

Caracteres epidérmicos de especies xero-halófilas: ¿es el ambiente el principal factor determinante?

Pérez Cuadra, Vanesa*; Viviana Cambi

Laboratorio de Biología de Plantas Vasculares. INBIOSUR UNS-CONICET. San Juan 670, (8000) Bahía Blanca, Prov. Buenos Aires, Argentina.

* Autor corresponsal: vperezcuadra@uns.edu.ar

► **Resumen** — Pérez Cuadra Vanesa; Viviana Cambi. 2016. "Caracteres epidérmicos de especies xero-halófilas: ¿es el ambiente el principal factor determinante?". *Lilloa* 53 (2). La epidermis es el tejido primario de protección de las plantas, constituido por células especializadas para diferentes funciones. El objetivo de este trabajo es describir las características de las epidermis foliares y caulinares de 30 especies de una comunidad xero-halófila que habitan el Salitral de la Vidriera (Prov. Bs. As.) y evaluar posibles relaciones de las estructuras epidérmicas halladas con variables propias del microambiente edáfico en el que se desarrollan. Las muestras fueron tratadas mediante técnicas tradicionales para su estudio en superficie. Se observaron cutículas lisas y estriadas. La mayor parte de las especies presentaron células epidérmicas de paredes rectas y engrosadas, mientras que en algunas se encontraron paredes onduladas y delgadas. Se encontraron aparatos estomáticos de diferentes tipos. Se hallaron tricomas glandulares y eglandulares: secretores de sal, con pequeños cristales de oxalato de calcio, cistolíticos, látigo, entre otros. Los tricomas se observaron dispersos sobre la superficie del órgano o reunidos en nidos mixtos. Los tricomas hallados en gran cantidad resultaron tanto de paredes delgadas como gruesas y esclerosadas mientras que los de escasa densidad presentaron sus paredes siempre gruesas y esclerosadas. Tres especies presentaron glándulas de sal, protegidas en depresiones de la epidermis, levemente hundidas o a nivel epidérmico. Relacionando las características epidérmicas y las condiciones del ambiente edáfico en el que habitan las especies se encontró que existe una gran variación en la presencia/ausencia de las diferentes características, por lo que el estudio aislado de las características epidérmicas no constituye un buen indicador para definir a una planta como xero-halófila.

Palabras clave: Halófitas; xerófitas; epidermis; hojas, tallos.

► **Abstract** — Pérez Cuadra Vanesa; Viviana Cambi. 2016. "Epidermal characters of xero-halophytic species: is the environment the main determinant factor?". *Lilloa* 53 (2). The epidermis is the primary tissue of plant protection, consisting of specialized cells for different functions. The aim of this study is to describe the characteristics of leaf and stem epidermis of 30 species of the xero-halophytic community inhabiting the Salitral de la Vidriera (Prov. Bs. As.) and to evaluate possible relationships of epidermal characteristics found with own variables of the edaphic microenvironment in which they develop. The samples were treated under traditional techniques for study in surface. Smooth and ridged cuticles were observed. Most species showed epidermal cells with straight and thickened walls, while some were found with corrugated and thin walls. Stomata of different types and glandular and eglandular trichomes (secreting salt, with small crystals of calcium oxalate, cystolithic, whip, among others), were found. The trichomes were found scattered on the organ surface or together in mixed nests. When trichomes were found in large quantities their walls were thin or sclerotic and when they were few, walls were always were sclerotic. Three species showed salt glands, protected in depressions of the epidermis, slightly sunken or at epidermal level. Relating the epidermal characteristics and soil conditions of the environment species inhabit we found there is a great variation in the presence/absence of the different characteristics, so the isolated study of epidermal characteristics does not constitute a good indicator to define a plant as xero-halophytic one.

Keywords: Halophytes; xerophytes; epidermis; leaves; stems.

INTRODUCCIÓN

Las plantas están sujetas a una gran variedad de factores ecológicos que ocurren bajo condiciones naturales, tales como congelamiento, inundaciones, salinidad, calor, sequedad; algunas especies son capaces de tolerarlos y así se perpetúan en dichos ambientes (Adams, 2007). La tolerancia a un ambiente está relacionada con adaptaciones para sobrellevar factores de estrés, lo cual con lleva costos metabólicos (Zhu, 2000; Keddy, 2007). Involucra, además, al ciclo de vida, la habilidad competitiva, los caracteres morfoanatómicos, la defensa contra la herbivoría, todas características funcionales que pueden determinar el éxito diferencial de la especie (Henry, 2005; Van der Maarel, 2005). La tolerancia se vincula también con la plasticidad fenotípica de cada especie que hace muchas veces dificultosa la distinción entre caracteres netamente plásticos y aquellos que tienen información filogenética y resultan fundamentales en estudios sistemáticos (Endress *et al.*, 2000).

Todas las plantas terrestres están afectadas por la gran diferencia de concentración de vapor de agua entre las cámaras subestomáticas y la atmósfera, esta diferencia constituye la fuerza directriz del movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera (Flowers *et al.*, 2010). La vegetación halófila además de estar afectada por dicha fuerza, 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 ello existen especies que logran sobrevivir exitosamente en estos ambientes, presentando características particulares en su morfoanatomía y fisiología (Wahid, 2003; Reinoso *et al.*, 2005; Ashraf *et al.*, 2010).

Las especies xero-halófilas han sido, y son, objeto de estudio en numerosos trabajos anatómicos, donde se evalúan las características anatómicas (principalmente foliares),

en relación a las condiciones de su ambiente (Shields, 1951; Pyykkö, 1966; Ancibor, 1980, 1981, 1982, 1992; Apóstolo, 2005; García *et al.*, 2008; Poliaë *et al.*, 2009). Sin embargo los estudios de anatomía ecológica que involucran descripciones epidérmicas son menos frecuentes, a pesar de la estrecha relación de este último tejido con el ambiente (Juniper y Cox, 1973; Ragonese, 1990; Dickinson, 2000;).

Una de las características epidérmicas más ampliamente estudiadas en especies de diferentes familias es el ordenamiento de las células subsidiarias de los estomas, en clara relación a su uso taxonómico, aunque no siempre resulta ser completamente determinante (Cutler *et al.*, 2007). Otra de las estructuras epidérmicas más descritas son los tricomas, también de importancia taxonómica, así como adaptativa (de protección contra la evapotranspiración y/o la herbivoría). En un sentido adaptativo Johnson (1975) afirma que no son los tricomas individuales los importantes sino su conjunto, el indumento. Éste es el que cumple la principal función ecológica ya que es el que está sometido a la influencia ambiental y es por esto que tricomas de diferentes morfologías pueden formar colectivamente un indumento de apariencia muy similar. Debido a la influencia ecogeográfica la pubescencia puede ser mejor evaluada estudiando dicha característica en comunidades vegetales completas (Arambarri *et al.*, 2010; Arambarri *et al.*, 2011), en oposición a los tradicionales, y más frecuentes, estudios de especies individuales (Johnson, 1975). En muchos casos se analizan sólo las epidermis foliares por representar los tejidos con mayor variabilidad de características adaptativas. De hecho la cobertura de tricomas en una misma planta puede variar cuantitativamente (en tamaño y densidad de tricomas) y cualitativamente (tipo de tricoma) de un órgano a otro (Johnson, 1975), lo que denota el valor de los estudios comparativos entre las epidermis de diferentes órganos. No debe dejarse de lado que, a pesar de las ventajas adaptativas que le genera a una planta xero-halófila la posesión de tricomas, hay varias especies que no

los presentan y sin embargo son muy exitosas en este tipo de ambientes (Cutler *et al.*, 2007).

