base de la lámina) y en direcciones opuestas (hacia la base y el ápice de la lámina) en la abaxial.

Anatomía

La hoja presenta sección transversal rectangular con forma de U y de márgenes agudos.

Se observan costillas bien definidas sólo en la cara adaxial (Fig. 30 D-F). Todas ellas presentan aproximadamente forma de meseta (Fig. 30 D-F). La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son isodiamétricas en la cara adaxial y más o menos cuadrangulares en la abaxial (Fig. 30 D-F), con la pared tangencial externa engrosada en mayor medida en la cara abaxial (Fig. 30 D-F). Se encuentran entre cuatro y seis células buliformes isodiamétricas (Fig, 30 D-F) en cada valle; a los lados de estas células se ubican los estomas que presentan engrosadas las paredes tangenciales externas de las células oclusivas. La cámara subestomática es amplia. Se observan tricomas eglandulares de paredes engrosadas y extremos agudos y aguijones de paredes esclerosadas (Fig. 30 D-F). En cada costilla y en posición subepidérmica se observan paquetes de fibras (Fig. 30 D-F), que se prolongan en columnas uni o biseriadas hacia los haces vasculares haciendo contacto con el xilema (Fig. 30 D-F). Se observan paquetes de fibras subepidérmicas hacia abaxial que interrumpen sólo la vaina parenquimática (Fig. 30 D-F). El clorénquima es difuso (Fig. 30 D-F). Se encuentran aproximadamente quince haces vasculares colaterales: tres de primer orden (semitrabados) (Fig. 30 D, F), dos de segundo orden (semitrabados) (Fig. 30 E) y diez de tercer orden (ocho semitrabados y dos libres) (Fig. 30 F). Todos los haces vasculares presentan vaina mestomática y parenquimática (Fig. 30 D-F); las células que componen la primera presentan un engrosamiento uniforme en todas sus paredes.

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. La epidermis está formada por células largas de paredes onduladas y engrosadas en las zonas costales, y de paredes delgadas en los valles; las células síliceas son similares a las descritas para la hoja y las suberosas presentan ambos extremos cóncavos. Se observan hileras de hasta cinco pares de células sílico-suberosas en zonas costales y pares solitarios y poco frecuentes en los valles. Se encuentran estomas en las zonas intercostales similares a los encontrados en las hojas y aguijones también del mismo tipo que los foliares, orientados en una sola dirección (hacia la base del tallo).

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular existiendo costillas poco marcadas (Fig. 30 G).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas, generalmente cuadrangulares (Fig. 30 H), tienen las paredes radiales y tangencial externa esclerosadas (Fig. 30 H). Los estomas se ubican a nivel epidérmico con células oclusivas de pared tangencial externa engrosada; la cámara subestomática es reducida. Los aguijones presentan sus paredes esclerosadas. Se observan paquetes de fibras subepidérmicos, formados por dos a tres capas de células

(Fig. 30 G-H). Alternando con ellos se encuentran pequeños paquetes de clorénquima formados por una a tres capas de células (Fig. 30 G-H). Hacia el interior se desarrolla una banda continua, de seis a siete capas de fibras (Fig. 30 G-H) que se conecta en ciertos puntos con los paquetes de fibras subepidérmicos (Fig. 30 G). Inmersos en este tejido esclerenquimático se observan haces vasculares pequeños (Fig. 30 G-H), con una vaina completa de fibras que se conecta con los paquetes de fibras subepidérmicos (Fig. 30 H). Hacia el interior hay otro anillo de haces vasculares de mayor tamaño (Fig. 30 G-H) con vaina esclerenquimática (Fig. 30 H). Estos se encuentran inmersos en una banda de parénquima esclerosado formado por aproximadamente cuatro a seis capas de células isodiamétricas (Fig. 30 G-H) y una o dos capas de células parenquimáticas con paredes delgadas y formas irregulares (Fig. 30 H) cuyas células aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 30 G) En esta zona parenquimática hay otro anillo de haces vasculares de mayor tamaño (Fig. 30 G-H) también con vaina esclerenquimática (Fig. 30 H). La región central del órgano es hueca (Fig. 30 G-H).

Pappophorum phillippianum Parodi

Fig. 31 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Ambas epidermis están formadas por células largas de paredes levemente onduladas en las zonas costales y más notoriamente onduladas en las intercostales (Fig. 31 C); las células son papilosas únicamente en la epidermis adaxial (Fig. 31 B). Las células silíceas son en forma de hacha o de doble hacha (Fig. 31 C). No se observan células suberosas (Fig. 31 C); las células epidérmicas que acompañan a las silíceas son de menor longitud que las que se ubican en los valles (Fig. 31 C). En las zonas intercostales de ambas epidermis se encuentran estomas (Fig. 31 C-D), que poseen células anexas triangulares (Fig. 31 C). En zonas costales e intercostales, se observan además tricomas glandulares (Fig. 31 B, D) bicelulares, que resultan menos abundantes, en la epidermis abaxial (Fig. 31 C-D). En la epidermis adaxial, en las zonas costales se observa una gran cantidad de tricomas eglandulares unicelulares (Fig. 31 B). Las células epidérmicas que rodean la base de los mismos presentan grandes papilas que alcanzan aproximadamente un tercio de la longitud de los tricomas (Fig. 31 B), formando un “cushion air” (Ellis, 1979).

Anatomía

La hoja presenta sección transversal rectangular con forma de U y márgenes agudos.

Se observan costillas bien definidas sólo hacia adaxial (Fig. 31 G-H). Las costillas asociadas a los haces vasculares de primer orden son redondeadas (Fig. 31 G) mientras

que, las asociadas a los de segundo orden, son de extremos algo más agudos (Fig. 31 H). La cutícula es gruesa. La epidermis adaxial está formada por células isodiamétricas a piriformes (Fig. 31 E, G-H) con papilas (Fig. 31 E, G-H) que pueden llegar a ser casi tan anchas como la misma célula y su longitud, también variable, puede alcanzar similar dimensión que la célula que la presenta; se encuentra, en general, una por célula, y hasta dos en las regiones costales. Estas células epidérmicas presentan la pared tangencial externa notablemente engrosada (Fig. 31 E, G-H). Los tricomas glandulares son de paredes delgadas mientras que los eglandulares presentan paredes engrosadas y extremos agudos (Fig. 31 E). Las células buliformes (Fig. 31 F-H) (que en algunos casos pueden ser también papilosas) presentan un pequeño engrosamiento en la pared tangencial externa (Fig. 31 F-H); las paredes radiales pueden ser lisas (Fig. 31 F-H) o ligeramente lobuladas. En general se observan cuatro a siete células buliformes superiores (Fig. 31 F-H) y de una hasta tres inferiores (Fig. 31 F-H) ubicadas por debajo de la célula central superior (la de mayor tamaño) (Fig. 31 F-H) formando una columna uniseriada (Fig. 31 F-H) que se extiende dos tercios del espesor de la lámina hacia abaxial (Fig. 31 G-H). Los estomas se ubican a nivel epidérmico; particularmente en la epidermis adaxial se encuentran a los lados de las células buliformes. Las células oclusivas presentan sus paredes tangenciales externas engrosadas. Frecuentemente las papilas de las células anexas forman una cámara epiestomática; la cámara subestomática es pequeña. A nivel subepidérmico se observan paquetes de fibras en las zonas costales (Fig. 31 G-H), que se prolongan hasta las vainas parenquimáticas de cada haz vascular, sin interrumpirlas (Fig. 31 G-H). El clorénquima es de tipo radiado (Fig. 31 G-H). Se observan aproximadamente treinta y dos haces vasculares colaterales: nueve de primer orden, semitrabados (Fig. 31 G), veintiuno de segundo orden, libres (Fig. 31 H) y dos de tercer orden, libres. Todos los haces vasculares presentan una vaina parenquimática externa (Fig. 31 G-H) formada por células grandes de paredes delgadas con gran cantidad de cloroplastos (Fig. 31 G-H). Esta vaina se prolonga hacia adaxial formando una columna bi o triseriada en los haces de primer orden (Fig. 31 G), y uni o biseriada y de mayor longitud en los de segundo orden (Fig. 31 H). Sólo los haces vasculares de primer orden poseen, además, una vaina mestomática interna (Fig. 31 G), cuyas células presentan un escaso engrosamiento parietal (Fig. 31 G). Hacia abaxial la vaina parenquimática está interrumpida por una extensión de paquetes de fibras sólo en los haces vasculares de primer orden (Fig. 31 G). Los haces vasculares de tercer orden, en general no presentan tejido esclerenquimático asociado; eventualmente, pueden observarse unas pocas fibras hacia abaxial.

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas largas son de paredes onduladas (Fig. 31 I); las que se encuentran en las zonas costales son más angostas que las de las zonas intercostales. Se observan pares sílico-suberosos, tanto en las zonas costales como en las intercostales, pudiendo encontrarse células silíceas solitarias (Fig. 31 I). Los cuerpos silíceos de las zonas costales son en forma de doble hacha (Fig. 31 I) mientras que los de las intercostales son ovalados o isodiamétricos. Las suberosas son siempre en forma de media luna. Se encuentran estomas similares a los foliares en las zonas intercostales (Fig. 31 I). Se observan tricomas glandulares (Fig. 31 I) bicelulares y eglandulares unicelulares en las zonas intercostales y sólo glandulares (Fig. 31 I) en las zonas costales, conjuntamente con aguijones.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular con costillas poco marcadas (Fig. 31 J).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas, generalmente cuadrangulares (Fig. 31 J), tienen sus paredes radiales y tangencial externa esclerosadas (Fig. 31 J). Los estomas se ubican a nivel epidérmico, con células oclusivas de pared tangencial externa engrosada y cámara subestomática reducida. Los tricomas y aguijones presentan características similares a las descritas para la hoja. Se observan paquetes de fibras subepidérmicos, formados por dos capas de fibras (Fig. 31 J). Alternando con ellos se encuentran pequeños paquetes de clorénquima (Fig. 31 J). Hacia el interior y por debajo del clorénquima existe una banda continua de fibras, formada por seis a siete capas de células (Fig. 31 J). Esta banda en determinados puntos se conecta con los paquetes de fibras subepidérmicos (Fig. 31 J). Inmersos en este tejido esclerenquimático se observan haces vasculares pequeños (Fig. 31 J), con una vaina completa de fibras (Fig. 31 J) y una media vaina parenquimática por fuera de la esclerenquimática rodeando la región floemática del haz (Fig. 31 J) e interrumpida en la zona del floema por la proyección del paquete de fibras subepidérmico que se enfrenta al haz. La vaina parenquimática está formada por células isodiamétricas, de paredes delgadas que poseen cloroplastos dispersos. Hacia el interior se encuentra una banda de parénquima levemente esclerosado formado por aproximadamente diez capas de células isodiamétricas (Fig. 31 J), de paredes lisas o algo lobuladas; las células aumentan de tamaño hacia el centro, y presentan grandes espacios intercelulares. En esta zona hay otro anillo de haces vasculares (Fig. 31 J) que poseen un casquete de fibras hacia el xilema y, en algunos casos, también hacia el floema y están rodeados por una vaina parenquimática. Continuando hacia el interior se encuentra una banda de parénquima no esclerosado (Fig. 31 J) formado por células isodiamétricas de paredes lisas, que, al igual que las del parénquima esclerosado, aumentan de tamaño de manera centripeta (Fig. 31 J).

En esta zona se encuentra un tercer (Fig. 31 J) y, en ocasiones, también un cuarto anillo de haces vasculares, de similares características que los que forman el anillo anterior. El parénquima no esclerosado completa la parte central del tallo (Fig. 31 J).

Trichloris crinita (Lag.) Parodi

Fig. 32 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Presenta células largas de paredes onduladas, delgadas (Fig. 32 B-C), con algunas papilas sólo en la región intercostal (Fig. 32 B-C). Las células silíceas, en forma de doble hacha (Fig. 32 C), pueden ser solitarias o estar apareadas con células suberosas; cuando las células silíceas son solitarias las células epidérmicas que las acompañan son de características similares a las de la epidermis adaxial de *Pappophorum phillippianum* (Fig. 32 B-C). En ambas epidermis los estomas (Fig. 32 B-C), con células anexas triangulares (Fig. 32 B), se ubican en las zonas intercostales donde también se observan tricomas glandulares (Fig. 32 B-C) bicelulares, y eglandulares unicelulares, sólo en la epidermis adaxial. Los últimos presentan un cojinete basal de células isodiamétricas a ovaladas, de paredes lisas y de similar grosor que las células largas. En las zonas costales se encuentran agujijones de variados tamaños (Fig. 32 B-C), cuya barba, en los de mayor tamaño, puede superar el largo de la base del mismo, o ser más corta en los más pequeños (Fig. 32 B).

Anatomía

La hoja presenta sección transversal rectangular en forma de V con márgenes redondeados.

Se observa una costilla media saliente hacia abaxial y otras con proyecciones levemente menores hacia adaxial y abaxial (Fig. 32 E-F); todas de contorno redondeado (Fig. 32 E-F). La cutícula es delgada. La epidermis está formada por células isodiamétricas (Fig. 32 D-F) que poseen papilas (Fig. 32 D), generalmente una por célula, existiendo mayor cantidad de papilas en la epidermis abaxial. Las células epidérmicas poseen la pared tangencial externa engrosada (Fig. 32 D-F). Las células buliformes ubicadas entre las costillas (Fig. 32 D-F) presentan un engrosamiento aunque leve en la pared tangencial externa (Fig. 32 D); las paredes radiales son en algunos casos lobadas. Estas células se encuentran, en general, en número de cinco superiores; la central es considerablemente mayor (Fig. 32 D, F) llega a ocupar la mitad del espesor de la lámina y una inferior notablemente más pequeña (no siempre presente) ubicada por debajo de la superior central (Fig. 32 F). Las células buliformes asociadas a la costilla media son de mayor tamaño aunque de características similares a las anteriores. Los estomas se ubican a nivel epidérmico a los lados de las

células buliformes. Las paredes tangenciales externas de las células oclusivas están engrosadas y la cámara subestomática es pequeña. Se observan tricomas glandulares, eglandulares de extremo agudo, y aguijones, todos poseen paredes engrosadas, esclerosadas en los dos últimos. Por debajo de la epidermis adaxial, se observan pequeños paquetes de fibras asociados a las zonas costales (Fig. 32 E-F); en algunos casos éstos se prolongan hacia la vaina del haz (Fig. 32 E) interrumpiéndola únicamente en los haces vasculares de primer orden (Fig. 32 E). En los haces vasculares de segundo orden, y sólo hacia adaxial, se observan en posición subepidérmica paquetes de células parenquimáticas (Fig. 32 D, F). El clorénquima es de tipo radiado (Fig. 32 E-F). Se observan aproximadamente veintisiete haces vasculares en la lámina, de los cuales siete son de primer orden (seis trabados (Fig. 32 E) y uno semitrabado), dieciocho de segundo orden (libres) (Fig. 32 F) y dos de tercer orden (libres). En la costilla central se encuentran cinco haces vasculares, el central de primer orden y los laterales de segundo orden, inmersos en cinco capas de células parenquimáticas isodiamétricas, de paredes lobadas e irregularmente engrosadas. El haz central es el único de primer orden semitrabado. Todos los haces vasculares presentan una vaina parenquimática externa formada por células grandes con numerosos cloroplastos (Fig. 32 E-F). Sólo los de primer orden poseen, además, una vaina mestomática interna (Fig. 32 E) que presenta engrosamientos en U muy notorios en la zona que rodea al floema (Fig. 32 E); algunos haces de segundo orden desarrollan una vaina mestomática incompleta diferenciada en contacto con la región floemática (Fig. 32 F).

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Presenta células largas de paredes onduladas (Fig. 32 H), más angostas en las zonas costales que en las intercostales. En las zonas costales se observan células silíceas solitarias rectangulares con las paredes lisas u onduladas o en forma de doble hacha típica (Fig. 32 H). En las zonas intercostales se encuentran células silíceas isodiamétricas solitarias y estomas similares a los foliares (Fig. 32 H). No se observan tricomas ni aguijones.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular y presenta costillas levemente marcadas (Fig. 32 I).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas, generalmente cuadrangulares, tienen todas sus paredes esclerosadas (Fig. 32 I). Los estomas, en pequeñas depresiones, presentan células oclusivas con la pared tangencial externa engrosada y una cámara subestomática reducida. Se observan paquetes subepidérmicos (Fig. 32 I) formados por

cuatro a cinco capas de fibras. Alternando con ellos se encuentra clorénquima (Fig. 32 I). Hacia el interior existe una banda continua de fibras (Fig. 32 I) formada por cuatro a cinco capas de células. Esta vaina en determinados puntos se conecta con los paquetes de fibras subepidérmicos (Fig. 32 I) interrumpiendo el clorénquima. Inmersos en este tejido esclerenquimático se observan haces vasculares pequeños (Fig. 32 I), con una vaina completa de fibras y media vaina parenquimática externa (rodeando la región floemática del haz) formada por células isodiamétricas, de paredes delgadas y con cloroplastos centrípetos (Fig. 32 I). Esta vaina está siempre interrumpida por la proyección del paquete de fibras subepidérmico que se enfrenta al haz. A continuación y hacia el interior se encuentra una banda de parénquima levemente esclerosado (Fig. 32 I) formado por aproximadamente cuatro a cinco capas de células isodiamétricas, de paredes lisas o algo lobuladas; las células aumentan de tamaño hacia el centro. En esta zona hay otro anillo de haces vasculares de mayor tamaño (Fig. 32 I) que poseen vaina de fibras y un casquete de fibras hacia el xilema y en algunos casos también hacia el floema (Fig. 32 I). Luego se encuentra una banda de parénquima no esclerosado (Fig. 32 I) formado por células isodimétricas de paredes lisas, que, al igual que las del parénquima esclerosado, aumentan de tamaño de manera centrípeta (Fig. 32 I) y presentan grandes espacios intercelulares. En esta zona se encuentra un tercer y, en ocasiones, un cuarto anillo de haces vasculares (Fig. 32 I), de similares características que los que forman el anillo anterior. El parénquima no esclerosado completa la parte central del tallo (Fig. 32 I). La anatomía caulinar es extremadamente similar a lo descrito para *P. philippianum*.

PORTULACACEAE

Grahamia bracteata Hook. & Arn.

Fig. 33 A

Hoja

Caracterización y macropatrón de cristales

Se observan drusas tipo A₁ (drusas cuyo contorno posee proyecciones en forma de punta de flecha) (Fig. 33 B) en las áreas intercostales. Están distribuidas de manera uniforme por toda la lámina, observándose las drusas de mayor tamaño en la base de la lámina, en cercanías del nervio medio. No hay variación en la densidad de cristales.

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. La epidermis está formada por células rectangulares en la cara adaxial e isodiamétricas en la abaxial, en ambos casos de paredes onduladas. Ambas epidermis poseen estomas anomocíticos y paracíticos distribuidos al azar.

Anatomía

La hoja es de sección transversal circular (Fig. 33 C).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son isodiamétricas a rectangulares (Fig. 33 C), con la pared tangencial externa engrosada (Fig. 33 D). Algunas células son papilosas. Los estomas se encuentran a igual nivel que las células epidérmicas restantes y la cámara subestomática es reducida. El mesofilo es de tipo céntrico (Fig. 33 C-D) formado por cinco a seis capas de células clorenquimáticas (Fig. 33 C) que, generalmente, son de formas irregulares y de paredes delgadas y lobuladas (Fig. 33 C-D). Trece haces vasculares colaterales menores se disponen formando un anillo (Fig. 33 C) que delimita al clorénquima del tejido acuífero de posición central (Fig. 33 C-D). Este tejido está formado por células parenquimáticas de paredes delgadas y algo lobuladas (Fig. 33 C-D); el tamaño de sus células, en general, disminuye de la periferia hacia la parte central de la hoja (Fig. 33 C). Un haz vascular colateral de mayor tamaño se ubica en la parte media de la hoja (Fig. 33 C) rodeado por las células de menor tamaño del tejido acuífero. Ninguno de los haces vasculares posee tejido de sostén asociados ni vaina parenquimática (Fig. 33 D).

Tallo

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son rectangulares con los extremos rectos o aguzados y de paredes lisas. No se observan estomas.

Anatomía

El tallo es de sección circular con algunas costillas (Fig. 33 E).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son rectangulares (Fig. 33 E-F), más pequeñas las de las zonas costales (Fig. 33 E-F), con las paredes tangenciales engrosadas (Fig. 33 F) y, en algunos casos, las paredes radiales lobuladas. La corteza está formada por cinco a siete capas de células parenquimáticas de paredes algo engrosadas y comprimidas tangencialmente (Fig. 33 E-F); en las zonas costales se diferencian paquetes de fibroesclereidas formados por once a veinte células (Fig. 33 E-F). Hacia el interior se observa una capa de tejido acuífero (Fig. 33 E-F) y cuatro capas de células parenquimáticas de paredes delgadas (Fig. 33 E). En contacto con el floema secundario se encuentran tres a cuatro capas de células parenquimáticas muy pequeñas (Fig. 33 E, G). Si bien se observa crecimiento secundario (Fig. 33 E, G) se reconocen aún seis a siete haces vasculares primarios (Fig. 33 E). La médula es grande (Fig. 33 E), formada por células parenquimáticas de paredes delgadas que contienen gránulos de almidón y delimitan grandes espacios intercelulares (Fig. 33 E). El tamaño de estas células aumenta hacia el centro (Fig. 33 E).

RANUNCULACEAE

Clematis montevidensis Spreng.

Fig. 34 A

HojaEpidermis vista en superficie

La cutícula es estriada. Las células epidérmicas son poligonales y de paredes lisas (Fig. 34 B). En ambas epidermis se observan estomas anomocíticos (Fig. 34 B) distribuidos al azar. Se encuentran tricomas glandulares claviformes escasos, y eglandulares, ambos unicelulares. Los tricomas son más abundantes en la epidermis adaxial que en la abaxial.

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular con forma de V abierta y márgenes redondeados (Fig. 34 C).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares a rectangulares (Fig. 34 C-E); en algunas células se observan pequeñas papilas (más frecuentemente en la epidermis abaxial y en la zona de los haces vasculares). Las células epidérmicas poseen la pared tangencial externa levemente engrosada (Fig. 34 D-E). Los estomas se ubican a nivel epidérmico y la cámara subestomática es amplia. Los tricomas glandulares son de paredes delgadas y los eglandulares, de paredes gruesas y extremos aguzados. El mesofilo es de tipo dorsiventral (Fig. 34 C-D); se observan dos a tres capas de clorénquima en empalizada (Fig. 34 C-D) hacia adaxial y clorénquima esponjoso hacia abaxial (Fig. 34 C-D). Estos tejidos están interrumpidos en la zona donde se encuentran los haces vasculares mayores por la presencia de parénquima (Fig. 34 E). Se observan catorce haces vasculares colaterales, tres son de mayor tamaño y se corresponden con pequeñas depresiones de la lámina hacia adaxial y abaxial (Fig. 34 C) a excepción del central que presenta una pequeña costilla hacia abaxial (Fig. 34 C, E). Todos los haces vasculares poseen vainas parenquimáticas (Fig. 34 C-D) y sólo los mayores casquetes de colénquima angular en relación al xilema y floema (Fig. 34 C, E).

TalloEpidermis vista en superficie

La cutícula es lisa, las células epidérmicas son rectangulares de paredes lisas. Los estomas son anomocíticos y están dispuestos en hileras paralelas al eje mayor del órgano.

Anatomía

El tallo es de sección transversal circular (Fig. 34 F), encontrándose unas diez costillas salientes (Fig. 34 F-G).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son isodiamétricas a cuadrangulares (Fig. 34 F-G), con las paredes tangenciales algo engrosadas (Fig. 34 G). Algunas presentan una papila central (Fig. 34 G). Los estomas son pseudo-hundidos con la cámara subestomática reducida. Sobre la cara tangencial externa de las células oclusivas se observa una proyección cuticular hacia el ostíolo. Debajo de la epidermis de las costillas se observan dos a cuatro capas de colénquima angular (Fig. 34 F-G), de las cuales la primera capa suele continuarse en los valles (Fig. 34 F). En las áreas intercostales en posición subepidérmica se observan tres a cuatro capas de clorénquima formado por células isodiamétricas (Fig. 34 F-G). Por debajo del colénquima de las costillas y continuándose por dentro del clorénquima de los valles, se ven tres a cuatro capas de fibras y fibroescleroidas (Fig. 34 F-H) formando una banda ondulante (Fig. 34 F-G). Continuando hacia el centro, a partir de esta banda se observan seis a siete capas de parénquima en la zona de las costillas y aproximadamente cuatro capas en los valles, que llegan hasta el floema de los haces vasculares (Fig. 34 F-G). Se observan diez haces vasculares colaterales (Fig. 34 F-G), encontrándose entre ellos la misma cantidad de paquetes de floema (Fig. 34 F-G). La médula es grande (Fig. 34 F) y está formada por células parenquimáticas redondeadas de paredes esclerosadas (Fig. 34 G).

SOLANACEAE

Solanum tweedianum Hook.

Fig. 35 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

La cutícula es lisa. Las células epidérmicas son de formas irregulares (Fig. 35 B), y de paredes onduladas (Fig. 35 B). Los estomas, en ambas epidermis, son de tipo anomocítico (Fig. 35 B) y se ubican al azar (Fig. 35 B). En ambas epidermis se observan tricomas glandulares uniseriados de dos tipos: de cabeza globosa unicelular y de cabeza globosa multicelular. Los primeros pueden ser de diversos tamaños, encontrándose los mayores en gran cantidad hacia el ápice de la hoja. Los segundos son, en general, más pequeños y se encuentran en escasa cantidad, aunque con mayor frecuencia hacia el margen de la lámina.

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular en forma de V abierta y de márgenes redondeados.

La cutícula es delgada. La epidermis está formada por células isodiamétricas a rectangulares de mayor tamaño en la cara adaxial que en la abaxial (Fig. 35 C-D); en algunas se observa una pequeña papila central. Las paredes están levemente engrosadas (Fig. 35 C-D). En la zona de los nervios mayores (con costillas definidas hacia abaxial) las

células epidérmicas son isodiamétricas (Fig. 35 C) y de paredes tangenciales engrosadas (Fig. 35 C). Los estomas se ubican a igual nivel que las células epidérmicas restantes y la cámara subestomática es reducida. Los tricomas glandulares son de paredes delgadas (Fig. 35 C-D). En la zona de los nervios mayores se observa una capa de colénquima lagunar (Fig. 35 C) por dentro de ambas epidermis. Continuando hacia el centro de esta región desde la cara adaxial se encuentran dos capas de células parenquimáticas isodiamétricas y de paredes delgadas (Fig. 35 C). Considerando la zona desde la cara abaxial, por dentro del colénquima lagunar se ven, en cambio, tres a cuatro capas de células parenquimáticas semejantes a las anteriores (Fig. 35 C). Esta capa de parénquima rodea al tejido vascular (Fig. 35 C). El mesofilo es de tipo dorsiventral (Fig. 35 C): tanto el clorénquima en empalizada como el esponjoso están formados por una o dos capas de células (Fig. 35 C). Los haces vasculares, ubicados entre ambos clorénquimas, son bicolaterales; el central posee casquetes de colénquima angular hacia el xilema y el floema y carece de vaina parenquimática (Fig. 35 C). Los haces vasculares menores (Fig. 35 E), formados sólo por unas pocas células conductoras (Fig. 35 E), no presentan casquetes ni vainas (Fig. 35 E).

Tallo

Epidermis vista en superficie

Se observa una cutícula lisa. Las células epidérmicas de formas variables (algunas rectangulares, con su eje mayor paralelo al eje mayor del órgano, y otras poligonales), presentan sus paredes lisas. Se observan estomas anomocíticos y algunos ciclocíticos ubicados al azar. Presenta tricomas glandulares semejantes a los foliares aunque en menor cantidad que en las hojas.

Anatomía

El tallo presenta sección transversal circular.

La cutícula es delgada. La epidermis está formada por células cuadrangulares (Fig. 35 F-G) con papilas centrales en algunas células y con la pared tangencial externa engrosada (Fig. 35 F-G). Los estomas se encuentran a nivel epidérmico, la cámara subestomática es pequeña y se observan tricomas glandulares (Fig. 35 F-G) de características similares a los de las hojas. La corteza presenta una o dos capas de clorénquima (Fig. 35 F-G) de células isodiamétricas (Fig. 35 F-G); hacia el interior se encuentran dos capas de colénquima lagunar (Fig. 35 F-G) con algunos cloroplastos. Continuando hacia el centro se observan cuatro capas de parénquima formado por células isodiamétricas de paredes levemente engrosadas (Fig. 35 F). Estas células son de menor tamaño en contacto con el tejido vascular (Fig. 35 F). Se observa un incipiente crecimiento secundario (Fig. 35 F) aunque aún se reconocen alrededor de diez haces vasculares colaterales primarios (Fig. 35 F). Se observa floema intraxilar (Fig. 35 F) enfrenteado a los polos protoxilemáticos de los haces

vasculares primarios (Fig. 35 F). La médula es grande y parenquimática (Fig. 35 F) formada por células isodiamétricas de paredes delgadas (Fig. 35 F); estas células aumentan de tamaño hacia el centro (Fig. 35 F).

VERBENACEAE

Aloysia gratissima (Gillies & Hook. ex Hook.) Tronc.

Fig. 36 A

Hoja

Epidermis vista en superficie

La cutícula presenta finas estriaciones. Las células epidérmicas son poligonales de paredes lisas. En ambas epidermis se observan estomas anomocíticos, distribuidos al azar. Presenta tricomas glandulares multicelulares, escasos en la epidermis adaxial y más abundantes en la epidermis abaxial (Fig. 36 C); generalmente se ubican en la zona del nervio medio. También hay tricomas eglandulares cistolíticos verrucosos unicelulares y no cistolíticos uni a tricelulares (Fig. 36 B); los primeros son más numerosos en la cara adaxial mientras que los segundos se encuentran en mayor número en la abaxial.

Anatomía

La hoja es de sección transversal rectangular, en forma de U invertida, con los márgenes redondeados (Fig. 36 D).

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares (Fig. 36 D) con un leve engrosamiento en la pared tangencial externa (Fig. 36 E); las de la epidermis abaxial suelen ser más pequeñas que las adaxiales (Fig. 36 F). Se encuentran estomas a igual nivel que las células epidérmicas restantes (Fig. 36 F) con la cámara subestomática reducida (Fig. 36 F). Los tricomas glandulares y eglandulares son uniseriados (Fig. 36 F). En la epidermis adaxial los glandulares poseen cabeza multicelular mientras que en la epidermis abaxial pueden ser uni (Fig. 36 F) a multicelulares globosas o unicelulares trapezoidales (Fig. 36 F). En la epidermis adaxial los tricomas eglandulares cistolíticos son unicelulares (Fig. 36 E) con cistolitos de diferentes tamaños, siempre uno por célula (Fig. 36 E) y están rodeados por otros litocistos con un solo cistolito en su interior (Fig. 36 E). Los litocistos que se encuentran hacia los márgenes de la hoja poseen sus paredes tangenciales externas esclerosadas. En la epidermis abaxial los tricomas no cistolíticos poseen el extremo aguzado y los cistolíticos (sin litocistos asociados) son más pequeños que los que se encuentran en la epidermis adaxial. Los tricomas presentan sus paredes delgadas o levemente esclerosadas. Por dentro de la epidermis adaxial, se observa una hipodermis discontinua (Fig. 36 D) que está formada por células rectangulares de paredes delgadas. El mesofilo es de tipo isolateral (Fig. 36 D), encontrándose tres a cuatro capas de clorénquima en empalizada hacia adaxial (Fig. 36 D) y en general sólo una hacia abaxial (Fig. 36 F); el

clorénquima esponjoso se ubica más cercano a la epidermis abaxial. Algunas de las células clorénquimáticas presentan en su interior pequeñas drusas tipo A₂. Se observa un haz vascular colateral central que presenta un casquete de colénquima angular contra el floema y una vaina parenquimática con algunos cloroplastos. A cada lado del haz central se observan siete u ocho haces vasculares menores con vainas parenquimáticas pero sin casquetes de tejido de sostén asociados.

Tallo

Epidermis vista en superficie

La epidermis presenta una cutícula finamente estriada y está formada por células poligonales de paredes lisas. Se observan estomas cicloclíticos dispuestos en hileras paralelas al eje mayor del tallo. Se encuentran tricomas glandulares tricelulares y eglandulares bicelulares.

Anatomía

El tallo es de sección transversal cuadrangular.

La cutícula es delgada. Las células epidérmicas son cuadrangulares (Fig. 36 G) con las paredes tangenciales engrosadas (Fig. 36 G). Algunos estomas se encuentran sobre elevados con respecto al nivel de las células epidérmicas mientras que otros se ubican a igual nivel que ellas. Se observan tricomas glandulares y eglandulares; los primeros, escasos, son de cabeza trapezoidal; los segundos, en algunos casos con las paredes esclerosadas, poseen el extremo aguzado. La corteza está formada por una capa de colénquima angular (Fig. 36 G), y hacia el interior se observan una a dos capas de clorénquima (Fig. 36 G) formado por células isodiamétricas; en cada costilla, y por dentro de los tejidos anteriores, se observan paquetes de fibroesclereidas (Fig. 36 G). Las fibroesclereidas presentan morfologías variadas desde algunas con extremos en punta similares a una fibra hasta otras que presentan terminaciones romas típicas de esclereidas. Los tejidos vasculares se encuentran formando un cilindro continuo (Fig. 36 G) debido a que se observa un incipiente crecimiento secundario (Fig. 36 G-H). La médula está formada por células parenquimáticas de paredes algo esclerosadas (Fig. 36 G-H) que aumentan de tamaño hacia el dentro (Fig. 36 G).

Figura 2. *Sesuvium portulacastrum*. A, Vista de la planta en floración. B-E, Hoja. B, Macropatrón de drusas visto con luz polarizada. C, Epidermis adaxial. D, Detalle de estoma y cámara subestomática. E, Sección parcial de la lámina. F-H, Tallo. F, Sección parcial de tallo. G, Detalle de la epidermis y clorénquima. H, Detalle de un haz vascular e inicio del crecimiento secundario. B-C, vista en superficie; D-H, corte transversal. Abreviaturas: cb, cambium; ce, célula epidérmica; cer, célula epidérmica reservante de agua; cc, casquete de colénquima; cl, clorénquima; cse, cámara subestomática; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; nm, nervio medio; ta, tejido acuífero; xi, xilema. Las flechas indican los nervios menores. Las cabezas de flecha indican drusas de oxalato de calcio. Barras: A, 2 cm; B-H, 75 μ m.

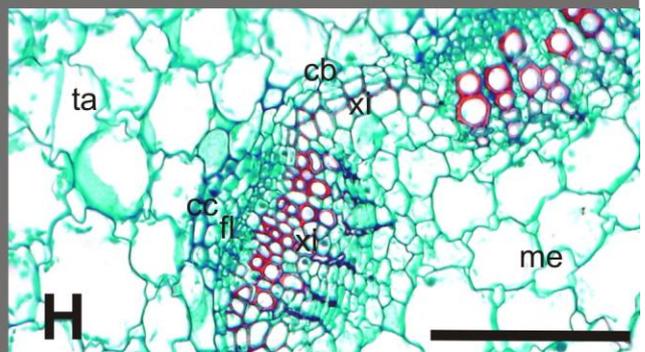
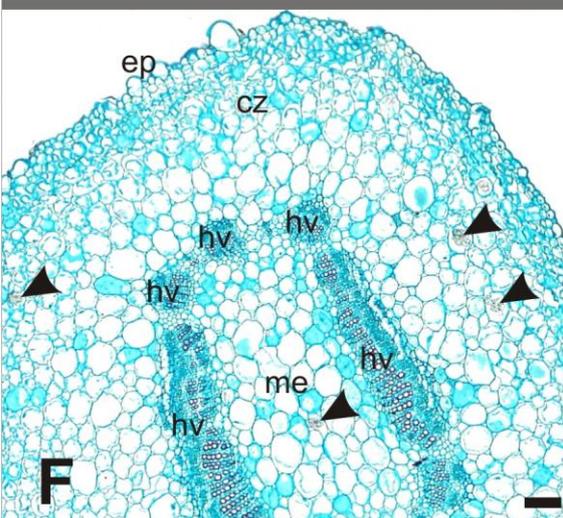
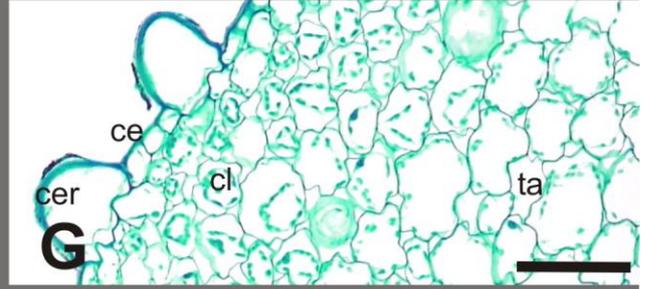
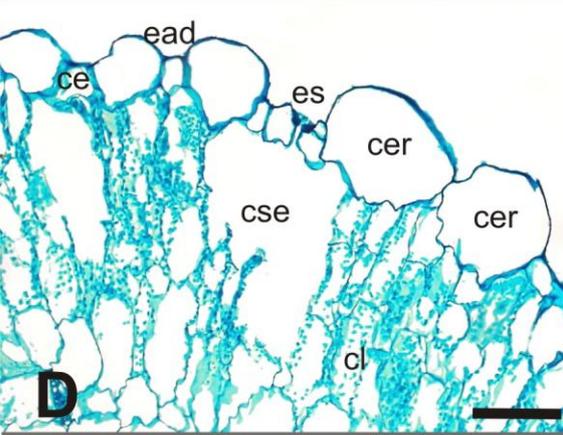
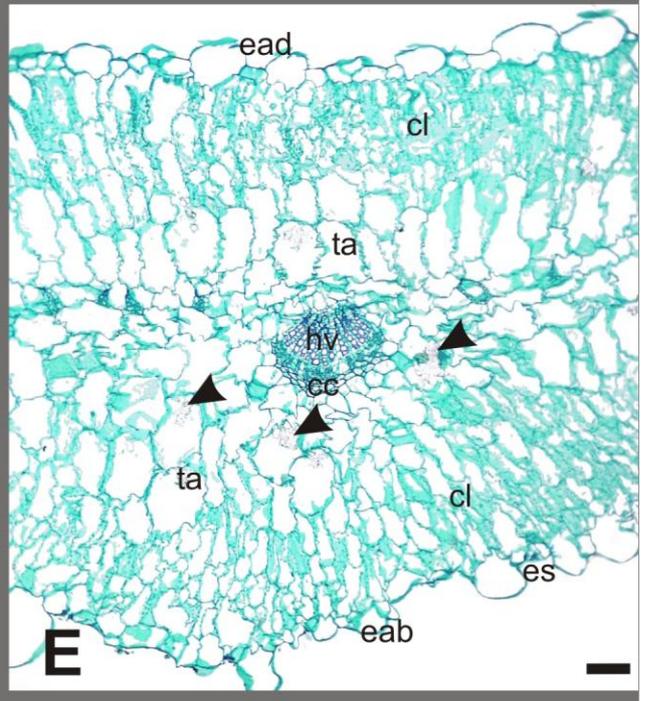
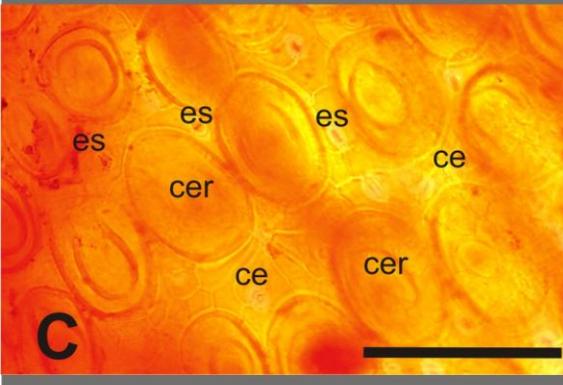
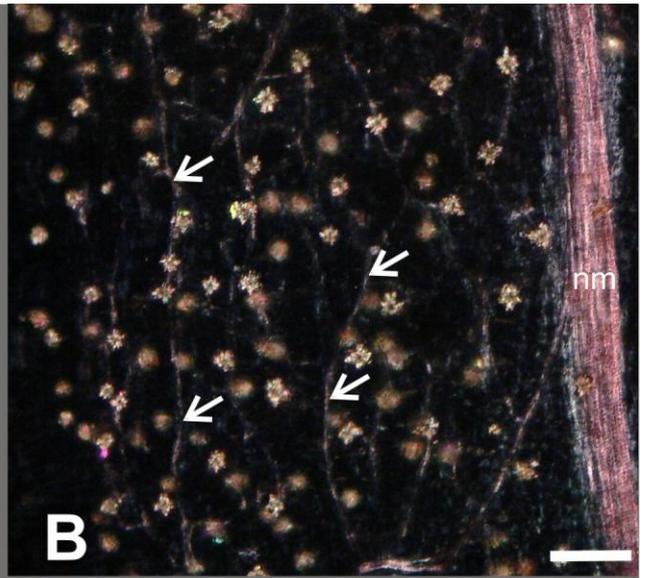
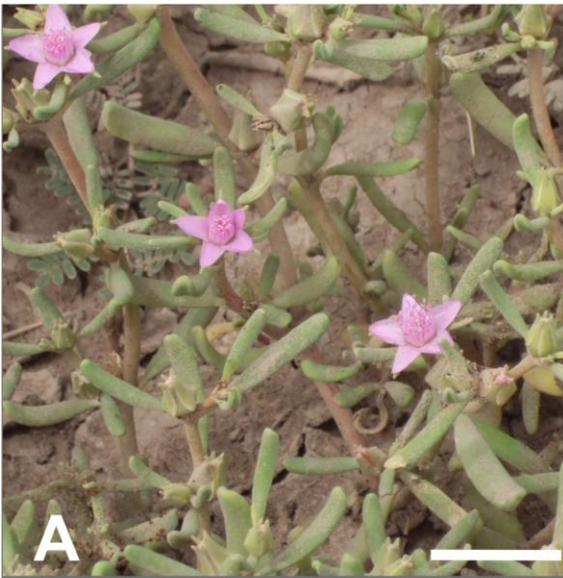


Figura 3. *Schinus* sp. A, Vista de la planta. B, Detalle de las hojas. C-F, Hoja. C, Macropatrón de cristales visto con luz polarizada. D, Epidermis adaxial. E, Sección parcial de la lámina: nervio medio y parte del mesofilo. F, Detalle del mesofilo con un haz lateral. G-I, Tallo. G, Corteza, detalle de un conducto esquizógeno. H, Sección parcial. I, Detalle del xilema secundario. C-D, vista en superficie; E-I, corte transversal. Abreviaturas: cb, cambium; ce, célula epidérmica; cez, conducto esquizógeno; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Las cabezas de flecha blancas indican los nervios mayores y las grises los menores. Barras: A-B, 4 cm; C, E, G-H, 80 μm ; D, F, I, 40 μm .

