Arquitectura y morfoanatomía foliar de *Dinoseris salicifolia* (Asteraceae)

Ruiz, Ana I.*; María I. Mercado; María E. Guantay; Graciela I. Ponessa*
Fundación Miguel Lillo, Inst. Morfología Vegetal. Miguel Lillo 251, (4000) Tucumán, Argentina.
*Autor corresponsal: anainesruiz73@yahoo.com.ar; ponessagra@gmail.com

➤ **Resumen** — Ruiz, Ana I.; María I. Mercado; María E. Guantay; Graciela I. Ponessa. 2016. "Arquitectura y morfoanatomía foliar de *Dinoseris salicifolia* (Asteraceae)". *Lilloa* 53 (1). *Dinoseris salicifolia* Griseb. es una especie nativa, distribuida en Bolivia y norte de Argentina en las provincias biogeográficas, Chaqueña y de las Yungas. Esta especie es un arbusto perenne, de hasta 4 m de altura, con hojas simples y opuestas. Posee importancia medicinal y fitotóxica. El objetivo de este trabajo es estudiar la arquitectura y morfoanatomía foliar de *D. salicifolia.* Se trabajó con muestras de una población del Dpto. Trancas, Prov. Tucumán. Se utilizaron técnicas histológicas convencionales, microscopio estereoscópico, óptico-polarizado y electrónico de barrido con analizador de rayos X. Presenta hojas elípticas, aserradas, con venación pinnada-camptódroma-broquidódroma. Células epidérmicas poligonales de paredes curvilíneas. Tres tipos de aparatos estomáticos: anomocíticos, braquiparacíticos y hemibraquiparacíticos. En transcorte la lámina es dorsiventral y anfistomática. El mesofilo presenta macroidioblastos e idioblastos cristalíferos agrupados. En el nervio medio se observan uno a tres haces colaterales con casquetes esclerenquimáticos hacia el xilema y el floema. El pecíolo en transcorte es subcircular, con escotadura adaxial. El sistema vascular presenta seis haces colaterales con casquetes esclerenquimáticos hacia el floema y el xilema. Los cristales de oxalato de calcio (OxCa) se observan en células epidérmicas, oclusivas, acompañantes y del mesofilo, así como liberándose a través de los estomas y sobre la pared de los tricomas eglandulares. Se describen por primera vez la arquitectura y morfoanatomía foliar de *D. salicifolia.* Los elementos de valor diagnóstico son: arquitectura foliar, tipo de aparato estomático, tricoma y cristales.

Palabras clave: Arquitectura foliar, Asteraceae, cristales, *Dinoseris salicifolia,* morfoanatomía.

➤ **Abstract** — Ruiz, Ana I.; María I. Mercado; María E. Guantay; Graciela I. Ponessa. 2016. "Foliar architecture, morphology and anatomy of *Dinoseris salicifolia* (Asteraceae)". *Lilloa* 53 (1). *Dinoseris salicifolia* Griseb. is a native species, distributed in Bolivia and northern Argentina in the biogeographic provinces of Chaco and Yungas. It is an evergreen shrub, up to 4 m tall, with simple, opposite leaves. Well known as a phytotoxic and medicinal plant. The aim of this work is to study the architecture and foliar morpho anatomy of *D. salicifolia*. Leaf samples were obtained from a population in Trancas Department (Tucumán Province). Conventional histological techniques were used together with stereoscopic microscopy, scanning electron with X-ray analyzer microscopy and conventional optical and polarized light microscopy. *D. salicifolia* presents serrate, elliptical leaves, pinnate -camptodrome- broquidodrome venation. Curvilinear anticlinal epidermal cell walls, anomocytic, brachyparacytic and hemi-brachyparacytic stomata occur in both leaf epidermises. The leaf blade is dorsiventral and amphistomatic. Crystalliferous idioblasts are found in the mesophyll as macro and grouped idioblasts. In the middle vein one to three vascular bundles with sclerenchyma sheath at xylem and phloem poles are observed. In cross section the petiole is subcircular with an adaxial notch, vascular tissues are organized in six collateral bundles with sclerenchyma sheaths at phloem and xylem poles. Calcium oxalate crystals are found on the wall of glandular trichomes, in epidermal, mesophyll, companion and occlusive cells; and free occluding the stomatic ostiole. Leaf architecture and morpho anatomy of *D. salicifolia* is described. Characters of diagnostic value are: leaf architecture, stomatal type, trichomes and crystals.

Keywords: Anatomy, Asteraceae, calcium oxalate crystals, *Dinoseris salicifolia,* morphology, leaf architecture.

Recibido: 16/02/16 – Aceptado: 05/07/16

INTRODUCCIÓN

Dinoseris Griseb. es un género monotípico de la familia Asteraceae, de la tribu Mutisieae Cass. (Zuloaga *et al.*, 2008; Zuloaga *et al.*, 2013). Su única especie *Dinoseris salicifolia* Griseb. [sin. *D. salicifolia* Griseb. var. *normalis* Kuntze; *Hyaloseris salicifolia* (Griseb.) Hieron.] es un arbusto nativo de Argentina, que habita las provincias de Catamarca, Chaco, Jujuy, Salta, Tucumán y el país limítrofe de Bolivia. Especie perenne, orófila del Chaco Serrano y Yungas, alcanza una altura de 4 m y desarrolla inflorescencias en capítulos fragantes, amarillos y blancos (Novara *et al.*, 1995; Zuloaga *et al.*, 2008).