El objetivo de este trabajo es describir las características de las epidermis foliares y caulinares de 30 especies de una comunidad xero-halófila que habitan el Salitral de la Vidriera (Prov. Bs. As.), contrastar las características encontradas entre los dos órganos estudiados y evaluar posibles relaciones de las estructuras epidérmicas halladas con variables propias del microambiente edáfico en el que se desarrollan dichas especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

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, en el Partido de Villarino (Prov. de Buenos Aires) y corresponde a la provincia fitogeográfica del Espinal dentro del distrito del Caldén (Cabrera, 1971).

El clima en la zona, en general, es templado y seco. Las precipitaciones anuales oscilan comúnmente entre 400 y 500 mm, rangos considerados de ambientes secos. La vegetación en la zona se encuentra distribuida en parches que están representados por asociaciones de plantas xerófilas y halófilas de composición florística bien definida (Benedetti *et al.*, 2010).

MUESTREO DE ESPECIES VEGETALES

El muestreo de las especies vegetales se realizó en cuatro unidades florísticas que se caracterizan por:

– Unidad 1: ambiente xerófilo con un suelo cuya conductividad eléctrica es de 11 dS.m⁻¹, la concentración de Na es de 137,6 meq.l⁻¹ y la de Ca+Mg 33,3 meq.l⁻¹; el pH es cercano a 8 (Pérez Cuadra, 2012) (Tabla 1).

– Unidad 2: ambiente xero-halófilo. Su suelo posee una conductividad eléctrica de 47 dS.m⁻¹, la concentración de Na es de

708,7 meq.l⁻¹ y la de Ca+Mg de 146,8 meq.l⁻¹; el pH es de 7,5 (Pérez Cuadra, 2012) (Tabla 1).

– Unidad 3: ambiente xero-halófilo desmontado. Su suelo posee una conductividad eléctrica de 40 dS.m⁻¹, la concentración de Na es de 133 meq.l⁻¹ y la de Ca+Mg de 103 meq.l⁻¹; el pH es de 7,9 (Pérez Cuadra, 2012) (Tabla 1).

– Unidad 4: ambiente xero-halófilo; cuyo suelo presenta una conductividad eléctrica de 33 dS.m⁻¹, la concentración de Na es de 296,3 meq.l⁻¹ y la de Ca+Mg de 107,7 meq.l⁻¹; el pH es cercano a 8 (Pérez Cuadra, 2012) (Tabla 1).

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. Tres especies seleccionadas se muestrearon de manera puntual debido a que vegetan fuera de las unidades definidas aunque dentro del área de estudio. Se recolectaron cinco muestras de 30 especies pertenecientes a 14 familias botánicas (Tabla 1).

MATERIALES ESTUDIADOS

Todos los ejemplares testigo provienen de ARGENTINA. Prov. de Buenos Aires, Pdo. Villarino, Salitral de la Vidriera, los ejemplares se corresponden con los depositados en el herbario BBB.

Allenrolfea patagonica Moq. (Kuntze).- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 67.

Aloysia gratissima (Gillies & Hook. ex Hook.) Tronc.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 62.

Atriplex suberecta I Verd.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 68.

Atriplex undulata (Moq.) D. Dietr.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 70.

Baccharis spartioides (Hook. & Arn. ex DC.) J. Remy.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 35.

Baccharis tenella Hook. & Arn.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 36.

Baccharis trimera (Less.) DC.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 37.

Clematis montevidensis Spreng.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 63.

Cressa truxillensis Kunth.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 50.

Chuquiraga erinaceae D. Don.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 71.

Cyclolepis genistoides D. Don.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 72.

Frankenia juniperoides (Hieron.) M. N. Correa.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 46.

Frankenia pulverulenta L.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 45.

Geoffroea decorticans (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 51.

Grahamia bracteata Hook. & Arn.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 75.

Grindelia brachystephana Griseb.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 38.

Heliotropium curassavicum L.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 77.

Hymenoxys cabrae K. L. Parker.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 39.

Limonium brasiliense (Boiss.) Kuntze.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 58.

Nitrophila australis Chodat & Wilczek.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 78.

Prosopis strombulifera (Lam.) Benth.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 52.

Sarcocornia perennis (Mill.) A. J. Scott.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 43.

Schinus L. sp.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 80.

Senecio pampeanus Cabrera.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 81.

Sesuvium portulacastrum (L.) L.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 86.

Solanum tweedianum Hook.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 61.

Spharealcea australis Speg.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 55.

Suaeda argentinensis A. Soriano.- 17/XI/2008, Pérez Cuadra 87.

Suaeda divaricata Moq.- 27/V/2003, 17/XI/2008, Pérez Cuadra 88.

Suaeda patagonica Speg.- 25/IX/2008, Pérez Cuadra 47.

La recolección del material se realizó durante un lapso de cuatro años. Tanto las familias botánicas como las especies estudiadas siguen la taxonomía propuesta por Zuolga *et al.* (2008).

Hojas de una especie, tallos de tres y hojas o folíolos y tallos de 26 especies, fueron fijados en FAA (formol- alcohol etílico-ácido acético). Esta diferencia en los órganos estudiados se debe a que *Allenrolfea patagonica* presenta sus hojas adpresas y soldadas al tallo por lo que éste no posee epidermis y las restantes tres especies (*Baccharis spartioides*, *B. trimera* y *Sarcocornia perennis*) son áfilas o presentan pequeñas excrescencias. En dos de las 26 especies en que se estudiaron ambos órganos (*Atriplex undulata* y *Baccharis tenella*) se realizaron las descripciones que fueron posibles debido al denso indumento que presentan. En las especies con hojas crasas, se realizaron cortes paralelos a la superficie de la hoja y en cada una de las partes cuidadosamente con agujas y pinces se extrajo parte del mesofilo para una adecuada observación de ambas epidermis. En las restantes especies, las muestras fueron sometidas a un proceso de diafanizado (Dizeo de Strittmatter, 1973). Se utilizó una coloración simple con safranina y se realizó un montaje semipermanente en gelatina-glicerina. Los estomas fueron clasificados de acuerdo a Metcalfe y Chalk (1979). Se extrajeron cinco a diez muestras de cada órgano por especie estudiada a partir de los que se confeccionaron preparados histológicos analizados bajo microscopio compuesto Zeiss, con luz normal y polarizada; las observaciones se registraron mediante fotomicrografías digitales.

Las hojas de las especies que presentan estructuras secretoras de sal (tricomas o glándulas) fueron observadas con microscopio electrónico de barrido (MEB). 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.

Tabla 1. Comparación de caracteres epidérmicos foliares y caulinares en relación a la ocurrencia de las especies vegetales en las unidades florísticas. Se indican con guiones las características que no pudieron ser estudiadas según lo detallado en "Materiales y métodos".