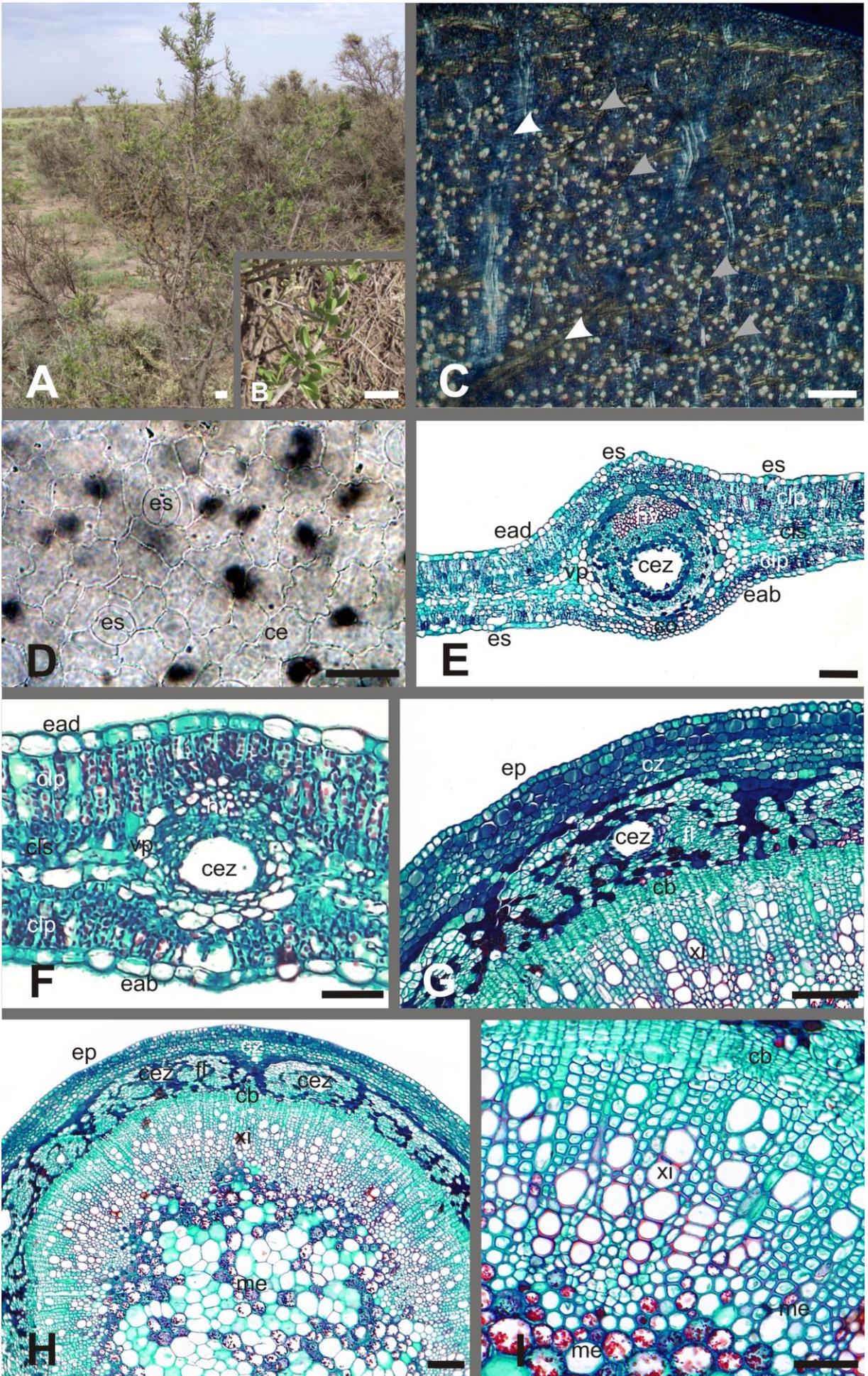


Figura 4. *Baccharis spartioides*. A, Vista de la planta. B-C, Hoja. B, Sección completa de la hoja. C, Detalle de estoma sobreelevado. D-L, Tallo. D, Detalle de la epidermis. E, Sección parcial del tallo. F, Detalle de un nido piloso. G, Tricoma glandular uniseriado. H, Tricoma glandular biseriado. I, Tricoma eglandular tipo látigo. J, Detalle de la costilla. K-L, Cristales de oxalato de calcio en la médula vistos bajo luz polarizada. B-C, E, J, L, corte transversal; D, F, vista en superficie; G-I, K, corte longitudinal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cez, conducto esquizógeno; cl, clorénquima; co, colénquima; cse, cámara subestomática; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; hv, haz vascular; me, médula; np, nido piloso; pa, parénquima; vp, vaina parenquimática. Las cabezas de flecha indican las drusas de oxalato de calcio. Barras: A, 25 cm; B-C, F, J, 50 μm ; D-E, 70 μm ; G-I, L, 20 μm .

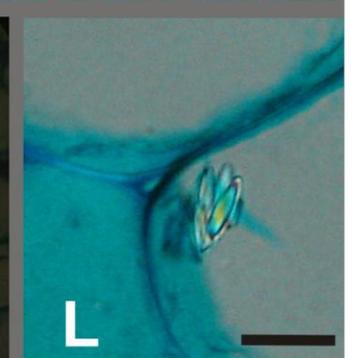
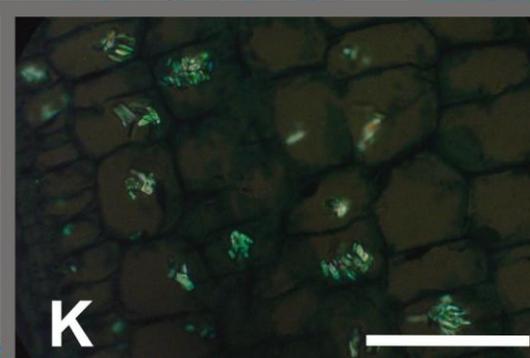
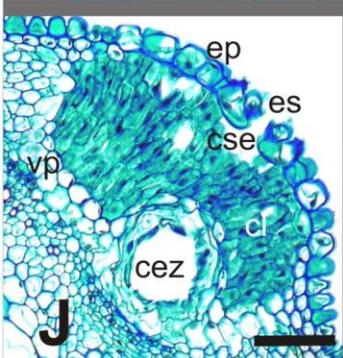
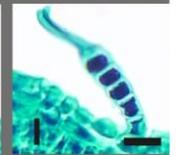
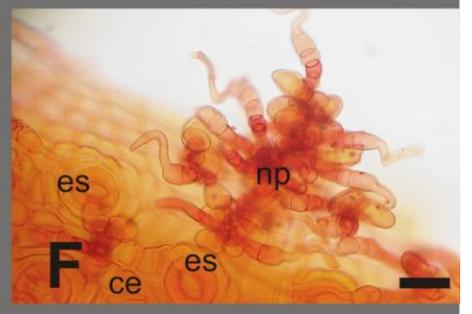
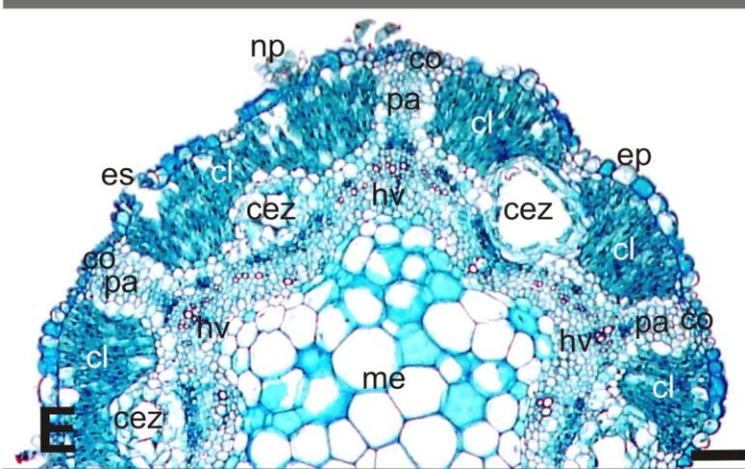
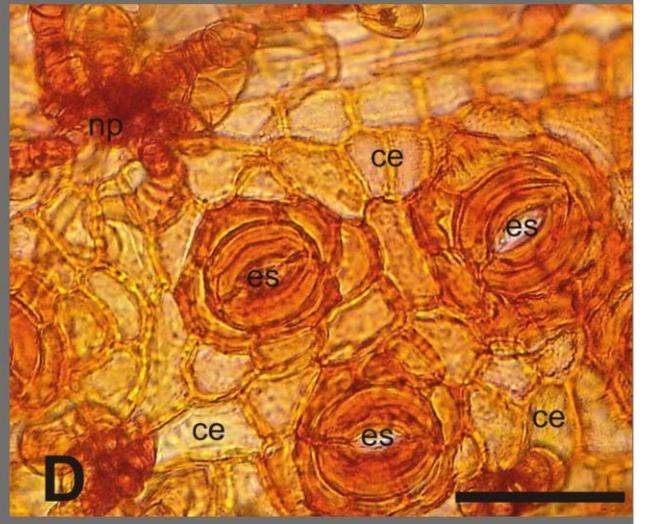
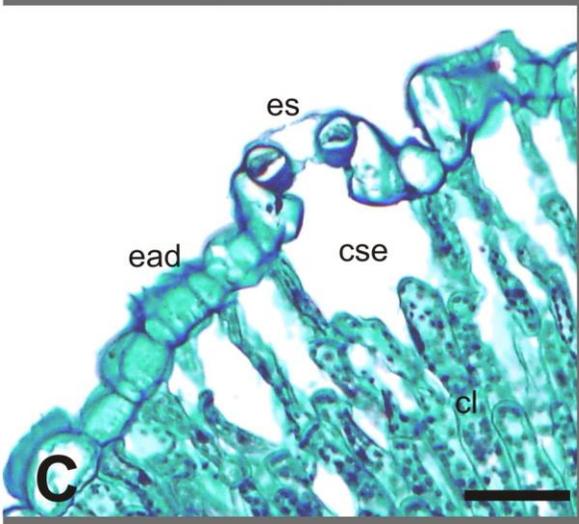
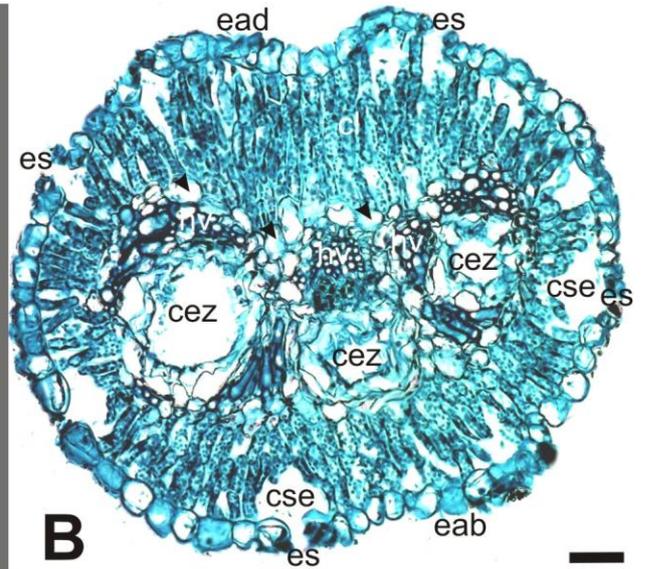
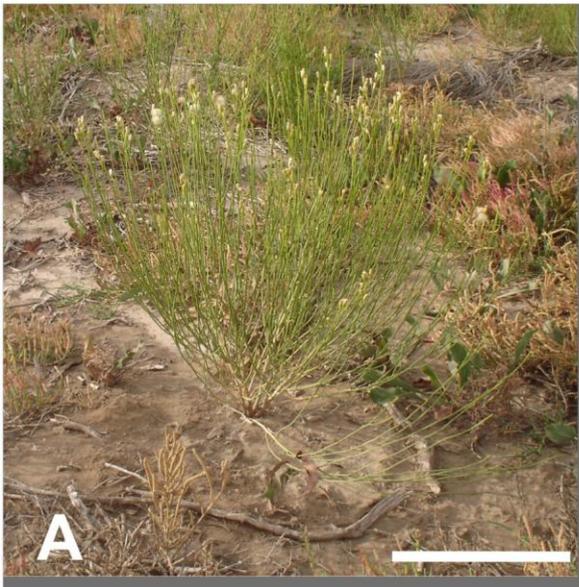


Figura 5. *Baccharis tenella*. A, Vista de la planta en floración. B-D, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Sección completa de la lámina. D, Detalle del haz vascular central. E-H, Tallo. E, Sección completa del tallo. F, Detalle de estoma. G, Detalle de la endodermis. H, Detalle de un haz vascular. B, vista en superficie; C-H, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; cf, casquete de fibras; cse, cámara subestomática; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; en, endodermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; pf, paquete de fibras; rte, restos de tricomas eglandulares; ta, tejido acuífero; te, tricoma eglandular; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Las cabezas de flecha indican la banda y los puntos de Carpary. Barras: A, 10 cm; B-H, 50 μ m.

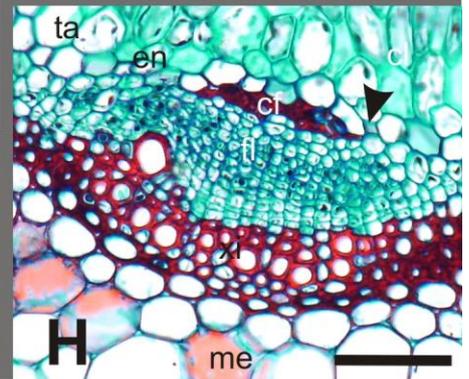
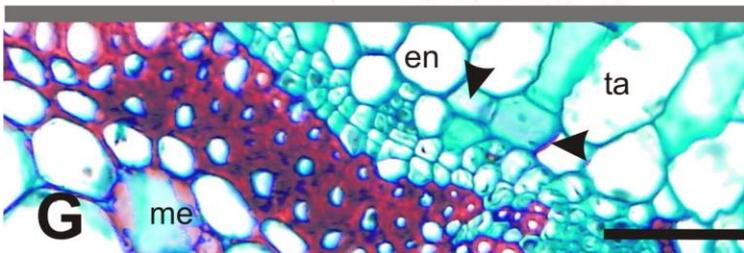
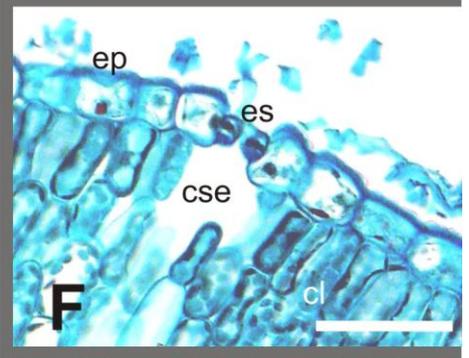
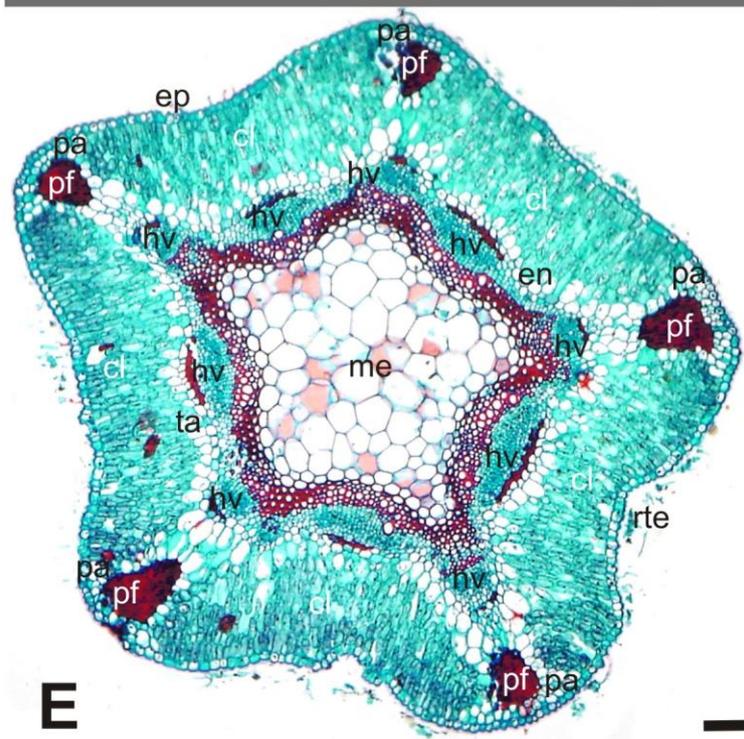
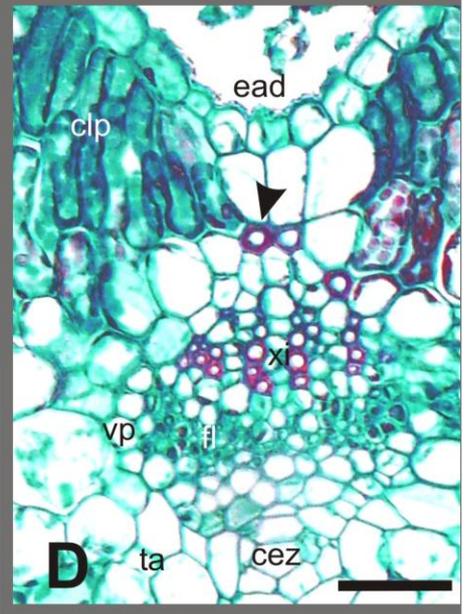
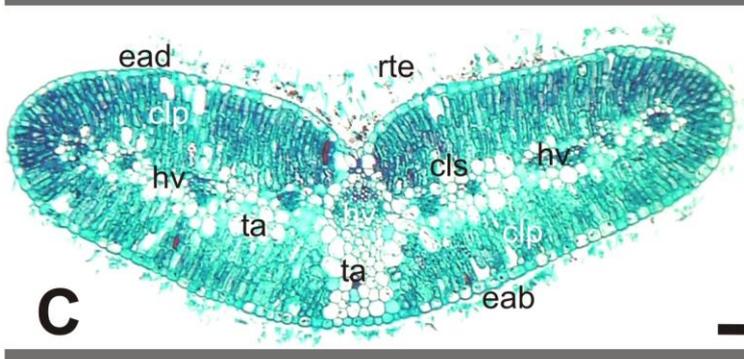
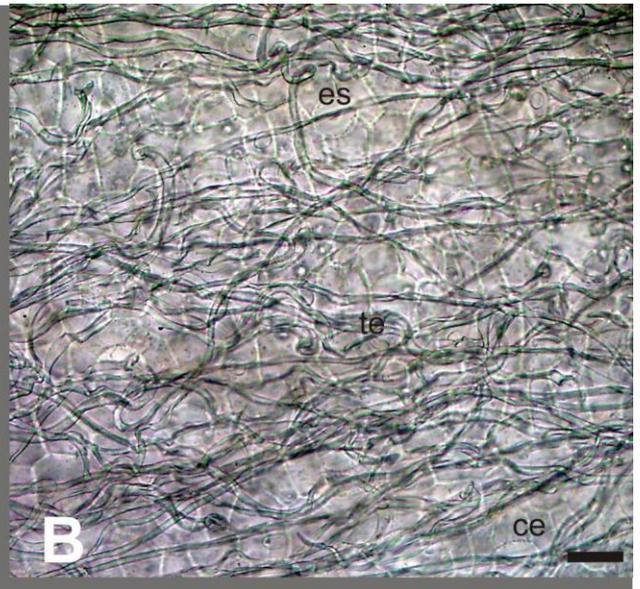
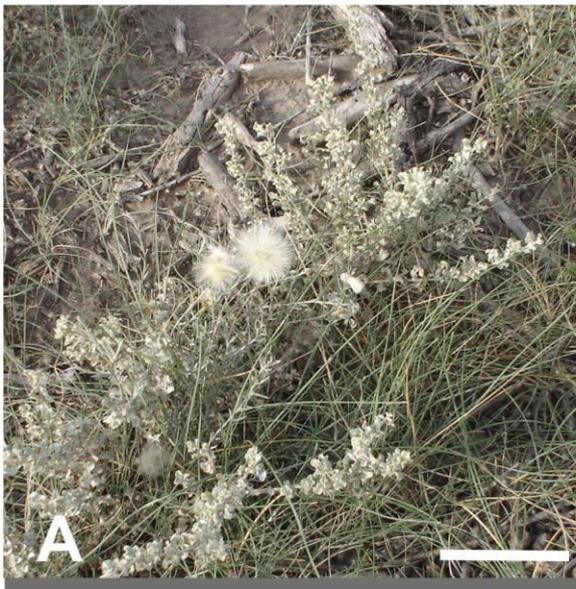


Figura 6. *Baccharis trimera*. A, Vista de la planta. B, Epidermis. C, Detalle de un estoma y nido piloso. D, Sección parcial del ala. E, Detalle de un nido de tricomas glandulares. F, Detalle de un nido de tricomas eglandulares. G, Detalle de un haz vascular del ala. H, Sección parcial del tallo propiamente dicho. I, Detalle de un haz vascular del tallo propiamente dicho. B-C, vista en superficie; D-I, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; cf, casquete de fibras; cse, cámara subestomática; en, endodermis; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; np, nido piloso; te, tricoma eglandular; tg, tricoma glandular; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Las cabezas de flecha marcan los conductos esquizógenos. Barras: A, 15 cm; B-C, H-I, 90 μm ; D-G, 25 μm .

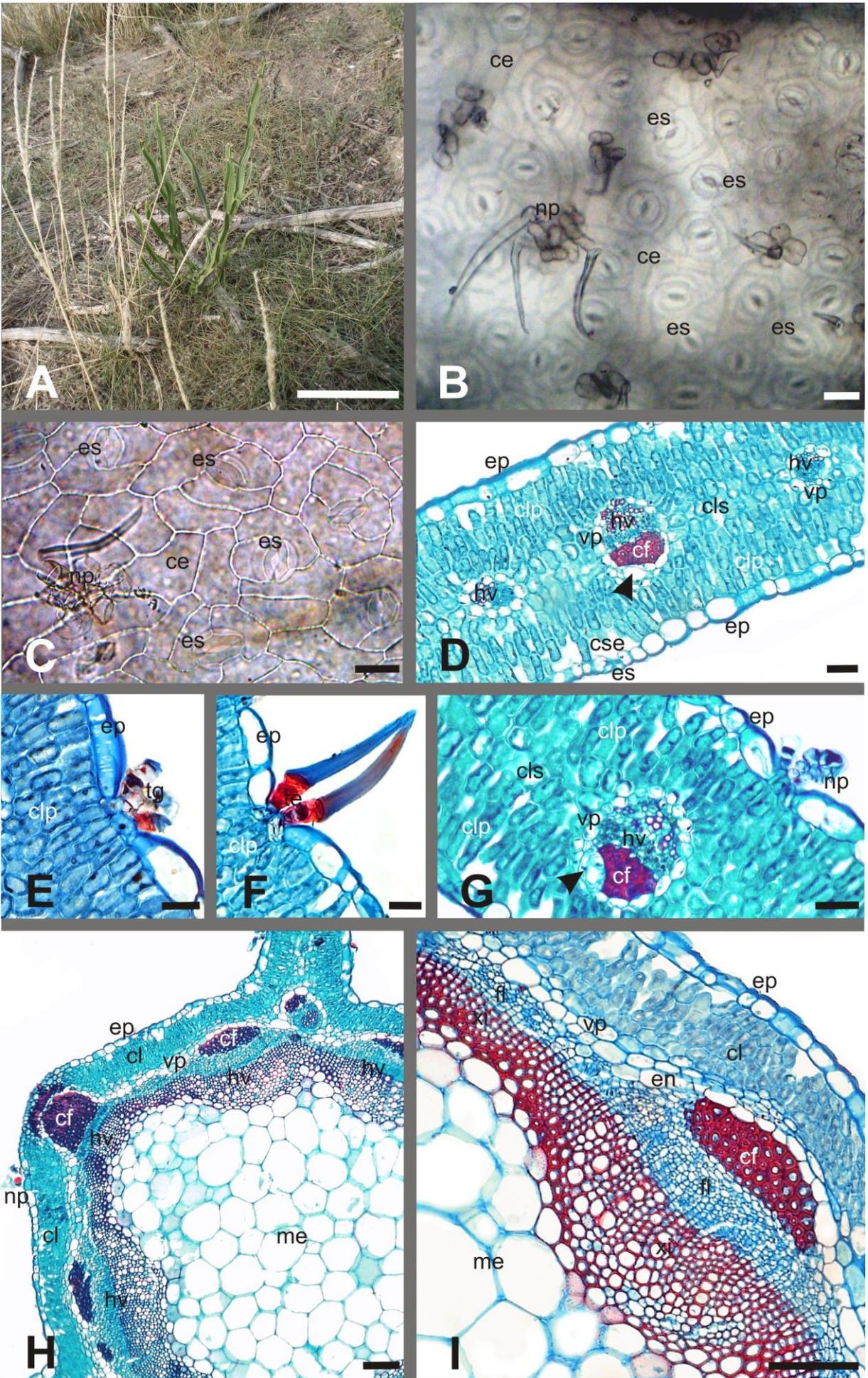


Figura 7. *Chuquiraga erinacea*. A, Vista de la planta en floración. B-F, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Sección parcial de la lámina. D, Detalle haz vascular central. E, Fibroesclereidas de la hipodermis. F, Detalle del margen de la lámina. G-H, Tallo. G, Sección parcial. H, Detalle de la epidermis. B, vista en superficie; C-D, F-H, corte transversal; E, corte longitudinal. Abreviaturas: clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; hip, hipodermis; hv, haz vascular; me, médula; te, tricoma eglandular; vp, vaina parenquimática. Barras: A, 3 cm; B-H, 75 μ m.

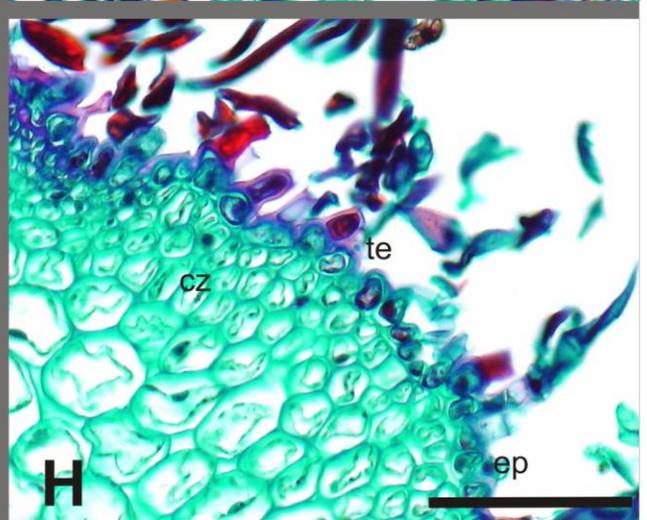
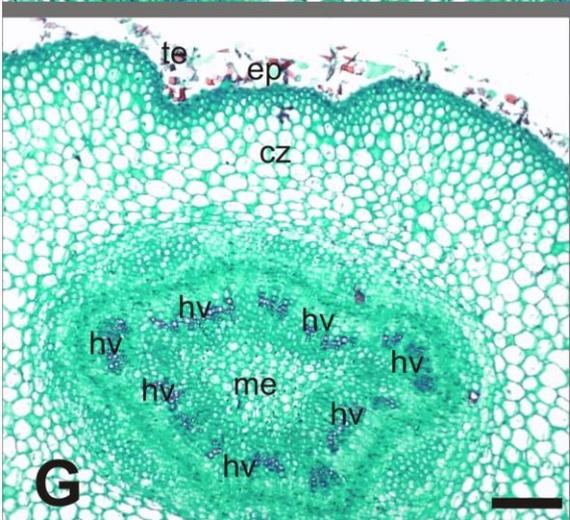
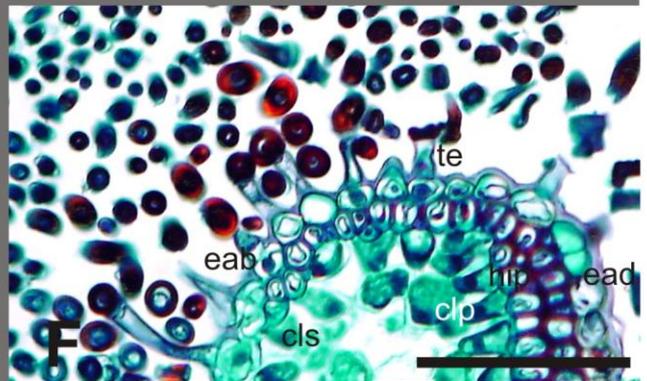
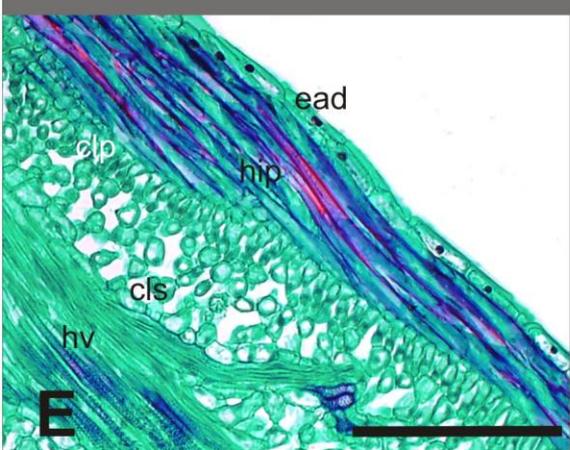
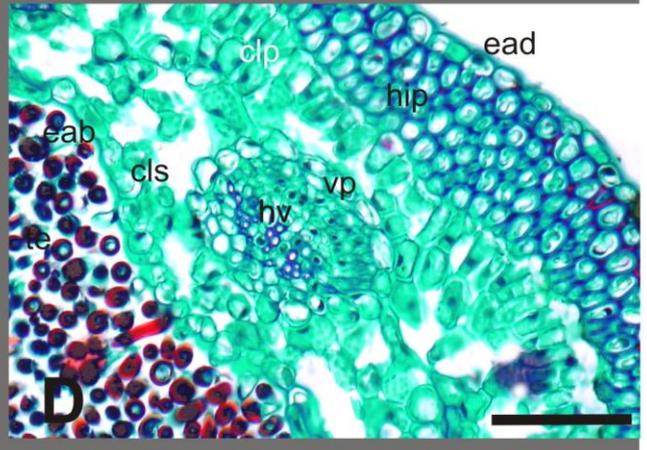
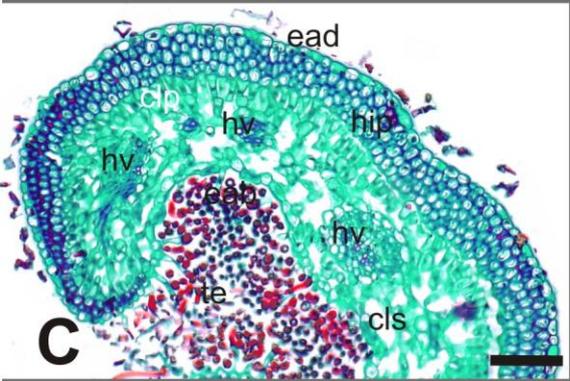
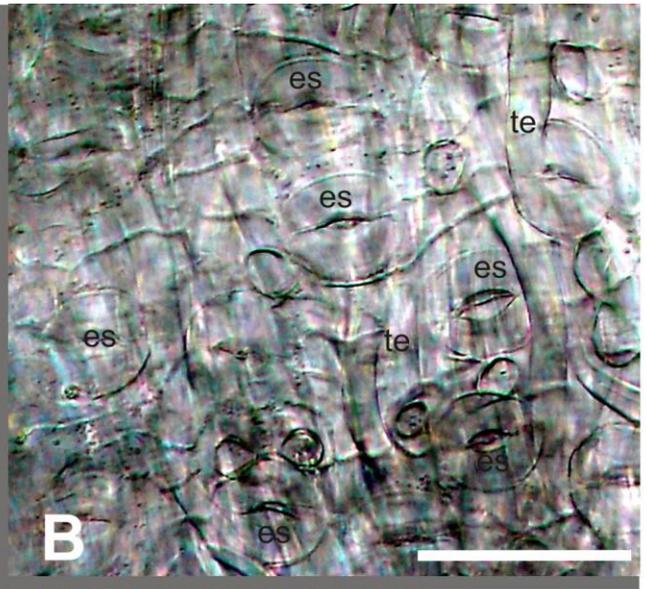
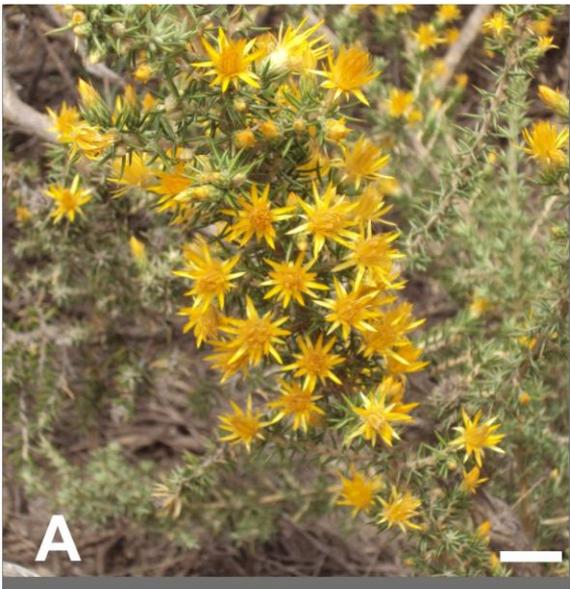


Figura 8. *Cyclolepis genistoides*. A, Vista de la planta en floración. B-D, Hoja. B, Tricoma glandular. C, Sección parcial de la lámina. D, Estoma. E-H, Tallo. E, Sección parcial. F, Detalle de la zona costal. G, Tricomas glandulares. H, Cristales de oxalato de calcio presentes en los tricomas glandulares bajo luz polarizada. B, vista en superficie; C-H, corte transversal. Abreviaturas: cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; co, colénquima; cse, cámara subestomática; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; rtg, restos de tricomas glandulares; ta, tejido acuífero; tg, tricoma glandular. La cabeza de flecha indica la cutícula. Barras: A, 2 cm; B, F-H, 20 μm ; C-E, 50 μm .

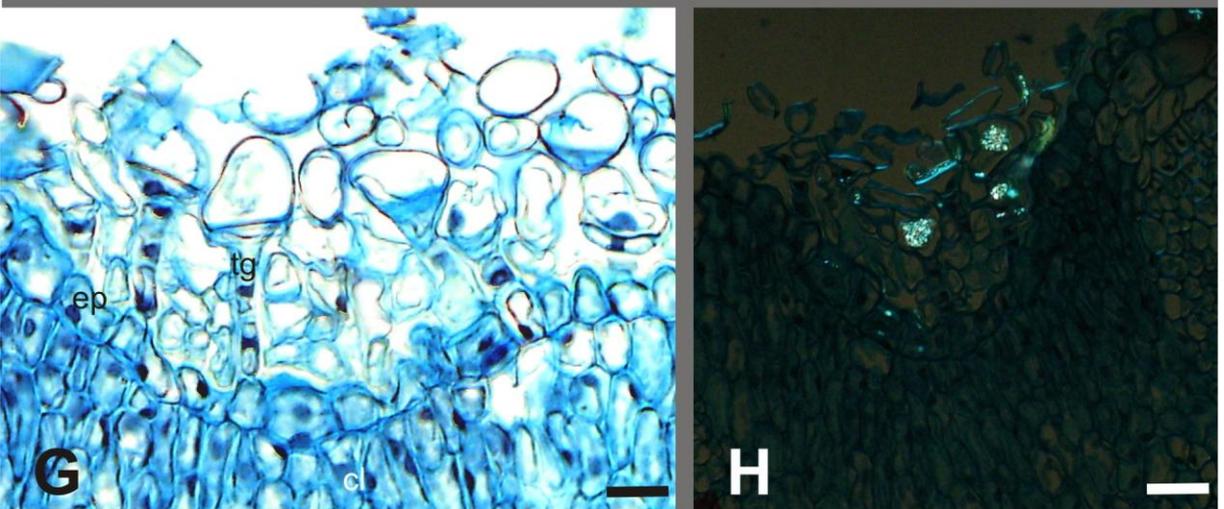
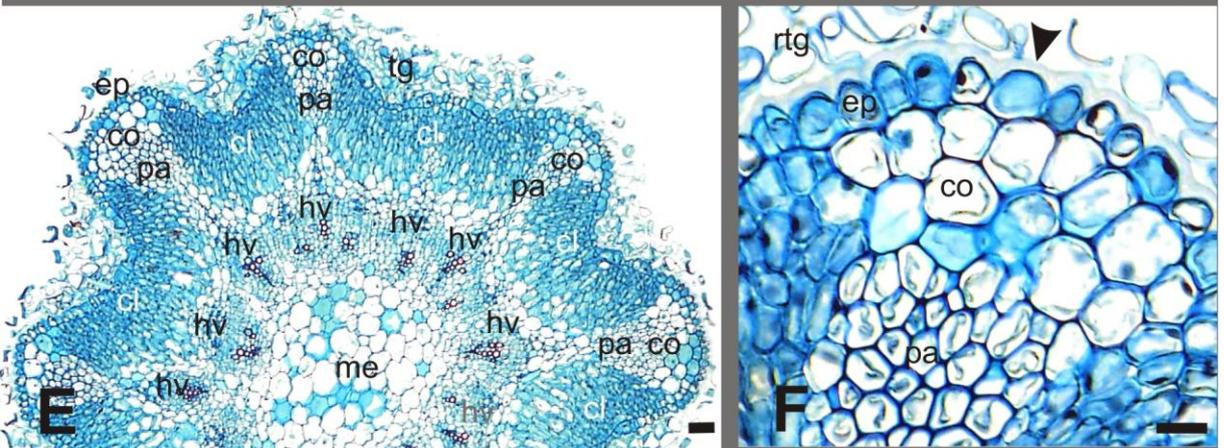
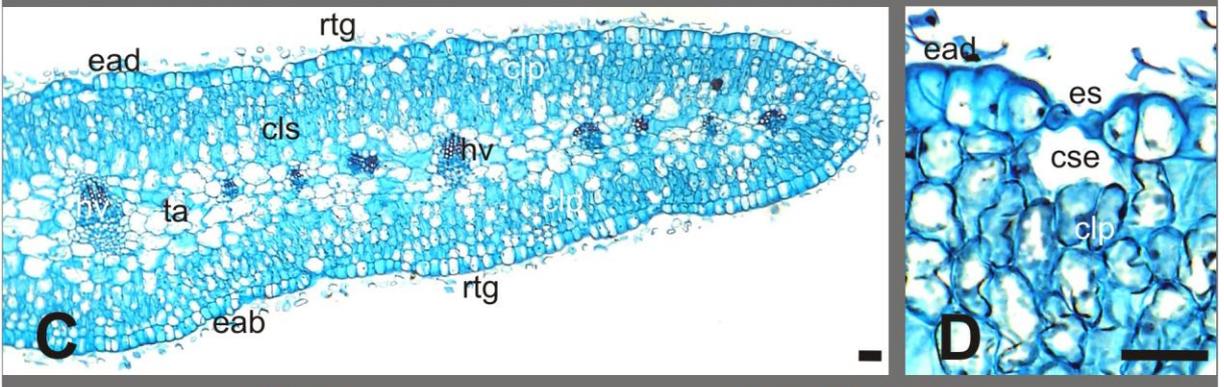
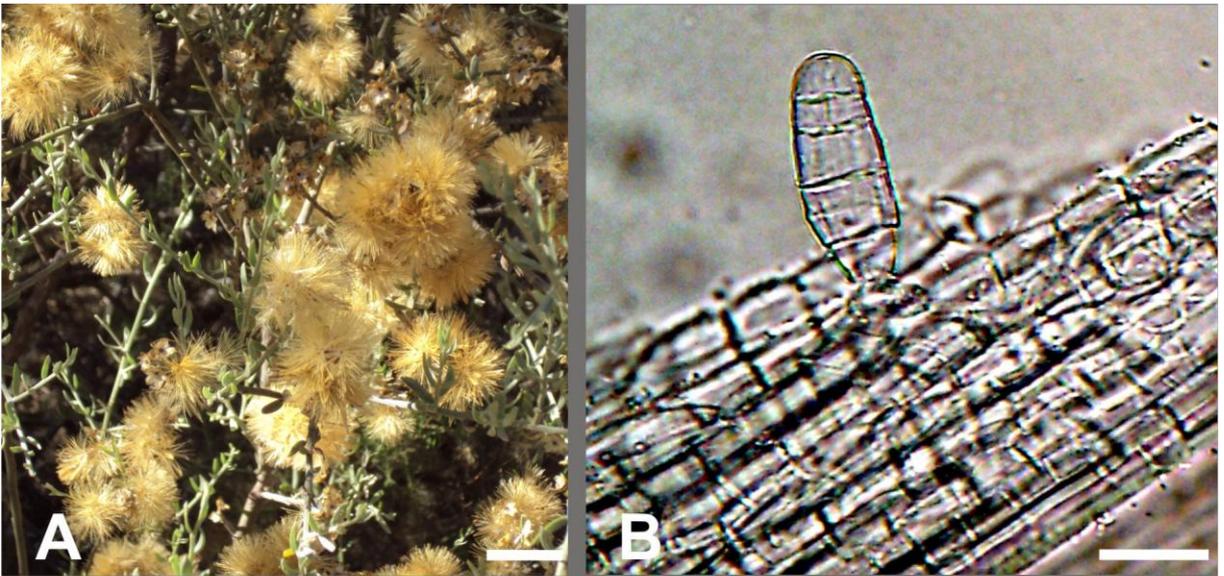


Figura 9. *Grindelia brachystephana*. A, Vista de la planta en floración. B-F, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Sección parcial de la lámina. D, Tricoma glandular. E, Tricoma eglandular. F, Haz vascular. G-I, Tallo. G, Epidermis. H, Sección parcial. I, Haz vascular. B, G, vista en superficie; C-F, H-I, corte transversal. Abreviaturas: cb, cambium; ce, célula epidérmica; cez, conducto esquizógeno; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; co, colénquima; cf, casquetes de fibras; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; pac, parénquima colenquimatoso; te, tricoma eglandular; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Las cabezas de flecha indican las columnas de parénquima que se extienden desde la vaina parenquimática hasta la epidermis. Barras: A, 15 cm; B-I, 50 μ m.