Unidad	Familia botánica	Especie	Órgano	Cutícula	Células epidérmicas	Estomas	Tricomas	Glándulas de sal
1	Aizoaceae	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	Hoja	Lisa	Isodiamétricas y poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos y laterocíticos distribuidos al azar.	Glabra	No presenta
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas y poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos en hileras.	Glabro	No presenta
	Asteraceae	<i>Chuquiraga erinaceae</i>	Hoja	Lisa	Poligonales con paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares	No presenta
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares	No presenta
	Boraginaceae	<i>Heliotropium curassavicum</i>	Hoja	Lisa	Irregulares de paredes onduladas.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Glabra	No presenta
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos en hileras.	Glabro	No presenta
	Chenopodiaceae	<i>Suaeda argentinensis</i>	Hoja	Algunas estriaciones	Poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos y paracíticos distribuidos en hileras.	Glabra	No presenta
			Tallo	Estriada	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Paracíticos distribuidos en hileras.	Glandulares	No presenta
	Convolvulaceae	<i>Cressa truxillensis</i>	Hoja	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	Anisocíticos, cicloclíticos y paracíticos distribuidos al azar.	Eglandulares	No presenta
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anisocíticos y paracíticos distribuidos al azar.	Eglandulares	No presenta
	Fabaceae	<i>Geoffraea decorticans</i>	Hoja	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares	No presenta
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares	No presenta
		<i>Prosopis strombulifera</i>	Hoja	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares	No presenta
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	No presenta.	Eglandulares	No presenta
	Malvaceae	<i>Sphareaalcea australis</i>	Hoja	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	Anisocíticos y anomocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares y glandulares	No presenta

Tabla 1 (cont).

Unidad	Familia botánica	Especie	Órgano	Cutícula	Células epidérmicas	Estomas	Tricomas	Glándulas de sal
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	No presenta.	Eglandulares y glandulares	No presenta
	Ranunculaceae	<i>Clematis montevicensis</i>	Hoja	Estriada	Poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares y glandulares	No presenta
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos en hileras.	Glabro	No presenta
	Verbenaceae	<i>Aloysia gratissima</i>	Hoja	Algunas estriaciones	Poligonales con paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares y glandulares	No presenta
			Tallo	Finamente estriada	Isodiamétricas a poligonales con paredes lisas.	Ciclocíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares y glandulares *	No presenta
1,2	Asteraceae	<i>Cyclolepis genistoides</i>	Hoja	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	Ciclocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares y glandulares	No presenta
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Ciclocíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares y glandulares	No presenta
1,2,3,5	Chenopodiaceae	<i>Sarcocornia perennis</i>	Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Paracíticos distribuidos en hileras.	Glabro	No presenta
2	Asteraceae	<i>Baccharis spartioides</i>	Tallo	Finamente estriada	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Ciclocíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares y glandulares	No presenta
		<i>Baccharis tenella</i>	Hoja	-----	-----	-----	Eglandulares	-----
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares	No presenta
		<i>Baccharis trimera</i>	Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anisocíticos y ciclocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares y glandulares	No presenta
	Anacardiaceae	<i>Schinus</i> sp.	Hoja	Estriada	Irregulares de paredes onduladas en adaxial y poligonales de paredes lisas en abaxial.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares	No presenta
			Tallo	Finamente estriada	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Ciclocíticos distribuidos en hileras.	Glabro	No presenta
	Portulacaceae	<i>Grahamia bracteata</i>	Hoja	Lisa	Rectangulares en adaxial e isodiamétricas en abaxial, ambas de paredes onduladas.	Anomocíticos y paracíticos distribuidos al azar.	Glabra	No presenta
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	No presenta.	Glabro	No presenta

Tabla 1 (cont).

Unidad	Familia botánica	Especie	Órgano	Cutícula	Células epidérmicas	Estomas	Tricomas	Glándulas de sal	
2,5	Chenopodiaceae	<i>Allenrolfea patagónica</i>	Hoja	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	Ciclocíticos distribuidos al azar.	Glabra	No presenta	
			Hoja	-----	-----	-----	Glandulares	-----	
		<i>Atriplex undulata</i>	Tallo	-----	-----	-----	Glandulares	-----	
	Frankeniaceae	<i>Frankenia juniperoides</i>	Hoja	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	Paracíticos distribuidos al azar.	Eglandulares	Si	
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Paracíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares	No presenta	
	3	Asteraceae	<i>Grindelia brachystephana</i>	Hoja	Estriada	Irregulares de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares y glandulares	No presenta
Tallo				Estriada	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Ciclocíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares y glandulares	No presenta	
<i>Hymenoxys cabreræ</i>			Hoja	Estriada	Irregulares de paredes onduladas.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Glandulares	No presenta	
			Tallo	Estriada	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos distribuidos en hileras.	Glandulares	No presenta	
<i>Senecio pampeanus</i>			Hoja	Algunas estriaciones	Irregulares de paredes onduladas en adaxial y rectangulares de paredes lisas en abaxial.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Glandulares	No presenta	
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos y ciclocíticos distribuidos en hileras.	Glabro	No presenta	
Frankeniaceae		<i>Frankenia pulverulenta</i>	Hoja	Lisa	Irregulares de paredes onduladas en adaxial y rectangulares de paredes lisas en abaxial.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Eglandulares	Si	
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Paracíticos distribuidos en hileras.	Eglandulares	Si	
Solanaceae		<i>Solanum tweedianum</i>	Hoja	Lisa	Irregulares de paredes onduladas.	Anomocíticos distribuidos al azar.	Glandulares	No presenta	
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos y ciclocíticos distribuidos al azar.	Glandulares	No presenta	
5		Chenopodiaceae	<i>Atriplex suberecta</i>	Hoja	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	Anisocíticos y anomocíticos distribuidos al azar.	Glandulares	No presenta

Tabla 1 (cont).

Unidad	Familia botánica	Especie	Órgano	Cutícula	Células epidérmicas	Estomas	Tricomas	Glándulas de sal
			Tallo	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas. Poligonales de paredes lisas.	No presenta.	Glandulares	No presenta
5	Plumbaginaceae	<i>Limonium brasiliense</i>	Hoja	Estriada	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anisocíticos y ciclocíticos distribuidos al azar.	Glabra	Si
			Tallo	Estriada	Poligonales de paredes lisas.	Ciclocíticos distribuidos al azar.	Glabro	Si
Muestreo puntual	Chenopodiaceae	<i>Nitrophila australis</i>	Hoja	Estriada	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos y ciclocíticos distribuidos al azar.	Glabra	No presenta
			Tallo	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	Ciclocíticos distribuidos en hileras.	Glabro	No presenta
		<i>Suaeda divaricata</i>	Hoja	Estriada	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Anomocíticos y paracíticos distribuidos en hileras.	Glabra	No presenta
			Tallo	Lisa	Poligonales de paredes lisas.	No presenta.	Glabro	No presenta
		<i>Suaeda patagonica</i>	Hoja	Lisa	Isodiamétricas a poligonales de paredes lisas.	Paracíticos distribuidos en hileras.	Glabra	No presenta
			Tallo	Finamente estriada		Paracíticos distribuidos en hileras.	Glabro	No presenta