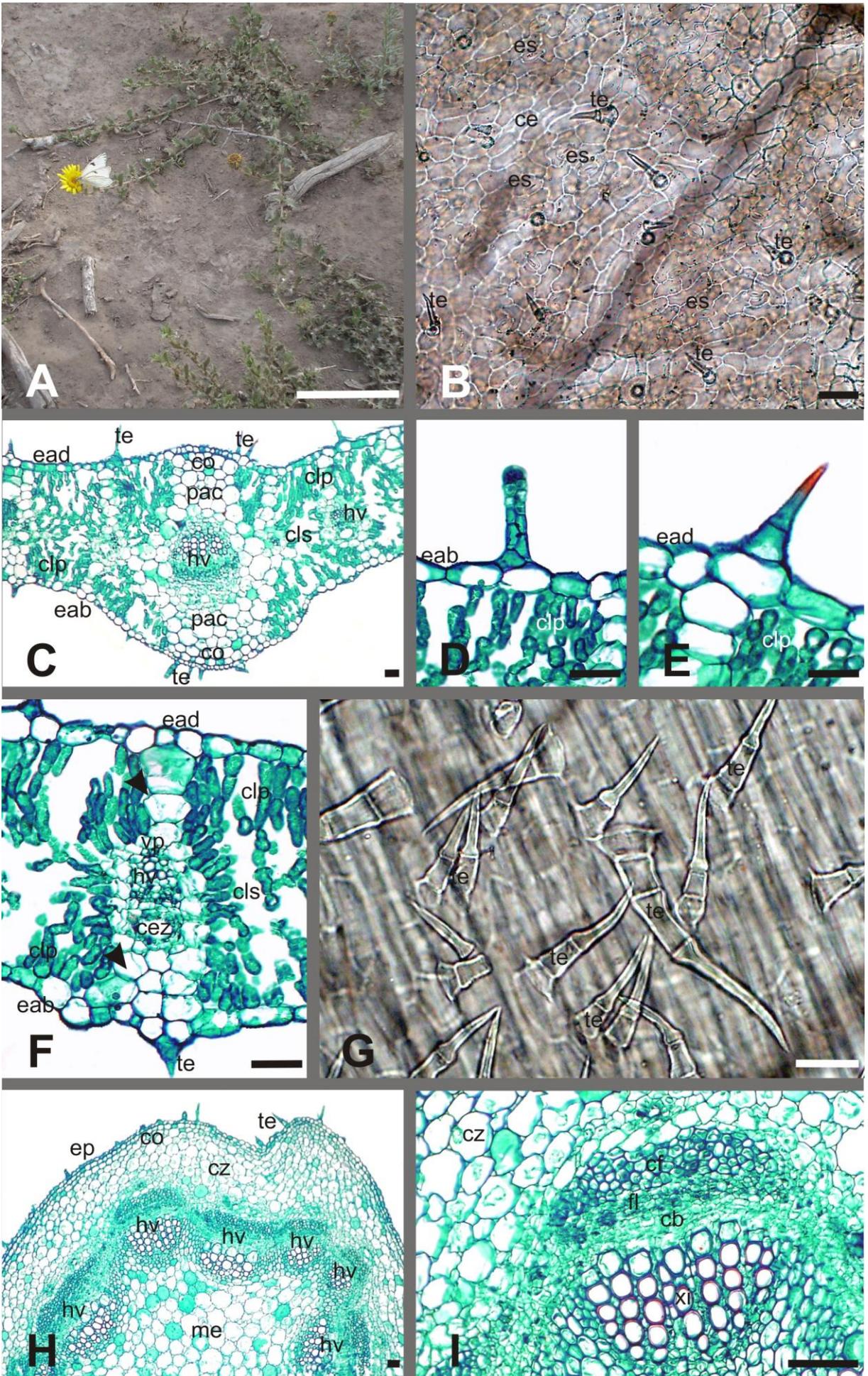


Figura 10. *Hymenoxys cabreræ*. A, Vista de la planta en floración. B-F, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Tricoma glandular. D, Sección parcial de la lámina. E, Estomas. F, Haz vascular central. G-I, Tallo. G, Sección parcial. H, Epidermis y clorénquima. I, Haz vascular. B-C, vista en superficie; D-I, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cf, casquete de fibras; cl, clorénquima; co, colénquima; cse, cámara subestomática; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; pac, parénquima colenquimatoso; ta, tejido acuífero; tg, tricoma glandular; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Las cabezas flecha indican el parénquima esclerosado. Barras: A, 15 cm; B, D-I, 40 μ m; C, 20 μ m.

Figura 11. *Senecio pampeanus*. A, Vista de la planta en floración. B-F, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Tricoma glandular. D, Sección parcial de la lámina. E, Mesofilo. F, Conducto esquizógeno de un haz vascular. G-H, Tallo. G, Sección parcial. H, Detalle del tallo. B-C, vista en superficie; D-H, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cez, conducto esquizógeno; cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; co, colénquima; cse, cámara subestomática; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; ta, tejido acuífero; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. La cabeza de flecha marca un tricoma glandular. Barras: A, 30 cm; B-H, 50 μ m.

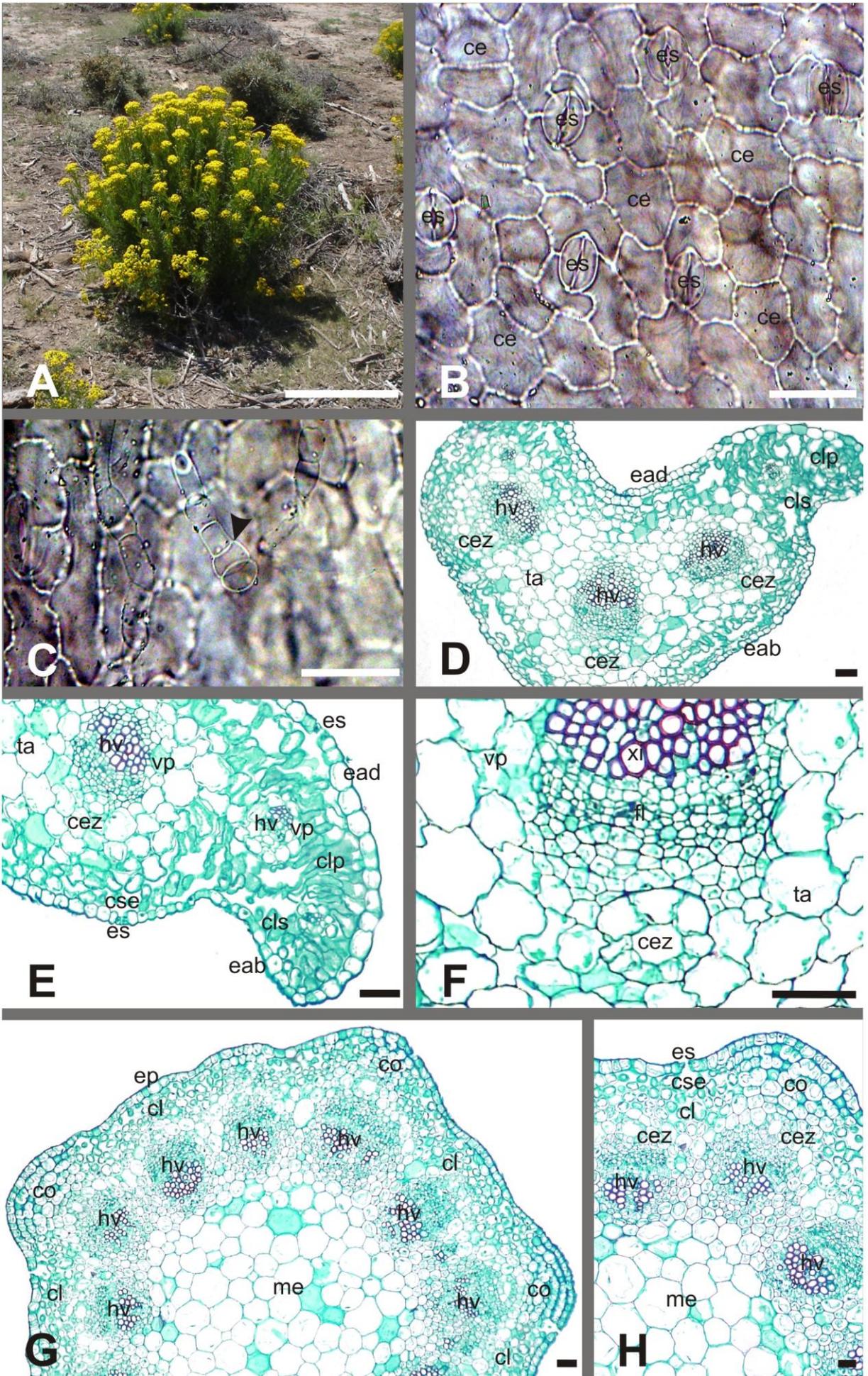


Figura 12. *Heliotropium curassavicum*. A, Vista de la planta en floración. B, Detalle de la inflorescencia. C-F, Hoja. C, Epidermis adaxial. D, Haz vascular central. E, Cistolito de la epidermis adaxial. F, Mesofilo. G-I, Tallo. G, Epidermis. H, Sección parcial. I, Corteza. C, G, vista en superficie; D-F, H-I, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cf, casquete de fibras; cis, cistolito; cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; co, colénquima; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; ta, tejido acuífero; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Barras: A, 10 cm; B, 5 cm; C, E, 20 μm ; D, F-I, 50 μm .

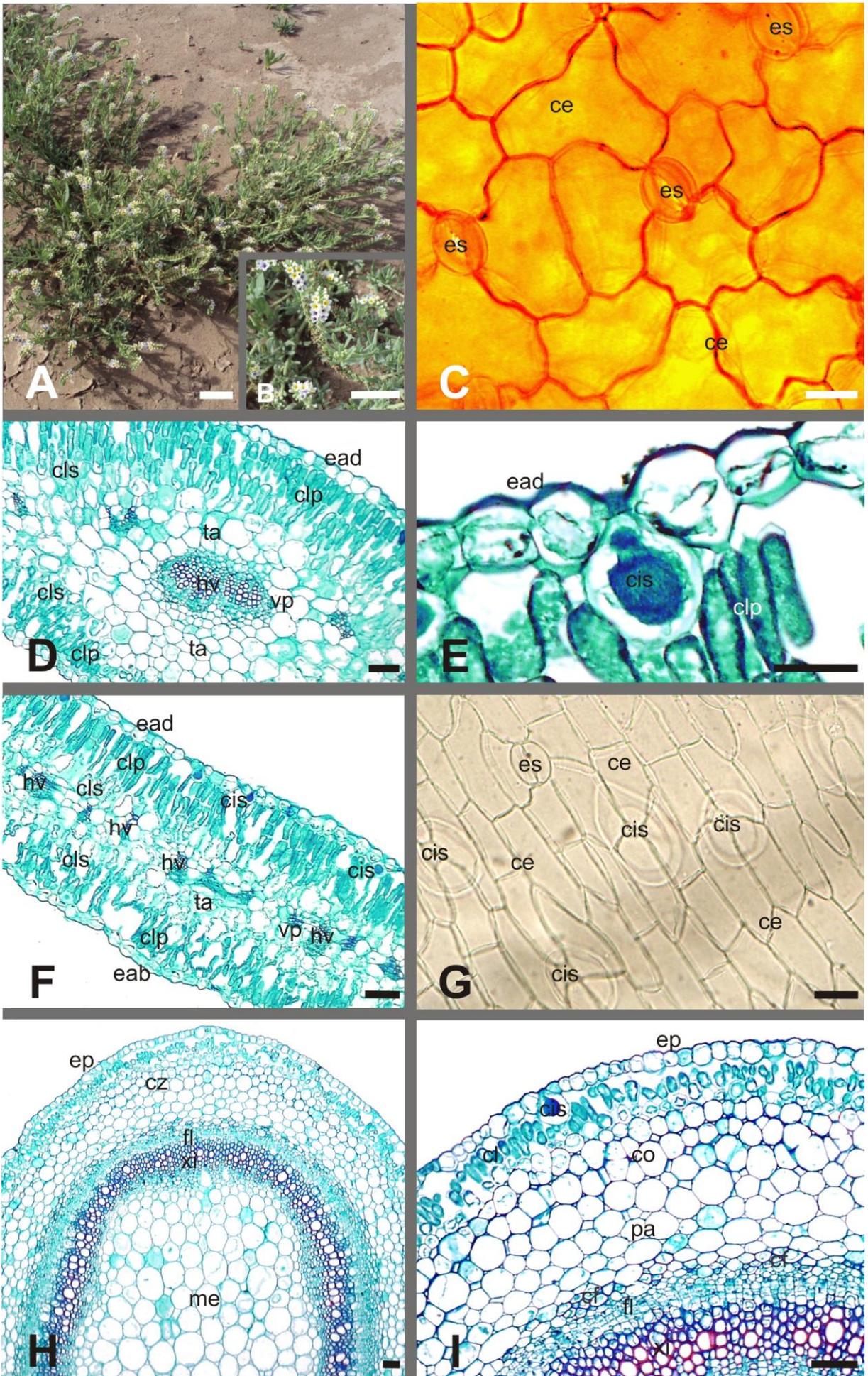


Figura 13. *Allenrolfea patagonica*. A, Vista de la planta. B, Detalle de la ubicación de las hojas con respecto al tallo. C-E, Hoja. C, Epidermis adaxial. D, Sección completa de la lámina. E, Detalle de un estoma. F-H, Tallo. F, Estructura primaria sin diferenciación del máster cambium. G, Diferenciación del máster cambium. H, Crecimiento secundario pronunciado. C, vista en superficie; D-H, corte transversal. Abreviaturas: clp, clorénquima en empalizada; cse, cámara subestomática; cz1, corteza primaria; cz2, corteza secundaria; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ec, esclereidas corticales; es, estoma; fl, floema; hv1, haz vascular primario; hv2, haz vascular secundario; mcb, máster cambium; me, médula; ms, matriz de esclereidas; pf, primordio foliar; rcz1, restos de corteza primaria; rtf, restos de tejidos foliares; xi, xilema. Barras: A, 35 cm; B, 2 cm; C-H, 60 μ m.

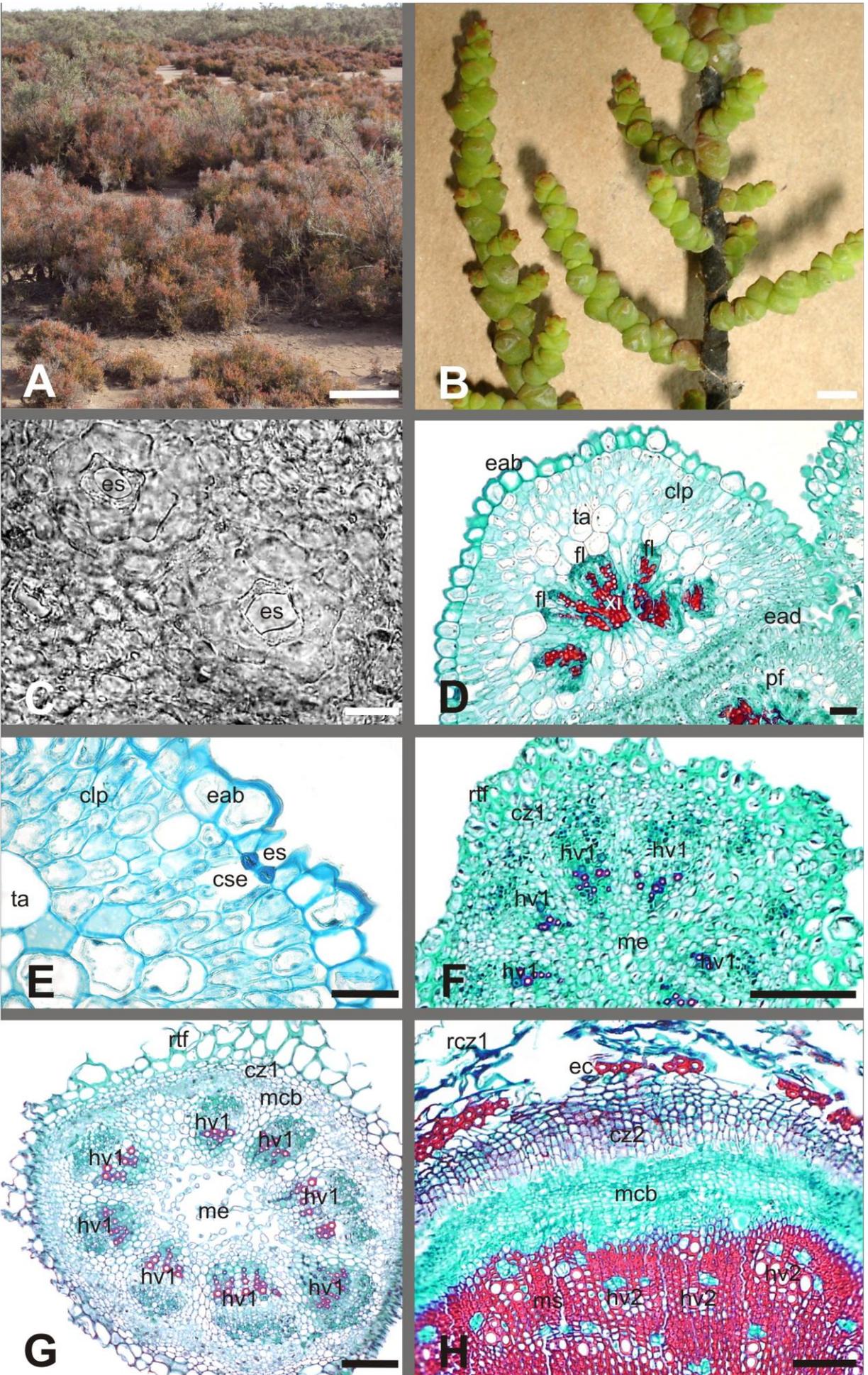


Figura 14. *Atriplex suberecta*. A, Vista de la planta. B-F, Hoja. B, Macropatrón. C, Epidermis adaxial. D, Sección parcial de la lámina. E, Detalle de un haz vascular. F, Cristales de oxalato de calcio en el mesofilo de la hoja, vistos bajo luz polarizada. G-H, Tallo. G, Sección parcial. H, Detalle de la corteza y haz vascular. B-C, vista en superficie; D-H, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; clr, clorénquima radiado; co, colénquima; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; hip, hipodermis; hv, haz vascular; hv1, haz vascular primario; mcb, máster cambium; me, médula; ms, matriz esclerenquimática; rtg, restos de tricomas glandulares; ta, tejido acuífero; vp, vaina parenquimática. Las cabezas de flecha blancas indican drusas, y las negras tricomas glandulares. Barras: A, 3 cm; B-H, 70 μ m.

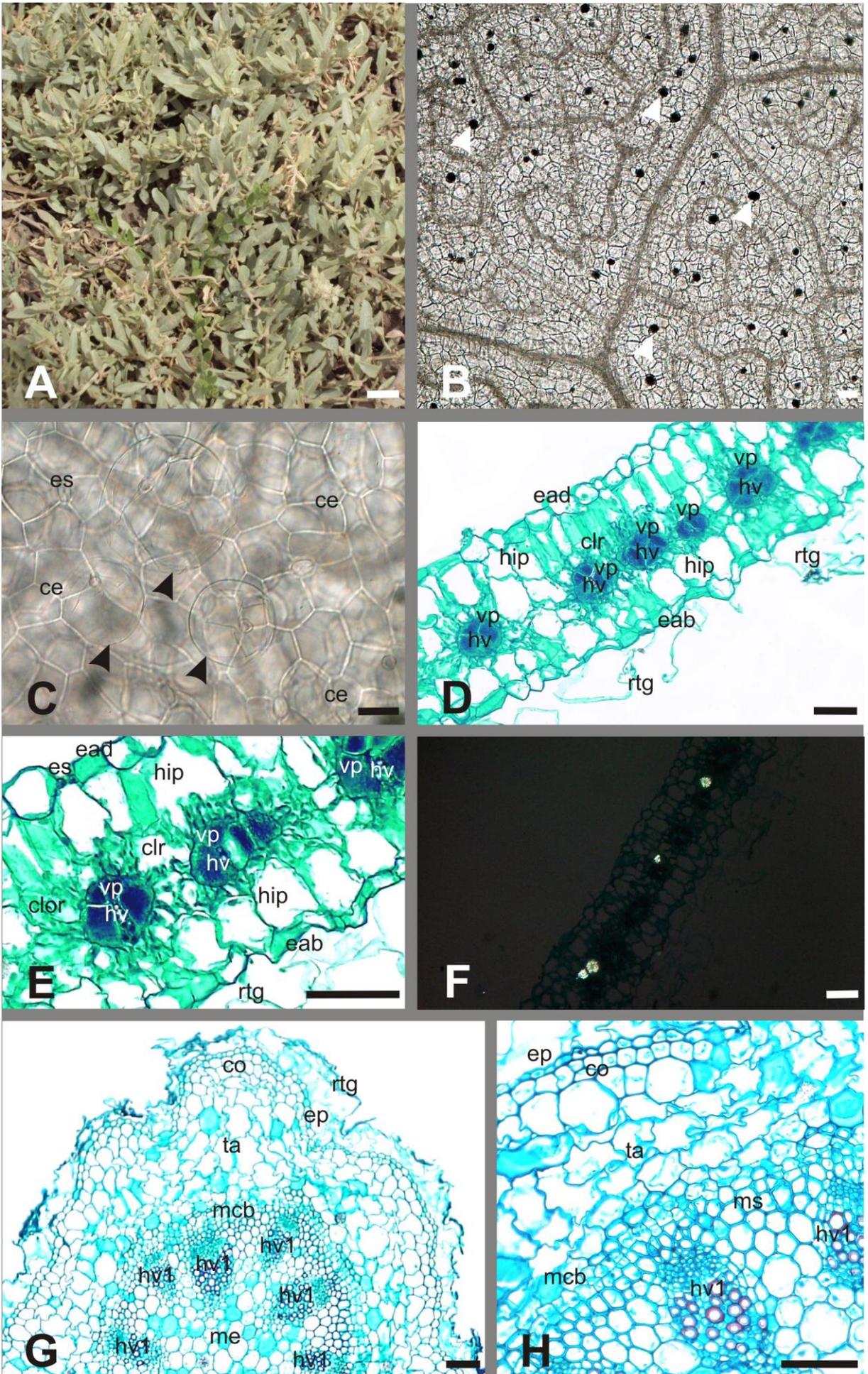


Figura 15. *Atriplex undulata*. A, Vista de la planta. B, Detalle de las hojas. C-I, Hoja. C, Macropatrón. D-E, Sección parcial de la lámina. F-H, Cristales de oxalato de calcio vistos bajo luz polarizada. F, Drusas tipo A₁. G, Drusa tipo B. H, Cristal poliédrico compuesto. I, Detalle de un haz vascular. J-K, Tallo. J, Sección parcial. K, Detalle de la estela. C, vista en superficie; D-K, corte transversal. Abreviaturas: cc, casquete de colénquima; clr, clorénquima radiado; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ec, esclereidas corticales; ep, epidermis; fl, floema; hv, haz vascular; hv1, haz vascular primario; hv2, haz vascular secundario; mcb, máster cambium; me, médula; rtg, restos de tricomas glandulares; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Las cabezas de flecha indican los cristales de oxalato de calcio. Barras: A, 12,5 cm; B, 3 cm; C-E, J-K, 50 µm; F-H, 5 µm.

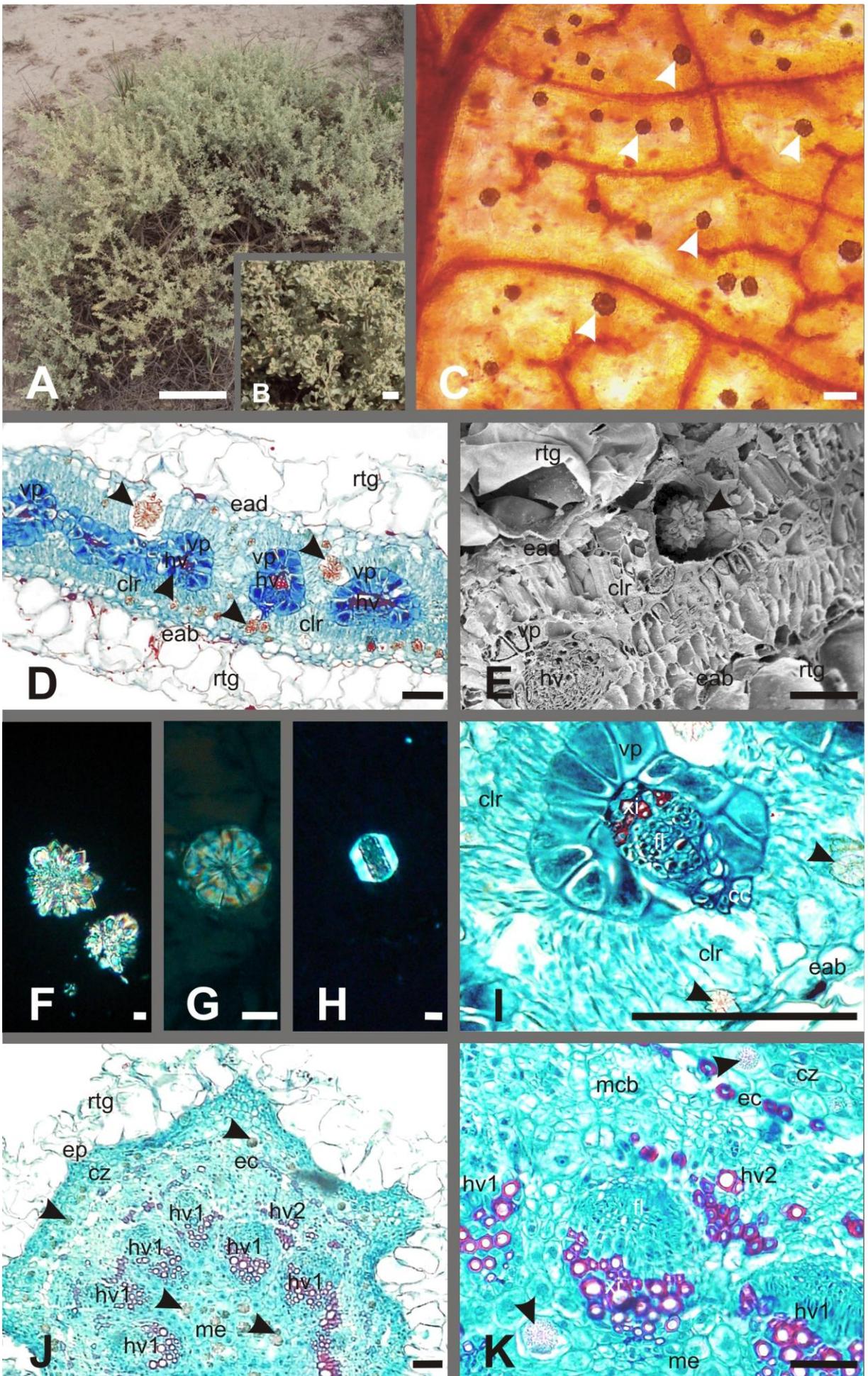


Figura 16. *Heterostachys olivascens*. A, Vista de la planta. B, Detalle de la ubicación de las hojas con respecto al tallo. C-E, Hoja. C, Sección completa de la lámina. D, Detalle de un estoma abaxial. E, Detalle de un estoma adaxial. F-I, Tallo. F, Estructura primaria. G, Diferenciación del máster cambium. H-I, Crecimiento secundario. C-I, corte transversal. Abreviaturas: clp, clorénquima en empalizada; cse, cámara subestomática; cz1, corteza primaria; cz2, corteza secundaria; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ec, esclereidas corticales; ep, epidermis; es, estoma; et, estela; fl, floema; hv1, haz vascular primario; hv2, haces vasculares secundarios; me, médula; ms, matriz de esclereidas; rtf, restos de tejidos foliares; ta, tejido acuífero; xi, xilema. La flecha indica la cutícula y las cabezas de flecha, el máster cambium. Barras: A, 15 cm; B, 1 cm; C-H, 40 μ m.

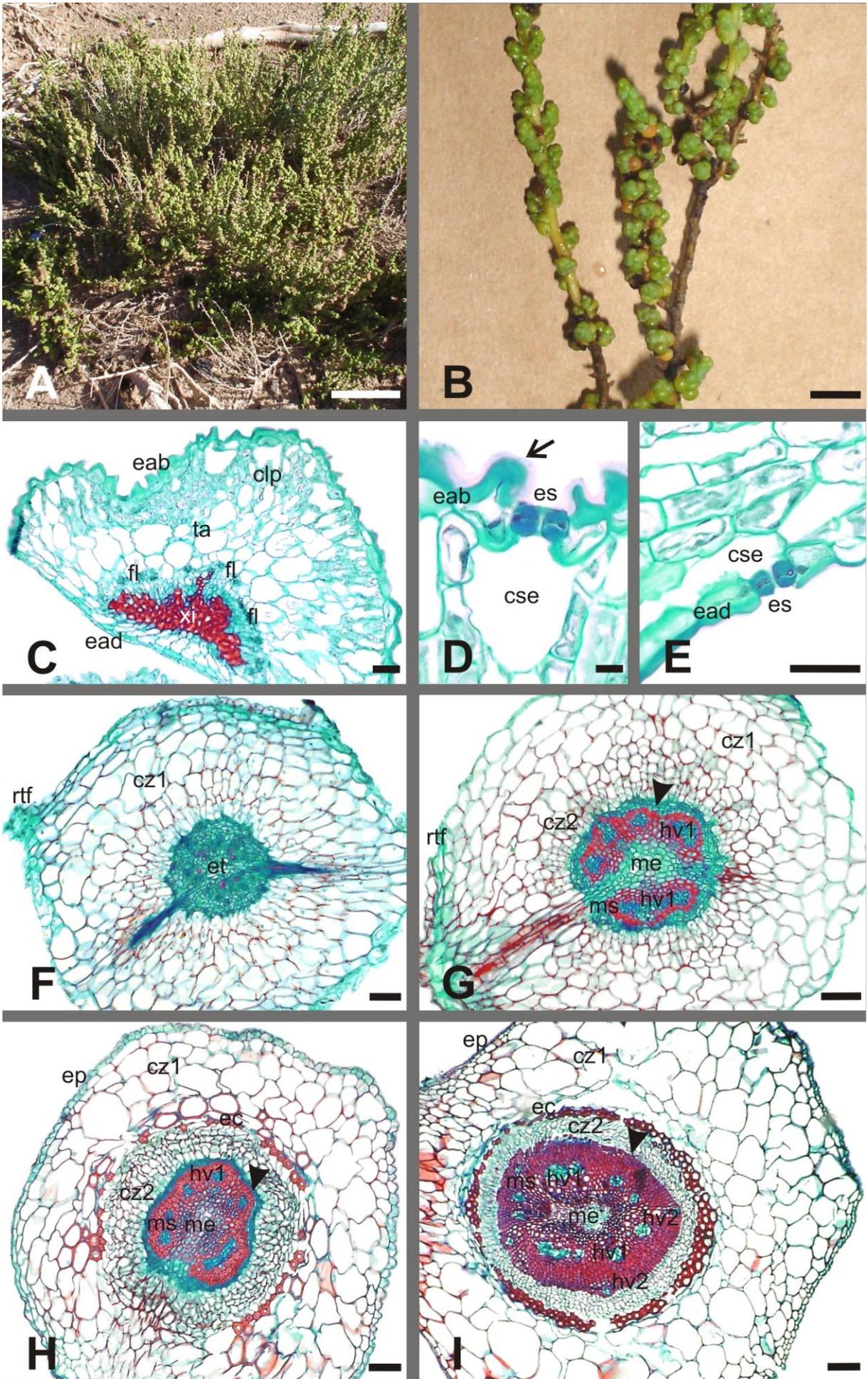


Figura 17. *Heterostachys ritteriana*. A, Vista de la planta. B, Detalle de la ubicación de las hojas con respecto al tallo. C-D, Hoja. C, Sección parcial de la lámina. D, Detalle de un estoma adaxial. E-H, Tallo. E, Estructura primaria. F, Diferenciación del máster cambium. G-H, Crecimiento secundario. C-H, corte transversal. Abreviaturas: clp, clorénquima en empalizada; cz1, corteza primaria; cz2, corteza secundaria; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ec, esclereidas corticales; ep, epidermis; es, estoma; et, estela; fl, floema; hv1, haz vascular primario; hv2, haz vascular secundario; mcb, máster cambium; me, médula; ms, matriz de esclereidas; rcz1, restos de corteza primaria; rtf, restos de tejidos foliares; zft, zona de fusión de tejidos foliares y caulinares; xi, xilema. Las cabezas de flecha indican el máster cambium. Barras: A, 15 cm; B, 1 cm; C-H, 70 μ m.

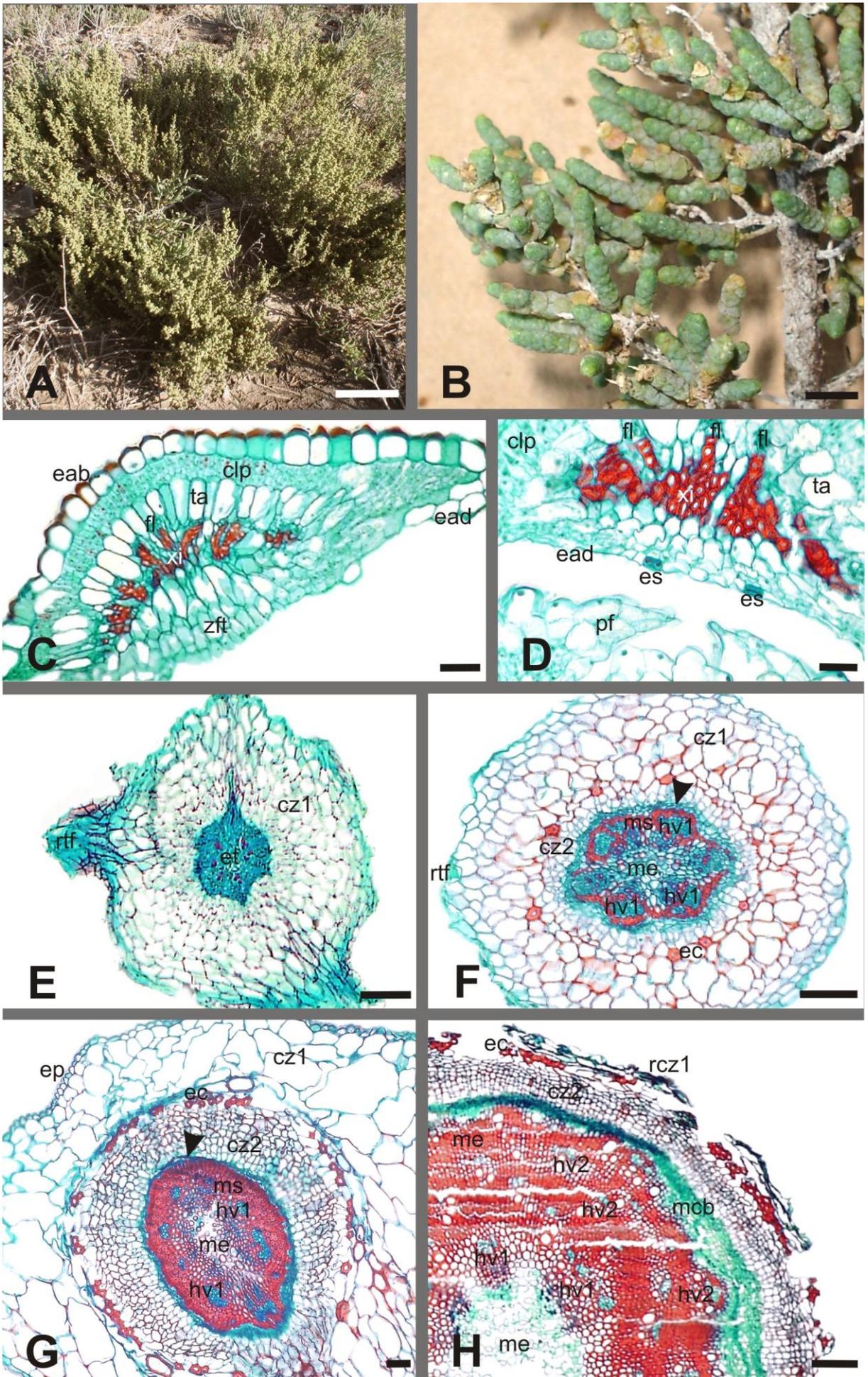


Figura 18. *Nitrophila australis*. A, Vista de la planta. B, Detalle de la flor. C-G, Hoja. C, Macropatrón. D, Epidermis adaxial. E, Sección completa de la lámina. F, Detalle de estoma. G, Detalle del haz vascular central. H-J, Tallo. H, Sección completa. I, Detalle de la estela. C-D, vista en superficie; E-J, corte transversal. Abreviaturas: cc, casquete de colénquima; ce, célula epidérmica; cl, clorénquima; co, colénquima; cse, cámara subestomática; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; ta, tejido acuífero; vco, vaina colenquimática. Las cabezas de flecha marcan drusas. El recuadro indica la carena. Barras: A, 20 cm; B, 0,3 cm; E-J, 60 μm .

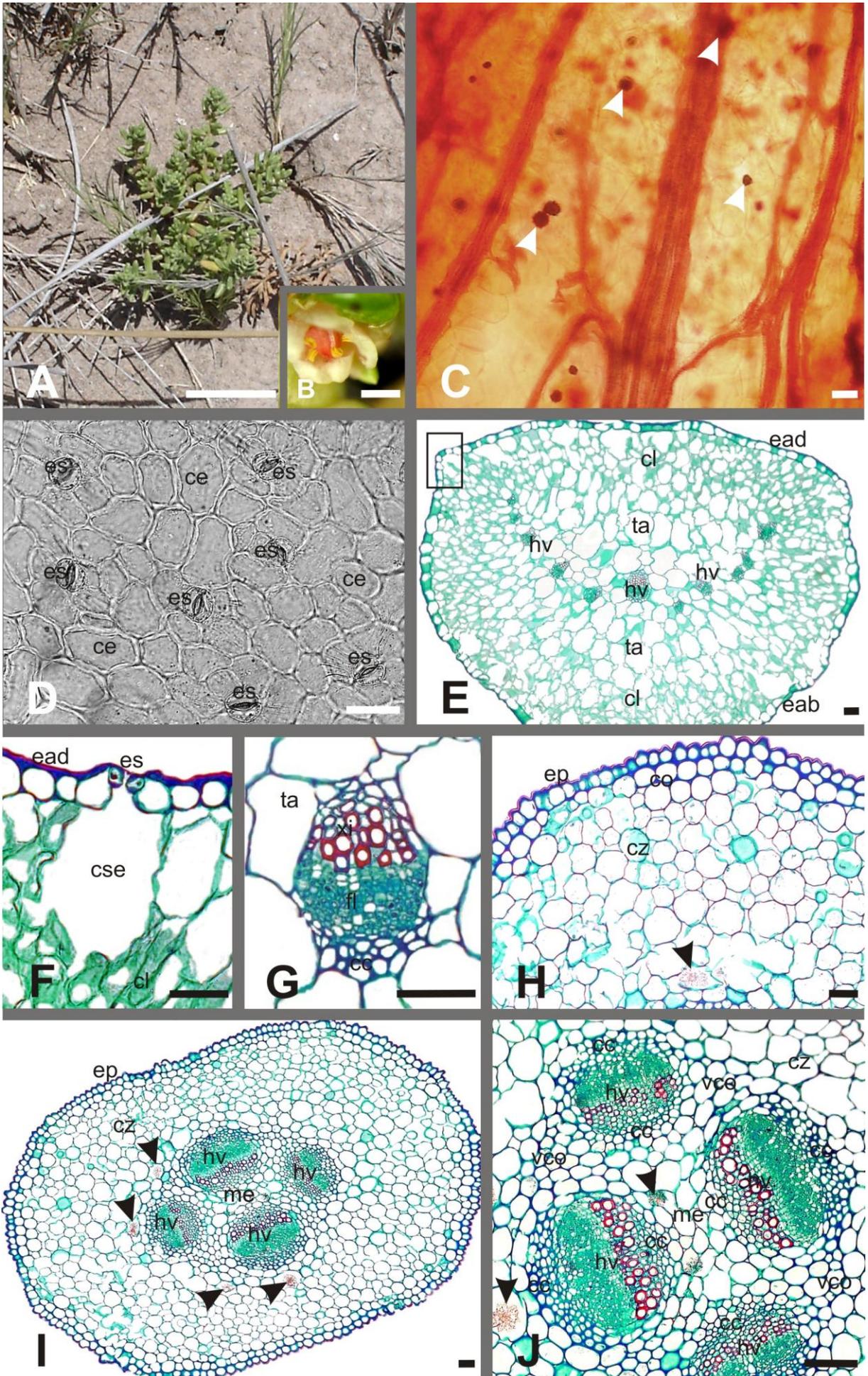


Figura 19. *Sarcocornia perennis*. A, Vista de la planta. B, Detalle de la planta en antesis. C, Epidermis. D, Detalle de la epidermis y el clorénquima. E, Detalle de los haces vasculares menores. F, H, Detalle de la estela G, Esclereida cortical. C, vista en superficie; D-F, H, corte transversal; G, corte longitudinal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cl, clorénquima; ec, esclereidas corticales; en, endodermis; ep, epidermis; es, estoma; hv, haz vascular; me, médula; pe, periciclo; ta, tejido acuífero. Barras: A-B, 4 cm; C-G, 60 μm .