RESULTADOS

1. EPIDERMIS FOLIAR

En *Allenrolfea patagonica*, *Atriplex suberecta*, *Chuquiraga erinaceae*, *Cressa truxillensis*, *Cyclolepis genistoides*, *Frankenia juniperoides*, *F. pulverulenta*, *Geoffraea decorticans*, *Grahamia bracteata*, *Heliotropium curassavicum*, *Prosopis strombulifera*, *Sesuvium portulacastrum*, *Spharealcea australis*, *Solanum tweedianum* y *Suaeda patagonica* la cutícula de ambas epidermis es lisa (Fig. 1A-C, F, H-I). En *Aloysia gratissima*, *Senecio pampeanus* y *Suaeda argentinensis* la cutícula adaxial y abaxial presenta algunas estriaciones mientras que en *Clematis montevidensis*, *Grindelia brachystephana*, *Hymenoxys cabrerare*, *Limonium brasiliense*, *Nitrophila australis*, *Schinus* sp. y *Suaeda diva-*

ricata ambas cutículas se presentan marcadamente estriadas (Fig. 1E, O).

Allenrolfea patagonica, *Aloysia gratissima*, *Atriplex suberecta*, *Chuquiraga erinaceae*, *Clematis montevidensis*, *Cressa truxillensis*, *Cyclolepis genistoides*, *Frankenia juniperoides*, *Geoffraea decorticans*, *Limonium brasiliense*, *Nitrophila australis*, *Propopis strombulifera*, *Spharealcea australis*, *Suaeda argentinensis*, *S. divaricata* y *S. patagonica* presentan ambas epidermis con células poligonales de paredes anticlinales rectas (Fig. 1A-C, E). En algunas de estas especies estas células son alargadas (con el eje mayor paralelo al eje mayor de la hoja) y presentan las paredes terminales rectas o redondeadas. La epidermis adaxial y abaxial de *Grindelia brachystephana*, *Heliotropium curassavicum*, *Hymenoxys cabrerare* y *Solanum tweedianum*

está formada por células irregulares, en la primer especie de paredes rectas mientras que en las otras tres de paredes onduladas (Fig. 1 F, I). En *Grahamia bracteata* la epidermis está formada por células rectangulares hacia la epidermis adaxial a isodiamétricas hacia la epidermis abaxial, en ambos casos de paredes onduladas. La epidermis adaxial de *Frankenia pulverulenta* y *Senecio pampeanus* presenta células de formas irregulares (Fig. 1G), mientras que, en la abaxial son alargadas con el eje mayor paralelo al eje mayor de las hojas; en ambos casos sus paredes son ligeramente onduladas. *Sesuvium portulacastrum* y *Schinus* sp. presentan células con dos morfologías; en la primer especie ambos tipos coexisten hacia adaxial y abaxial mientras que en la segunda cada una de las morfologías tipifica una epidermis. En *S. portulacastrum* se observan células redondeadas a ovales (grandes en relación a las células epidérmicas restantes, reservantes de agua) y poligonales (notoriamente más pequeñas que las anteriores) ambas de paredes rectas (Fig. 1H); en *Schinus* sp. las células son irregulares y de paredes onduladas en la epidermis adaxial, y poligonales de paredes rectas en la abaxial.

Todas las especies presentan hojas anfistomáticas a excepción de *Chuquiraga erinaceae* y *Frankenia juniperoides* que son hipostomáticas. *Chuquiraga erinaceae*, *Prosopis strombulifera*, *Suaeda argentinensis*, *S. divaricata* y *S. patagonica* son las únicas especies que presentan los estomas distribuidos en hileras paralelas al eje mayor de la hoja y las células oclusivas con su eje mayor perpendicular al de la hoja; las restantes 25 especies poseen los estomas dispuestos al azar. En *Aloysia gratissima*, *Chuquiraga erinaceae*, *Clematis montevidensis*, *Frankenia pulverulenta*, *Grindelia brachystephana*, *Geoffraea decorticans*, *Heliotropium curassavicum*, *Hymenoxys cabreræ*, *Schinus* sp., *Senecio pampeanus* y *Solanum tweedianum*, los estomas son anomocíticos (Fig. 1 F, G, I). En *Frankenia juniperoides* y *Suaeda patagonica* los estomas son paracíticos (Fig. 1 C) y en *Allenrolfea patagonica* y *Cyclolepis genistoides*, ciclocíticos. En *Sesuvium portulacas-*

trum los estomas son anomocíticos y laterocíticos. En *Atriplex suberecta* y *Spharealcea australis* se encuentran estomas anomocíticos y anisocíticos. En *Grahamia bracteata*, *Prosopis strombulifera*, *Suaeda argentinensis* y *S. divaricata* los estomas son anomocíticos y paracíticos (Fig. 1A). *Nitrophila australis* posee estomas anomocíticos y ciclocíticos. En *Limonium brasiliense* se observan estomas ciclocíticos y anisocíticos (Fig. 1E). *Cressa truxillensis* es la única especie en la que se encuentran tres tipos de estomas: paracíticos, anisocíticos y ciclocíticos.

Cinco especies presentan tricomas eglandulares en ambas epidermis, en general de paredes engrosadas y de extremos romos o aguzados: en *Baccharis tenella* son tricelulares de tipo látigo con célula terminal de gran longitud (Fig. 1K); en *Cressa truxillensis* son también tricelulares pero en forma de T, con el extremo apical unicelular y paralelo al eje mayor de la hoja; en *Chuquiraga erinaceae*, *Geoffraea decorticans* y *Prosopis strombulifera* son unicelulares. *Frankenia juniperoides*, *F. pulverulenta* y *Schinus* sp. presentan tricomas eglandulares unicelulares restringidos a la epidermis abaxial; *F. pulverulenta* los posee de paredes delgadas y extremos romos (Fig. 1L), en las otras dos especies son de paredes engrosadas y extremos agudos.

Cinco especies presentan tricomas glandulares de paredes delgadas, uniseriados y multicelulares (*Atriplex suberecta*, *A. undulata*, *Hymenoxys cabreræ*, *Senecio pampeanus* y *Solanum tweedianum*) (Fig. 1M). Sólo *S. pampeanus* los presenta en la epidermis abaxial, en las restantes se encuentran en ambas epidermis. Particularmente: en *Atriplex suberecta* y *A. undulata* son secretores de sal y en *S. tweedianum* presentan cabezas globosas formadas por una o varias células (Fig. 1M).