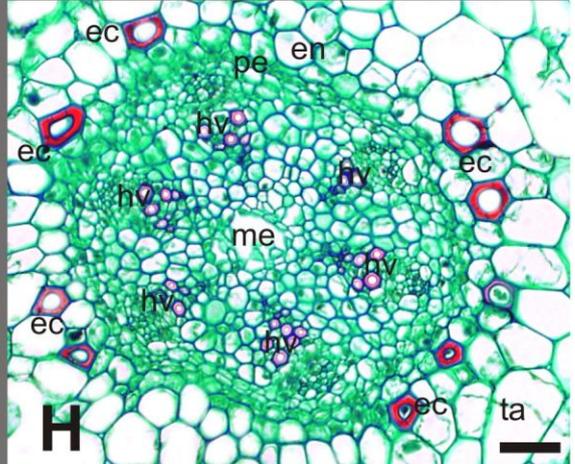
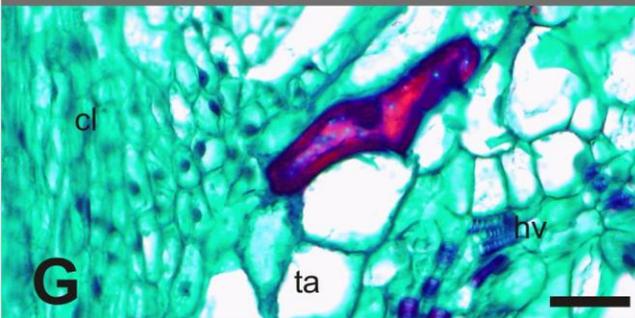
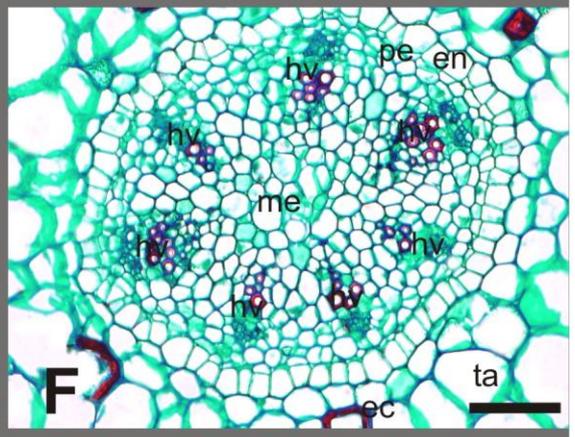
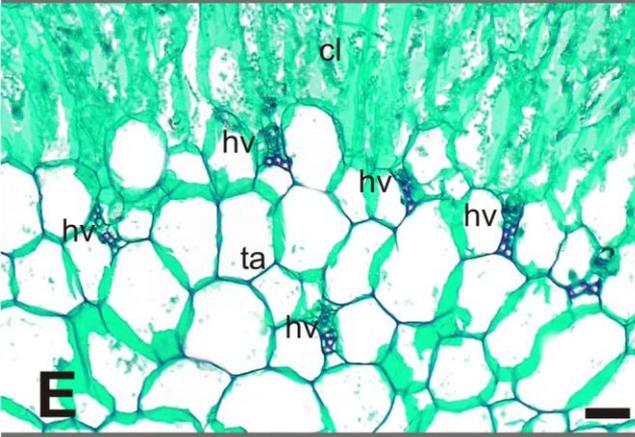
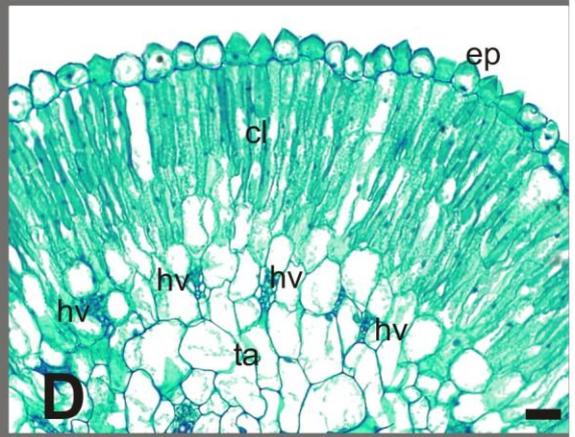
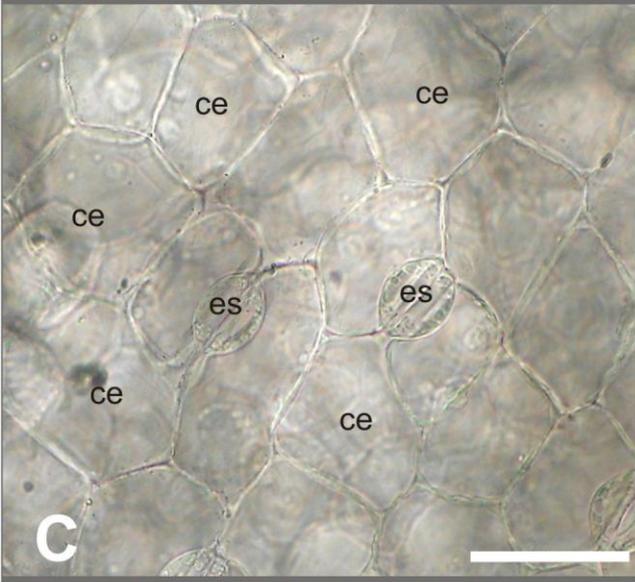


Figura 20. *Suaeda argentinensis*. A, Vista de la planta. B-E, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Sección parcial de la lámina. D, Detalle de célula epidérmica secretora. E, Detalle del clorénquima y vaina parenquimática. F-G, Tallo. F, Sección parcial. G, Detalle de la epidermis con tricomas eglandulares y del colénquima subepidérmico. B, vista en superficie; C-G, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; ces, célula epidérmica secretora; cl, clorénquima; co, colénquima; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; ta, tejido acuífero; te, tricoma eglandular; vp, vaina parenquimática. Barras: A, 12,5 cm; C-G, 50 μ m.

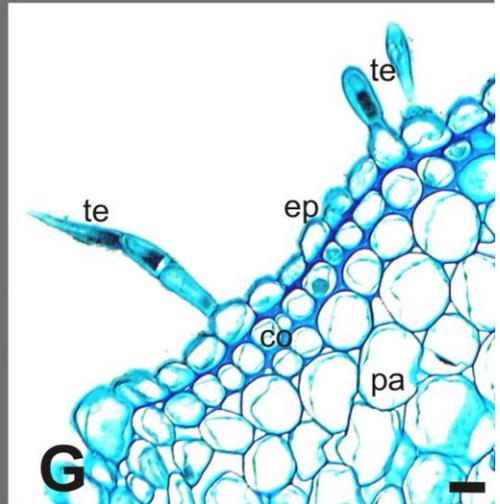
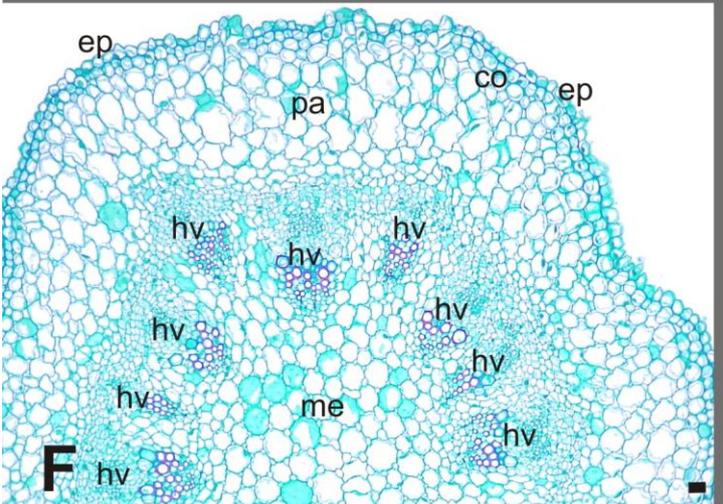
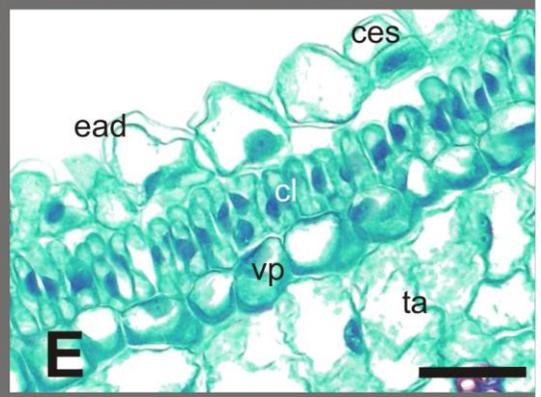
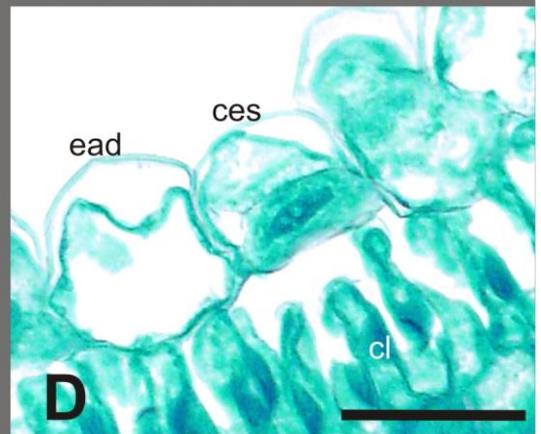
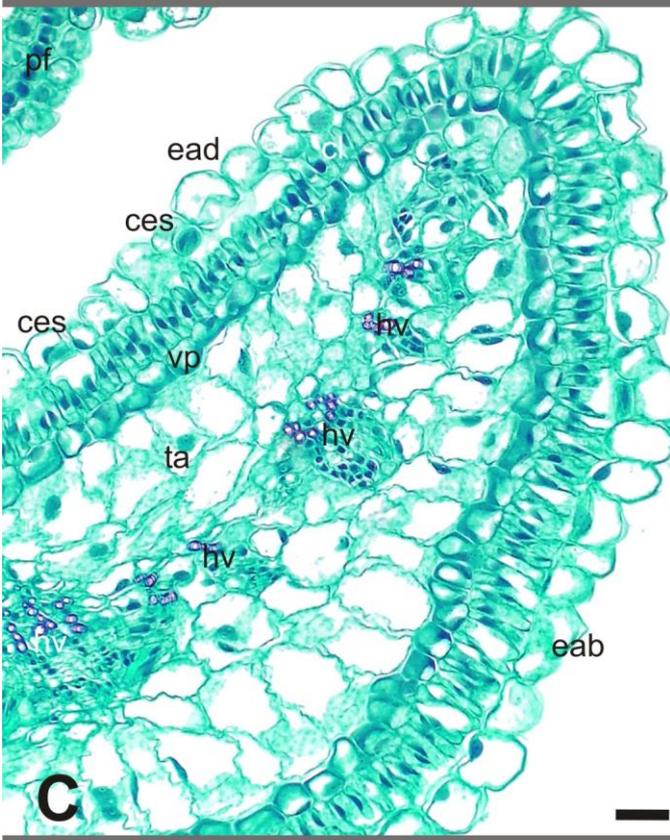
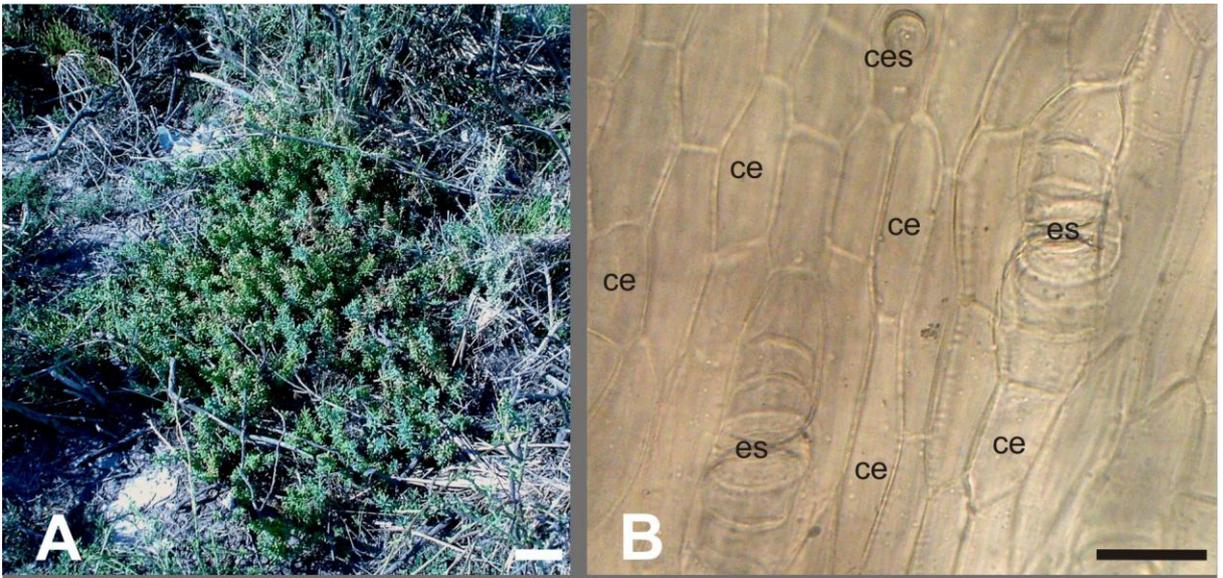


Figura 21. *Suaeda divaricata*. A, Vista de la planta. B-F, Hoja. B, Macropatrón. C, Epidermis adaxial. D, Sección parcial de la lámina. E, Detalle la epidermis, estoma y vaina parenquimática general. F, Detalle de una drusa. G-H, Tallo. G, Sección parcial. H, Detalle de la epidermis caulinar. B-C, vista en superficie; D-H, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cl, clorénquima; co, colénquima; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ec, esclereidas corticales; ep, epidermis; es, estoma; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; ta, tejido acuífero; vp, vaina parenquimática. Las cabezas de flecha indican drusas. Barras: A, 75 cm; B-C, H, 40 μm ; D-E, G, 80 μm ; F, 2 μm .

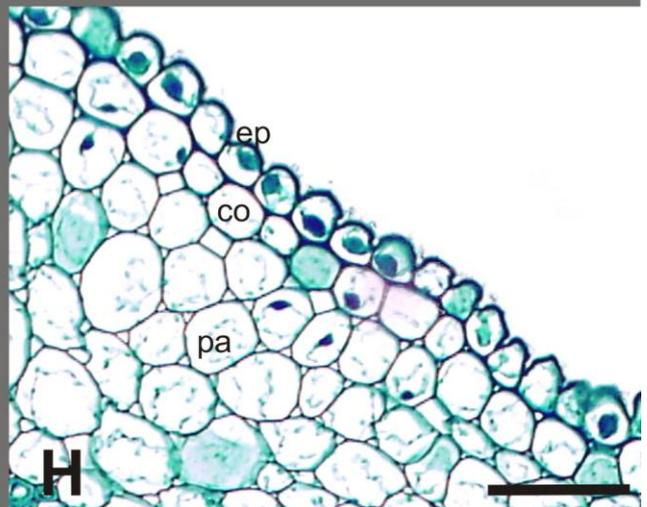
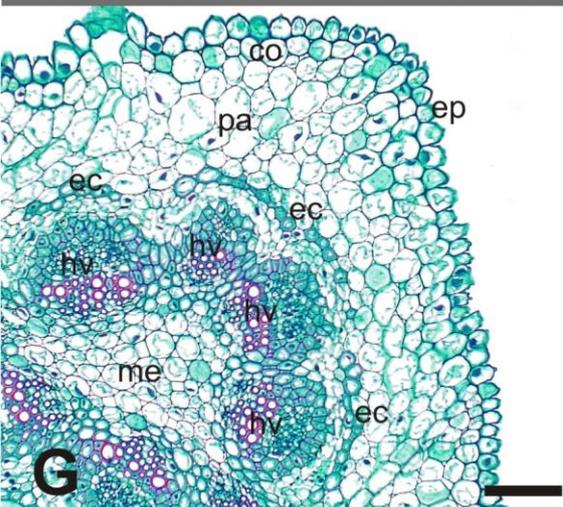
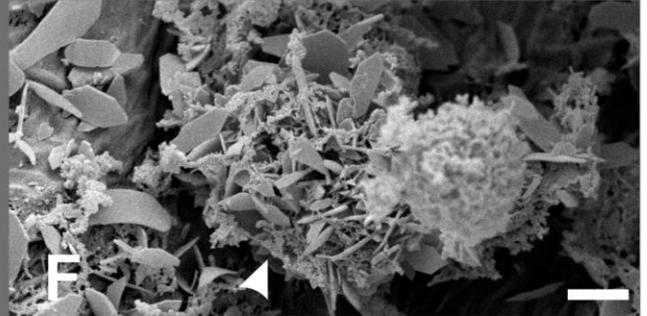
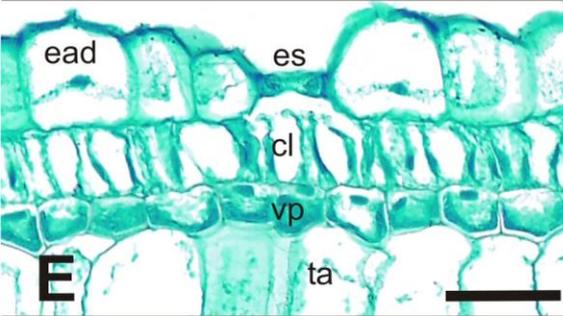
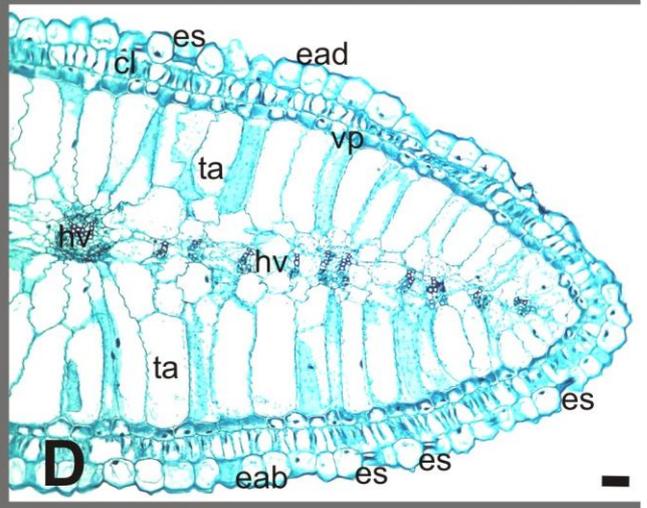
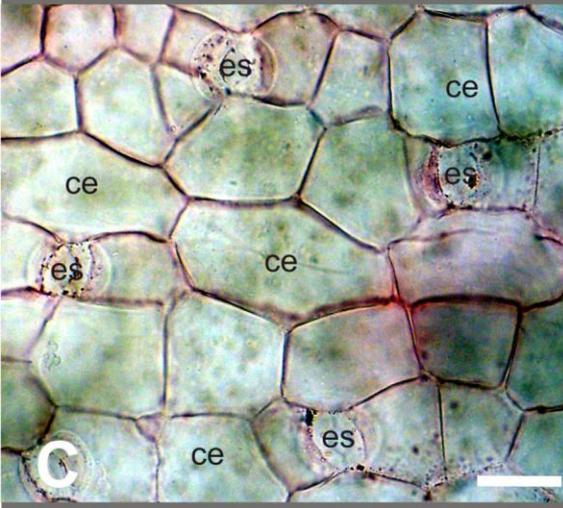
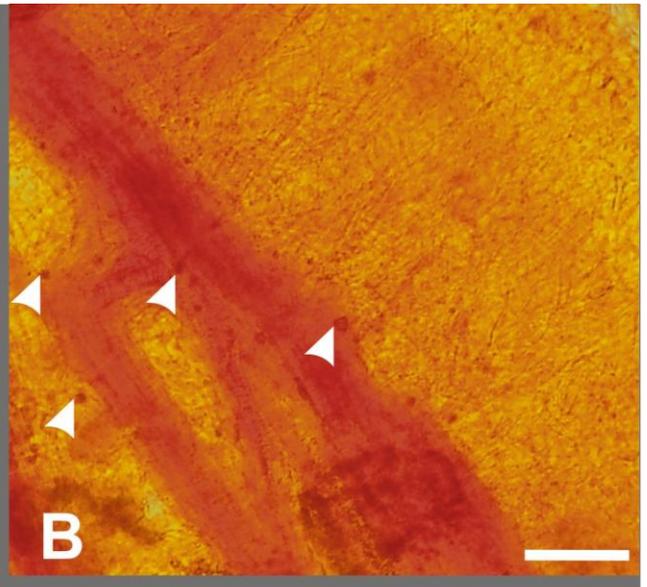
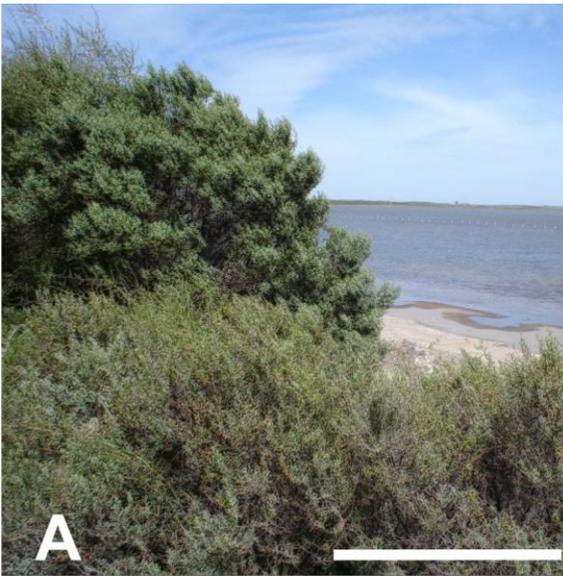


Figura 22. *Suaeda patagonica*. A, Vista de la planta. B-D, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Sección parcial de la lámina. D, Detalle del mesofilo. E-H, Tallo. E, Epidermis. F, Detalle de la epidermis y corteza. G, Sección parcial. H, Detalle de haces vasculares. B, E, vista en superficie; C-D, F-H, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cf, casquete de fibras; cl, clorénquima; co, colénquima; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; mcb, máster cambium; me, médula; ms, matriz esclerenquimática; pa, parénquima; ta, tejido acuífero; xi, xilema. Barras: A, 2 cm; B-H, 50 μ m.

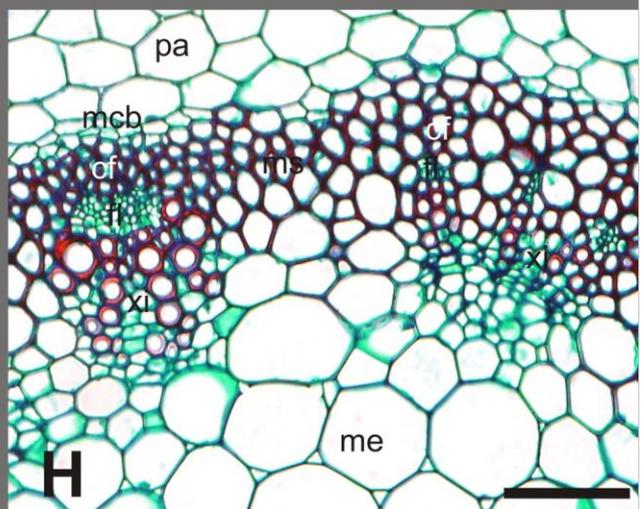
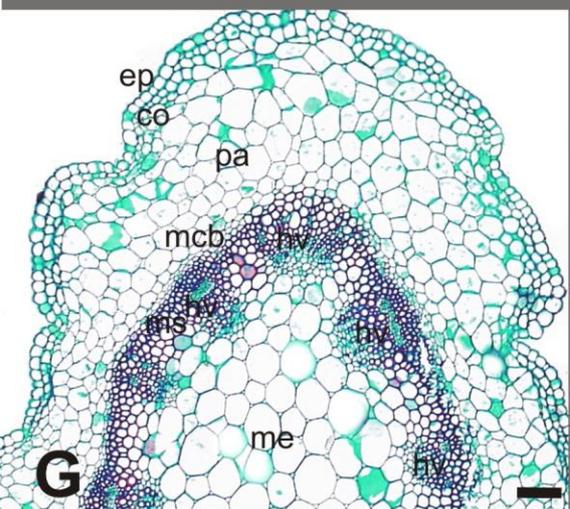
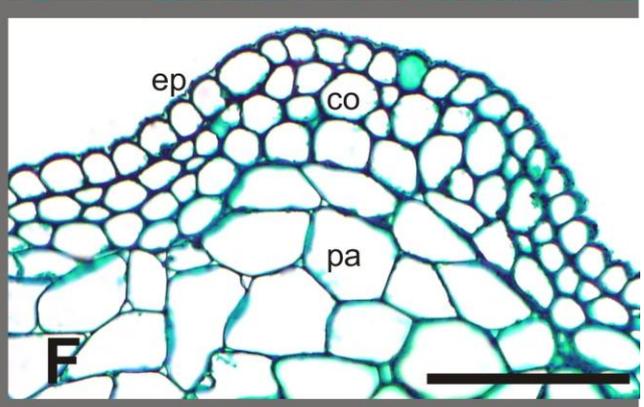
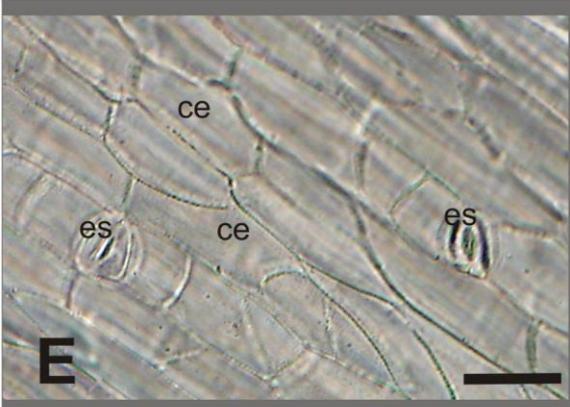
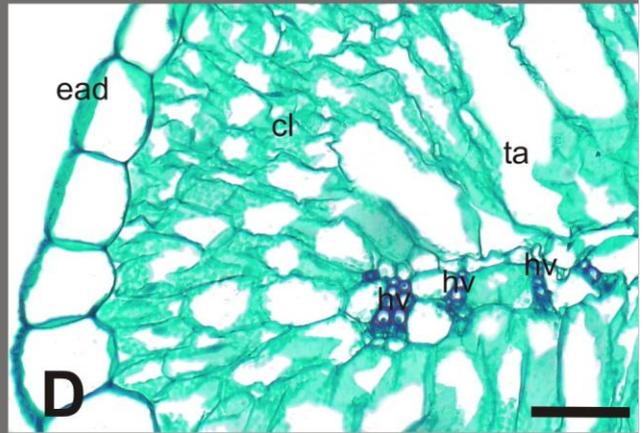
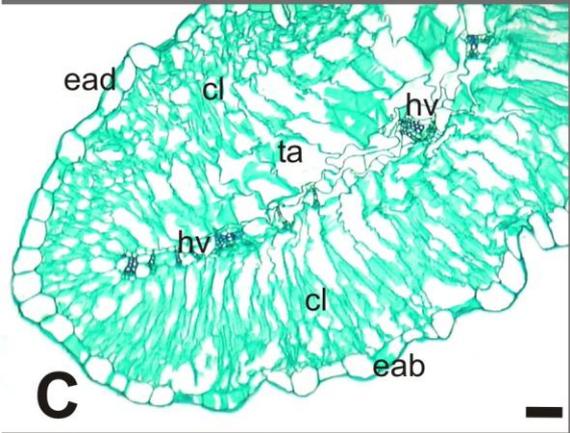
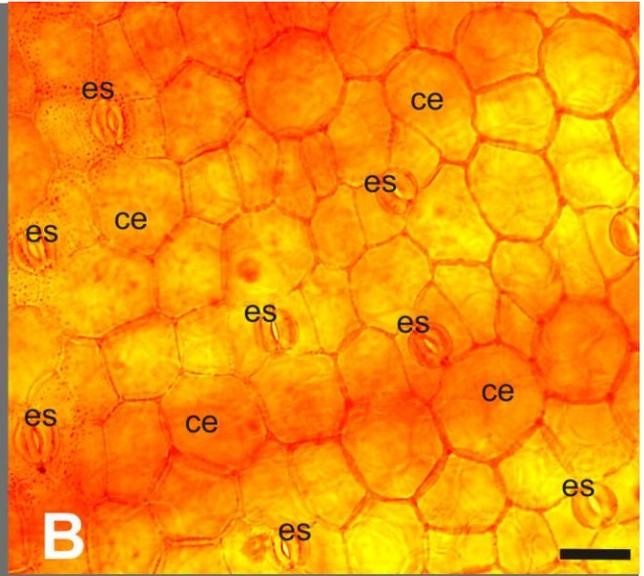


Figura 23. *Cressa truxillensis*. A, Vista de la planta en floración. B-F, Hoja. B, Macropatrón. C, Sección parcial de la lámina. D, Detalle de tricoma en T. E, Detalle de un estoma. F, Detalle del mesofilo. G-I, Tallo. G, Sección parcial. H, Detalle del xilema secundario. I, Esclereidas. B, vista en superficie; C-H, corte transversal; I, corte longitudinal. Abreviaturas: cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; cse, cámara subestomática; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ec, esclereidas corticales; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; te, tricoma eglandular; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Las cabezas de flecha indican las cavidades o conductos. Barras: A, 4 cm; B-I, 40 μm .

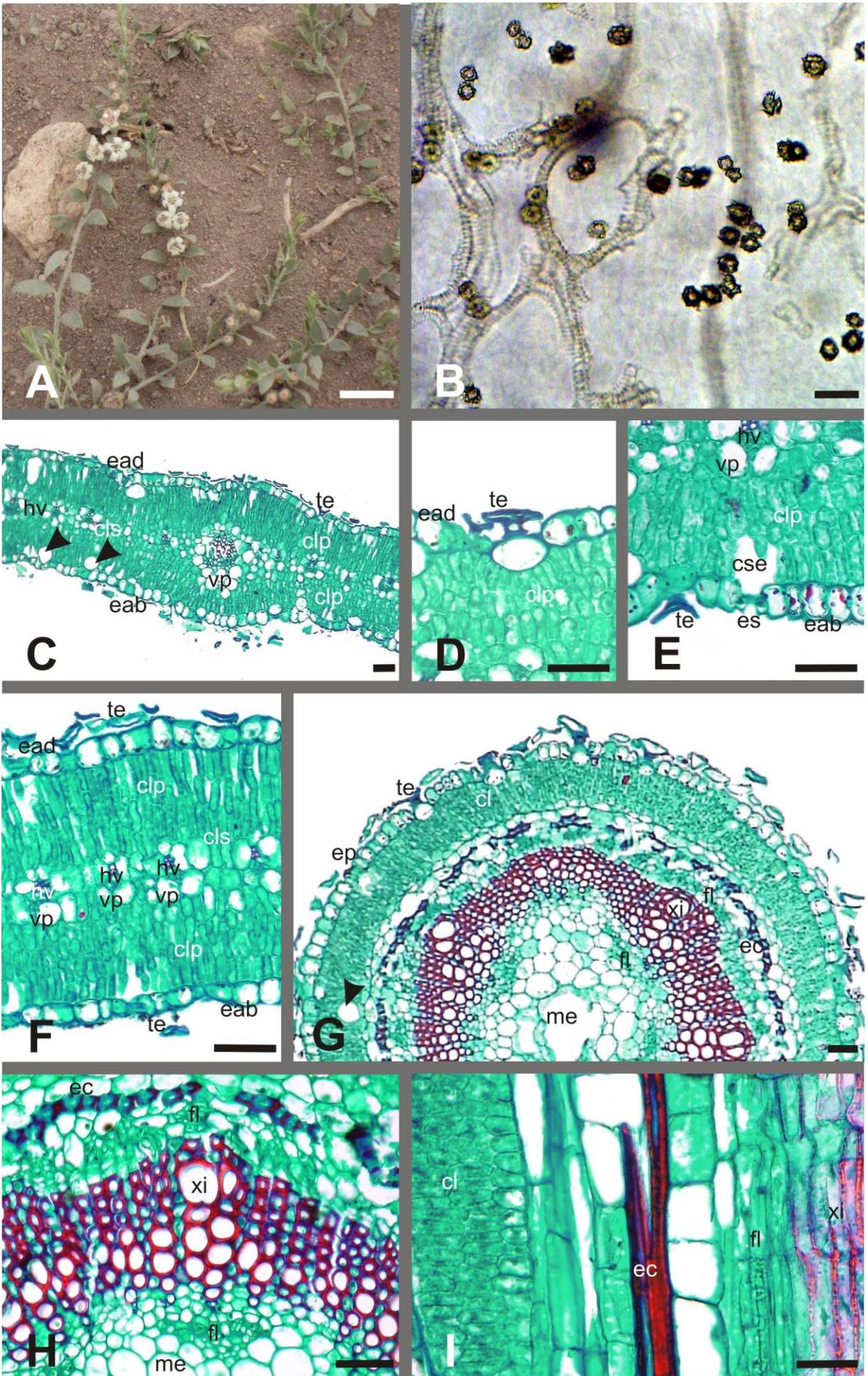


Figura 24. *Geoffroea decorticans*. A, Vista de la planta. B, Detalle de la flor. C-G, Hoja. C, Macropatrón bajo luz polarizada. D, Detalle de los cristales de oxalato de calcio con luz polarizada. E, Epidermis adaxial. F, Sección parcial del folíolo. G, Detalle del haz vascular central. H-I, Tallo. H, Sección parcial. I, Detalle del xilema secundario. C-E, vista en superficie; F-I, corte transversal. Abreviaturas: cb, cambium; ce, célula epidérmica; cf, casquete de fibras; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; ct, célula tanífera; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; te, tricoma eglandular; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Barras: A, 30 cm; B, 4 cm; C-I, 75 μ m.

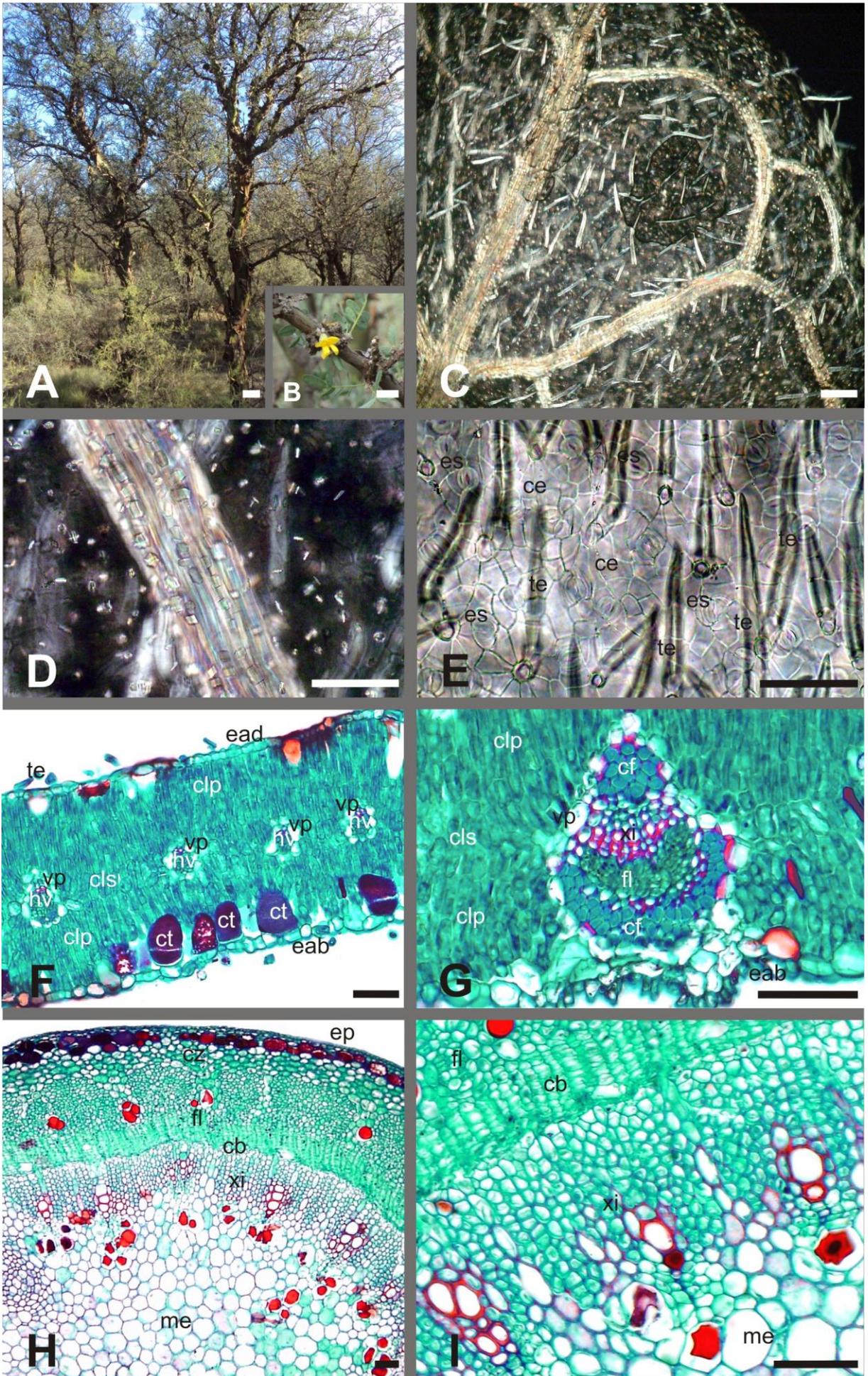


Figura 25. *Prosopis strombulifera*. A, Vista de la planta en floración. B-F, Hoja. B, Macropatrón de cristales bajo luz polarizada. C, Epidermis adaxial. D, Sección completa del folíolo. E, Detalle del haz vascular central. F-G, Cristales de oxalato de calcio. H-I, Tallo. H, Sección parcial. I, Detalle de la corteza. B-C, vista en superficie; D-I, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cf, casquete de fibras; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; ct, célula tanífera; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; te, tricoma eglandular; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Barras: A, 4 cm; B, D-E, H-I, 100 μm ; C, F-G, 20 μm .

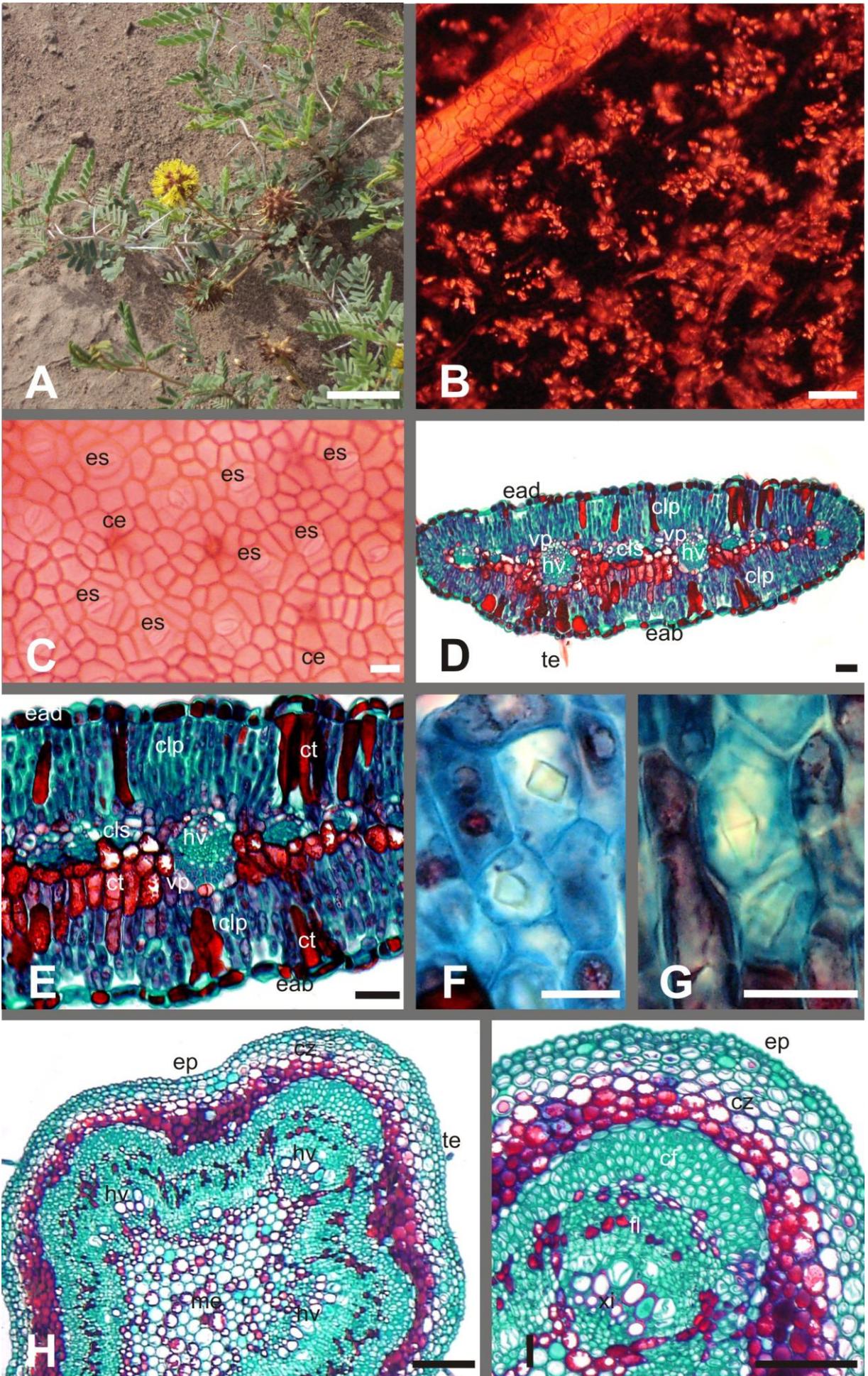


Figura 26. *Frankenia juniperoides*. A, Vista de la planta. B, Detalle de las hojas. C-F, Hoja. C-D, Epidermis foliar. E, Detalle de la glándula de sal. F, Sección parcial de la lámina. G-K, Tallo. G, Sección parcial. H, Detalle del súber. I, Detalle de la corteza. J, Detalle del xilema secundario. K, Detalle de las drusas. C-D, vista en superficie; E-K, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ec, esclereidas corticales; fl, floema; gs, glándula de sal; hv, haz vascular; me, médula; rep, restos de epidermis; su, súber; te, tricoma eglandular; xi, xilema. La cabeza de flecha negra indica la vaina parenquimática y las cabezas de flecha blancas marcan las drusas. Barras: A, 10 cm; B, 1 cm; C-F, K, 30 μm ; G-J, 80 μm .

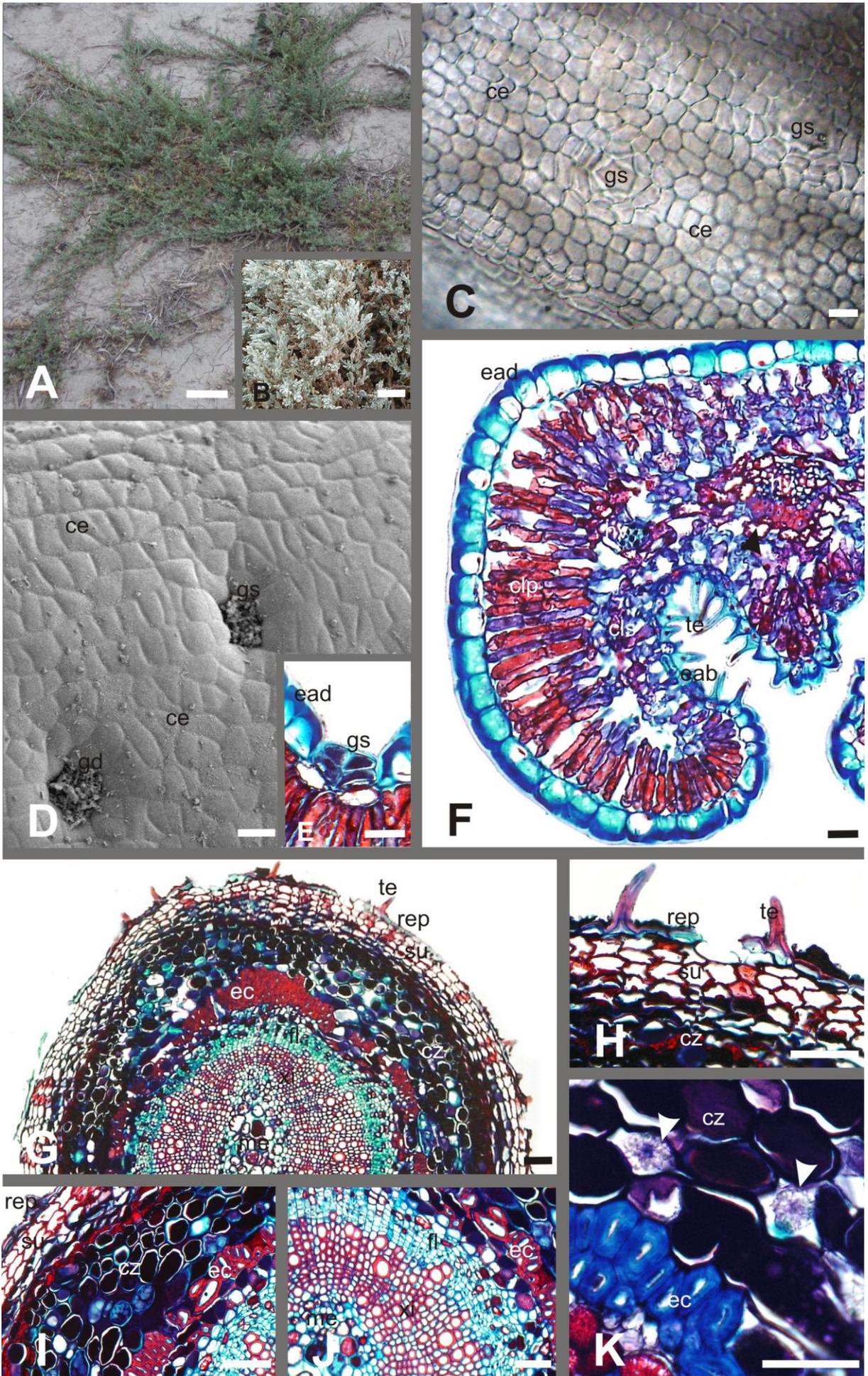


Figura 27. *Frankenia pulverulenta*. A, Vista de la planta en floración. B-E, Hoja. B, Epidermis abaxial. C, Sección completa de la lámina. D, Detalle de una glándula de sal. E, Detalle del haz central. F-H, Tallo. F, Sección parcial. G, Glándula de sal. H, Detalle de la corteza y estela con luz polarizada. B, vista en superficie; C-H, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ec, esclereidas corticales; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; gs, glándula de sal; hv, haz vascular; me, médula; te, tricoma eglandular; xi, xilema. Barras: A, 1 cm; B-H, 40 μm .

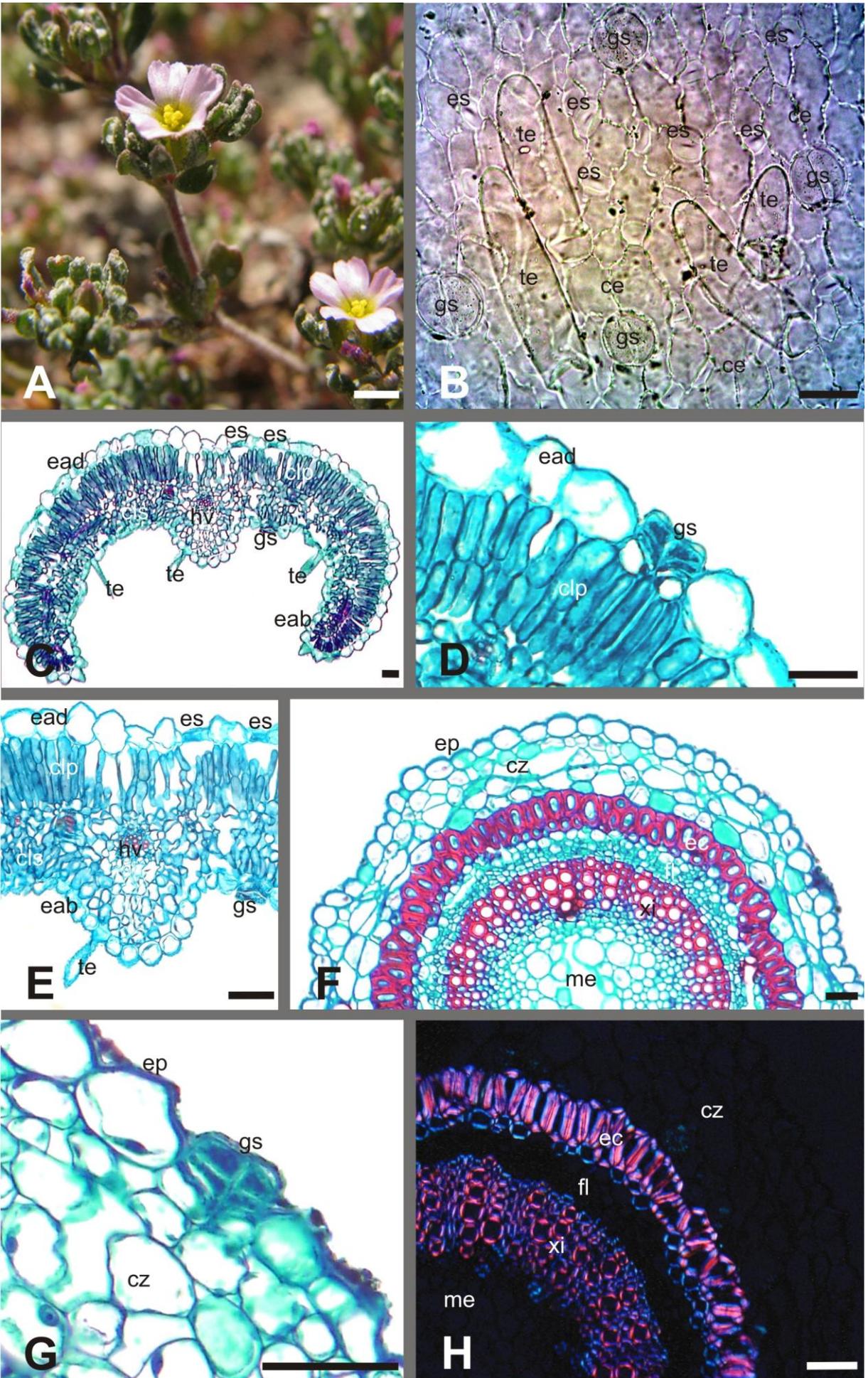


Figura 28. *Sphaeralcea australis*. A, Detalle de una flor. B-F, Hoja. B, Macropatrón. C, Epidermis adaxial. D, Detalle tricoma eglandular estrellado. E, Detalle del haz central. F, Detalle del mesofilo. G-H, Tallo. G, Tricomas estrellados. H, Sección parcial. B-D, G, vista en superficie; E-F, H, corte transversal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cf, casquete de fibras; cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; co, colénquima; ct, célula tanífera; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; te, tricoma eglandular; tg, tricoma glandular; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Las cabezas de flecha marcan drusas. Barras: A, 1,25 cm; B-H, 50 μ m.

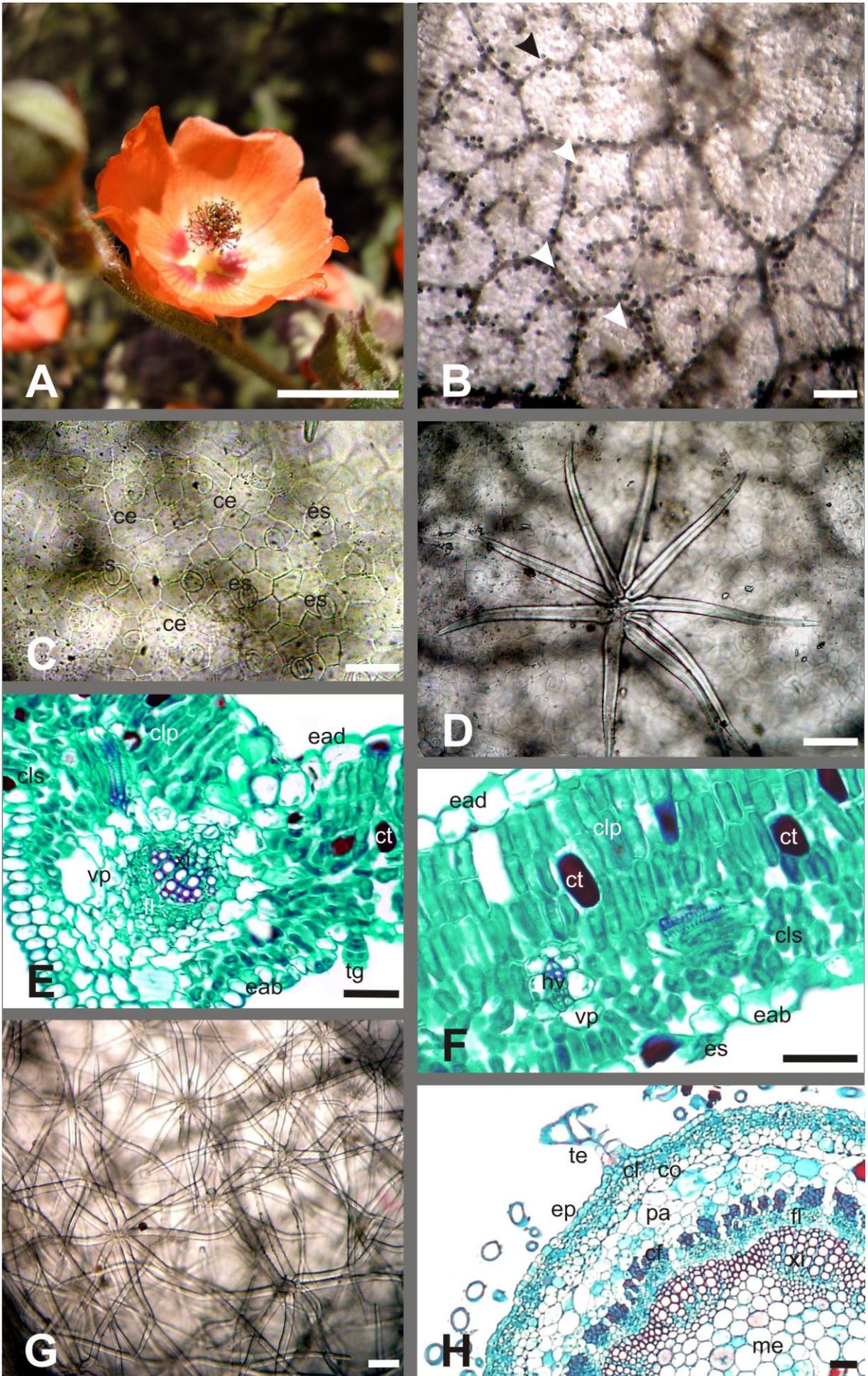


Figura 29. *Limonium brasiliense*. A, Vista de la planta en floración. B-E, Hoja. B-C, Detalle de una glándula de sal foliar. D, Detalle de la carena marginal de la hoja. E, Nervio medio. F-I, Tallo vegetativo. F, Sección parcial. G, Detalle de la epidermis. H, Detalle de un haz vascular. I, Drusa, vista bajo luz polarizada. J, Sección parcial del tallo floral. B, vista en superficie; C-J, corte transversal. Abreviaturas: cf, casquete de fibras; cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; cz, corteza; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; gs, glándula de sal; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; pae, parénquima esclerosado; xi, xilema. Las cabezas de flechas indican haces vasculares pequeños. Barras: A, 7,5 cm; B-D, 20 μm ; E-H, J, 50 μm ; I, 10 μm .

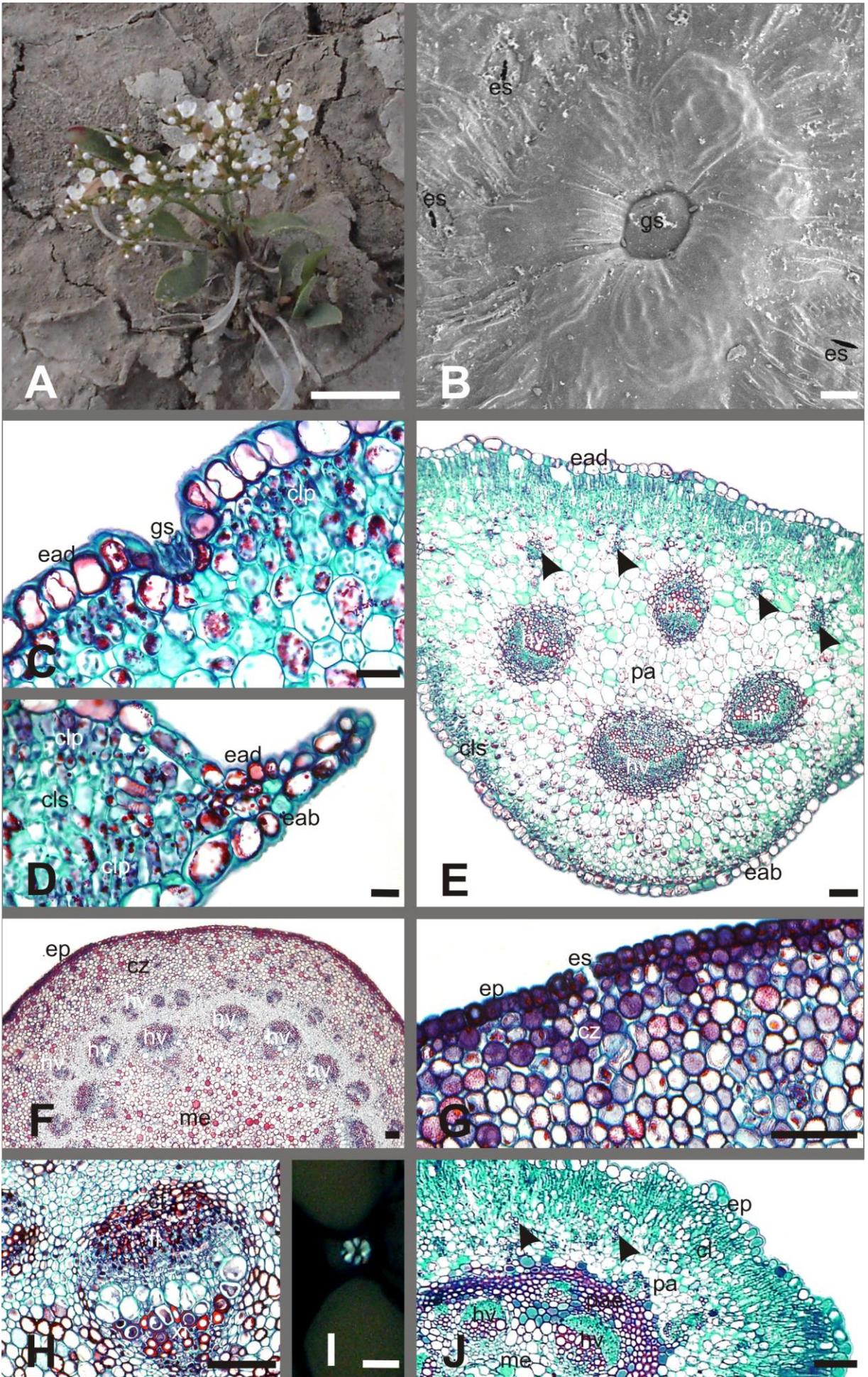


Figura 30. *Melica argyrea*. A, Vista de la planta en floración. B-F, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Epidermis abaxial. D, F, Haz vascular de primer orden. E, Haz vascular de segundo orden. G-H, Tallo. G, Sección parcial. H, Detalle de los haces vasculares. B-C, vista en superficie; D-H, corte transversal. Abreviaturas: ag, agujón; cb, célula buliforme; cel, célula epidérmica larga; cl, clorénquima; cld, clorénquima difuso; cs, célula silíceo; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fi, fibras; hv, haz vascular; pa, parénquima; te, tricoma eglandular; vm, vaina mestomática; vp, vaina parenquimática. Barras: A, 15 cm; B-C, B-H, 60 μ m.

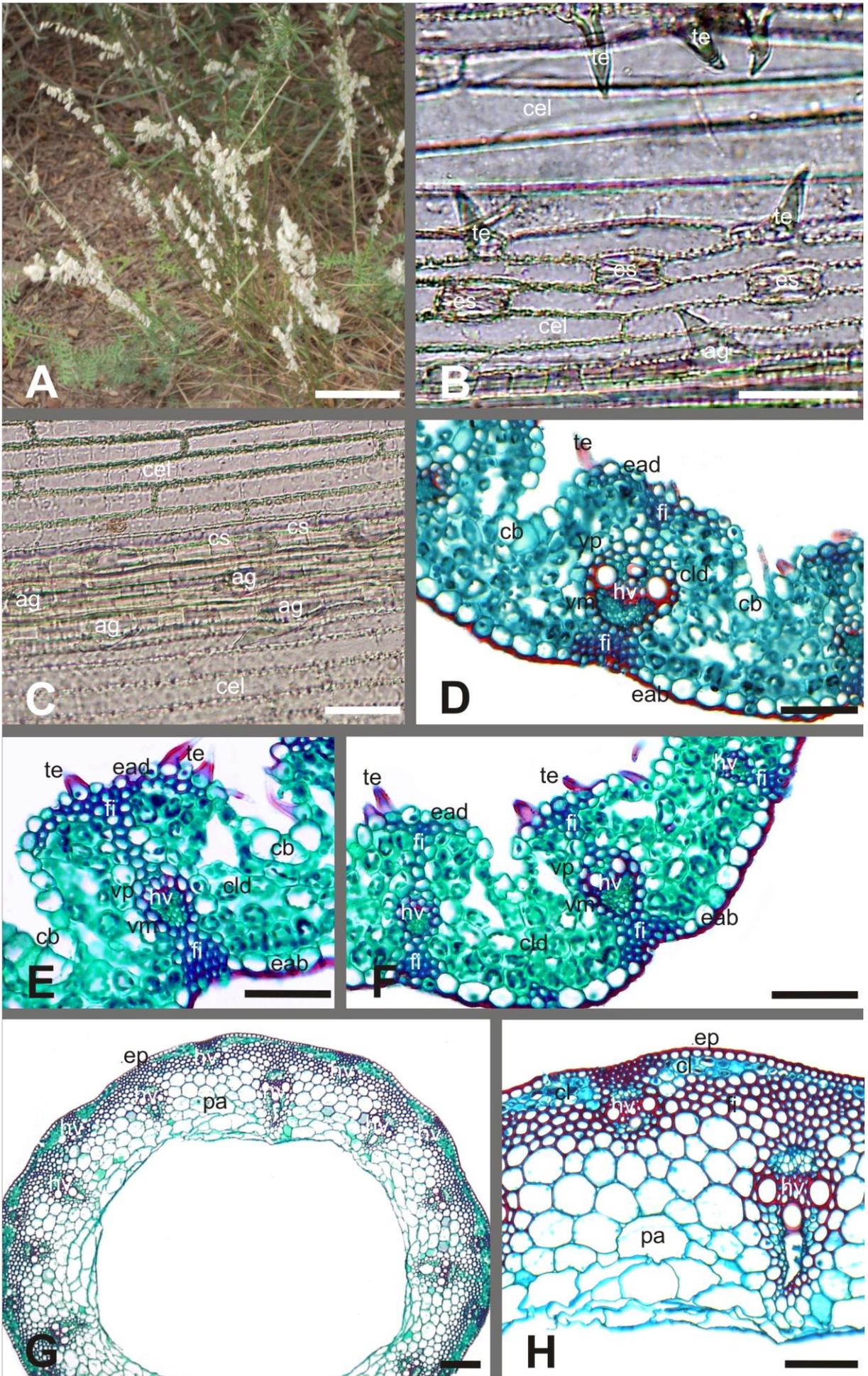


Figura 31. *Pappophorum phillippianum*. A, Vista de la planta en floración. B-H, Hoja. B, Epidermis adaxial. C-D, Epidermis abaxial. E, Detalle de los tricomas y papilas adaxiales. F, Detalle de las células buliformes. G, Haz vascular de primer orden. H, Haz vascular de segundo orden. I-J, Tallo. I, Epidermis. J, Sección parcial. B-D, I, vista en superficie; E-H, J, corte transversal. Abreviaturas: ca, "cushion air"; cb, célula buliforme; cel, célula larga; cl, clorénquima; clr, clorénquima radiado; cs, célula silíceo; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fi, fibras; hv, haz vascular; pa, parénquima; pp, papila; te, tricoma eglandular; tg, tricoma glandular; vm, vaina mestomática; vp, vaina parenquimática. Barras: A, 15 cm; B-C, F-J, 40 μm ; D, 100 μm .

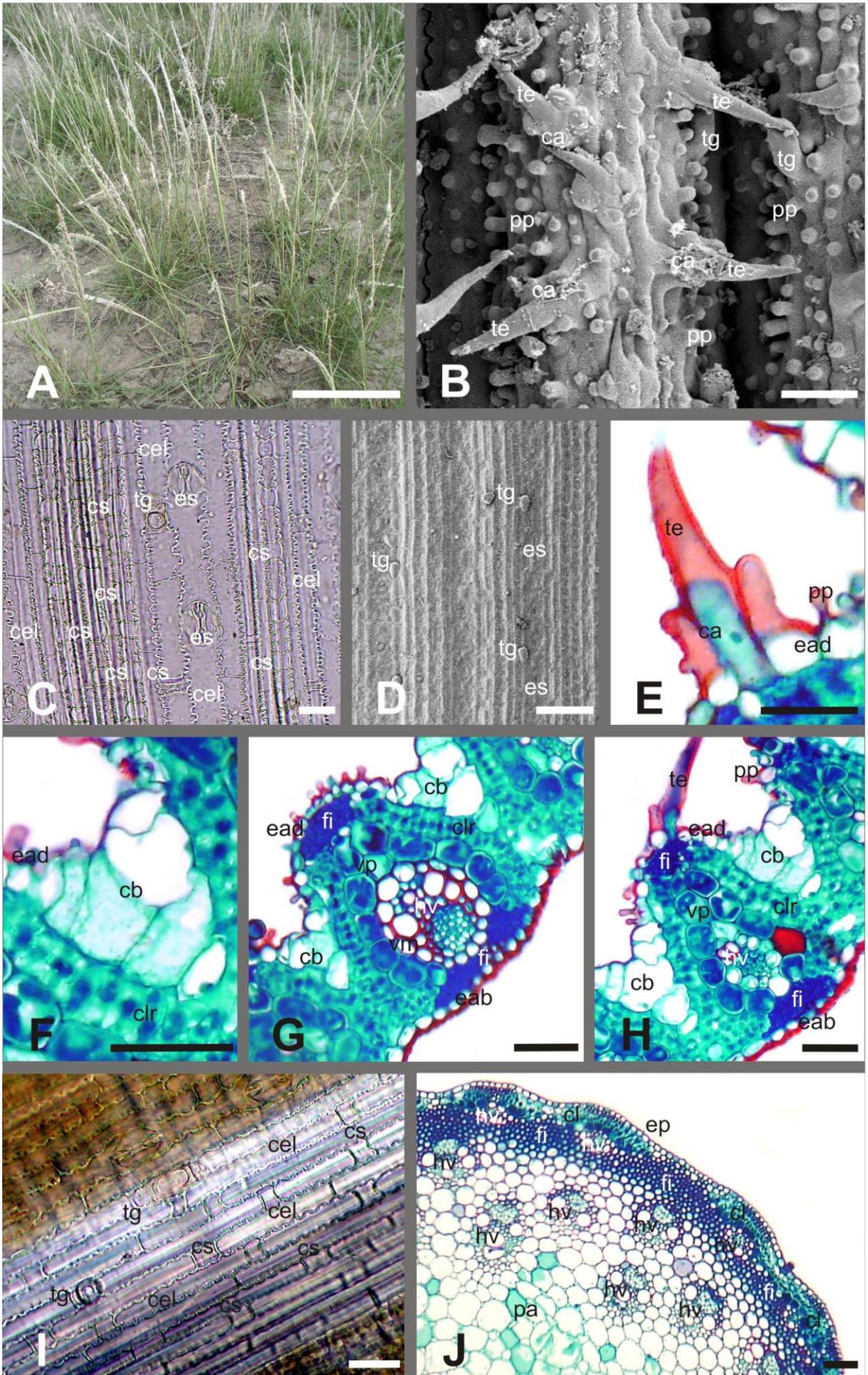


Figura 32. *Trichloris crinita*. A, Vista de la planta en floración. B-G, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Epidermis abaxial. D, Detalle de las células buliformes. E, Haz vascular de primer orden trabado. F, Haz vascular de segundo orden libre. G, Detalle de la epidermis abaxial papilosa. H-I, Tallo. H, Epidermis. I, Sección parcial. B-C, H, vista en superficie; D-G, I, corte transversal. Abreviaturas: ag, agujón; cb, célula buliforme; cel, célula larga; cl, clorénquima; clr, clorénquima radiado; cs, célula silíceas; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fi, fibras; hv, haz vascular; pa, parénquima; pp, papila; tg, tricoma glandular; vm, vaina mestomática; vp, vaina parenquimática. Las cabezas de flecha indican células silíceas. Barras: A, 15 cm; B-I, 50 μ m.

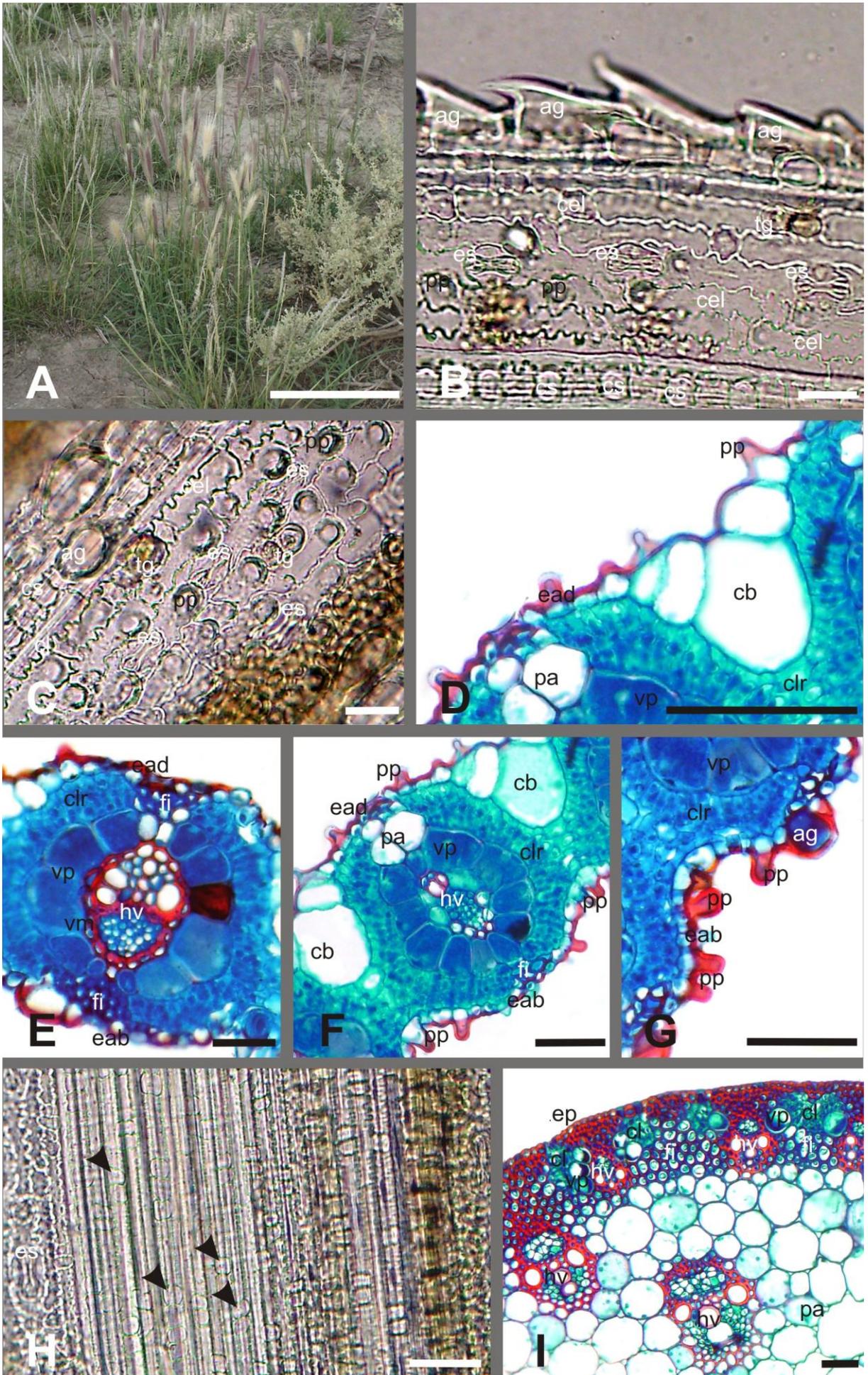


Figura 33. *Grahamia bracteata*. A, Vista de la planta en floración. B-D, Hoja. B, Detalle de drusas tipo A₁. C, Sección completa de la lámina. D, Detalle del mesofilo. E-G, Tallo. E, Sección parcial. F, Detalle de la corteza. G, Detalle del xilema. B, vista en superficie; C-G, corte transversal. Abreviaturas: cl, clorénquima; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; pfe, paquete de fibroesclereidas; ta, tejido acuífero; xi, xilema. Barras: A, 5 cm; B-C, 15 µm; D-H, 70 µm.

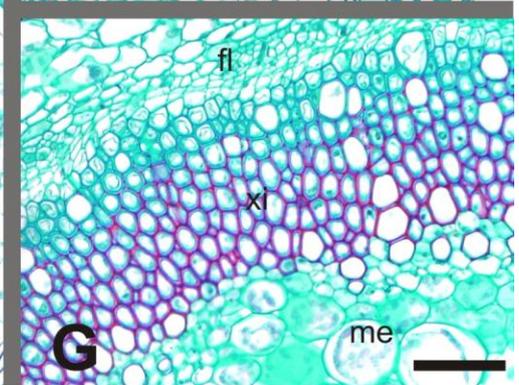
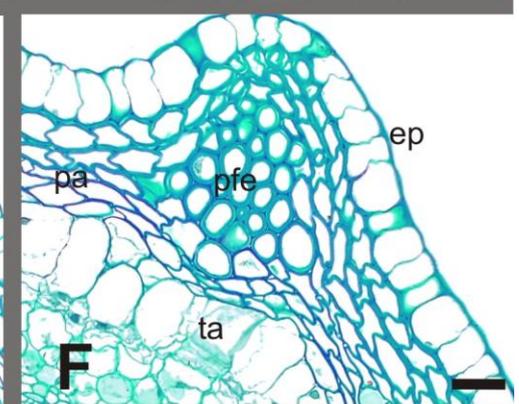
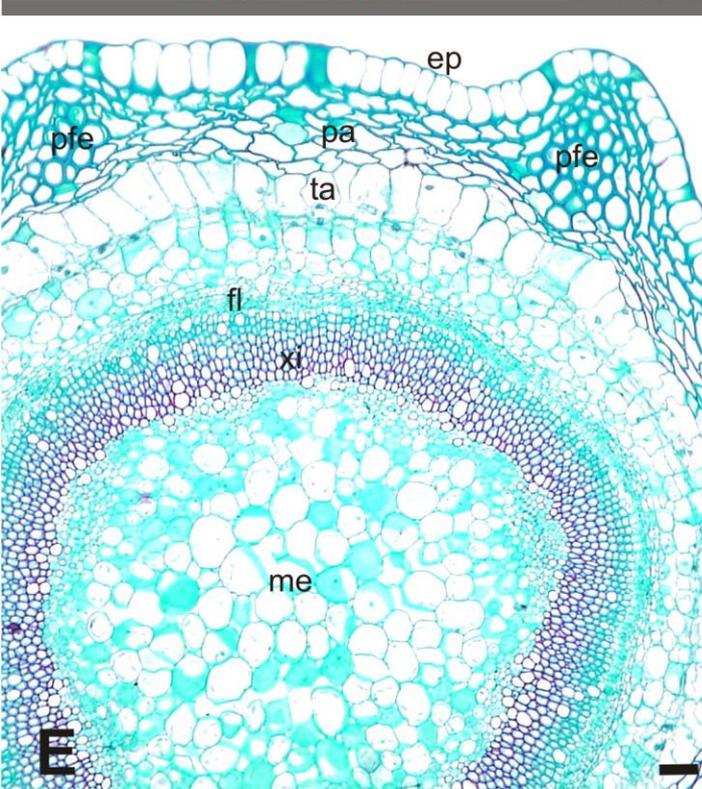
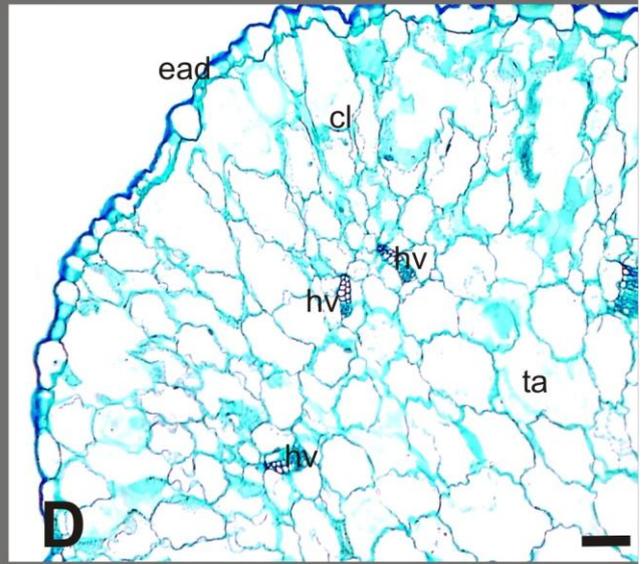
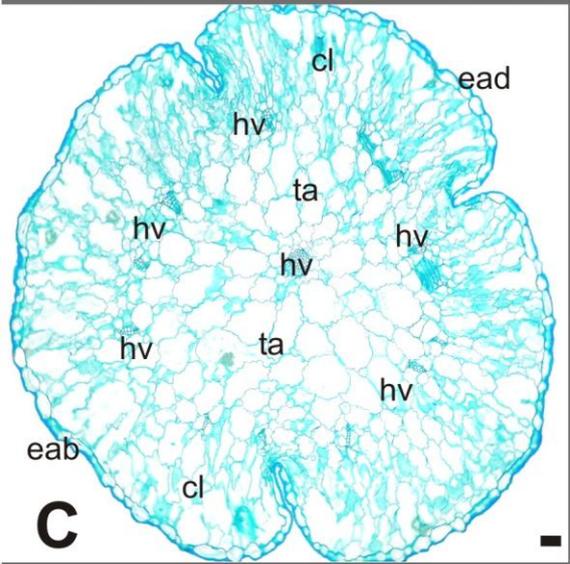
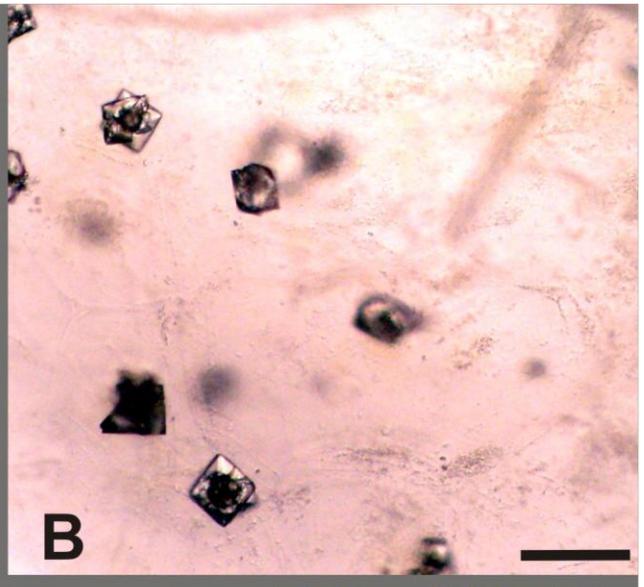
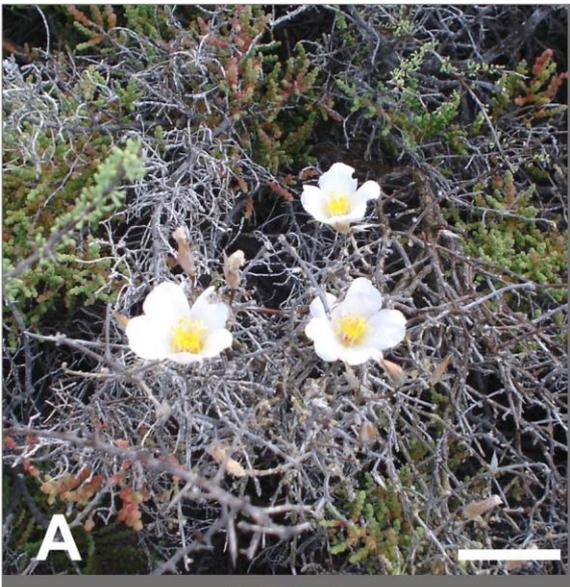


Figura 34. *Clematis montevidensis*. A, Vista de la planta en floración. B-E, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, Sección parcial de la lámina. D, Detalle del mesofilo. E, Detalle del haz vascular central. F-H, Tallo. F, Sección parcial. G, Detalle de la corteza y haz vascular. H, Fibroesclereidas de la banda ondulante. B, vista en superficie; C-G, corte transversal; H, corte longitudinal. Abreviaturas: ce, célula epidérmica; cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; co, colénquima; cse, cámara subestomática; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Barras: A, 4 cm; B-H, 35 μ m.

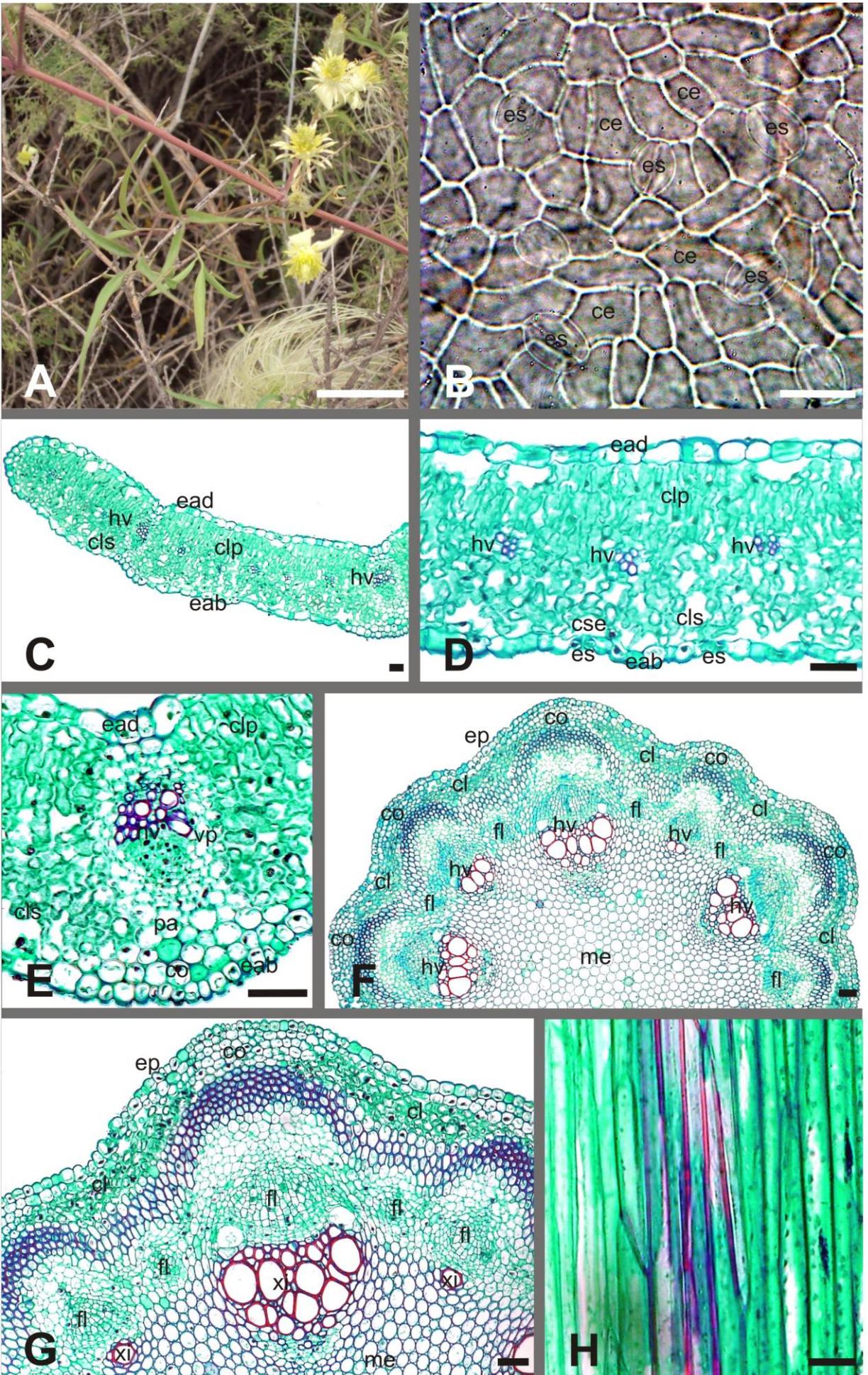


Figura 35. *Solanum tweedianum*. A, Vista de la planta en floración. B-E, Hoja. B, D, Epidermis adaxial. C, Sección parcial de la lámina. E, Detalle de un haz vascular bicolateral. F-G, Tallo. F, Sección parcial. G, Detalle de la epidermis y corteza. B, vista en superficie; C-G, corte transversal. Abreviaturas: cc, casquete de colénquima; ce, célula epidérmica; cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; co, colénquima; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; es, estoma; fl, floema; fli, floema intraxilar; hv, haz vascular; me, médula; pa, parénquima; tg, tricoma glandular; xi, xilema. Barras: A, 4 cm; B-G, 40 μm .