Cinco especies poseen ambos tipos de tricomas: eglandulares (en general de paredes engrosadas y extremos aguzados) y glandulares (siempre de paredes delgadas). En tres especies se encuentran en ambas epidermis (*Aloysia gratissima*, *Clematis montevidensis* y *Cyclolepis genistoides*) y en las otras dos (*Grindelia brachystephana* y *Spharealcea*

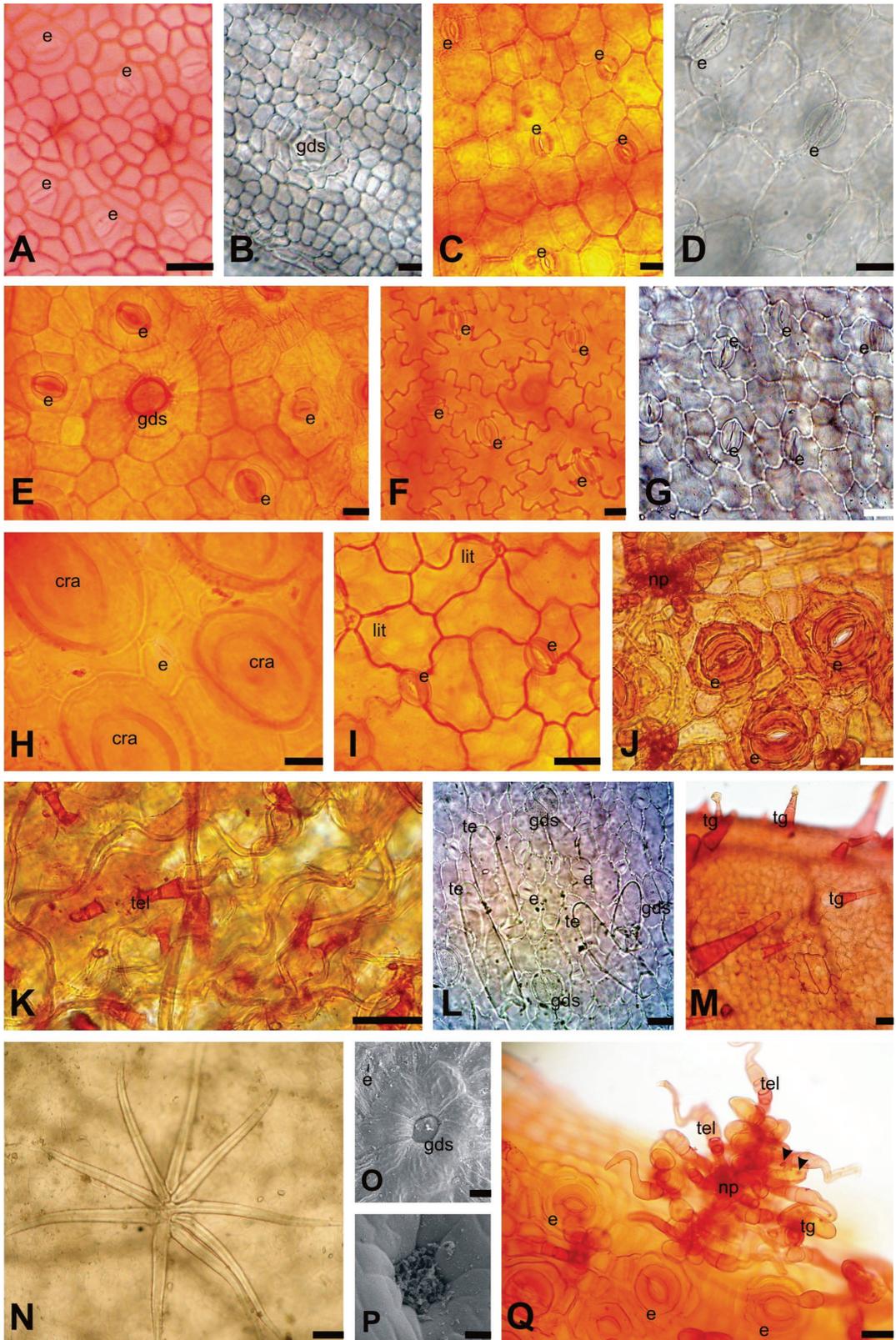


Fig. 1 (página anterior). Caracteres epidérmicos foliares y caulinares. A-C, E-I, K-P, Epidermis foliar. D, J, Q, Epidermis caulinar. A, *Prosopis strombulifera*; B, P, *Frankenia juniperoides*; C, *Suaeda patagonica*; D, *Sarcocornia perennis*; E, O, *Limonium brasiliense*; F, M, *Solanum tweedianum*; G, *Senecio pampeanus*; H, *Sesuvium portulacastrum*; I, *Heliotropium curassavicum*; J, Q, *Baccharis spartioides*; K, *Baccharis tenella*; L, *Frankenia pulverulenta*; N, *Spharealcea australis*. Abreviaturas: cra, células epidérmicas reservantes de agua; e, estoma; gds, glándulas de sal; lit, litocistos; np, nido piloso; te, tricoma eglandular; tel, tricoma eglandular tipo látigo; tg, tricoma glandular. Las cabezas de flecha indican cristales de oxalato de calcio en los tricomas glandulares del nido piloso. Barras: 30 μm .

australis) los glandulares sólo están presentes en la epidermis abaxial mientras que los eglandulares, en ambas. Sólo son unicelulares los tricomas cistolíticos y algunos no cistolíticos de *Aloysia gratissima*, ambos tipos en *Clematis montevidensis* y algunos de los eglandulares de *Grindelia brachystephana*, en las restantes especies todos los tricomas son multicelulares uniseriados a excepción de los glandulares de *Grindelia brachystephana* que son biseriados. En *Cyclolepis genistoides* los tricomas eglandulares son de tipo T con el eje mayor de la célula apical paralelo al eje mayor de la hoja y en *Spharealcea australis* este mismo tipo de tricoma es estrellado (Fig. 1N). En *Aloysia gratissima* los tricomas glandulares pueden ser de cabeza uni a multicelular globosa o unicelular trapezoidal, en *Grindelia brachystephana* son únicamente de cabeza unicelular. *Clematis montevidensis* posee los tricomas glandulares de tipo claviformes.

Además de los tricomas antes descriptos se encuentran otro tipo de estructuras en ambas epidermis: en *Heliotropium curassavicum* se observan litocistos (Fig. 1 I), en torno a los cuales las células epidérmicas se disponen de manera radiada y en *Frankenia juniperoides*, *F. pulverulenta* y *Limonium brasiliense*, glándulas de sal (Fig. 1B, E, L, O-P). En *F. juniperoides* las glándulas están ubicadas en depresiones en la cara adaxial (Fig. 1B, P) y a nivel epidérmico en la abaxial; las mismas están delimitadas por células epidérmicas dispuestas en anillo mientras que en *F. pulverulenta* y *L. brasiliense* se ubican a nivel epidérmico (Fig. 1E, L, O), están rodeadas por células epidérmicas de disposición radial en la primera especie y anular en la segunda (Fig. 1E, O).

2. EPIDERMIS CAULINAR

En *Atriplex suberecta*, *Baccharis tenella*, *B. trimera*, *Chuquiraga erinaceae*, *Clematis montevidensis*, *Cressa truxillensis*, *Cyclolepis genistoides*, *Frankenia juniperoides*, *F. pulverulenta*, *Geoffraea decorticans*, *Grahamia bracteata*, *H. curassavicum*, *Nitrophila australis*, *Prosopis strombulifera*, *Sarcocornia perennis*, *Senecio pampeanus*, *Sesuvium portulacastrum*, *Solanum tweedianum*, *Spharealcea australis* y *Suaeda divaricata* la cutícula es lisa (Fig. 1D). En *Aloysia gratissima* *Baccharis spartioides*, *Schinus* sp. y *Suaeda patagonica*, la cutícula es finamente estriada mientras que *Grindelia brachystephana*, *Hymenoxys cabreræ*, *Limonium brasiliense* y *Suaeda argentinensis* la poseen estriada.