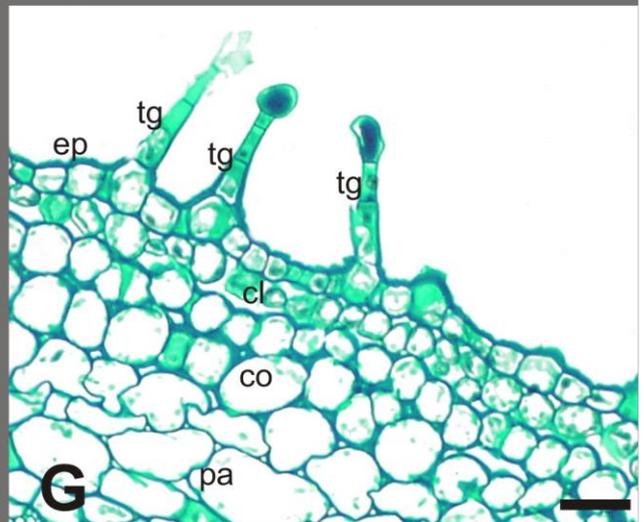
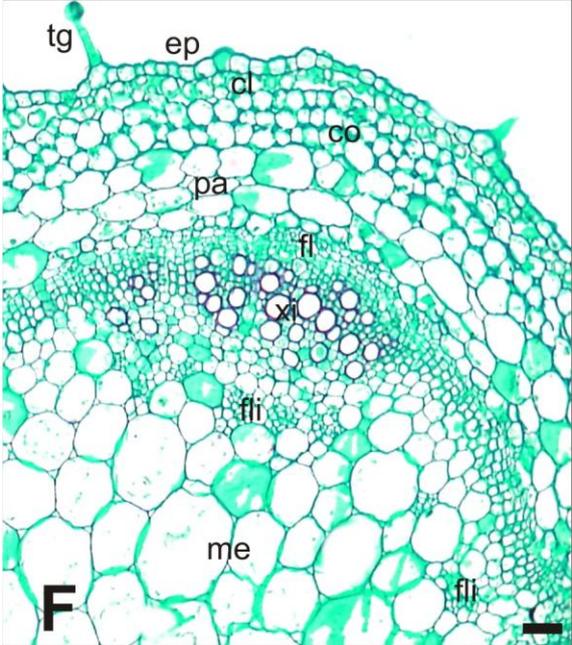
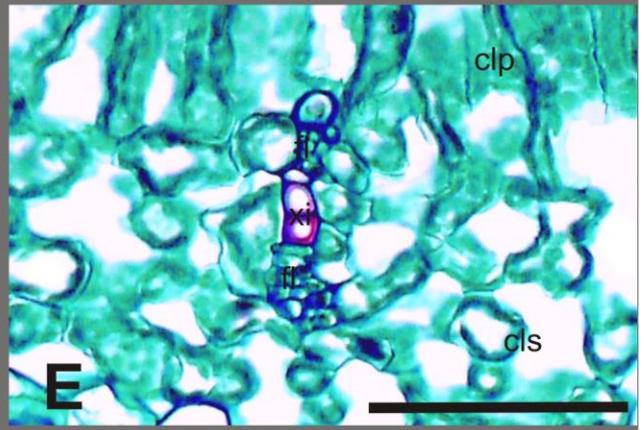
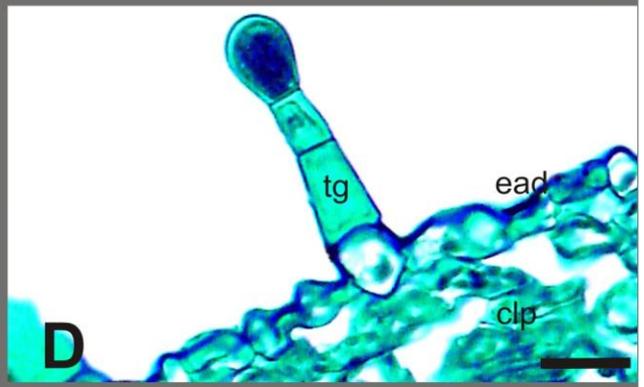
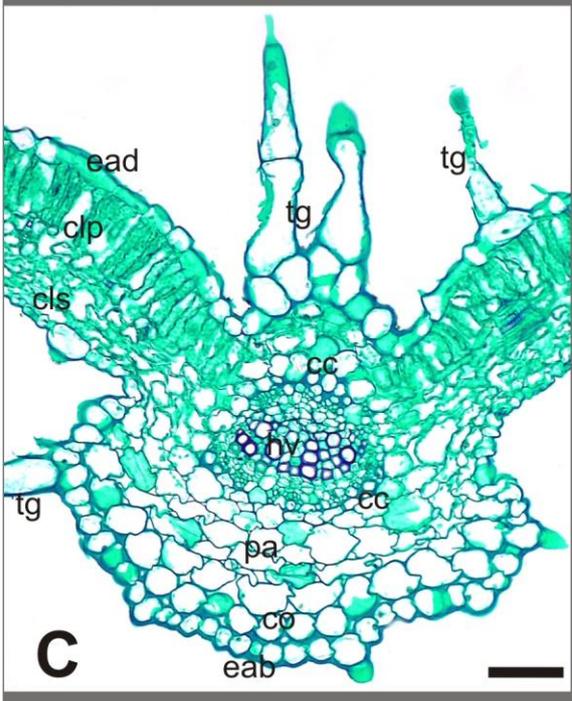
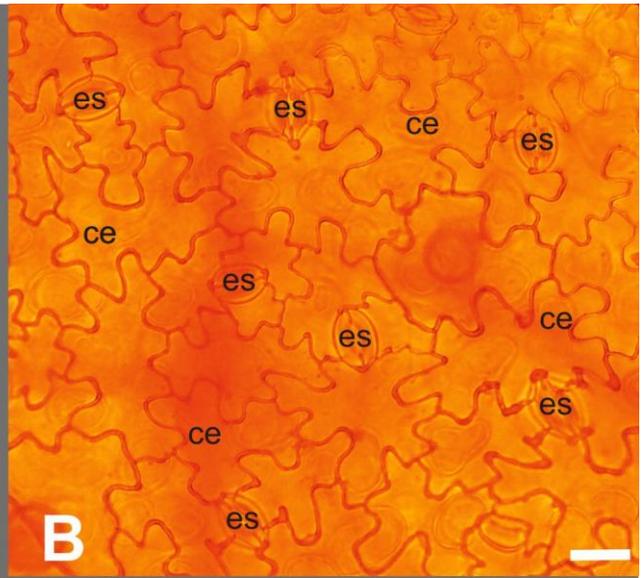
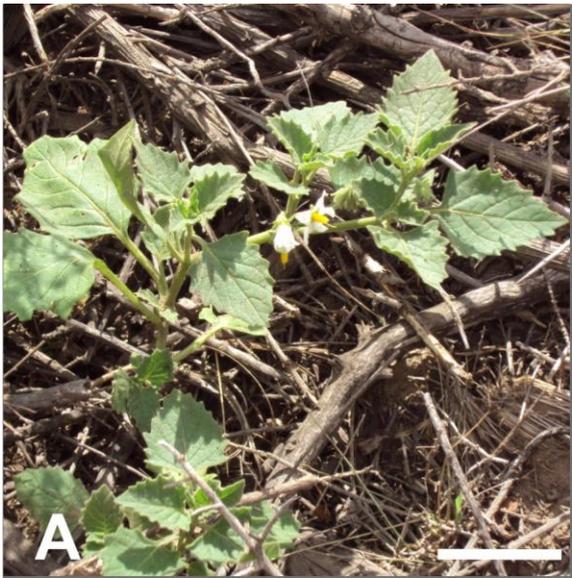
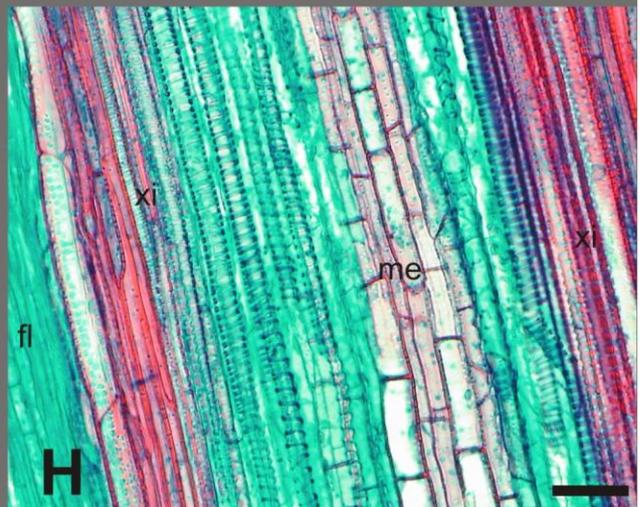
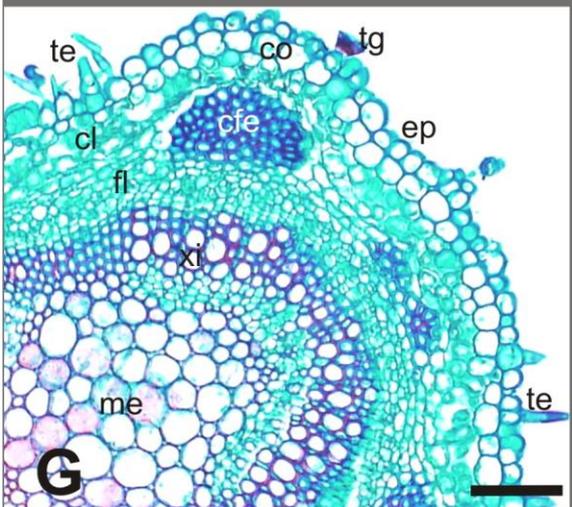
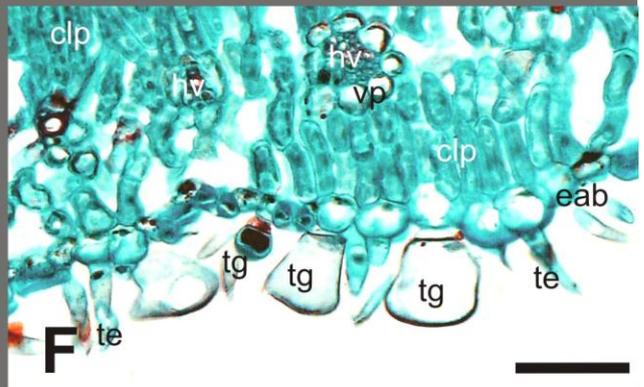
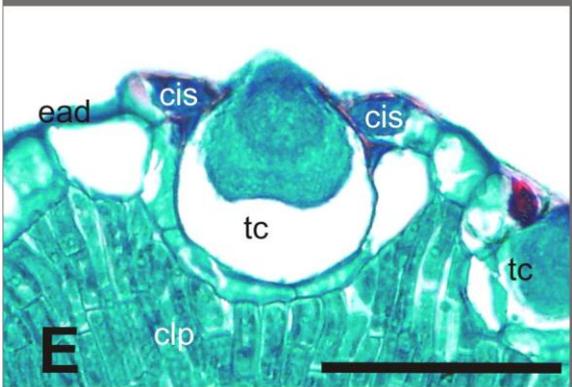
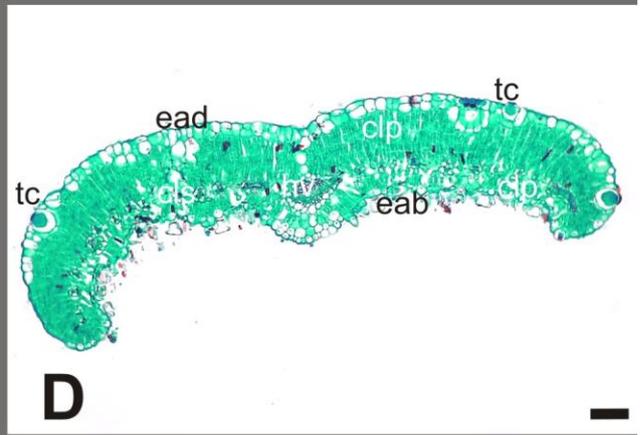
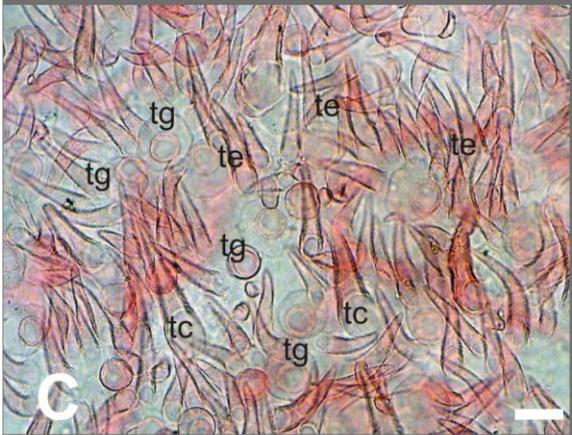
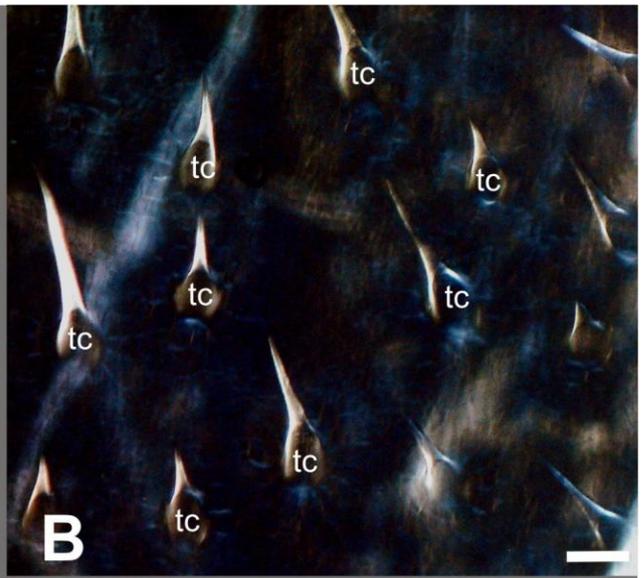
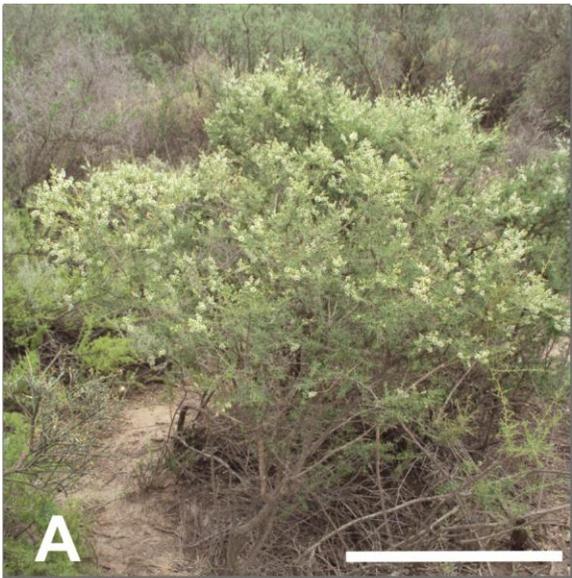


Figura 36. *Aloysia gratissima*. A, Vista de la planta en floración. B-F, Hoja. B, Epidermis adaxial. C, F, Epidermis abaxial. D, Sección completa de la lámina. E, Detalle de cistolitos. G-H, Tallo. G, Sección parcial. H, Detalle la estela. B-C, vista en superficie; D-G, corte transversal; H, corte longitudinal. Abreviaturas: cfe, casquete de fibroesclereidas; cis, cistolito; cl, clorénquima; clp, clorénquima en empalizada; cls, clorénquima esponjoso; eab, epidermis abaxial; ead, epidermis adaxial; ep, epidermis; fl, floema; hv, haz vascular; me, médula; tc, tricoma cistolítico; te, tricoma eglandular; tg, tricoma glandular; vp, vaina parenquimática; xi, xilema. Barras: A, 40 cm; B-H, 50 μ m.



II. Relación entre la vegetación y las características del suelo. Bioindicadores.

De las cinco unidades florísticas estudiadas, cuatro no han sufrido disturbios en la vegetación dominante; mientras que, una mostró la ocurrencia de un factor perturbador antrópico: desmonte (unidad 3). Esta unidad se caracteriza por la presencia de una mayor variedad de especies que las restantes unidades; mientras que, en las unidades no perturbadas se encuentra un menor número de especies (Cuadro 1).

Los valores de conductividad eléctrica encontrados superan en todos los casos los $2\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$ (Cuadro 2) (considerado valor límite para el cultivo agrícola) y en algunos casos los $50\text{-}55\text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ (Cuadro 2), conductividad eléctrica del agua de mar (Ward, 2009); estos valores reflejan la condición de suelos fuertemente salinos (unidad 1) y extremadamente salinos (unidades 2-5), siendo la unidad 4 la de máxima salinidad en la zona de estudio (Cuadro 2). Esta elevada conductividad eléctrica en las unidades 2 y 4, se ve reflejada en la presencia de una capa salitrosa en la superficie del suelo.

En todas las unidades (con excepción del muestreo 3 en las unidades 3 y 5) la cantidad de catión sodio supera al menos dos veces a la suma de los restantes cationes importantes del suelo (calcio y magnesio) (Cuadro 2). Esta alta concentración de sodio en el suelo con respecto al resto de los cationes, se ve reflejada por el predominio del sodio en el complejo adsorbente lo que se observa en el porcentaje de sodio intercambiable ($\text{PSI} > 15\%$) (Cuadro 2) y es estimada también por la relación de absorción de sodio (RAS) (Cuadro 2). Esto afecta la dispersión de la fracción de arcillas en el suelo, originando cambios en la estructura del mismo. La unidad 3 (desmontada) presenta valores de conductividad eléctrica similares a otras unidades cuya vegetación está intacta (Cuadro 2). Las especies vegetales encontradas en la zona 3, en general, poseen características anatómicas que no reflejan una extrema adaptación a un ambiente salino, a diferencia de las encontradas en las restantes unidades estudiadas.

Algunas especies únicamente se desarrollan en determinadas unidades florísticas (Cuadro 1) con lo cual reflejan una tolerancia a rangos estrechos de salinidad. *Geoffroea decorticans* sólo se encuentra en la zona con menores índices de sales en el suelo (Cuadro 1-2); mientras que, *Heterostachys ritteriana* sólo vegeta en regiones de máxima salinidad (Cuadro 1-2). *Sarcocornia perennis* tiene la particularidad de crecer en todas las unidades a excepción de la de máxima salinidad, lo cual refleja su condición de halófito facultativa dentro de ciertos rangos (Cuadro 1-2). La mayor parte de las especies vegetales se encuentra en regiones con valores intermedios de salinidad (Cuadro 1-2).

El pH del suelo en la zona de estudio no es un factor que influya o que pueda relacionarse con la distribución de las especies, ya que, a pesar de observarse una ligera variación entre los muestreos, en general el pH es neutro, cercano a la neutralidad o ligeramente básico (Cuadro 2). Esta característica es importante ya que denota que los suelos no han sufrido aún procesos de sodificación (relacionado con pH muy básicos) con

sus consecuentes problemas (pérdida de estructura, reducción de la permeabilidad, reducción de la aireación, etc.).

Relacionando la distribución de las especies colectadas con los valores obtenidos para diferentes parámetros del suelo en cada una de las unidades demarcadas, se identificaron algunas especies que por sus límites de distribución pueden ser utilizadas como bioindicadores de salinidad del suelo.

De las 35 especies estudiadas, las ocho que fueron muestreadas de manera exhaustiva se excluyeron de la búsqueda de indicadores biológicos (Cuadro 1) debido a que quedaron fuera del área de muestreo de suelo. Las especies encontradas en la unidad 3 (once), fueron descartadas debido a que mayormente utilizan como estrategia evasiva un ciclo biológico corto o presentan una distribución más amplia (se repiten en al menos una unidad; como por ejemplo *Baccharis spartioides* y *Sarcocornia perennis*) (Cuadro 1). De las restantes especies (16), ocho fueron desestimadas como bioindicadoras en base a diferentes motivos (ciclo de vida, repetición en diferentes unidades, dificultad para su identificación, etc.) mientras que las restantes (*Aloysia gratissima*, *Allenrolfea patagonica*, *Atriplex undulata*, *Chuquiraga erinacea*, *Frankenia juniperoides*, *Geoffroea decorticans*, *Heterostachys ritteriana* y *Limonium brasiliense*) resultaron potenciales bioindicadoras.

La selección de especies bioindicadoras se realizó sobre una serie de parámetros: vegetar en rangos estrechos de salinidad, ser perennes (ya que de otro modo no serían identificables en cualquier época del año haciendo su uso limitado) y presentar caracteres morfológicos fácilmente identificables a ojo desnudo. Este último criterio fue incorporado para que el análisis de los bioindicadores no quede restringido únicamente a aspectos técnicos. Se confeccionó una clave dicotómica (Clave 1) a fin de lograr una correcta identificación; se trata de una clave modelo de uso local basada en la vegetación de la zona de estudio. Dicha clave utiliza características morfológicas y del hábito de vida de la planta de sencilla identificación de las especies (Clave 1).

Cuadro 2. Valores de diferentes parámetros del suelo en las cinco unidades de vegetación estudiadas (se muestran sólo los valores promedio). Abreviaturas: CE, conductividad eléctrica; PSI, porcentaje de sodio intercambiable; RAS, relación de absorción de sodio.

		CE (dS.m ⁻¹)	pH	Ca+Mg (meq.l ⁻¹)	Na (meq.l ⁻¹)	RAS	PSI
Unidad 1	<i>Muestreo 1</i>	11,4	7,9	29,2	116,6	29,1	28,1
	<i>Muestreo 2</i>	13,1	7,6	33,3	137,6	30,4	28,1
	<i>Muestreo 3</i>	12,3	7	3,07	30,67	30,31	27,4
Unidad 2	<i>Muestreo 1</i>	47,3	7,5	102,5	569,9	83,4	53,4
	<i>Muestreo 2</i>	58,9	7	146,8	708,7	82,2	54,4
	<i>Muestreo 3</i>	41,8	7	9,08	90,83	71,6	48
Unidad 3	<i>Muestreo 1</i>	22,6	7,8	48,8	249,5	50,5	42,1
	<i>Muestreo 2</i>	47,2	7	118,7	553,3	82,6	52,8
	<i>Muestreo 3</i>	40,5	7,9	103,3	133	125	50
Unidad 4	<i>Muestreo 1</i>	87,9	7,3	245,5	1081,8	97,3	58,6
	<i>Muestreo 2</i>	90,4	7	190	1188,7	133,7	65
	<i>Muestreo 3</i>	81,4	7	24,17	241,67	89,11	56,6
Unidad 5	<i>Muestreo 1</i>	33,1	7,7	86,3	371,9	57	45
	<i>Muestreo 2</i>	34,9	7,3	107,7	296,3	51,5	41,6
	<i>Muestreo 3</i>	30,1	7	76	73	57	45,1

Clave 1. Clave dicotómica para identificación de especies bioindicadoras de salinidad para la zona del Salitral de la Vidriera. Al pie de la clave se encuentra la relación entre las especies vegetales y las características del suelo que éstas indican.

- A. Árbol o arbusto
 - B. Hojas de consistencia carnosa
 - C. Hojas solitarias dispuestas a lo largo del tallo..... *Allenrolfea patagonica*
 - CC. Hojas agrupadas en estructuras cilíndricas bien defini.....*Heterostachys ritteriana*
 - BB. Hojas de consistencia no carnosa
 - D. Margen de la hoja ondulado.....*Atriplex undulata*
 - DD: Margen de la hoja nunca ondulado
 - E. Hojas con espina apical.....*Chuquiraga erinacea*
 - EE. Hojas no espinosas
 - F. Árbol con la corteza caulinar caediza.....*Geoffroea decorticans*
 - FF. Arbusto con ramas rígidas y corteza persistente.....*Aloysia gratissima*
- AA. Plantas con otro porte
 - G. Mata postrada, hojas de color verde grisáceo.....*Frankenia juniperoides*
 - GG. Planta en roseta.....*Limonium brasiliense*

A. gratissima, *C. erinacea* y *G. decorticans*: habitan en suelos con una conductividad eléctrica estimada en 11 dS.m⁻¹ y pH cercano a 8.

A. patagonica: vive en suelos con una conductividad eléctrica estimada en 47 dS.m⁻¹ y pH de 7,5.

A. undulata, *F. juniperoides* y *L. brasiliense*: habitan en suelos que poseen una conductividad eléctrica estimada en 33 dS.m⁻¹ y pH cercano a 8.

H. ritteriana: vive en suelos que poseen una conductividad eléctrica estimada en 88 dS.m⁻¹ y pH neutro.

DISCUSIÓN

Los salitrales poseen una dinámica particular que permite que ciertas plantas anuales puedan completar su ciclo de vida en épocas de lluvias cuando las precipitaciones producen desalinización de las capas superficiales del suelo; mientras que otras, perennes, vegetan activamente tolerando las características alternantes del ambiente a lo largo de las estaciones (Breckle, 1986). Esto genera que los salitrales sean un mosaico dinámico de especies xerófilas, halófilas y no halófilas gobernado por la salinidad del suelo y la disponibilidad de agua (Breckle, 1986). La relación entre la salinidad y el ciclo del vegetal es tan estrecha que, en algunas halófitas, las floraciones coinciden con períodos estacionales de concentración salina (Flowers *et al.*, 1986).

Al explorar el Salitral de la Vidriera se detecta una gran cantidad de factores de estrés (sequedad en el ambiente, alta radiación solar, alta concentración de sales en el suelo, etc.) que impiden la implantación o desarrollo de muchas plantas. A pesar de la pobreza del ambiente de tipo salobre, ciertas especies aprovechan sus cualidades diferenciales para desarrollarse en ellos. Estos ambientes son menos diversos, por lo cual habrá menos competidores para disponer de los escasos recursos existentes. Las especies que logran habitarlos poseen características únicas, resultado, en gran parte, de la adaptación al medio ambiente, que les permite, por ejemplo, disminuir la pérdida de agua así como la incidencia de la radiación, mejorar la absorción de nutrientes, etc. En determinados casos, son las estructuras morfológicas o anatómicas las que desarrollan la estrategia en cuestión, mientras que en otros, la adaptación es netamente fisiológica.

En general, entre las halófitas con distintos hábitos de crecimiento (árboles, arbustos, hierbas, etc.) no existen diferencias en sus habilidades competitivas, aunque los árboles son poco frecuentes en salitrales con la excepción de los manglares donde forman la mayor parte de la vegetación (Breckle, 1986). Esto coincide con lo encontrado en este estudio, donde sólo dos de las treinta y cinco especies estudiadas son árboles, siendo notablemente más frecuentes las hierbas y arbustos (doce y dieciséis especies, respectivamente).

I. Anatomía vegetativa

En las especies seleccionadas para llevar a cabo este estudio se esperaban encontrar varios de los caracteres típicos de plantas xerófilas y halófilas: microfilia, estomas hundidos en criptas, presencia de numerosos tricomas, estructuras secretoras de sal, importante desarrollo de tejido esclerenquimático, descriptos en estudios previos sobre especies relacionadas ambientalmente (Ashraf *et al.*, 2010; Bianco *et al.*, 2004); al realizar esta investigación no todas estas características fueron encontradas y por el contrario se hallaron otras con mayor frecuencia: presencia de tejido acuífero, cristales de oxalato de calcio, etc.

Por otro lado, y en concomitancia con trabajos anteriores (Bianco *et al.*, 2004; Cutler *et al.*, 2007; Feijóo *et al.*, 2005), comparando la diversidad de características anatómicas entre hojas y tallos, se observó que la mayor variabilidad se encuentra a nivel foliar. Los ambientes tienden a seleccionar un tamaño foliar que incremente la eficiencia en el uso del agua, esto es, la relación entre la toma de dióxido de carbono y la pérdida de agua (Doung & Zhang, 2001; Parkhurst & Loucks, 1972). Es por esto que una característica usual en las xerófitas es la reducción del área foliar (Ragonese, 1990) o la pérdida de las hojas durante períodos críticos, estas características se dan tanto en hojas simples como en compuestas (Bianco *et al.*, 2004; Flores Vindas, 1999). Ambas son estrategias que reducen el riesgo de pérdida de agua a un solo órgano, el tallo. Entre las especies aquí estudiadas la mayor parte presenta tendencia a la microfilia, con hojas simples de láminas reducidas o compuestas con folíolos pequeños. Esta característica es frecuente en las familias Asteraceae, Chenopodiaceae, Frankeniaceae y Verbenaceae que habitan el Salitral de la Vidriera así como también ha sido encontrada en estudios previos en otras familias (Nyctaginaceae, Polygonaceae y Solanaceae) (Ancibor, 1992), lo que denota que es un carácter habitual y producto de la convergencia evolutiva. Particularmente en dos especies, *Baccharis spartioides* y *B. trimera*, se encontró un grado extremo de reducción foliar, ambas presentan pequeñas y muy escasas excrecencias foliares. En el caso de *B. trimera* el tallo posee alas bien desarrolladas y son éstas las que adquieren la función fotosintética, contraponiéndose a la estrategia inicial de reducción de la superficie expuesta, generada por la microfilia extrema. Algo similar ocurre en *Limonium brasiliense* que posee hojas grandes en términos relativos y comparativos con la media del tamaño foliar de las restantes especies; aún así su adaptación al ambiente es buena. Estas variaciones encontradas en el tamaño foliar demuestran que no existen patrones que puedan representar a la totalidad de las especies que habitan un mismo ambiente.

Otra estrategia foliar es la posición de tipo adpresa, considerada evasiva de la influencia ambiental por la reducción a la mitad del área expuesta (Ancibor, 1981; 1992). En esta disposición de las hojas una de las caras (frecuentemente la adaxial) está protegida de las fluctuaciones ambientales en la microatmósfera que se genera en el espacio entre el tallo y la hoja. Como consecuencia, los estomas adaxiales suelen estar a nivel epidérmico mientras que los de la cara abaxial se encuentran protegidos, tal como sucede en *Heterostachys* spp. No ocurre lo mismo en *Allenrolfea patagonica*, especie también de hojas adpresas pero con estomas hundidos en ambas caras de la epidermis; esto puede deberse a que sus hojas son de mayor tamaño exponiendo más superficie foliar y por ello deban proteger sus estomas.

Una modificación foliar evasiva también importante se da en hojas con márgenes revolutos o convolutos. Si bien ambas tienden a reducir el área foliar expuesta, la cara de la epidermis protegida es diferente en cada caso (adaxial en la primera y abaxial en la segunda). Ambas estrategias fueron encontradas en distintas especies aquí estudiadas y en

algunos casos se suman a la microfília y posición adpresa, como en *Chuquiraga erinacea* y *Frankenia juniperoides*, generando además una protección extrema de los estomas en la cara que resulta protegida (adaxial y abaxial respectivamente). Esta suma de características en las especies del género *Chuquiraga* las convierte, en muchos casos, en xerófitas extremas (Escorra, 1985), sin embargo *C. erinacea* no es una especie dominante en la zona.

La succulencia, principalmente foliar, representa otra de las estrategias más frecuentes entre las Dicotiledoneae halófilas (Flowers *et al.*, 1986; Grigore & Toma, 2008a; Ogburn & Edwards, 2010; Ward, 2009) la cual no está relacionada con un grupo taxonómico particular ni con el hábito de crecimiento del vegetal (Egglí & Nyffeler, 2009; Ogburn & Edwards, 2010). Las especies suculentas poseen una gran variedad de caracteres morfológicos adaptativos y filogenéticos, a pesar de esto existe una convergencia en las estrategias del uso del agua, lo que hace que muchas parezcan muy similares, habiendo llegado a esto a través de vías evolutivas diferentes (Ogburn & Edwards, 2010). Varias especies aquí estudiadas (*Grahamia bracteata*, *Sesuvium portulacastrum*, *Suaeda* spp., etc.) presentan succulencia en al menos uno de sus órganos “donde las sales se encuentran diluidas en el agua absorbida en exceso; de esta manera la planta puede regular la presión osmótica necesaria para continuar extrayendo agua del suelo salino” (Ruthsatz, 1978). Esta característica se encuentra también en los tallos verdes articulados de las Salicornieae (Fraine, 1913; Kadereit *et al.*, 2006). Es dicha condición de succulencia lo que ha generado una gran controversia en este grupo (James & Kyhos, 1961) y particularmente en cuanto al origen (foliar o caulinar) de los tejidos externos al tallo que constituyen la zona conocida como “corteza carnosa” (James & Kyhos, 1961; Kadereit *et al.*, 2006). A partir del estudio de los cuatro representantes de esta tribu que habitan en el Salitral de la Vidriera, se ha encontrado una gradación en la fusión de los tejidos foliares con los caulinares, apoyando la teoría del origen foliar de la “corteza carnosa”. En *Heterostachys* spp. se observa que si bien las hojas son adpresas presentan la mayor parte de su superficie adaxial libre, donde sólo la porción basal está fusionada al tallo. En *A. patagonica* una gran proporción de la hoja está fusionada a este, quedando libre una pequeña porción de la epidermis adaxial. Por último, en *Sarcocornia perennis* la fusión de los tejidos foliares y caulinares alcanza su máxima expresión y sólo se reconoce una mínima porción remanente de epidermis adaxial, al igual que lo descrito por Fraine (1913) para otras especies del mismo género. Esta fusión máxima de tejidos foliares y caulinares también se encuentra en el género *Arthrocnemum*, íntimamente relacionado con el género *Sarcocornia* (Saadeddin & Doddema, 1986).

La sequedad de la atmósfera es considerada uno de los principales factores que aumenta la producción de cutina (Delf, 1915). Esta sustancia ergástica es una efectiva barrera de protección contra los vientos fuertes y la radiación solar que producen una excesiva transpiración (Arambarri *et al.*, 2006). Entre las especies estudiadas, algunas como

Cyclolepis genistoides, presentan cutícula gruesa. Si bien este carácter suele ser citado como frecuente en xerófitas y halófitas, entre las aquí estudiadas resulta poco común por lo que es considerado de escasa relevancia adaptativa. En cuanto a las ornamentaciones de la cutícula, se encontraron tanto lisas como estriadas (desde estrías finas a gruesas). Suele ser frecuente que las especies con tricomas glandulares presenten cutículas estriadas ya que permite que la secreción escurra sobre la superficie y no obstruya el poro del estoma (Fahmy, 1997); en las especies aquí estudiadas se encontraron estriaciones cuticulares indistintamente en especies con y sin tricomas. Varias especies presentan proyecciones cuticulares sobre las paredes tangenciales externas de las células oclusivas y menos frecuentemente, en la interna. Esta característica también fue hallada en hojas de arbustos medicinales de las selvas en galería de la Provincia Paranaense (Arambarri *et al.*, 2006). Esto último permite afirmar que las proyecciones cuticulares no son de valor adaptativo, ya que se encuentran en diferentes especies indistintamente del ambiente en el que se desarrollen.

Una característica frecuente entre las xerófitas es que las células epidérmicas presenten sus paredes anticlinales rectas, característica que se acentúa en la cara adaxial (Arambarri *et al.*, 2006). El menor volumen celular, contribuye a mantener el turgor de la célula y la hace más resistente al colapso por marchitamiento (Cutler *et al.*, 2007). La mayor parte de las especies perennes aquí estudiadas presentan esta característica, mientras que las especies efímeras o menos abundantes, y presumiblemente menos adaptadas al ambiente, poseen sus paredes onduladas (*Hymenoxys cabrerae*, *Heliotropium curassavicum*, *Senecio pampeanus* y *Solanum tweedianum*). Éstas últimas especies generalmente se encuentran en zonas disturbadas, donde la vegetación dominante ha sido raleada. Otra característica importante para destacar en las células epidérmicas es que presentan la pared tangencial externa engrosada en diferente grado. Las células epidérmicas que presentan paredes gruesas y/o silicificadas proporcionan rigidez a la lámina, factor de importancia en la resistencia a la desecación (Ragonese, 1990). Por otro lado, debe destacarse que *Sesuvium portulacastrum* posee células epidérmicas (de paredes delgadas) reservantes de agua con forma de balón que representan otro tipo de estrategia protectora; estas células en estado de turgencia permiten el intercambio gaseoso en los estomas ubicados entre ellas; cuando pierden agua colapsan compactándose unas con otras, lo que redundaría en el bloqueo del intercambio gaseoso y de la pérdida de vapor de agua (Cutler *et al.*, 2007).

Las papilas (definidas en esta tesis como proyecciones de una célula epidérmica que alcanzan una longitud máxima equivalente al triple de la altura de la célula que las porta) son estructuras particulares y características de determinados grupos, siendo las esclerosadas, por ejemplo, típicas de pastos de regiones áridas o de hábitats salinos (Ellis, 1979). Se trata de una estrategia adaptativa al ambiente relacionada con una disminución de la pérdida de agua por evaporación, debido a que, además, juegan un papel importante en

la modificación de la “boundary layer” (Cutler *et al.*, 2007). Dos de las especies de Monocotiledoneae aquí estudiadas (*Pappophorum phillippianum* y *Trichloris crinita*) presentan papilas, siendo más abundantes en *P. phillippianum*; entre las Dicotiledoneae se observaron papilas de tamaño variable y de menor desarrollo que en las Monocotiledoneae.

Existen dos estrategias protectoras de los estomas para evitar la pérdida excesiva de agua, una referida a su localización en una u otra epidermis y la otra al nivel del estoma en relación a las células epidérmicas circundantes (Ancibor, 1980). Entre las especies aquí estudiadas, algunas poseen los estomas sólo en la cara abaxial de la hoja al igual que las mesófitas (Cutler *et al.*, 2007); mientras que, la mayor parte son de tipo anfistomáticas característica común entre las xerófitas (Fahmy, 1997). Según algunos modelos la distribución de los estomas está relacionada con el grosor del mesofilo (Parkhurst, 1978), con una clara tendencia a que las hojas de mayor espesor sean anfistomáticas. Recientes estudios reivindican la estrecha relación entre los cambios en la conductancia estomática y del mesofilo en la regulación de la transpiración, lo cual lleva a reinterpretar las fluctuaciones en las tasas de transpiración (Canny, 2012). Dentro de la segunda estrategia de protección de los estomas la localización de éstos hundidos o ubicados en criptas es considerada un carácter altamente adaptativo a un ambiente seco; en ninguna de las especies estudiadas se encontró este tipo de disposición de los estomas. Sin embargo se observaron algunos no hundidos *sensu stricto* sino pseudo-hundidos, disposición hasta el momento no definida en la bibliografía, por lo que se elaboró una que los describiera detalladamente (ver definición en Resultados Sección I, Anatomía foliar de *Baccharis tenella*). Si bien estomas de este tipo fueron encontrados anteriormente en otras especies de Chenopodiaceae y Myrothamnaceae (Korte & Porembski, 2012; Lavallo & Mengascini, 2000; Polić *et al.*, 2009) fueron reportados como hundidos *sensu lato*. Un caso particular es el de *Sesuvium portulacastrum* cuyos estomas han sido considerados como hundidos por García *et al.* (2008); como se mencionó anteriormente en esta especie las células epidérmicas reservantes de agua son notablemente mayores en altura con respecto a las células no reservantes y a las oclusivas, por lo que, debido a la diferencia de altura, se genera una cavidad por encima de los estomas, aún cuando estos se ubican a nivel epidérmico. Algo similar ocurre en *Heterostachys ritteriana* donde los estomas si bien se encuentran a igual nivel que las células contiguas resultan protegidos ya que las células adyacentes poseen grandes papilas que delimitan una cavidad; esta característica ha sido encontrada también en *Enterolobium contortisiliquum* (Arambarri *et al.*, 2006). Contrariamente, en *Aloysia gratissima* y *Baccharis spartioides* se observaron estomas sobreelevados (sin ningún tipo de protección), datos que concuerdan con lo encontrado en estudios previos de ambas especies (Arambarri *et al.*, 2006); esta es una característica poco usual en plantas de ambientes secos ya que los estomas se encuentran plenamente expuestos a la sequedad atmosférica. Es interesante

destacar que las mencionadas especies no se encuentran en las zonas de alta salinidad del área de estudio, con lo cual la cantidad de agua disponible se infiere sea mayor.

Los tricomas, tanto glandulares como eglandulares, suelen estar dispersos sobre toda la superficie de diferentes órganos, principalmente hojas, pétalos y tallos (Johnson, 1975). Particularmente en *Baccharis spartioides* y *B. trimera* se encontraron agrupados en nidos pilosos dispuestos al azar en la epidermis de hojas y tallos. Esta particular distribución de los tricomas es muy frecuente en diferentes especies de *Baccharis* (Budel *et al.*, 2004a y b, 2008, 2009; Freire *et al.*, 2007; Molares *et al.*, 2009).

La existencia y forma de los tricomas glandulares son características de considerable valor sistemático para varias familias botánicas, siendo especialmente importantes dentro de la subfamilia Chloridoideae (Poaceae) (Taleisnik y Anton, 1989), a la cual pertenecen *Pappophorum phillippianum* y *Trichloris crinita*. Sin embargo en las Pappophoreae existe cierta controversia sobre la morfología y caracterización de sus tricomas glandulares, ya que algunos autores consideran que en estas especies los tricomas descritos como glandulares son, en realidad, eglandulares (Ellis, 1979; Stewart, 1964). Según Liphshitz y Waisel (1974) las estructuras secretoras de sal en Poaceae son abundantes cuando la planta está sometida a condiciones salinas; mientras que, cuando crecen en condiciones libres de sal (por su carácter de halófitas facultativas) no necesitan secretar ni acumular sales, por lo cual las estructuras secretoras pueden ser confundidas con tricomas no secretores. Esta explicación podría colaborar a aclarar la controversia y se aplica a lo que ocurre con las especies aquí estudiadas que crecen en condiciones de salinidad (actúan como halófitas estrictas) y por lo tanto poseen tricomas bicelulares glandulares bien diferenciados (Pérez Cuadra & Cambi, 2010). En este estudio se hallaron tricomas glandulares (en hojas de *P. phillippianum* y *T. crinita* y en el tallo sólo de la primera) de características similares a los descritos por Taleisnik y Anton (1989). El estudio de los tricomas secretores es de gran utilidad, ya que en algunos casos, como para ciertas especies de *Eragrostis*, es posible relacionar el tipo de tricoma glandular presente con las características anatómicas de las vainas parenquimáticas de los haces y la ruta fotosintética (Amarasinghe y Watson, 1990). Por otro lado, la existencia de tricomas glandulares en tribus emparentadas posee connotaciones filogenéticas ya que implicaría poseer ancestros en común que habitaron en regiones con alta salinidad en el suelo (Liphshitz y Waisel, 1974). De todas maneras este concepto debe tomarse con cuidado, ya que en Dicotiledoneae existen estructuras secretoras de sal en diversas familias no emparentadas, producto de una evolución convergente.

En las Dicotiledoneae estudiadas se encontraron tricomas glandulares de diferentes tipos, particularmente en *Baccharis spartioides* y *Cyclolepis genistoides* se hallaron en la célula apical de los mismos pequeños cristales de oxalato de calcio. Se cree que los tricomas glandulares son importantes en el traslado de sustancias orgánicas e inorgánicas,

lo que hace más probable que estos tricomas tengan una relevancia adaptativa (Johnson, 1975). Específicamente los tricomas glandulares secretores de sal descritos para *Atriplex* spp., llamados también tricomas vesiculados o “bladders” (Salama *et al.*, 1999), fueron encontrados en las dos especies de *Atriplex* aquí estudiadas.

En *Cressa truxillensis* se observaron tricomas en T asociados en algunos casos a conductos subepidérmicos, si bien no se realizaron estudios específicos para comprobar su naturaleza secretora se observó, en la región del pie, la acumulación de una sustancia de coloración rosada. Metcalfe & Chalk (1950) describen, para la familia Convolvulaceae, tricomas peltados asociados a cavidades como nectarios extraflorales. La secreción de los tricomas de *C. truxillensis* fue detectada en la época de floración de la especie, esto sumado al porte rastrero y la presencia de flores blancas, hace altamente probable que dichas estructuras estén relacionadas con una interacción con hormigas (Díaz Castelazo *et al.*, 2004, 2005). Estudios en otras Convolvulaceae relacionaron la presencia de nectarios extraflorales con la atracción de hormigas guardianas, lo cual incrementa la reproducción sexual o asexual (Keeler, 1977). Son necesarios estudios más específicos con respecto a la biología reproductiva de esta especie a fin de poder definir el tipo y función de éstos tricomas. Asimismo, en *Cyclolepis genistoides* se encontraron tricomas en T (no relacionados con cavidad de ningún tipo), los cuales fueron reportados anteriormente en otras Asteraceae (Budel *et al.*, 2004a).

Los tricomas, principalmente los eglandulares, cuando se encuentran en abundante cantidad retienen una capa de aire sobre la superficie de la hoja que genera un gradiente para ciertos factores condicionantes de la evapotranspiración: humedad y temperatura (Ancibor, 1981; Cutler *et al.*, 2007; Dickison, 2000; Fahmy, 1997; Johnson, 1975; Ward, 2009). Cuando la cantidad de tricomas no es suficiente para generar esa capa de aire, actúan naturalmente de manera inversa aumentando la superficie de la hoja, y por lo tanto, incrementando la superficie expuesta a la evapotranspiración (Cutler *et al.*, 2007; Dickinson, 2000; Johnson, 1975). En estos casos es común que los tricomas esclerosen sus paredes para evitar la pérdida de agua (Johnson, 1975). Según Skelton *et al.* (2012), cuando el agua se torna limitante y la planta no puede reducir la temperatura a través de la transpiración, la capacidad de reflexión de la luz que poseen los tricomas puede reducir la absorción de la misma favoreciendo la disminución de la temperatura interna. En las especies aquí estudiadas se encontraron tricomas en gran cantidad (de paredes delgadas o esclerosadas) o tricomas escasos siempre con sus paredes esclerosadas, por lo cual la característica citada corresponde con las generalidades mencionadas anteriormente. En *Frankenia juniperoides* y *F. pulverulenta*, se observaron tricomas eglandulares en la cara abaxial de la hoja protegiendo a los estomas, aún cuando debido a la disposición revoluta de la hoja, ya se encontraban protegidos. En *Aloysia gratissima* se hallaron tricomas eglandulares cistolíticos en ambas epidermis, siendo más frecuentes en la adaxial, a diferencia de lo

descrito por Arambarri *et al.* (2006) que sólo los mencionan para la epidermis adaxial. En *B. tenella* los tricomas eglandulares poseen la célula terminal descrita en *Baccharis anomala* DC. como flabeliforme (Budel & Duarte, 2008).

Sólo tres de las especies aquí estudiadas presentaron glándulas de sal, de las cuales dos pertenecen a la familia Frankeniaceae y la otra a Plumbaginaceae, siendo las estructuras de las glándulas las descritas como típicas para estas familias (Metcalf & Chalk, 1950; Salama *et al.*, 1999). En *Frankenia juniperoides* las glándulas se encontraron protegidas en depresiones de la epidermis mientras que en *Limonium brasiliense*, a nivel epidérmico o levemente hundidas, en ambos casos coincide con lo descrito para otras especies de dichos géneros (Metcalf & Chalk, 1950; Salama *et al.*, 1999). La composición de las sustancias secretadas por estas glándulas muestra un alto porcentaje de sodio (Salama *et al.*, 1999), confirmando su función en la reducción de las sales absorbidas por las raíces. En general, la presencia de glándulas de sal es la característica que por excelencia define a las halófitas, sin embargo sólo pocos géneros las presentan (Flowers & Colmer, 2008). Si bien es un carácter importante no debería considerarse como único para definir la condición halófila de una planta. Por otro lado, en especies de *Suaeda* estudiadas por diferentes autores (Flowers & Colmer, 2008; Park *et al.*, 2009) no se han encontrado estructuras secretoras de sal, sólo en *S. fruticosa* (L.) Forssk. se reportaron cristales de sal sobre la epidermis comprobándose la existencia de mecanismos de excreción de sal aunque no una relación con una estructura anatómica (Labidi *et al.*, 2010). En las especies de *Suaeda* aquí estudiadas se observaron células epidérmicas de aparente función secretora (por las características de su citoplasma), las que podrían corresponderse con las “estructuras convexas en la epidermis” citadas por Labidi *et al.* (2010) para *S. fruticosa*. Esto demuestra la necesidad de profundizar los estudios en este sentido a fin de realizar una correcta identificación y caracterización de este tipo de estructuras.

La presencia de gran cantidad de tejido esclerenquimático en las hojas es una característica considerada muy importante como indicador de xeromorfismo (Ragonese, 1990). Este tejido confiere una notable rigidez a los órganos y su abundancia es relacionada con la pobreza del suelo (Ancibor, 1982). En las especies estudiadas en esta tesis se encontró un escaso desarrollo de tejido esclerenquimático foliar, con ausencia, en la mayoría de las plantas, de cualquier tipo de tejido de sostén subepidérmico. Esto puede relacionarse con el reducido tamaño de las hojas y el gran desarrollo del tejido acuífero que les otorga turgencia y sostén mecánico. Esta reducción del desarrollo de esclerénquima ha sido encontrada en otras especies, por lo cual el soporte mecánico parece no ser esencial para la supervivencia de estas plantas (Korte & Porembski, 2012).

La hipodermis puede tener diferentes características, desde estar formada por células de paredes esclerosadas hasta por células de paredes delgadas que almacenan agua, resultando en este caso de características similares al tejido acuífero (Arambarri *et al.*, 2006;

Grigore *et al.*, 2012); cuando presenta esta última característica es más frecuente bajo la epidermis adaxial en relación con una función protectora ante condiciones climáticas desfavorables (Arambarri *et al.*, 2006). Sólo tres de las especies aquí estudiadas presentaron hipodermis: *Chuquiraga erinacea*, de tipo esclerosada (formada por fibroesclereidas), característica del género según Ecurra (1985), y *Aloysia gratissima* y *Atriplex suberecta* de células de paredes delgadas.

Cuando los lugares secos poseen un período regular de lluvias, aunque sea de corta duración, las plantas generalmente desarrollan tejido acuífero (Delf, 1915; Grigore & Toma, 2008a). Este puede estar presente en cualquiera de sus órganos (hoja, tallo o raíz) y derivar de diferentes tejidos (epidérmico, parenquimático, hipodérmico, vasculares, etc.) ya que el almacenamiento de agua no impide la función primaria de los mismos (Eggl & Nyffeler, 2009; Ogburn & Edwards, 2010). Este tejido es el que confiere la característica de succulencia a diferentes especies y, en general, está íntimamente relacionada con los tejidos fotosintéticos (Ogburn & Edwards, 2010). A excepción de las especies de Poaceae, gran parte de las restantes especies aquí estudiadas presentan tejido acuífero. En algunos casos este tejido presenta un escaso desarrollo; mientras que, en otros aproximadamente la mitad del espesor de la hoja. Fuera de la función específica de acumulación de agua y dilución de los cationes absorbidos en exceso, este tejido, como se mencionó anteriormente, contribuye al sostén en reemplazo de otros con función específica (colénquima y esclerénquima). Este tejido fue encontrado en hojas y tallos, siendo en general de menor desarrollo en éstos últimos. Sin embargo, algunas investigaciones afirman que las especies con tallos succulentos son competitivamente más eficientes que las que presentan hojas crasas y a su vez este último tipo de especies resultaron más eficientes que las que pueden excretar sales (Breckle, 1986). En este sentido sería importante profundizar los estudios sobre la fisiología de este valioso tejido.

El tipo de estructura foliar más frecuentemente encontrada en las especies aquí estudiadas es la de mesofilo isolateral; la estructura dorsiventral, Kranz y céntrica resultan menos frecuentes. Por ejemplo, Fariña *et al.* (2003) describen para *Heliotropium curassavicum* un mesofilo isolateral con parénquima indiferenciado central. Para los ejemplares de esta especie aquí analizados, se ha identificado en cambio, en posición media del mesofilo, tejido acuífero. Podría tratarse sin dudas del mismo tejido definido como parénquima indiferenciado por Fariña *et al.* (2003). Otro caso es el de las alas caulinares de *Baccharis trimera* donde se observó mesofilo isolateral, diferenciándose así de otras especies de *Baccharis* con tallos alados en las que se encuentran otro tipo de organizaciones anatómicas (mesofilo céntrico, etc.) en dichas proyecciones aladas (Budel *et al.*, 2004b). Un caso particular es el de *Grahamia bracteata* que presenta un mesofilo céntrico y, según estudios fisiológicos recientes (Guralnick *et al.*, 2008) ha podido comprobarse que esta especie no presenta una vía fotosintética C₄ sino que por el contrario

sería probable que actúe como CAM facultativa. Lo que confirma la asociación que en general se genera entre el mesofilo céntrico con la vía fotosintética CAM. Debe destacarse la importancia de los estudios fisiológicos sumados a los anatómicos para poder confirmar la función de diferentes estructuras observadas en los organismos vivos. Particularmente para las Chenopodiaceae, y debido a las grandes variaciones que se observan, Carolin *et al.* (1975) y Jacobs (2001) propusieron una clasificación específica de la estructura del mesofilo. Entre las especies aquí estudiadas se encuentran los tipos No Kranz: “Austrobassoid” (*Nitrophila australis* y *Suaeda patagonica*) y “Corispermoid” (*Allenrolfea patagonica* y *Heterostachys* spp.) y los tipos Kranz: “Atriplicoid” (*Atriplex* spp.) y “Suaedoid” (*Suaeda argentinensis* y *S. divaricata*). Cada uno de estos tipos de mesofilo representan, o pueden relacionarse, con tribus específicas dentro de la familia. Esto demuestra que, a pesar de las nuevas técnicas moleculares, aún la morfología y anatomía brindan importantes herramientas para delimitar grupos cuando otros caracteres (como los florales) son difíciles de interpretar. Como se mencionó anteriormente, se encontraron especies de *Suaeda* tanto C₃ como C₄, lo cual coincide con estudios anteriores (Fisher *et al.*, 1997) donde fueron reportadas ambas rutas fotosintéticas para especies de Norte América. Debido a esta característica Fisher *et al.* (1997) sugieren que las diferencias en las características fotosintéticas, en un tratamiento global del género, justificarían la separación de las especies en al menos dos subgéneros. En diferentes especies de *Atriplex* su condición C₄ les confirió una ventaja adaptativa para invadir hábitats marginales, especialmente aquellos caracterizados por ser áridos o salinos, debido a que hacen un mejor uso del agua en relación a la asimilación de CO₂ (Akhani *et al.*, 1997; Ehleringer & Monson, 1993; P’yankov *et al.*, 1997; Voznesenskaya *et al.*, 1999). Las especies de *Atriplex* aquí estudiadas reflejan esta adaptación ya que ambas se encuentran en gran cantidad en regiones de mediana salinidad, donde no muchas especies pueden desarrollarse. La vía fotosintética C₄ es muy frecuente en especies de ambientes con bajas precipitaciones y veranos secos y calurosos; mientras que, en climas menos rigurosos la cantidad de especies con vías C₃ y C₄ es similar (Akhani *et al.*, 1997; Ward, 2009). Las plantas C₄ logran una mejor eficiencia en el uso del nitrógeno que absorben, esto les permite generar estructuras que incrementan la captura de recursos esenciales para el crecimiento (por ejemplo mayor producción de raíces) (Ehleringer & Monson, 1993). Sin embargo, según Ehleringer & Monson (1993), imaginando un medio ambiente futuro antropogénicamente alterado, la evolución continua de la vía fotosintética C₄ se verá seguramente afectada. Los niveles elevados de CO₂ eliminarían la fotorrespiración en las plantas C₃ y la eficiencia en el uso de la luz se incrementará a tal punto que las plantas C₄ no tendrán una ventaja competitiva sobre las C₃ (Ehleringer & Monson, 1993).

Entre las Monocotiledoneae, en *Melica argyrea*, se observa anatomía tipo festucoide considerada menos ventajosa en ambientes secos (Soderstrom *et al.*, 1986), lo cual se ve

reflejado en su menor representación en el Salitral aquí estudiado. Por otra parte, las especies de Chloridoideae aquí estudiadas poseen anatomía de tipo homónimo (clorénquima radiado y haces vasculares primarios con vaina parenquimática externa y mestomática interna), característica típica de las especies que habitan suelos áridos donde el grado de exposición a la luz solar y la intensidad de la misma son elevados; este tipo anatómico es uno de los más evolucionados y eficientes dentro de las Poaceae (Brown, 1958; Ehleringer & Monson, 1993; Nicora y Rúgolo de Agrasar, 1987).

Los pigmentos, relacionados o no con la fotosíntesis, son sustancias ergásticas muy frecuentes en diferentes especies vegetales, particularmente se observó que algunas hojas de *Allenrolfea patagonica* presentan una coloración rojiza; ésta es característica de plantas de alta montaña donde las antocianinas imprimen este color a las células de la epidermis y el mesofilo, absorbiendo las radiaciones ultravioletas, y por lo tanto constituyendo un filtro protector natural de las plantas (Ancibor, 1980). Se presume igual función de estos pigmentos para esta especie halófila ya que en el Salitral de la Vidriera también existe una gran incidencia de la radiación solar. Otras sustancias involucradas en la protección contra la radiación solar son los taninos, debido a que funcionan como filtros ultravioletas impidiendo que estos rayos destruyan la clorofila. Por otro lado, son además factores disuasivos para los herbívoros ya que actúan sobre las proteínas salivales generando una sensación desagradable. Entre las especies estudiadas la presencia de taninos fue un carácter también poco frecuente aunque su concentración es alta en aquellas especies que los poseen. Por ejemplo esto ocurre en *Prosopis strombulifera* que coincide con lo descrito por Reinoso *et al.* (2004 y 2005), quienes sugieren que la síntesis de taninos en plantas de esta especie que crecen bajo estrés salino debe ser estimulada por niveles elevados de sodio intracelular que no puede ser secuestrado en vacuolas especializadas debido a que se encuentran en estado de saturación.

Otro de los contenidos celulares prácticamente constantes en las células del mesofilo de las plantas son los cristales de oxalato de calcio, que adoptan diferentes formas (Ancibor, 1992). Particularmente y según recientes investigaciones, la presencia de estos cristales tiene conexión con la tolerancia a la sal (Grigore & Toma, 2008b). En todas las especies estudiadas en esta tesis, las drusas son el tipo más frecuente de cristales de oxalato de calcio; prismas y estiloides son encontrados en menor proporción lo cual concuerda con lo citado en otras investigaciones (García *et al.*, 2008; Horner *et al.*, 2009; Lersten & Horner, 2000, 2005a, 2005b, 2006, 2008a, 2008b, 2009). La diversidad de formas de cristales encontradas en las familias de plantas aquí estudiadas es comparativamente menor respecto a la de otras familias y subfamilias (Fagaceae, Nothofagaceae, Oleaceae y Prunoideae) (Lersten & Horner, 2000, 2006, 2008a, 2009) y si bien estas formas se corresponden con tipos descritos en las clasificaciones tradicionales (Franceschi & Horner, 1980; Franceschi & Nakata, 2005), poseen características particulares que permiten

profundizar las tipificaciones básicas. Es por esto, y la utilidad futura de una clasificación detallada, que se está trabajando en la proposición de categorías preliminares y nomenclaturas específicas que reflejen ciertos aspectos particulares de los cristales en general, tarea concluida recientemente para las drusas (Pérez Cuadra & Hermann, en prensa). Puntualmente, los cuerpos denominados prismas agrupan diferentes formas aunque no siempre corresponden con la definición geométrica de dicho cuerpo, siendo ésta una de las principales fallas de la clasificación tradicional. Algo similar ocurrió con los silicofitolitos, motivando la diagramación de un Código Internacional de Nomenclatura, donde se estandarizaron protocolos para nombrar y describir nuevos tipos (Madella *et al.*, 2005), algo aún pendiente para los calcifitolitos.

En los macropatrones foliares de cristales de oxalato de calcio, estos cristales son encontrados tanto asociados al nervio mayor como a los secundarios o menores o en el clorénquima (Lersten & Horner, 2000, 2005a, 2005b, 2006, 2008a, 2008b, 2009). Con menor frecuencia, aproximadamente en el 18% de las Angiospermae (Lersten & Horner, 2009), los cristales se observan en las células epidérmicas. En las especies aquí estudiadas la posición de los cristales varía considerablemente, no existiendo un patrón general, ni siquiera en especies pertenecientes a una misma familia botánica. En algunas especies los cristales se encuentran en idioblastos dispersos en el mesofilo, en otras aparecen en las vainas de los haces vasculares; mientras que, en otras se observan en el tejido acuífero, no habiéndose encontrado en ninguna de las especies estudiadas en las células epidérmicas. La extensión de estudios en diferentes géneros y especies de distintas familias botánicas permitirá comparar las distribuciones de los cristales analizando los macropatrones en taxa de diferentes grupos. Investigaciones recientes utilizan los macropatrones de cristales en hojas como una herramienta de importancia filogenética. Particularmente el género *Peperomia* se caracteriza por una gran complejidad de la distribución de sus diferentes tipos de cristales, con algunas reversiones. La ocurrencia de rafidios y prismas, y la presencia de drusas sobre los nervios caracteriza solamente, dentro del género, a los clados más avanzados. Estas observaciones apoyan la premisa de que los cristales de oxalato de calcio están involucrados en estrategias de regulación del calcio intracelular, incluyendo la defensa contra la herbivoría y la eficiencia fotosintética (Horner *et al.*, 2009). A medida que los estudios en calcifitolitos se incrementen en diferentes familias será posible incluir esta información en análisis filogenéticos que contribuyan a un mayor entendimiento de las relaciones entre organismos. Los estudios de caracterización de calcifitolitos sugieren además que los cristales vegetales están bajo control genético debido a la precisión de sus formas y localización específica en un taxón determinado (Lersten & Horner, 2011). Los macropatrones aquí descritos constituyen el primer registro para todas las especies estudiadas, y demuestran que la caracterización de los cristales es útil para la identificación de las especies o es de valor taxonómico. Los análisis integrados de cristales basados en

investigaciones interdisciplinarias (químicas, geológicas, botánicas, fisiológicas) pueden promover una mejor caracterización de los mismos para el uso sistemático, taxonómico, ecológico y otros enfoques aplicados.

Además de los cristales de oxalato de calcio, se encontraron en dos especies (*Aloysia gratissima* y *Heliotropium curassavicum*) cristales de carbonato de calcio, dispuestos en tricomas cistolíticos y cistolitos, respectivamente. La ocurrencia de este tipo de sustancia ergástica es característica sólo de algunos grupos de plantas siendo un carácter ligado a la filogenia de las familias que los poseen (Cutler *et al.*, 2007).

Debe destacarse que en las hojas de *Grahamia bracteata* se observa que los haces vasculares menores se disponen en un círculo, rodeando al haz vascular central, con el xilema orientado hacia la epidermis, esta característica también fue encontrada en la especie *Borszczowia aralocaspica* Bunge (Chenopodiaceae) (Freitag & Stichler, 2000). Probablemente esta orientación particular de los haces vasculares refleje una reestructuración de los tejidos foliares a partir de un ancestro con hojas planas que sufrió un plegamiento de los márgenes hacia abaxial con una posterior fusión de los tejidos. En esta línea evolutiva la epidermis expuesta de las hojas sería por origen la adaxial, sin embargo con fines prácticos se diferencia epidermis adaxial y abaxial en base a su posición.

Los haces vasculares pueden poseer casquetes de esclerénquima, colénquima o carecer de tejido de sostén mecánico, este último caso ocurre generalmente en hojas coriáceas donde el esclerénquima forma gruesas capas subepidérmicas (Ancibor, 1992). En las especies estudiadas, en general, los haces vasculares presentan casquetes asociados al xilema y/o floema de colénquima o fibras que les otorgan el sostén necesario. Además, algunos presentan, o no, una vaina parenquimática. Particularmente en *Grindelia brachystephana*, se encontró que las vainas parenquimáticas se proyectan en columnas uni o biseriadas hacia ambas epidermis, esta característica es usual en el género habiéndose reportado anteriormente para otras especies (Pyykkö, 1966).

En las hojas de diversas familias de Dicotyledoneae se observa, en las últimas terminaciones venosas o vénulas, elementos traqueales generalmente solitarios distintos de las traqueidas típicas, en una gran diversidad de tamaños, formas, espesores de pared y patrones de engrosamiento de la misma, como así también en su grado de asociación con la red vascular (Ragonese, 1985). Debido en parte a esta diversidad, existe una extensa y confusa terminología para estos tipos celulares (“traqueidas atípicas”) según el criterio de cada autor (células espiraladas, idioblastos traqueales, idioblastos terminales, traqueidas dilatadas, traqueidas de almacenamiento, etc.) (Ragonese, 1985). Existen además otro tipo de “traqueidas atípicas” que han sido relacionadas con diferentes funciones (reservan de aire, secreción, acumulación de agua, etc.) (Keshavarzi & Zare, 2006; Grigore & Toma, 2008a; Saadeddin & Doddema, 1986). Estas últimas “traqueidas atípicas” se encuentran en la “corteza carnosa” de diferentes especies de *Sarcocornia* (Duval-Jouve ex Moss) A. J.

Scott y en *Arthrocneum fruticosum* L. (Moq.) (Fraine, 1913; Grigore & Toma, 2008a; Keshavarzi & Zare, 2006; Saadeddin & Doddema, 1986). En los ejemplares de *S. perennis* aquí estudiados también se encontraron estas traqueidas, especie donde los haces vasculares son pequeños y están separados del tejido acuífero por una endodermis, por lo cual las traqueidas podrían estar relacionadas con el desvío de agua hacia el tejido acuífero a fin de mantener su turgencia tal como lo proponen Grigore & Toma (2008a). Al menos para *S. perennis*, se descarta la función secretora de estas traqueidas debido a que en ningún momento se observaron cristales de sal sobre la superficie de la epidermis, característica frecuente en las especies que presentan estructuras secretoras. En Portulacaceae, Aizoaceae y Cactaceae se ha citado la ocurrencia de “wide-band tracheids” (traqueidas con engrosamientos anulares o helicoidales de mayor grosor que las traqueidas típicas) en hojas y tallos; estas células constituirían rutas alternativas para la conducción de agua bajo estrés hídrico, reservorios de agua o estructuras adicionales de soporte (Landrum, 2006). La estructura de estas células es similar a la que se observa en *S. perennis*, por lo que debido a la cercanía filogenética de estas especies y a la similitud morfológica y funcional de las “traqueidas atípicas” podría pensarse en un origen común de dichas estructuras que ha otorgado una ventaja selectiva a las especies que las poseen.

En algunas especies se encontraron conductos esquizógenos (*Baccharis spartioides*, *Grindelia brachystephana*, *Schinus* sp., *Senecio pampeanus*), característica frecuentemente citada para diferentes especies de Asteraceae, en general asociados al polo floemático de los haces vasculares (Budel *et al.*, 2004a; Budel & Duarte, 2008; Budel & Duarte, 2009; Molares *et al.*, 2009). En las especies aquí estudiadas, tanto en hojas como en tallos, los conductos también fueron encontrados en relación estrecha al floema o en algunos tallos en la zona más interna de la corteza. En las hojas, el tamaño de estos conductos es variable, siendo en algunos casos pequeños y en otros grandes; ésto se contrapone con lo observado por Feijóo *et al.* (2005) donde los conductos encontrados en hojas siempre fueron de menor tamaño que los caulinares.

Los tallos de algunas de las especies estudiadas presentan costillas más o menos marcadas. En algunos casos, como en *Cyclolepis genistoides*, los valles están completamente cubiertos por tricomas, éstos sin duda actúan en la protección de los estomas ya que aquí es donde se encuentran en mayor cantidad. Probablemente la alternancia de costillas y valles genere zonas de mayor y menor exposición de la epidermis caulinar al ambiente, pudiendo ser una estrategia adaptativa de gran valor.

Como tejido de sostén subepidérmico caulinar se encontró colénquima y esclerénquima, a diferencia de lo observado en hojas donde la ocurrencia de este tipo de tejidos fue prácticamente nula. Éstos confieren notable rigidez al tallo y su abundancia se relaciona con la pobreza del suelo (Ancibor, 1982). En especies de Atripliceae, por ejemplo *A. halimus* L. y *A. sagittifolia* Speg., es común encontrar colénquima angular subepidérmico en el tallo (Fahn

& Zimmermann, 1982; D'Ambrogio *et al.*, 2000), al igual que lo hallado en las especies de *Atriplex* aquí estudiadas. Por otro lado, en tallos de *Prosopis strombulifera*, tratados con altas concentraciones de sal, se observó un desarrollo temprano de un anillo continuo de esclerénquima rodeando al floema (Reinoso *et al.*, 2005), lo cual es similar a lo observado en este estudio donde se analizó a la misma especie en condiciones naturales de alta salinidad. La ocurrencia de fibroesclereidas en tallos fue reportada en *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. no sólo formando bandas continuas en raíces y tallos florales sino también en casquetes en asociación al floema (Lev Yadun, 1997). Entre las especies aquí estudiadas se encontró que la presencia de fibroesclereidas, entremezcladas o no con fibras, es mucho más frecuente que lo citado en la bibliografía general (Esau, 1985; Evert, 2006; Metcalfe & Chalk, 1979), por lo que probablemente y, en particular cuando no se realizan observaciones de cortes longitudinales, las células que se describen como fibras podrían no serlo en su totalidad. Por ejemplo, en este estudio *Aloysia gratissima* presentó casquetes de fibroesclereidas debajo de cada una de las costillas que en estudios previos (Bonzani *et al.*, 2003) se describieron como casquetes de fibras.

La succulencia en tallos, al igual en las hojas es un caso de convergencia evolutiva, particularmente es una analogía debido a que diferentes tejidos cumplen una función similar (Egglí & Nyffeler, 2009). Como se mencionó anteriormente el tejido acuífero encontrado en tallos es menos abundante que en las hojas, sin embargo su ocurrencia es bastante constante en las especies aquí estudiadas. Probablemente el menor desarrollo de éste se deba, en parte, a que los tejidos de sostén mecánico suplen esta función. Debe destacarse que en *Baccharis tenella* se encontró una vaina de tejido acuífero que rodea a los paquetes de clorénquima, característica no citada anteriormente en ninguna especie.

A diferencia de lo mencionado para las hojas, en los tallos los cristales de oxalato de calcio más frecuentes son de tipo poliédrico o estiloides atípicos (debido a su menor longitud y extremos romos), aunque también pueden encontrarse drusas de los mismos tipos encontrados en las hojas. Éstos cristales son frecuentemente encontrados en diferentes especies que habitan en distintos ambientes (Budel *et al.*, 2004a; Budel & Duarte, 2009; Molaes *et al.*, 2009) y que, debido a su localización constante, no poseen la importancia descripta para los calcifitolitos foliares.

La presencia de endodermis en tallos es considerado un carácter relictual (Esau, 1985; Evert, 2006), sin embargo está presente en diferentes especies e incluso puede identificar a algunas familias como Asteraceae y Solanaceae (Molaes *et al.*, 2009). Las características de esta capa de células evitan el escape de agua desde los tejidos conductores hacia la corteza, lo cual es muy importante sobre todo para especies de ambientes con un potencial agua muy bajo (Dickison, 2000). La endodermis funciona, además, como una barrera a la penetración de sales; las bandas de Caspary son impermeables a los iones y a las moléculas de solutos con altos pesos molares permitiendo el paso a las restantes sustancias

(Grigore & Toma, 2008b). Entre las especies estudiadas sólo se encontró endodermis en *Baccharis tenella* y *Sarcocornia perennis*.

Clematis montevidensis presenta alternando con los haces vasculares, paquetes sólo de floema debido a la actividad diferencial del cambium vascular. Esta modificación anatómica de los tallos está relacionada con el hábito trepador de la especie ya que las cuñas de floema generan puntos de mayor flexibilidad favoreciendo la torsión y flexión de los tallos (Isnard *et al.*, 2003). Es importante destacar que si bien este carácter es de naturaleza adaptativa, no está relacionado con adaptaciones ambientales sino al hábito de vida de esta especie. Por fuera de los haces vasculares se observa una banda continua de fibroesclereidas, lo cual corresponde con lo encontrado en otras especies de *Clematis* sin que esto afecte la flexibilidad de los tallos (Isnard *et al.*, 2003). Debe remarcarse que Isnard *et al.* (2003) describen esta banda como esclerenquimática, sin precisar mayores datos sobre el o los tipos celulares que la conforman.

En varias de las especies aquí estudiadas se observó un crecimiento secundario temprano, esto suele ser una característica frecuente en especies de ambientes hostiles ya que otorga mayor rigidez a los tallos y, en muchos casos, protege a los tejidos conductores.

El crecimiento secundario por cámbiumes sucesivos o por máster cambium es una característica frecuente en especies de diferentes familias botánicas, siendo particularmente importante en las Chenopodiaceae (Carlquist, 2007; Grigore & Toma, 2008a; Metcalfe & Chalk, 1950). En las especies de *Heterostachys* aquí estudiadas se manifiesta en los primeros entrenudos, a diferencia de otras Chenopodiaceae, donde se registra a partir del duodécimo entrenudo (Balfour, 1965), incluyendo las observaciones que se presentan en este estudio para *Allenrolfea patagonica*. Es importante destacar que en general, cuando en la literatura se hace referencia a este tipo de crecimiento secundario (anteriormente considerado como crecimiento secundario anómalo) se trata de un modelo de desarrollo de xilema y floema diferente al comúnmente descrito (Balfour, 1965; Ancibor, 1980; Fahn & Zimmermann, 1982; D'Ambrogio *et al.*, 2000; Bercu & Bavaru, 2004). A partir del estudio seriado de los tallos en *A. patagonica*, *Heterostachys olivascens* y *H. ritteriana* desde su ápice hasta una distancia de aproximadamente un centímetro o más a partir del mismo, pudo observarse que a diferencia de lo que ocurre con el crecimiento primario, las tres especies presentan el mismo patrón de organización en estadios con crecimiento secundario: corteza primaria, esclereidas corticales, corteza secundaria, máster cambium, matriz esclerenquimática y haces vasculares incluidos en ella. Baird & Blackwell (1980), Carlquist (1995, 2007), Fahn & Shchori (1967), Fahn & Zimmermann, 1982, Polić *et al.*, 2009, Robert *et al.* (2011) y Schweingruber (2007) destacan la importancia de que en las especies que poseen "crecimiento secundario anómalo" los tejidos conductores de los tallos, sobre todo el floema, se encuentren protegidos por tejidos de mayor resistencia. Al parecer, estos tejidos proveen una mayor durabilidad a los conductores. Esta propiedad se encuentra

bien desarrollada en especies altamente adaptadas a condiciones xerófilas, ya que el floema así protegido resiste las condiciones de desecación extrema durante las estaciones desfavorables; las plantas con crecimiento secundario típico no son tan resistentes ya que el floema, que se encuentra en la periferia y es más propenso a colapsarse (Carlquist, 1995, 2007).

La existencia de un anillo de esclereidas corticales en tallos en principio fue citada como un fuerte indicio de que la planta posee “crecimiento secundario anómalo” (Carlquist, 2007), actualmente no es considerada como indicadora certera de este tipo de desarrollo. Este anillo fue encontrado en tres especies aquí estudiadas asociado a crecimiento secundario atípico (*Allenrolfea patagonica* y *Heterostachys* spp.) y también ha sido reportado para otras especies de Chenopodiaceae (Keshavarzi & Zare, 2006; Saadeddin & Doddema, 1986). Particularmente otras tres especies aquí estudiadas (*Cressa truxillensis*, *Frankenia juniperoides* y *F. pulverulenta*), también han presentado esclereidas corticales pero vinculadas a un crecimiento secundario típico. Probablemente la presencia del anillo de esclereidas esté relacionado con la necesidad de mayor sostén por parte de los tallos debido a la pérdida de turgencia por la excesiva evapotranspiración. Particularmente cuando están asociadas al crecimiento atípico, pudo observarse que las esclereidas corticales se ubican entre la corteza primaria y secundaria, conformando la capa más interna de la corteza primaria. Delimitando, además, zonas por donde se produce la ruptura de la corteza primaria por acción de la presión que ejercen los tejidos secundarios generados a partir del máster cambium; éste es el primer registro de la relación entre la posición de las esclereidas corticales con puntos de ruptura de la corteza primaria.

Particularmente en *Solanum tweedianum* se encontró floema intraxilar, que para algunos autores representa una estructura vestigial de un sistema de haces vasculares medulares (Worsdell, 1915); en algunas especies se desarrolla internamente al protoxilema cuando la planta llega al momento de floración (Patil *et al.*, 2009). Es considerado como un carácter importante ya que en caso de producirse un daño en el floema periférico, cumple un rol fundamental en la translocación evitando así la muerte de la planta (Premakumari & Sobhana, 1985). Esta característica es frecuente en Solanaceae (Cosa de Gastiazoro, 1991; Metcalfe & Chalk, 1950); por ejemplo en *S. pseudocapsicum* L. se observó la ocurrencia de floema intraxilar primario y secundario, donde el primero está generado por células marginales de la médula y el segundo por un cambium interno (Sanghvi *et al.*, 2011).

En varias especies de *Baccharis* se observó que el parénquima medular que está en contacto con el xilema presenta paredes esclerosadas entremezclándose con fibras del mencionado tejido vascular, esta característica no ha sido mencionada en estudios anteriores sobre diferentes especies del mismo género (Budel *et al.*, 2004a y b; Budel & Duarte, 2008; Budel & Duarte, 2009) aunque puede inferirse a través de las imágenes publicadas. Esta impregnación con lignina puede deberse a que esta sustancia ergástica es

un elemento de resistencia celular frente a la alta presión osmótica dentro del cuerpo de la planta (Grigore & Toma, 2008b), algo frecuente en ambientes con alta salinidad del suelo.

Los estudios anatómicos relacionados con ecológicos y ambientales actúan como disparadores para otros estudios, dándole al aspecto estructural un valor agregado que en los últimos tiempos fueron perdiendo en virtud de los modernos estudios moleculares y ultraestructurales. Las capacidades diferenciales de colonización y supervivencia de cada una de las especies vegetales podrían relacionarse con características funcionales morfológicas y anatómicas particulares, con lo cual el estudio anatómico de las especies es un dato valioso no sólo para investigaciones básicas y/o netamente descriptivas sino también para otras de tipo ecológico ya que colaboran en el entendimiento de ciertas características de la dinámica de las especies hasta ahora sólo explicadas a partir de parámetros demográficos y/o poblacionales.

Es posible encontrar características anatómicas consideradas de valor adaptativo para determinados ambientes en especies que no tienen ninguna relación con éstos y que crecen en hábitats diametralmente opuestos (Arambarri *et al.*, 2006), lo que en general requiere de complicadas explicaciones desde el punto de vista adaptativo; por ejemplo algunas plantas suculentas presentan gran cantidad de características similares a las hidrófitas (Seddon, 1974), o del mismo modo algunas especies de ambientes húmedos tienen caracteres xeromórficos como adaptación a veranos calurosos (Arambarri *et al.* 2006). La explicación es sencilla desde el punto de vista de los caracteres funcionales: los rasgos que les confieren a las especies ventajas competitivas son considerados funcionales mientras que los que no lo hacen son considerados como relictuales o “constraints” filogenéticos. El cambio de enfoque desde caracteres anatómicos adaptativos a caracteres funcionales permite salvar muchos de los conflictos que se encuentran al relacionar especies xerófitas con determinadas características que pueden aparecer en otro tipo de plantas (por ejemplo higrófitas). Los caracteres funcionales pueden variar entre especies de diferentes lugares aún cuando la identificación del ambiente sea similar (por ejemplo xerófito, halófito, etc.). Esto restringe la generalización que se realiza sobre determinados rasgos que se creen comunes para todas las especies que habitan en ambientes equivalentes (Vendramini *et al.*, 2002). Dependiendo de la constitución particular de la vegetación ciertas características estarán más o menos representadas determinando que sean, o no, funcionalmente importantes en cada hábitat particular y para especies determinadas. Es frecuente que, en especies halófilas, se considere de importancia las glándulas de sal, cuando en realidad sólo algunas especies de pocas familias botánicas presentan ésta característica. Por lo cual si bien la presencia de glándulas de sal puede considerarse de tipo funcional, no es de ocurrencia tan general como para caracterizar a todo un grupo de especies que comparten hábitats salinos.

II. Relación entre la vegetación y las características del suelo. Bioindicadores

El suelo donde se desarrollan las halófitas presenta una variación espacial y temporal en ciertas características, como humedad y salinidad, que, según relevamientos realizados en salitrales del sudeste de España, establecen diferencias que afectan la distribución de las especies vegetales (Álvarez Rogel *et al.*, 2000, 2001). Investigaciones realizadas en desiertos costeros del sur de Sinaí, indicaron que el tipo de sedimentos en superficie (porcentaje de carbonato de calcio, cantidad de materia orgánica y saturación del suelo) son también factores importantes que influyen en la distribución de la vegetación (Abd El-Ghani & Amer, 2003). En la zona del Salitral de la Vidriera se encontró que el principal factor que se puede relacionar con las diferencias en la distribución de las especies es la salinidad y, en particular, la concentración de sodio que cuadruplica o quintuplica la concentración de calcio y magnesio. Debe destacarse que en todos los estratos estudiados se encontraron niveles altos de salinidad con lo cual toda la zona se ve severamente afectada por esta condición. Reflejo de ello es la escasa diversidad florística (aún en los menores niveles de salinidad) con especies altamente adaptadas a estas condiciones ambientales. Por esto es que el monitoreo de la distribución de la vegetación puede ser muy útil para identificar impactos ambientales. Las estrategias de manejo para reducir las consecuencias de estos impactos deben ser tenidas en cuenta debido a dos roles importantes de las salinas: la preservación de la diversidad y el filtrado del agua (Álvarez Rogel *et al.*, 2007).

Comparando las especies encontradas en las salinas españolas (Álvarez Rogel *et al.*, 2000, 2001) con las encontradas en el Salitral de la Vidriera pueden establecerse algunas generalidades: la familia Chenopodiaceae es siempre una de las más representadas (existiendo géneros muy específicos como *Sarcocornia*, *Suaeda* y *Atriplex*). Particularmente las Salicornieae, tanto en salitrales de Irán como en el de la Vidriera, incluyen especies que se encuentran frecuentemente en suelos con alta conductividad eléctrica (alta salinidad) (Zare & Keshavarzi, 2007). Sin embargo una de las especies más tolerantes en salitrales de Irán es *Salicornia europaea* L. (Zare & Keshavarzi, 2007), mientras que *Sarcocornia perennis* (especie muy emparentada con la anterior) habita en rangos de salinidad moderados a mínimos en el Salitral de la Vidriera. Fuera de esta diferencia, son las características particulares de las Salicornieae (discutidas anteriormente) las que las convierten en especies extremadamente exitosas en ambientes con alta salinidad. Al parecer estas especies son una buena opción para la recuperación y manejo de ambientes desérticos (Zare & Keshavarzi, 2007). Fuera de las Chenopodiaceae existen otros géneros de halófitas comunes en diferentes salitrales, incluido el de la Vidriera, como *Frankenia* y *Limonium* (Álvarez Rogel *et al.*, 2000, 2001).

La especie que tolera la máxima concentración de sales en la zona de este estudio es *Heterostachys ritteriana*, lo cual concuerda con lo descrito en investigaciones previas en las Salinas Grandes (Ragonese, 1951). Allí se observó que la secuencia *Heterostachys-*

Allenrolfea está relacionada con el descenso del gradiente de salinidad, observándose también dicha relación en el Salitral de la Vidriera. En un estudio de salitrales del Partido de Bahía Blanca se encontró que la comunidad del Chañaral refleja el mínimo nivel de salinidad indicando una mejor calidad de suelo (Krüger & Peinemann, 1996), esto es similar a lo encontrado en el salitral aquí estudiado aunque los niveles de salinidad encontrados en la zona del Chañaral son superiores a los citados por Krüger & Peinemann (1996) para una zona similar, reflejando una cierta plasticidad en el rango de tolerancia de esta especie.

La búsqueda de bioindicadores para diferentes características ambientales se basa en que éstos reflejen sólo uno o unos pocos parámetros, aunque la distribución de las especies no siempre puede ser fácilmente explicada por variables individuales (Brotherson, 1987; Pennings & Callaway, 1992). Todas las especies estudiadas en esta tesis pueden ser consideradas como bioindicadoras de un ambiente xero-halófilo debido a las condiciones generales del ambiente, aunque sólo unas pocas (ocho de treinta y cinco especies estudiadas) fueron seleccionadas como posibles bioindicadoras de salinidad. Estas últimas fueron las que cumplieron con las condiciones detalladas en la Sección II de Resultados, ya que se consideró que la importancia última de los bioindicadores es su utilización por personas que posean escasos o nulos conocimientos botánicos. Relacionando especies vegetales que crecen en zonas con valores estrechos de salinidad, se genera una herramienta que facilitaría el diagnóstico para diferentes emprendimientos y para su correspondiente manejo. La importancia de la transferencia de los avances científicos de cualquier tipo a la sociedad radica en producir aportes útiles para las personas que la conforman; de esta manera se integra e interacciona generando reciprocidad, lo que alimenta al científico en su camino de investigación. Es en este sentido que actualmente se está intentando, en distintas ramas de la ciencia, un acercamiento a través de diferentes acciones que tienden a la difusión científica y extensión universitaria. Debido a esto se consideró la incorporación de una herramienta de este tipo (una clave con especies bioindicadoras que poseen características morfológicas fácilmente identificables) como parte de este estudio, a manera de una primera aproximación a estos enfoques de integración, que se espera sirvan de punto de partida para otros trabajos y además colabore a la revalorización de las especies vegetales por parte de la población en general.

III. Otras aplicaciones de las especies halófilas

Fuera de la aplicación como bioindicadores, algunas especies que crecen naturalmente en ambientes hostiles presentan propiedades medicinales (por ejemplo *Baccharis trimera*, *Cyclolepis genistoides*, *Clematis montevidensis*, *Geoffroea decorticans*, *Prosopis strombulifera*, etc.) (Hurrell *et al.*, 2011, Ramawat, 2010). Las descripciones anatómicas de este tipo de especies presentan un valor adicional en la búsqueda de caracteres de valor diagnóstico para su identificación en controles de calidad en diferentes muestras, lo cual

está cuidadosamente estudiado para especies de *Baccharis* debido a su uso frecuente como medicinales (Budel *et al.*, 2004a, 2004b; Budel & Duarte, 2008; Budel & Duarte, 2009; Freire *et al.*, 2007; Molares *et al.*, 2009). Es importante remarcar que los metabolitos secundarios, relacionados con las propiedades medicinales de las plantas, son producidos bajo determinadas circunstancias; existen algunas especies de ambientes hostiles que tienen estas propiedades y facultativamente pueden sobrevivir en ambientes con condiciones menos rigurosas. En este punto deberían realizarse estudios complementarios para establecer si el valor medicinal es similar creciendo en diferentes ambientes, debido a que en muchos casos se comercializan especies recolectadas en estado silvestre sin un estudio riguroso de las características de su hábitat.

Algo importante para destacar en estudios anatómicos de especies de ambientes rigurosos, sobre todo en Poaceae, es que permiten evaluar ciertas características para su utilización como forrajeras. Por ejemplo, *Melica argyrea*, *Pappophorum phillippianum* y *Trichloris crinita* presentan una cantidad moderada de tejidos lignificados, no estando citadas como gramíneas tóxicas para el ganado (Parodi, 1950) y pueden vegetar en regiones en las cuales, por las condiciones climáticas y del suelo, otras forrajeras no pueden hacerlo (Ramos *et al.*, 2004). Esto resalta la importancia de ampliar estudios sobre especies de este tipo, ya que además de poseer características que las hacen aprovechables, podrían ser seleccionadas y mejoradas a fin de incrementar sus utilidades como cultivos de importancia forrajera. En 1989, Taleisnik y Anton, destacaron el valor de la utilización de especies que son componentes naturales de las pasturas en lugares áridos y semiáridos, como parte de la incorporación de áreas salinas para una explotación agrícola-ganadera sustentable. Más de 20 años después, esta propuesta no sólo no ha perdido vigencia sino que se ha revalorizado aún más como consecuencia de las alteraciones en los ciclos de lluvias y aumento de la temperatura, condiciones que van convirtiendo zonas productivas en regiones áridas con la consiguiente pérdida de su potencial para explotaciones agropecuarias.