En *Aloysia gratissima*, *Atriplex suberecta*, *Baccharis spartioides*, *B. tenella*, *B. trimera*, *Chuquiraga erinaceae*, *Clematis montevidensis*, *Cressa truxillensis*, *Cyclolepis genistoides*, *Frankenia juniperoides*, *F. pulverulenta*, *Geoffraea decorticans*, *Grahamia bracteata*, *Grindelia brachystephana*, *Heliotropium curassavicum*, *Hymenoxys cabreræ*, *Limonium brasiliense*, *Nitrophila australis*, *Prosopis strombulifera*, *Sarcocornia perennis*, *Schinus* sp., *Senecio pampeanus*, *Spharealcea australis*, *Solanum tweedianum*, *Suaeda argentinensis*, *S. divaricata* y *S. patagonica* las células epidérmicas son isodiamétricas a poligonales, de paredes rectas (Fig. 1D, J, Q); en algunas especies son alargadas con su eje mayor paralelo al eje mayor del órgano y los extremos de las células pueden ser rectos o aguzados. En *Sesuvium portulacastrum*, al igual que lo descrito para la hoja, se observan dos tipos de células: isodiamétricas grandes (también reservantes de agua) y rectangulares (con su eje principal paralelo al

eje mayor del tallo), ambas de paredes rectas.

Sólo cinco especies no presentan estomas en sus tallos (Tabla 1). *Baccharis trimera*, *Cressa truxillensis*, *Limonium brasiliense* y *Solanum tweedianum* son las únicas especies que poseen sus estomas distribuidos al azar, las restantes los poseen ubicados en hileras paralelas al eje mayor del tallo. En *Baccharis tenella*, *Chuquiraga erinaceae*, *Clematis montevidensis*, *Geoffraea decorticans*, *Heliotropium curassavicum*, *Hymenoxys cabrerai* y *Sesuvium portulacastrum* hay estomas anomocíticos. En *Aloysia gratissima*, *Baccharis spartioides*, *Cyclolepis genistoides*, *Grindelia brachystephana*, *Limonium brasiliense*, *Nitrophila australis* y *Schinus* sp. se observan estomas ciclocíticos (Fig. J, Q). En *Frankenia juniperoides*, *F. pulverulenta*, *Sarcocornia perennis*, *Suaeda argentinensis* y *S. patagonica* los estomas son paracíticos (Fig. 1D). *Senecio pampeanus* y *Solanum tweedianum* tienen estomas anomocíticos y ciclocíticos, En *Baccharis trimera* los estomas son ciclocíticos y anisocíticos y en *Cressa truxillensis*, paracíticos y anisocíticos.

En *Atriplex suberecta*, *Baccharis tenella*, *Chuquiraga erinaceae*, *Cressa truxillensis*, *Cyclolepis genistoides*, *Frankenia juniperoides*, *F. pulverulenta*, *Geoffraea decorticans*, *Grindelia brachystephana*, *Hymenoxys cabrerai*, *Prosopis strombulifera*, *Spharealcea australis* y *Solanum tweedianum* se observan tricomas eglandulares y glandulares similares a los descritos para la hoja y en *Clematis montevidensis*, *Schinus* sp. y *Senecio pampeanus* a diferencia de las hojas, en los tallos no se observan tricomas de ningún tipo. El tallo de *Suaeda argentinensis* presenta tricomas eglandulares uni a tricelulares, uniseriados de paredes delgadas y extremos romos mientras que la hoja es glabra. En *Aloysia gratissima* se encuentran tricomas con algunas diferencias respecto a los descritos para la hoja, los eglandulares son siempre bicelulares de paredes engrosadas y extremo aguzado y los glandulares tricelulares de cabeza trapezoidal. *Baccharis spartioides* y *B. trimera* (especies sin hojas o con mínimas excrescencias) presentan en los tallos nidos pilo-

sos (Fig. 1J, Q) mixtos formados por tricomas eglandulares uniseriados tricelulares de tipo látigo (con las paredes de la célula terminal engrosadas) (Fig. 1Q) y glandulares de paredes delgadas, uni o biseriados multicelulares (Fig. 1Q). En dos especies, *Baccharis spartioides* y *Cyclolepis genistoides*, la célula terminal de los tricomas glandulares poseen pequeños cristales de oxalato de calcio (Fig. 1Q), en la primer especie, drusas mientras que en la segunda, arenas cristalinias.

En *Heliotropium curassavicum* se observan litoscistos al igual que en la hoja aunque las células epidérmicas que los rodean no se disponen de manera radial.

En *Frankenia pulverulenta* y *Limonium brasiliense* se observan glándulas de sal de características similares a las foliares, *F. juniperoides* no las presenta.

3. CARACTERÍSTICAS EPIDÉRMICAS EN RELACIÓN A LAS UNIDADES FLORÍSTICAS

Particularmente en la mayoría de las especies de las Unidades 1, 2 y 4 se encontró una cutícula lisa tanto en hojas como en tallos (Tabla 1), mientras que en la unidad 3 se halló tanto en hojas como en tallos prácticamente igual proporción de especies con cutículas lisas y estriadas (Tabla 1). En las unidades 1 y 4 se registraron con mayor frecuencia especies con células epidérmicas foliares poligonales y caulinares isodiamétricas a poligonales, en ambos casos de paredes rectas (Tabla 1) mientras que en las unidades 2 y 3 las epidermis foliares difirieron con respecto a las de las especies de los estratos anteriores (cambio de forma y ondulación de las paredes) no así en los tallos que poseen las mismas características (Tabla 1). En las unidades 1 y 3 el tipo más frecuente de estomas en hojas y tallos es el anomocítico, distribuidos al azar en hojas y en hileras en tallos (Tabla 1). En las unidades 2 y 4 se encontraron otros tipos de estomas predominantes: en la 2 aparece apenas más frecuentemente el tipo ciclocítico conservando en general la distribución al azar en hojas y en hileras en tallos y en la 4 el tipo paracítico,

con predominio de distribución al azar tanto en hojas como en tallos (Tabla 1). En las unidades 1 y 2 resulta común la presencia de tricomas eglandulares en hojas y tallos (Tabla 1) mientras que en la 3 el tipo más usual es el glandular (Tabla 1) y en la 4 son frecuentes tanto especies glabras como con tricomas eglandulares y glandulares (Tabla 1). Las tres especies que presentan glándulas de sal habitan en todas las unidades a excepción de la 1 (Tabla 1).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las características de la epidermis varían entre diferentes plantas, los factores externos como intensidad lumínica y humedad atmosférica generalmente producen cambios importantes en estas características (Metcalf y Chalk, 1957), variaciones que muchas veces son difíciles de detectar cuando se estudian especies aisladas o de un ambiente con características constantes.

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 se encontraron, tanto en hojas como en tallos, cutículas lisas y estriadas (desde estriás finas a gruesas), siendo en ambos órganos notoriamente más frecuente la de tipo liso. Suele ser usual 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 glabras y con tricomas tanto glandulares como eglandulares.