El presente estudio, como se ha planteado anteriormente, además de contribuir a ampliar el conocimiento científico básico con la descripción anatómica de especies, algunas hasta ahora no estudiadas, también aporta datos sobre las utilidades potenciales de estas especies como indicadores de salinidad o para la recuperación de ambientes salinos. Con el crecimiento acelerado de la población mundial comenzó a pensarse en nuevas alternativas de cultivo como la agricultura bajo riego de agua salada o el aprovechamiento intensivo de especies halófilas en suelos totalmente prohibidos para la agricultura tradicional (Ashraf *et al.*, 2010). Es así que según Glenn *et al.* (1998) cambiar la fisiología de una especie de cultivo, desde glicófila a halófila, sería una tarea muy difícil pero no así domesticar una halófita silvestre, ya que después de todo, los cultivos modernos en algún momento no fueron más que plantas silvestres. Las halófitas más productivas generan entre uno y dos

kilos de biomasa seca por metro cuadrado, cantidad muy próxima a la producción de la alfalfa creciendo bajo riego (Benlloch González *et al.*, 2005; Glenn *et al.*, 1998). Se está avanzando en la determinación de los genes que participan en la adaptación al estrés o en las reacciones de tolerancia al mismo, lo que se espera provea un conocimiento integrado de las bases bioquímicas y fisiológicas de las respuestas de las plantas (Cushman & Bohnert, 2000; Flowers *et al.*, 1986; Jan *et al.*, en prensa). En este sentido algunos autores (Flowers & Colmer, 2008) destacan que sería importante la elección de modelos de estudio. Idealmente estos modelos deben reflejar los mecanismos que se observan a través de todo el espectro de halófitas, siempre que sean aptas para los tratamientos experimentales y análisis genéticos. Debido a que la tolerancia es una característica compleja y que las halófitas se encuentran en un rango importante de ambientes, las especies modelo deben reflejar dicha diversidad (Flowers & Colmer, 2008). Además, deben estudiarse las respuestas plásticas ante las presiones selectivas de los ambientes ya que en muchos casos fueron reportadas como adaptativas, cuando no siempre lo son (Valladares *et al.*, 2007). En este sentido los estudios anatómicos constituyen un punto de partida para luego continuar con las restantes investigaciones desde otras disciplinas.

IV. Conservación de los salitrales

Las especies halófilas generalmente habitan en ecosistemas que necesitan un plan de manejo especial y realista, debido a las interesantes características que poseen, que deben y merecen ser estudiadas (Ashraf *et al.*, 2010; Grigore *et al.*, 2012; Ramawat, 2010). Particularmente la zona del Salitral de la Vidriera está severamente fragmentada por el trazado de diferentes rutas nacionales y caminos vecinales, por los cuales se transportan cargas que, en algunos casos, pueden producir severos daños ambientales (como por ejemplo los vuelcos de camiones con metanol en abril de 2011 y febrero de 2012). La zona, además, se vio severamente modificada por el paso de cables subterráneos de fibra óptica que afectó la distribución de algunas especies, como *Nitrophila australis* y pies masculinos de *Suaeda divaricata*, debido a los movimientos de tierra y quita de ejemplares. Por otro lado, la mayor parte de las tierras corresponden a campos privados donde se realizan diferentes prácticas, desde algunas conservacionistas, como el pastoreo de especies naturales, hasta otras más drásticas, como el desmonte parcial o total. Finalmente, y tal vez la más importante, es la acumulación de basura de diferente origen que es arrojada en la zona por lugareños y turistas. Teniendo en cuenta esta situación surge como una necesidad inmediata la gestación de un proyecto de conservación de especies vegetales en la zona. Los hábitats no fragmentados, y que además contienen gradientes continuos de variación de ciertas características como las del suelo, albergan no sólo especies adaptadas a ellos sino que resguardan sus interacciones con el medio biótico y abiótico; es por esto que es tan

importante conservarlos, para un mejor entendimiento de cómo las especies persisten en la naturaleza (Yost *et al.*, 2012).

Debido a la singular belleza de los salitrales, la cual no se condice con los parámetros estándares de la sociedad actual, las políticas conservacionistas en estas áreas suelen ser muy difíciles de instalar. A esta problemática se suma la inexistencia de especies claves sobre las cuales centrar la conservación y así “salvar a las restantes bajo la sombrilla”, problemática similar a lo que ocurre con los desiertos (Ward, 2009). Son zonas, en general, percibidas como tierras desechables y en consecuencia son subutilizadas, y sin embargo son excelentes ambientes para estudiar los procesos de evolución e interrelaciones debido a la relativa simplicidad de sus ecosistemas (Ward, 2009).

Por todo lo expuesto hasta aquí, es razonable pensar en la protección del hábitat de las especies halófilas no sólo por la potencialidad de sus usos a futuro sino por el simple valor que posee la biodiversidad en sí misma.

CONCLUSIONES

A partir del análisis de la morfoanatomía vegetativa de la vegetación del Salitral de la Vidriera y de su relación con las características del suelo se encontró una estrecha relación entre especies vegetales con caracteres anatómicos funcionales y las condiciones ambientales.

I. Anatomía vegetativa

- En el Salitral de la Vidriera existen diferentes factores de estrés que sólo permiten el crecimiento de las especies que poseen caracteres anatómicos que les confieren adaptación a dicho ambiente.
- La diversidad de características anatómicas funcionales presenta mayor variabilidad en hojas que en tallos.
- Las especies seleccionadas para llevar a cabo este estudio presentan algunos de los caracteres típicos de plantas xerófilas y halófilas descritos en estudios previos sobre especies relacionadas ambientalmente.
 - Una característica usual en las especies estudiadas es la reducción del área foliar en hojas simples y compuestas. A esta característica se asocia la posición adpresa de las hojas o márgenes revolutos o convolutos de hojas y folíolos, que reducen aún más el área foliar expuesta.
 - En las Salicornieae aquí estudiadas se encontró una gradación en la fusión de los tejidos foliares con los caulinares, apoyando la teoría del origen foliar de la “corteza carnosa”.
 - El tipo de estructura foliar más frecuentemente encontrada en las especies aquí estudiadas es la de mesofilo isolateral, resultando las estructuras dorsiventral, Kranz y céntrica menos frecuentes.
- Entre las especies aquí estudiadas se hallaron características anatómicas de valor adaptativo no citadas en la bibliografía.
 - La cutícula delgada es un carácter muy frecuente entre las xerófitas y halófitas que habitan el Salitral de la Vidriera.
 - Se reportó la existencia de estomas pseudo-hundidos, disposición no citada anteriormente y definida por primera vez en esta tesis.
 - Sólo tres de las treinta y cinco especies aquí estudiadas presentaron glándulas de sal, destacándose que la especie que tolera la máxima salinidad de la zona (*Heterostachys ritteriana*) no las posee. Se concluye así que la posesión de

glándulas de sal no es una característica indispensable para las halófitas de este salitral.

- Se registró gran desarrollo de tejido acuífero foliar que además de otorgar turgencia proporciona sostén mecánico, reemplazando en función al tejido esclerénquimático de escaso desarrollo.
 - A partir de la diversidad de drusas encontradas en las especies aquí estudiadas y, debido a la inexistencia de una nomenclatura adecuada que refleje su diversidad de formas, se elaboraron categorías preliminares y nomenclaturas específicas apropiadas para tal fin.
 - Los macropatrones de cristales de oxalato de calcio aquí descritos constituyen el primer registro para todas las especies estudiadas, y demuestran que la caracterización de los cristales es útil para la identificación de las especies así como también cumplen una función adaptativa en la planta.
 - La orientación particular de los haces vasculares menores en las hojas de *Grahamia bracteata* refleja una probable reestructuración de los tejidos foliares a partir de un ancestro con hojas planas, constituyendo el primer registro para este género.
 - Entre las especies aquí estudiadas se encontró que la presencia de fibroesclereidas, entremezcladas o no con fibras, es mucho más frecuente que lo citado en la bibliografía general.
 - Las esclereidas corticales, particularmente cuando están asociadas al crecimiento secundario atípico de los tallos, delimitan zonas por donde se produce la ruptura de la corteza primaria; éste constituye el primer registro de esta relación.
- Las capacidades diferenciales de colonización y supervivencia de cada una de las especies vegetales se relacionan con particulares características funcionales (morfológicas y anatómicas), con lo cual el estudio anatómico de las especies es un dato valioso no sólo para investigaciones básicas y/o netamente descriptivas sino también para otras de tipo ecológico.
 - Los estudios anatómicos relacionados con los ecológicos y ambientales actúan como disparadores para otros análisis (como: taxonómicos, de biología reproductiva, etnobotánicos, agronómicos, fisiológicos, etc.), restituyéndole al aspecto estructural el valor agregado que en los últimos tiempos se debilitó en virtud de los estudios moleculares.

II. Relación entre la vegetación y las características del suelo. Bioindicadores.

- Sólo dos de las treinta y cinco especies estudiadas son árboles, siendo notablemente más frecuentes las hierbas y arbustos (doce y dieciséis especies, respectivamente).

- La especie que tolera la máxima concentración de sales en la zona de este estudio es *Heterostachys ritteriana*. La secuencia *Heterostachys-Allenrolfea* está relacionada con el descenso del gradiente de salinidad, mientras que la comunidad del Chañaral refleja el mínimo nivel de salinidad indicando una mejor calidad de suelo.
- La especie *Sarcocornia perennis* resultó ser una halófita facultativa debido a que presenta una distribución amplia dentro de la zona de estudio, lo cual se contrapone con estudios previos que la citaban como halófita estricta.
- Todas las especies estudiadas en este trabajo son consideradas como bioindicadoras de un ambiente xero-halófilo.
- Se identificaron cinco especies como buenas bioindicadoras de rangos estrechos de salinidad del suelo: *Allenrolfea patagonica*, *Aloysia gratissima*, *Atriplex undulata*, *Chuquiraga erinacea*, *Frankenia juniperoides*, *Geoffroea decorticans*, *Heterostachys ritteriana* y *Limonium brasiliense*.

III. Conclusiones finales

- Este es el primer estudio morfoanatómico a nivel de comunidades vegetales en salitrales del sudoeste bonaerense así como también constituye la primera aproximación en la búsqueda y uso de bioindicadores vegetales para condiciones ambientales específicas en la zona.
- De los novedosos resultados obtenidos, en cuanto a las características anatómicas de valor adaptativo no citadas hasta hoy en la bibliografía, surge la necesidad de contar con información específica que cubra mayores aspectos de la compleja biología de las xerófitas y halófitas.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbad, A., A. El Hadrami, I. El Hadrami & A. Benchaabane. 2004. *Atriplex halimus* (Chenopodiaceae): a halophytic species for restoration and rehabilitation of saline degraded lands. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 7: 1085-1093.
- Abd El-Ghani, M. M. & W. M. Amer. 2003. Soil-vegetation relationships in a coastal desert plain of southern Sinai, Egypt. *Journal of Arid Environments*, 55: 607-628.
- Adams, J. 2007. Vegetation-climate interaction. Springer. Berlín, Alemania.
- Ahmad, R. & M. H. Chang. 2002. Salinity control and environmental protection through halophytes. *Journal of Damage and Water Management*, 6: 17-25
- Akhani, H., P. Trimborn & H. Ziegler. 1997. Photosynthetic pathways in Chenopodiaceae from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance. *Plant Systematics and Evolution*, 206: 187-221.
- Álvarez Rogel, J., F. Alcaraz Ariza & R. Ortiz Silla. 2000. Soil salinity and moisture gradients and plant zonation in mediterranean salt marshes of southeast Spain. *Wetlands*, 20: 357-372.
- Álvarez Rogel, J., R. Ortiz Silla & F. Alcaraz Ariza. 2001. Edaphic characterization and soil ionic composition influencing plant zonation in a semiarid Mediterranean salt marsh. *Geoderma*, 99: 81-98.
- Álvarez Rogel, J., F. J. Jiménez Cárceles, M. J. Roca & R. Ortiz. 2007. Changes in soils and vegetation in a Mediterranean coastal salt marsh impacted by human activities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73: 510-526.
- Amarasinghe, V. & L. Watson. 1990. Taxonomic significance of microhairs morphology in the genus *Eragrostis* Beauv. (Poaceae). *Taxon*, 39: 59-65.
- Ancibor, E. 1980. Estudio anatómico de la vegetación de la Puna de Jujuy. II. Anatomía de las plantas en cojín. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 19: 157-202.
- Ancibor, E. 1981. Estudio anatómico de la vegetación de la Puna de Jujuy. III. Anatomía de las plantas en roseta. *LILLOA*, 3: 125-136.

- Ancibor, E. 1982. Estudio anatómico de la vegetación de la Puna de Jujuy. IV. Anatomía de los subarbustos. *PHYSIS*, 41: 107-114.
- Ancibor, E. 1992. Anatomía ecológica de la vegetación de La Puna de Mendoza. I. Anatomía foliar. *Parodiana*, 7: 63-76.
- Apóstolo, N. M. 2005. Caracteres anatómicos de la vegetación costera del Río Salado (noroeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina*, 40: 215-227.
- Arambarri, A. M., S. E. Freire, M. N. Colares, N. D. Bayón, M. C. Novoa, C. Monti & S. A. Stenglein. 2006. Leaf anatomy of medicinal shrubs and trees from gallery forests of the Paranaense Province (Argentina). Part I. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 41: 233-268.
- Ashraf, M., M. Ozturk & M. S. A. Ahmad. 2010. Plant adaptation and phytoremediation. Springer. Nueva York, Estados Unidos.
- Asri, Y. & M. Ghorbanli. 1997. The halophilous vegetation of the Orumieh lake salt marshes, NW Iran. *Plant Ecology*, 132: 155-170.
- Baird, W. V. & W. H. Blackwell. 1980. Secondary growth in the axis of *Halogeton glomeratus* (Bieb.) Meyer (Chenopodiaceae). *Botanical Gazette*, 141: 269-276.
- Balfour, E. 1965. Anomalous secondary thickening in Chenopodiaceae, Nyctaginaceae and Amaranthaceae. *Phytomorphology*, 15: 111-122.
- Barrett, G. 2006. Vegetation communities on the shores of a salt lake in semi-arid Western Australia. *Journal of Arid Environments*, 67: 77-89.
- Baumberger, T., L. Affre, T. Croze & F. Mesléard. 2012. Habitat requirements and population structure of the rare endangered *Limonium girardianum* in Mediterranean salt marshes. *Flora*, 207: 283-293.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1999. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega. Barcelona, España.

- Benedetti, G., A. Campo & A. Gernaldi. 2010. Las nuevas tecnologías aplicadas a la ecología del paisaje: estudio de un área del Salitral de la Vidriera, Provincia de Buenos Aires. *Geografía y Sistemas de Información Geográfica*, 2: 126-134.
- Benlloch González, M., J. M. Fournier, J. Ramos & M. Benlloch. 2005. Strategies underlying salt tolerance in halophytes are present in *Cynara cardunculus*. *Plant Science*, 168: 653-659.
- Bercu, R. & E. Bavaru. 2004. Anatomical aspects of *Salsola kali* subsp. *ruthenica* (Chenopodiaceae). *Phytologia Balcanica*, 10: 227-232.
- Bertness, M. D., L. Gough & S. W. Shumway. 1992. Salt tolerances and the distribution of fugitive salt marsh plants. *Ecology*, 73: 1842-1851.
- Bianco, C. A., T. A. Kraus & A. C. Vegetti. 2004. La hoja: morfología y anatomía. Universidad Nacional de Río Cuarto. Córdoba, Argentina.
- Bonis, A., J. B. Bouzillé, B. Amiaud & G. Loucougaray. 2005. Plant community patterns in old embanked grasslands and the survival of halophytic flora. *Flora*, 200: 74-87.
- Bonorino, A. G. 1970. Contribución al conocimiento de las aguas del Partido de Villarino, provincia de Buenos Aires. Reunión sobre la Geología de las Sierras Australes Bonaerenses. Actas: 177-191. Comisión de Investigaciones Científicas. La Plata, Argentina.
- Bonzani, N. E., E. M. Filippa & G. E. Barboza. 2003. Estudio anatómico comparativo de tallo en algunas especies de Verbenaceae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 74: 31-45.
- Breckle, S. W. 1986. Studies on halophytes from Iran and Afghanistan. II Ecology of halophytes along salt gradients. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 89: 203-215.
- Brotherson, J. D. 1987. Plant community zonation in response to soil gradients in a saline meadow near Utah lake, Utah Country, Utah. *Great Basin Naturalist*, 47: 322-333.
- Brown, W. V. 1958. Leaf anatomy in grass systematics. *Botanical Gazette*, 119: 170-178.

- Brown, J. J., E. P. Glenn, K. M. Fitzsimmons & S. E. Smith. 1999. Halophytes for the treatment of saline aquaculture effluent. *Aquaculture*, 175: 255-268.
- Budel, J. M., M. R. Duarte, C. A. de Moraes Santos & P. V. Farago. 2004a. Morfoanatomía foliar e caulinar de *Baccharis dracunculifolia* DC., Asteraceae. *Acta Farmacéutica Bonaerense*, 23: 477-483.
- Budel, J. M., M. R. Duarte & C. A. de Moraes Santos. 2004b. Stem morpho-anatomy of *Baccharis cylindrica* (Less.) DC. (Asteraceae). *Revista Brasileira de Ciências Farmacéuticas*, 40: 93-99.
- Budel, J. M. & M. R. Duarte. 2008. Estudio farmacobotánico de partes vegetativas aéreas de *Baccharis anomala* DC., Asteraceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 18: 761-768.
- Budel, J. M. & M. R. Duarte. 2009. Análise morfoanatômica comparativa de duas espécies de carqueja: *Baccharis microcephala* DC. e *B. trímera* (Less.) DC., Asteraceae. *Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences*, 45: 75-85.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14: 1-48.
- Canny, M. 2012. Water loss from leaf mesophyll stripped of the epidermis. *Functional Plant Biology*, 39: 421-434.
- Carlquist, S. 1995. Wood anatomy of Caryophyllaceae: ecological, habitat, systematic and phylogenetic implications. *Aliso*, 14: 1-17.
- Carlquist, S. 2007. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 134: 301-332.
- Carolin, R. C., S. W. L. Jacobs & M. Vesk. 1975. Leaf Structure in Chenopodiaceae. *Botanisches Jahrbücher für Systematik*, 95: 226-255.
- Coleman, A. M. 1970. The conservation of wildscape: a quest for facts. *The Geographical Journal*, 136: 199-205.
- Cosa de Gastianzoro, M. T. 1991. Estudio morfoanatômico de órganos vegetativos en *Cestroideae* (Solanaceae) I: Tribu Nicotianeae. *Kurtziana*, 21: 111-152.

- Costa, C. S., J. C. Marangoni & A. M. G. Azevedo. 2003. Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of Ecology*, 91: 951-965.
- Cushman, J. C. & H. J. Bohnert. 2000. Genomic approaches to plant stress tolerance. *Current Opinion in Plant Biology*, 3: 117-124.
- Cutler, D. F., T. Botha & D. W. Stevenson. 2007. Plant anatomy, an applied approach. Blackwell Publishing. Singapur, Singapur.
- D'Ambrogio de Argüeso, A. 1986. Manual de técnicas en histología vegetal. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina.
- D'Ambrogio, A., S. Fernández., E. González, I. Furlan & N. Frayssinet. 2000. Estudios morfoanatómicos y citológicos en *Atriplex sagittifolia*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 35: 215-226.
- Delf, E. M. 1915. The meaning of xerophily. *The Journal of Ecology*, 3: 110-121.
- Díaz Castelazo, C., V. Rico Gray, P. S. Oliveira & M. Cuautle. 2004. Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: richness, occurrence, seasonality, and ant foraging patterns. *Ecoscience*, 11: 472-481.
- Díaz Castelazo, C., V. Rico Gray, F. Ortega & G. Ángeles. 2005. Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of coastal Veracruz, Mexico. *Annals of Botany*, 96: 1175-1189.
- Dickison, W. C. 2000. Integrative Plant Anatomy. Academic Press. San Diego, Estados Unidos.
- Dizeo de Strittmatter, C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 15: 126-129.
- Dong, X. & X. Zhang. 2001. Some observations of the adaptations of Sandy shrubs to the arid environment in the Mu Us Sandland: leaf water relations and anatomic features. *Journal of Arid Environments*, 48: 41-48.

- Drenovsky, R. E., A. Khasanova & J. J. James. 2012. Trait convergence and plasticity among native and invasive species in resource-poor environments. *American Journal of Botany*, 99: 629-639.
- Eggle, U. & R. Nyffeler. 2009. Living under temporarily arid conditions-succulence as an adaptive strategy. *Bradleya*, 27: 13-36.
- Ehleringer, J. R. & R. K. Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 411-439.
- Ellis, R. P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia*, 12: 65-109.
- Esau, K. 1985. Anatomía Vegetal. Ediciones Omega. Barcelona, España.
- Evert, R. E. 2006. Esau's Plant Anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body-their structure, function, and development. Wiley & Sons, Inc. Nueva Jersey, Estados Unidos.
- Ezcurra, C. 1985. Revisión del género *Chuquiraga* (Compositae-Mutiseae). *Darwiniana*, 26: 219-284.
- Fahmy, G. M. 1997. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. *Journal of Arid Environments*, 36: 499-525.
- Fahn, A. & Y. Shchori. 1967. The organization of the secondary conducting tissues in some species of the Chenopodiaceae. *Phytomorphology*, 17: 147-154.
- Fahn, A. & M. H. Zimmermann. 1982. Development of the successive cambia in *Atriplex halimus* (Chenopodiaceae). *Botanical Gazette*, 143: 353-357.
- Fariña, A., D. Arrieché, A. Boada Sucre & D. Velázquez. 2003. Anatomía comparada de la lámina foliar de las especies de *Heliotropium* L. (Boraginaceae) presentes en Venezuela. *Interciencia*, 28: 68-74.
- Feijóo, M. S., M. E. Arce & A. D'Ambrogio. 2005. Variación morfoanatómica en una población de *Senecio filaginoides* (Asteraceae). *Polibotánica*, 19: 1-17.

- Fisher, D. D., H. Jochen Schenk, J. A. Thorsch & W. R. Ferren, Jr. 1997. Leaf anatomy and subgeneric affiliations of C₃ and C₄ species of *Suaeda* (Chenopodiaceae) in North America. *American Journal of Botany*, 84: 1198-1210.
- Flores Vindas, E. 1999. La Planta, estructura y función. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica.
- Flowers, T. J., P. F. Troke & A. R. Yeo. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 28: 89-121.
- Flowers, T. J., M. A. Hajibagheri & N. J. W. Clipson. 1986. Halophytes. *The Quarterly Review of Biology*, 61: 313-337.
- Flowers, T. J. & T. D. Colmer. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, 179: 945-963.
- Flowers, T. J., H. K. Galal & L. Bromham. 2010. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology*, 37: 604-612.
- Fraine, E. 1913. The anatomy of the genus *Salicornia*. *Journal of the Linnean Society of London*, 41: 317-348.
- Franceschi, V. R. & H. T. Horner. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Botanical Review*, 46: 361-427.
- Francechi, V. R. & P. A. Nakata. 2005. Calcium oxalate crystals in plants: formation and function. *Annual Review of Plant Biology*, 56: 41-71.
- Freire, S. E., E. Urtubey & D. A. Giuliano. 2007. Epidermal characters of *Baccharis* (Asteraceae) species used in traditional medicine. *Caldasia*, 29: 23-38.
- Freitag, H. & W. Stichler. 2000. A remarkable new leaf type with unusual photosynthetic tissue in a central asiatic genus of Chenopodiaceae. *Plant Biology*, 2: 154-160.
- García, M., D. Jáuregui & E. Medina. 2008. Adaptaciones anatómicas foliares en especies de Angiospermas que crecen en la zona costera del estado Falcón (Venezuela). *Acta Botánica de Venezuela*, 31: 291-306.

- Gattuso, M. & J. Gattuso. 1999. Manual de procedimientos para el análisis de drogas en polvo. Universidad Nacional de Rosario. Rosario, Argentina.
- Gillham, M. E. 1957. Vegetation of the estuary in relation to water salinity. *The Journal of Ecology*, 45: 735-756.
- Giusti, L. 1967. Chenopodiaceae. En Cabrera, A. L. (ed.), Flora de la provincia de Buenos Aires, Volumen 3. Colección Científica del INTA. Buenos Aires, Argentina.
- Giusti, L. 1984. Chenopodiaceae. En Correa, M. N. (ed.), Flora Patagónica, Volumen 8 Tomo 4a. Colección Científica del INTA. Buenos Aires, Argentina.
- Glenn, E. P., J. J. Brown & J. W. O'Leary. 1998. Irrigating crops with seawater. *Scientific American*, 8: 76-81.
- Golluscio, R. A., R. J. Leon & S. Perelman. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del oeste de Chubut; su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 21: 299-324.
- Grigore, M. N. & C. Toma. 2008a. Ecological anatomy of halophyte species from the Chenopodiaceae family. *4th WSEAS International Conference on Mathematical Biology and Ecology*, 62-66.
- Grigore, M. N. & C. Toma. 2008b. Ecological anatomy investigations related to some halophyte species from Moldavia. *Romanian Journal of Biology-Plant Biology*, 53: 23-30.
- Grigore, M. N., C. Toma, M. M. Zamfirache, M. Boscail, Z. Olteanu & D. Cojocare. 2012. Ecological anatomy in halophytes with C₄ photosynthesis: discussing adaptive features in endangered ecosystems. *Carpathian Journal of Earth and Environmental Sciences*, 7: 13-21.
- Guralnick, L. J., A. Cline, M. Smith & R. F. Sage. 2008. Evolutionary physiology: the extent of C₄ and CAM photosynthesis in the genera *Anacampseros* and *Grahamia* of the Portulacaceae. *Journal of Experimental Botany*, 59: 1735-1742.
- Henry, R. J. 2005. Plant diversity and evolution. CABI. Cambridge, Inglaterra.

- Hester, M. W., I. A. Mendelssohn & K. L. McKee. 2001. Species and population variation to salinity stress in *Panicum hemitomon*, *Spartina patens* and *Spartina alterniflora*: morphological and physiological constraints. *Environmental and Experimental Botany*, 46: 277-297.
- Hickey, L. J. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 16: 1-26.
- Horner, H. T., S. Wanke & M. S. Samain. 2009. Evolution and systematic value of leaf crystal macropatterns in the genus *Peperomia* (Piperaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 170: 343-354.
- Hurrell, J. A., E. A. Ulibarri, P. M. Arenas & M. L. Pochettino. 2011. Plantas de herboristería. Editorial LOLA. Buenos Aires, Argentina.
- Imbert, E., S. Youssef, D. Carbonell & A. Baumel. 2012. Do endemic species always have a low competitive ability? A test for two Mediterranean plant species under controlled conditions. *Journal of Plant Ecology*, 5: 305-321.
- Isacch, J. P., C. S. B. Costa, L. Rodríguez Gallego, D. Conde, M. Escapa, D. A. Gagliardini & O. O. Iribarne. 2006. Distribution of saltmarshes plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *Journal of Biogeography*, 33: 888-900.
- Isnard, S., T. Speck & N. P. Rowe. 2003. Mechanical architecture and development in *Clematis*: implications for canalised evolution of growth forms. *New Phytologist*, 158: 543-559.
- Jacobs, S. W. L. 2001. Review of Leaf Anatomy and Ultrastructure in the Chenopodiaceae (Caryophyllales). *Journal of the Torrey Botanical Society*, 128: 236-253.
- James, L. E. & D. W. Kyhos. 1961. The nature of the fleshy shoot of *Allenrolfea* and allied genera. *American Journal of Botany*, 48: 101-108.
- Jan, A. T., P. Singhal & Q. M. R. Haq. (en prensa). Plant abiotic stress: deciphering remedial strategies for emerging problem. *Journal of Plant Interactions*.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw-Hill. Nueva York, Estados Unidos.

- Johnson, H. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *The Botanical Review*, 41: 233-258.
- Kadereit, G., L. Mucina & H. Freitag. 2006. Phylogeny of Salicornioideae (Chenopodiaceae): diversification, biogeography and evolutionary trends in leaf and flower morphology. *Taxon*, 55: 617-642.
- Keddy, P. A. 2007. *Plants and Vegetation: Origins, Processes, Consequences*. University Press. Cambridge, Inglaterra.
- Keeler, K. H. 1977. The extrafloral nectarines of *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, 64: 1182-1188.
- Keshavarzi, M. & G. Zare. 2006. Anatomical study of Salicornieae Dumort. (Chenopodiaceae Vent.) native to Iran. *International Journal of Botany*, 2: 278-285.
- Khan, M. A. & N. C. Duke. 2001. Halophytes - A resource for the future. *Wetlands Ecology and Management*, 6: 455-456.
- Kocacinar, F. & R. F. Sage. 2003. Photosynthetic pathway alters xylem structure and hydraulic function in herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment*, 26: 2015-2026.
- Korte, N. & S. Porembski. 2012. A morpho-anatomical characterisation of *Myrothamnus moschatus* (Myrothamnaceae) under the aspect of desiccation tolerance. *Plant Biology*, 14: 537-541.
- Krüger, H. R. & N. Peinemann. 1996. Coastal plain halophytes and their relation to soil ionic composition. *Vegetatio*, 122: 143-150.
- Labidi, N., M. Ammari, D. Mssedi, M. Benzerti, S. Snoussi & C. Abdelly. 2010. Salt excretion in *Suaeda fruticosa*. *Acta Biologica Hungarica*, 61: 299-312.
- Landrum, J. V. 2002. Four succulent families and 40 million years of evolution and adaptation to xeric environments: what can stem and leaf anatomical characters tell us about their phylogeny?. *Taxon*, 51: 463-473.

- Landrum, J. V. 2006. Wide-band tracheids in genera of Portulacaceae: novel, non-xylary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. *Journal of Plant Research*, 119: 497-504.
- Läuchli, A. & U. Lüttge. 2002. *Salinity: Environment-Plants-Molecules*. Kluwer Academic Publishers. Nueva York, Estados Unidos.
- Lavalle, M. C. & A. Mengascini. 2000. Estomatogénesis y estomas adultos en *Suaeda divaricata* Moq.-Tand. (Chenopodiaceae). *Revista del Museo de La Plata, Botánica*, 14: 471-476.
- Lersten, N. R. & H. T. Horner. 2000. Calcium oxalate crystal types and trends in their distribution patterns in leaves of *Prunus* (Rosaceae: Prunoideae). *Plant Systematics and Evolution*, 224: 83-96.
- Lersten, N. R. & H. T. Horner. 2005a. Development of the calcium oxalate crystal macropattern in pomegranate (*Punica granatum*, Punicaceae). *American Journal of Botany*, 92: 1935-1941.
- Lersten, N. R. & H. T. Horner. 2005b. Macropattern of styloid and druse crystals in *Quillaja* (Quillajaceae) bark and leaves. *International Journal of Plant Sciences*, 166: 705-711.
- Lersten, N. R. & H. T. Horner. 2006. Crystal macropattern development in *Prunus serotina* (Rosaceae, Prunoideae) leaves. *Annals of Botany*, 97: 723-729.
- Lersten, N. R. & H. T. Horner. 2008a. Crystal macropatterns in leaves of Fagaceae and Nothofagaceae: a comparative study. *Plant Systematics and Evolution*, 271: 239-253.
- Lersten, N. R. & H. T. Horner. 2008b. Subepidermal idioblasts and crystal macropattern in leaves of *Ticodendron* (Ticodendraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 276: 255-260.
- Lersten, N. R. & H. T. Horner. 2009. Crystal diversity and macropatterns in leaves of Oleaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 282: 87-102.
- Lersten, N. R. & H. T. Horner. 2011. Unique calcium oxalate “duplex” and “concretion” idioblasts in leaves of tribe Naucleaeae (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 98: 1-11.

- Lev Yadun, S. 1997. Fibres and fibre-sclereids in wild type *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*, 80: 125-129.
- Liphschitz, N. & Y. Waisel. 1974. Existence of salt glands in various genera of the Gramineae. *New Phytologist*, 73: 507-513.
- Longstreth, D. J. & P. S. Nobel. 1979. Salinity effects on leaf anatomy. *Plant Physiology*, 63: 700-703.
- Madella, M., A. Alexandre & T. Ball. 2005. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. *Annals of Botany*, 96: 253-260.
- Mansour, M. M. F. & K. H. A. Salama. 2004. Cellular basis of salinity tolerance in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 52: 113-122.
- Melo, W. D., R. Schillizzi, G. M. E. Perillo & M. C. Piccolo. 2003. Influencia del área continental pampeana en la evolución morfológica del estuario de Bahía Blanca. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 10: 37-50.
- Metcalf, C. R. & L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons; leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Clarendon Press. Oxford, Inglaterra.
- Metcalf, C. R. & L. Chalk, 1979. Anatomy of the Dicotyledons, Volume I. Clarendon Press. Oxford, Inglaterra.
- Molares, S., S. B. Gonzáles, A. Ladio & M. A. Castro. 2009. Etnobotánica, anatomía y caracterización físico-química del aceite esencial de *Baccharis obovate* Hook. et Arn. (Asteraceae: Astereae). *Acta Botánica Brasileira*, 23: 578-589.
- Muscolo, A., M. Sidari, M. R. Panuccio, C. Santonoceto, F. Orsini & S. De Pascale. 2011. Plant responses in saline and arid environments: an overview. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 5: 1-11.
- Nicora, E. G. & Z. E. Rúgolo de Agrasar. 1987. Los géneros de Gramíneas de América Austral. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina.
- Ogburn, R. M. & E. J. Edwards. 2010. The ecological water-use strategies of succulent plants. *Advances in Botanical Research*, 55: 179-225.

- Oguchi, R., K. Hikosaka & T. Hirose. 2005. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell and Environment*, 28: 916-927.
- Omer, L. St. 2004. Small-scale resource heterogeneity among halophytic plant species in an upper salt marsh community. *Aquatic Botany*, 78: 337-448.
- Pandža, M., J. Franjić & Z. Škvorc. 2007. The salt marsh vegetation on the East Adriatic coast. *Biologia Bratislava*, 62: 24-31.
- Park, J., T. W. Okita & G. E. Edwards. 2009. Salt tolerant mechanisms in single-cell C₄ species *Bienertia sinuspersici* and *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae). *Plant Science*, 176: 616-626.
- Parkhurst, D. F. & O. L. Loucks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *The Journal of Ecology*, 60: 505-537.
- Parkhurst, D. F. 1978. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. *Journal of Ecology*, 66: 367-383.
- Parodi, L. R. 1950. Las gramíneas tóxicas para el ganado en la República Argentina. *Revista Argentina de Agronomía*, 17: 163-229.
- Patil, V. S., K. S. Rao & K. S. Rajput. 2009. Development of intraxylary phloem and internal cambium in *Ipomoea hederifolia* (Convolvulaceae). *Journal of the Torrey Botanical Society*, 136: 423-432.
- Patil, A. V., V. H. Lokhande, P. Suprasanna, V. A. Bapat & J. P. Jadhav. 2012. *Sesuvium portulacastrum* (L.) L.: a potential halophyte for the degradation of toxic textile dye, Green HE4B. *Planta*, 235: 1051-1063.
- Pennings, S. C. & R. M. Callaway. 1992. Salt marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology*, 73: 681-690.
- Pérez Cuadra, V. & V. Cambi. 2010. Anatomía vegetativa comparativa entre Chloridoideae (Poaceae) halófilas de importancia forrajera. *Phyton*, 79: 69-76.

- Pérez Cuadra, V. & P. M. Hermann. (en prensa). Characterization and macropattern of calcium oxalate phytoliths in argentinean endemic species of Chenopodioideae (Amaranthaceae). *Quaternary International*.
- Peterson, P. M., J. Travis Columbus & S. J. Pennington. 2007. Classification and biogeography of the new world grasses: Chloridoideae. *Aliso*, 23: 580-594.
- Pielou, E. C. & R. D. Routledge. 1976. Salt marsh vegetation: latitudinal gradients in the zonation patterns. *Oecologia*, 122: 311-321.
- Plenchette, C. & R. Duponnois. 2005. Growth response of the saltbush *Atriplex nummularia* L. to inoculation with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Journal of Arid Environments*, 61: 535-540.
- Polić, D., J. Luković, L. Zorić, L. Merkulov & A. Knežević. 2009. Morpho-anatomical differentiation of *Suaeda maritima* (L.) Dumort. 1827. (Chenopodiaceae) populations from inland and maritime saline area. *Central European Journal of Biology*, 4: 117-129.
- Premakumari, A. O. N. & S. Sobhana. 1985. Occurrence of intraxylary phloem in *Hevea brasiliensis* (Wild. Ex A. Juss.) Muell. Arg. *Annals of Botany*, 55: 275-277.
- P'yankov, V.I., E.V. Voznesenskaya, A. V. Kondratschuk & C.C. Black, Jr. 1997. A comparative anatomical and biochemical analysis in *Salsola* (Chenopodiaceae) species with and without a Kranz type leaf anatomy: a possible reversion of C₄ to C₃ photosynthesis. *American Journal of Botany*, 84: 597-606.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici*, 3: 453-622.
- Ragonese, A. E. 1951. La vegetación de la República Argentina II. Estudio Fitosociológico de las Salinas Grandes. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 5: 1-234.
- Ragonese, A. M. 1985. Traqueidas terminales dilatadas en las vénulas de algunas especies de *Atriplex* (Chenopodiaceae). *Darwiniana*, 26: 1-6.
- Ragonese, A. M. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). *Darwiniana*, 30: 1-10.

- Ramawat, K. G. 2010. Desert plants. Springer. Berlín, Alemania.
- Ramos, J. C., M. G. Perreta, J. C. Tivano & A. C. Vegetti. 2004. Variaciones anatómicas en la raíz de *Pappophorum philippianum* inducidas por salinidad. *Phyton* 73: 103-109.
- Rand, T. A. 2000. Seed dispersal, hábitat suitability and the distribution of halophytes across a salt marsh tidal gradient. *The Journal of Ecology*, 88: 608-621.
- Redondo-Gómez, S., C. Wharmby, F. J. Moreno, A. De Cires, J. M. Castillo, T. Luque, A. J. Dhabí & M. E. Figueroa. 2005. Presence of internal photosynthetic cylinder surrounding the stele in stems of the tribe Salicornieae (Chenopodiaceae) from SW Iberian Peninsula. *Photosynthetica*, 43: 157-159.
- Reinoso, H., L. Sosa, L. Ramírez & V. Luna. 2004. Salt-induced changes in the vegetative anatomy of *Prosopis strombulifera* (Leguminosae). *Canadian Journal of Botany*, 82: 618-628.
- Reinoso, H., L. Sosa, M. Reginato & V. Luna. 2005. Histological alterations induced by sodium sulfate in the vegetative anatomy of *Prosopis strombulifera* (Lam.) Benth. *World Journal of Agricultural Sciences*, 1:109-119.
- Robert, E. M. R., N. Schmitz, I. Boreren, T. Driessens, K. Herremans, J. De Mey, E. Van de Castele, H. Beeckman & N. Koedam. 2011. Succesive cambia: a developmental oddity or an adaptive structure?. *PLoS ONE*, 6: e16558.
- Ruthsatz, B. 1978. Las plantas en cojín de los semi-desiertos andinos del Noroeste Argentino. *Darwiniana*, 21: 491-539.
- Saadeddin, R. & H. Doddema. 1986. Anatomy of the "extreme" halophyte *Arthrocnemum fruticosum* (L.) Moq. in relation to its physiology. *Annals of Botany*, 57: 531-544.
- Salama, F. M., S. M. El-Naggar & T. Ramadan. 1999. Salt glands of some halophytes in Egypt. *Phyton*, 39: 91-105.
- Sanghvi, G. V., R. D. Koyani, V. S. Patil & K. S. Pajput. 2011. Morpho-anatomy of *Solanum pseudocapsicum*. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 21: 11-15.

- Schulze, E. D., E. Beck & K. Müller Hohenstein. 2002. *Plant Ecology*. Springer. Berlín, Alemania.
- Schweingruber, F. H. 2007. Stem anatomy of Caryophyllaceae. *Flora*, 202: 281-292.
- Seddon, G. 1974. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 6: 65-87.
- Shipley, B. 2010. *From plant traits to vegetation structure*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.
- Skelton, R. P., J. J. Midgley, J. M. Nyaga, S. D. Johnson & M. D. Cramer. 2012. Is leaf pubescence of Cape Proteaceae a xeromorphic or radiation-protective trait. *Australian Journal of Botany*, 60: 104-113.
- Soderstrom, T. R., K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. E. Barkworth. 1986. *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution Press. Washington, Estados Unidos.
- Stewart, D. R. M. 1964. Stalked glandular hairs in the Pappophoreae. *Annals of Botany*, 28: 565-567.
- Taleisnik, E. L. & A. M. Anton. 1988. Salt glands in *Pappophorum* (Poaceae). *Annals of Botany*, 62: 383-388.
- Thoday, D. 1933. The terminology of "xerophytism". *The Journal of Ecology*, 21: 1-6.
- Valladares, F., E. Gianoli & J. M. Gómez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176: 749-763.
- Van der Maarel, A. 2005. *Herbaceous plant ecology*. Springer. Nueva York, Estados Unidos.
- Vendramini, F., S. Díaz, D. E. Gurvich, P. J. Wilson, K. Thompson & J. G. Hodgson. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 154: 147-157.
- Verettoni, H. N. 1960. *Las asociaciones halófilas del partido de Bahía Blanca*. Talleres Gráficos Panzini Hnos. Bahía Blanca, Argentina.

- Verettoni, H. N. 1962. La salinidad de los suelos y el problema biológico y agrícola de las plantas tolerantes a la sal de la zona de Bahía Blanca. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, Argentina.
- Voznesenskaya, E. V., V. R. Franceschi, V. I. P'yankov & G. E. Edwards. 1999. Anatomy, chloroplast structure and compartmentation of enzymes relative to photosynthesis mechanisms in leaves and cotyledons of species in the tribe Salsoleae (Chenopodiaceae). *Journal of Experimental Botany*, 50: 1779-1795.
- Wahid, A. 2003. Physiological significance of morpho-anatomical features of the halophytes with particular reference to cholistan flora. *International Journal of Agriculture and Biology*, 5: 207-212.
- Ward, D. 2009. The biology of deserts. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Worsdell, W. C. 1915. The origin and meaning of medullary (intraxylary) phloem in the stems of Dicotyledons. I. Cucurbitaceae. *Annals of Botany*, 29: 567-590.
- Yost, J. M., T. Barry, K. M. Kay & N. Rajakaruna. 2012. Edaphic adaptation maintains the coexistence of two cryptic species on serpentine soils. *American Journal of Botany*, 99: 890-897.
- Zare, G. & M. Keshavarzi. 2007. Morphological study of Salicornieae (Chenopodiaceae) native to Iran. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 10: 852-860.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone & M. J. Belgrano. 2008. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Missouri Botanical Garden Press. Missouri, Estados Unidos.