Una característica frecuente entre las xerófitas es que las células epidérmicas presentan sus paredes anticlinales rectas, característica que se acentúa en la cara adaxial (Arambarri *et al.*, 2006). El menor volumen celular, contribuye a mantener la turgencia de la célula y la hace más resistente al co-

lapso por marchitamiento (Cutler *et al.*, 2007). Las especies incluidas en este trabajo presentan esta característica en la mayor parte de las epidermis foliares y todas las caulinares, sin embargo se encontró que algunas especies que habitan en estratos de elevada salinidad (*Frankenia pulverulenta*, *Grahamia bracteata*, *Schinus* sp.) no coinciden con esta generalidad en sus células epidérmicas, por lo que probablemente posean otro tipo de mecanismo compensatorio que ayude a mantener el turgor celular; en el caso específico de *F. pulverulenta* lo son las glándulas de sal. Ciertas especies, principalmente efímeras o menos abundantes, y presumiblemente menos adaptadas al ambiente (*Heliotropium curassavicum*, *Hymenoxys cabraerae*, *Senecio pampeanus* y *Solanum tweedianaum*), poseen las células epidérmicas foliares con sus paredes onduladas, lo que suele citarse como característica de plantas mesófilas (Andersen *et al.*, 2006). Estas especies efímeras generalmente se encuentran en zonas disturbadas, donde la vegetación dominante ha sido raleada. Sólo cuatro de las treinta especies estudiadas presentaron características diferentes en las células de la epidermis abaxial y adaxial, las variaciones sólo implican cambios en la morfología celular a excepción de *Schinus* sp. que además presenta variación en las características de las paredes (onduladas en adaxial y rectas en abaxial). En ocho especies se encontraron diferencias en las características de las células epidérmicas entre hoja y tallo, la variación se debe a un cambio en la forma celular y en la morfología de la pared (ondulada en hojas y lisas en tallos).

Las hojas son mayormente anfiestomáticas y el tipo más frecuente de estomas es el anomocítico con una distribución al azar, se encuentran también otros tipos de estomas (anisocíticos, ciclocíticos, paracíticos, entre otros.) con menor frecuencia, siendo también menos común la distribución de los estomas en hileras paralelas al eje mayor de la hoja. No se observaron diferencias en las características de los estomas entre las caras adaxial y abaxial de la hoja. En las epidermis caulinares, y a diferencia de las foliares,

se encuentran dos tipos más frecuentes de estomas: anomocíticos y ciclocíticos, siendo la distribución en hileras paralelas al eje mayor del tallo la más frecuente. De las veinticuatro especies en las que se estudiaron estomas en hojas y tallos, sólo en cuatro especies se observaron diferencias en el tipo de estoma presente entre los mencionados órganos; en las restantes, y en el caso que se hallaran más de un tipo de estomas, se observó que al menos compartían uno. Debe destacarse que se observó siempre una coincidencia en el patrón de distribución de estomas en hojas y tallos (al azar o en hileras en ambos órganos). Considerando todas las especies estudiadas no puede hacerse una generalización sobre el tipo de estoma más frecuente: existe una alta variación de tipos no relacionada con la diversidad de las condiciones del suelo. Es así que, en estratos con condiciones de suelo muy disímiles (1 y 2) se observa un mismo tipo de estoma mientras que en otros con características similares del suelo (2 y 4) se encuentra una mayor variación. Es por esto que no puede establecerse que exista una característica de los aparatos estomáticos (presencia/ausente de células anexas u ordenamiento de estas células) que resulte más usual para las especies xero-halófilas estudiadas, lo que denota que esta característica está más íntimamente relacionada con la filogenia de las especies que con ventajas adaptativas.

Los tricomas, tanto glandulares como eglandulares, suelen estar dispersos sobre la superficie de diferentes órganos, principalmente hojas, pétalos y tallos (Johnson, 1975). En la mayoría de las especies pubescentes aquí estudiadas (21) se encontraron tricomas tapizando toda la superficie de la hoja, folíolo o tallo. Particularmente en *Baccharis spartioides* y *B. trimera*, agrupados en nidos pilosos dispuestos al azar en la epidermis caulinar, una distribución muy frecuente en diferentes especies de *Baccharis* L. (Budel *et al.*, 2004a y b; Freire *et al.*, 2007; Budel *et al.* 2008, 2009; Molares *et al.*, 2009).

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 (Johnson, 1975; Fahmy, 1997; Ancibor, 1981; Dickison, 2000; Cutler *et al.*, 2007; 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 (Johnson, 1975; Dickinson, 2000; Cutler *et al.*, 2007). En estos casos es común que los tricomas lignifiquen sus paredes para evitar la pérdida de agua (Johnson, 1975). Por otro lado 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, tanto en hojas como en tallos, se encontraron tricomas en gran cantidad de paredes delgadas o engrosadas, o tricomas escasos con sus paredes esclerosadas, en correspondencia con las generalidades mencionadas anteriormente. Como ya se indicó los tricomas han evolucionado primariamente como barreras fisiológicas contra la pérdida excesiva de calor y también para proteger a los tejidos vegetales contra la radiación UV, aunque desarrollan, a su vez, un rol importante en la defensa contra la herbivoría (Hanley *et al.*, 2007). Su rol defensivo está demostrado por la relación negativa entre la densidad de tricomas y la frecuencia de daño registrado tal como sucede en las especies aquí estudiadas donde el daño foliar por herbivoría es casi nulo en los órganos con algún grado de pilosidad. Muchas estructuras defensivas evolucionaron originalmente como adaptaciones a factores ambientales beneficiando indirectamente a las plantas que las poseen frente al ataque de herbívoros, es por esto que resultan importantes las descripciones detalladas de dichas estructuras epidérmicas ya que proveen información para otro tipo de estudios ecológicos (Hanley *et al.*, 2007).

La existencia y forma de los tricomas glandulares son características de considerable valor sistemático para varias familias botánicas (Johnson, 1975; Metcalfe y Chalk, 1979; Taleisnik y Anton, 1988). En las especies 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* L. spp., llamados también tricomas vesiculados o «bladders» (Salama *et al.*, 1999), fueron encontrados en las dos especies de *Atriplex* aquí estudiadas tanto en sus hojas como en sus tallos.

En las epidermis foliares y caulinares, en general, existe coincidencia en el tipo y la morfología de los tricomas encontrados. Resultan más frecuentes las especies que presentan sólo tricomas eglandulares, mientras que se halló que la cantidad de especies que presentan sólo tricomas glandulares y las que poseen ambos tipos (eglandulares y glandulares) es similar. La presencia de tricomas resulta un carácter frecuente entre las xero-halófitas que habitan el Salitral de la Vidriera, lo cual coincide con investigaciones previas para otras especies de ambientes similares (Shields, 1951; Pyykkö, 1966; Dickison, 2000; Apóstolo, 2005). Debe destacarse que sólo dos de las 30 especies estudiadas poseen tricomas glandulares secretores de sal y tres especies 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 (Metcalfe y 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, coincidiendo con lo descripto

para otras especies de dichos géneros (Metcalfe y Chalk, 1950; Salama *et al.*, 1999). En general, la presencia de tricomas secretores de sal y de glándulas de sal son las características que por excelencia distinguen a las halófitas, sin embargo sólo pocos géneros las presentan (Flowers y Colmer, 2008), de modo que si bien es un carácter importante no debería considerarse como único aspecto anatómico para definir la condición halófila de una planta.

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

Relacionando las características epidérmicas y las condiciones del ambiente edáfico en el que habitan las especies aquí estudiadas no se encontraron patrones definidos de caracteres que relacionen a las plantas de una misma unidad, así como tampoco al ambiente en general. A pesar de que las epidermis están fuertemente influenciadas por las condiciones ambientales y aún tratándose en la mayoría de los casos de xero-halófitas estrictas no se observó una convergencia evolutiva notoria denotando que las características de este tejido están fuertemente relacionadas con particularidades propias de los linajes filogenéticos, lo cual redundará en la utilidad taxonómica de sus caracteres.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams J. 2007. Vegetation-climate interaction. Springer, Berlín, 232 pp.
- 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 subarborescentes. Physis 41: 107-114.

- Ancibor E. 1992. Anatomía ecológica de la vegetación de La Puna de Mendoza. I. Anatomía foliar. *Parodiiana* 7: 63-76.
- Andersen A., Lucchini F. F., Moriconi J., Fernández E. A. 2006. Variabilidad en la morfo-anatomía foliar de *Lippia turbinata* (Verbenaceae) en la provincia de San Luis (Argentina). *Phyton* 75: 137-143.
- 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 de Botánica* 40: 215-227.
- Arambarri A. M., Freire S. E., Colares M. N., Bayón N. D., Novoa M. C., Monti C., Stenglein S. A. 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.
- Arambarri A. M., Freire S. E., Bayón N. D., Colares M. N., Monti C., Novoa M. C., Hernández M. P. 2010. Micrografía foliar de arbustos y pequeños árboles medicinales de la Provincia Biogeográfica de las Yungas (Argentina). *Kurtziana* 35: 15-45.
- Arambarri A. M., Novoa M. C., Bayón N. D., Hernández M. P., Colares M. N., Monti C. 2011. Ecoanatomía foliar de árboles y arbustos de los distritos chaqueños occidental y serrano (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 46: 251-270.
- Ashraf M., Ozturk M., Ahmad M. S. A. 2010. Plant adaptation and phytoremediation. Springer, Nueva York, 481pp.
- Budel J. M., Duarte M. R., de Moraes Santos C. A., Farago P. V. 2004a. Morfoanatomía foliar e caular de *Baccharis dracunculifolia* DC., Asteraceae. *Acta Farmacéutica Bonaerense* 23: 477-483.
- Budel J. M., Duarte M. R., de Moraes Santos C. A. 2004b. Stem morpho-anatomy of *Baccharis cylindrica* (Less.) DC. (Asteraceae). *Revista Brasileira de Ciências Farmacéuticas* 40: 93-99.
- Budel J. M., Duarte M. R. 2008. Estudio farmacobotánico de partes vegetativas aéreas de *Baccharis anomala* DC., Asteraceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 18: 761-768.
- Budel J. M., Duarte M. R. 2009. Análise morfoanatómica comparativa de duas espécies de carqueja: *Baccharis microcephala* DC. e *B. trimeria* (Less.) DC., Asteraceae. *Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences* 45: 75-85.
- Cutler D. F., Botha T., Stevenson D. W. 2007. Plant anatomy, an applied approach. Blackwell Publishing, Singapur, 302 pp.
- Delf E. M. 1915. The meaning of xerophily. *The Journal of Ecology* 3: 110-121.
- Dickson W. C. 2000. Integrative Plant Anatomy. Academic Press, San Diego, 533 pp.
- Dizeo de Strittmatter C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15: 126-129.
- Endress P. K., Bass P., Gregory M. 2000. Systematic plant morphology and anatomy: 50 years of progress. *Taxon* 49: 401-434.
- 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.
- Flowers T. J., Colmer T. D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179: 945-963.
- Flowers T. J., Galal H. K., Bromham L. 2010. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology* 37: 604-612.
- Freire S. E., Urtubey E., Giuliano D. A. 2007. Epidermal characters of *Baccharis* (Asteraceae) species used in traditional medicine. *Caldasia* 29: 23-38.
- García M., Jáuregui D., Medina E. 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.
- Hanley M. E., Lamont B. B., Fairbanks M. M., Rafferty C. M. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 157-178.
- Henry R. J. 2005. Plant diversity and evolution. CABI, Cambridge, 332 pp.
- Johnson H. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *The Botanical Review* 41: 233-258.
- Juniper B. E., Cox G. C. 1973. The anatomy of the leaf surface: the first line of defence. *Journal of Pesticide Science* 4: 543-561.
- Keddy P. A. 2007. Plants and Vegetation: Origins, Processes, Consequences. University Press, Cambridge, 666 pp.
- Metcalfe C. R., Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons; leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Clarendon Press, Oxford, 1500 pp.
- Metcalfe C. R., Chalk L. 1979. Anatomy of the Dicotyledons, Volume I. Clarendon Press. Oxford, 276 pp.
- Molares S., González S. B., Ladio A., Castro M. A. 2009. Etnobotánica, anatomía y caracterización físico-química del aceite esencial de *Baccharis obovata* Hook. Et Arn. (Asteraceae: Astereae). *Acta Botánica Brasileira* 23: 578-589.
- Pérez Cuadra V. 2012. Anatomía ecológica de la vegetación del Salitral de la Vidriera. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 196 pp.
- Poliaë D., Lukoviã J., Zoriã L., Merkulov L., Kne•eviã A. 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.
- Pyykkö M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici* 3: 453-622.

- Ragonese A. M. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). Darwiniana 30: 1-10.
- Reinoso H., Sosa L., Reginato M., Luna V. 2005. Histological alterations induced by sodium sulfate in the vegetative anatomy of *Prosopis strobilifera* (Lam.) Benth. Wordl. Journal of Agricultural Sciences 1:109-119.
- Ruthsatz B. 1978. Las plantas en cojín de los semi-desiertos andinos del Noroeste Argentino. Darwiniana 21: 491-539.
- Salama F. M., El-Naggar S. M., Ramadan T. 1999. Salt glands of some halophytes in Egypt. Phytion 39: 91-105.
- Shields L. M. 1951. Leaf xeromorphy in dicotyledon species from a gypsum sand deposit. American Journal of Botany 38: 175-190.
- Skelton R. P., Midgley J. J., Nyaga J. M., Johnson S. D., Cramer M. D.. 2012. Is leaf pubescence of Cape Proteaceae a xeromorphic or radiation-protective trait. Australian Journal of Botany 60: 104-113.
- Taleisnik E. L., Anton A. M. 1988. Salt glands in *Pappophorum* (Poaceae). Annals of Botany 62: 383-388.
- Van der Maarel A. 2005. Herbaceous plant ecology. Springer, Nueva York, 395 pp.
- 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, 352 pp.
- Zhu J. K. 2001. Plant salt tolerance. Trends in Plant Science 6: 66-71.
- Zuloaga F. O., Morrone O., Belgrano M. J. 2008. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Missouri Botanical Garden Press, Missouri, 3348 pp.