Pastoriza *et al.* (2000) estudian las propiedades fitotóxicas de las flores de *D. salicifolia,* sobre el proceso germinativo y el desarrollo normal de plántulas de *Bidens pilosa* L. (Asteraceae), maleza de amplia distribución en el noroeste argentino, concluyendo que *D. salicifolia* es un potencial herbicida natural sobre dicha maleza.

Barboza *et al.* (2009) mencionan a las hojas como medicinal, sin dar mayores precisiones.

Solereder (1908) y Metcalfe y Chalk (1950) abordan estudios anatómicos generales para la familia Asteraceae, sin mencionar a *D. salicifolia*. Según estos últimos autores, en dicha familia, los cristales son poco frecuentes y pueden organizarse en manojos o racimos de rafidios. Los cristales de oxalato de calcio (OxCa) están presentes en todos los niveles taxonómicos de los organismos fotosintéticos, desde algas a plantas superiores (Franceschi y Nakata, 2005). Se forman endógenamente a partir de ácido oxálico ($H_2C_2O_4$) sintetizado en la planta y Ca^{2+} tomado del medio, localizándose en distintos órganos: tallos, raíces, hojas, estructuras florales y semillas (Meric, 2009). La configuración de los mismos puede variar considerablemente de una especie a otra, e incluso en los diferentes órganos de una misma planta (Fahn, 1978). De acuerdo con Al-Rais *et al.* (1971) las formas o combinaciones de formas, son en general características de cada especie, por lo que son útiles como criterio de clasificación e identificación taxonómica. Por ejemplo, la presencia de rafidios se ha utilizado para diferenciar subfamilias de Rubiaceae (Lersten, 1974) y subgéneros de *Prunus* (Lersten y Horner, 2000). Sin embargo, existen escasas referencias respecto a la presencia de cristales intracelulares en Asteraceae (Dormer, 1961; Horner, 1977; Cabrera y Ragonese, 1978; Ragonese, 1987; Meric y Dane, 2004; Meric, 2008).

La presencia de cristales extracelulares de OxCa es un fenómeno descripto para algunas plantas, aunque no se reportan estudios morfo-funcionales que expliquen su ontogenia y función. Depósitos de cristales extracelulares en la superficie epidérmica son mencionados para Fabaceae (Borchert, 1984), Orchidaceae (Chase y Peacor, 1987), Nymphaeaceae (Kuo-Huang, 1992), Casuarinaceae (Berg, 1994), Euphorbiaceae (Cardiel, 1995), Ruscaceae y Gimnospermas (Pennisi *et al.*, 2001), líquenes (Garty *et al.*, 2002) y Agavaceae (Hernandez Valencia *et al.*, 2003). Aurea *et al.* (2012), describen para *Agave atrovirens* Karl (Agavaceae), la liberación de oxalato de calcio a través de los estomas, registrando la presencia de cristales en la cavidad supraestomática y en la superficie cuticular.

Dada la escases de antecedentes registrados para *D. salicifolia,* se estudia la arquitectura y morfoanatomía foliar y se señalan caracteres de valor diagnóstico.

MATERIALES Y MÉTODOS

De una población de, aproximadamente 80 individuos de *D. salicifolia*, se seleccionaron 5 al azar; de cada uno se tomaron 5 hojas frescas y en buenas condiciones sanitarias.

Los preparados semipermanentes se confeccionaron, del material fijado en FAA según D'Ambrogio de Argüeso (1986), realizando diafanizados y cortes a mano alzada de lámina y pecíolo, según Dizeo de Strittmater (1973); se colorearon con cristal violeta, azul astral y safranina. Se realizaron pruebas histoquímicas sobre cortes frescos,

utilizando sudán IV para lípidos, solución iodada de lugol para almidón, azul de cresilo para mucílago y cloruro férrico para fenoles (Merck, 1980). Los preparados fueron montados en solución de agua-glicerina 1:1.

Las observaciones e identificación química de los cristales, se efectuaron con microscopio estereocópico (Olympus, Japón), microscopio óptico con polarizador (Zeiss, Axiostar Plus) y microscopio electrónico de barrido (JEOL JSM-35CF, Tokio, Japón) con analizador de rayos X (SEM-EDS) en el Centro Integral de Microscopia Electrónica (CIME). Las muestras observadas con MEB se obtuvieron a partir de ejemplares herborizados libres de pretratamientos químicos, que posteriormente se metalizaron cubriéndolas con una capa de oro-paladio.

Las fotomicrografías se lograron con cámara digital (Canon A620, Power Shot 7,1 MP y Olympus Sp-350 d 8 MP).

La clasificación de los tipos de estomas se realizó según la terminología propuesta por Dilcher (1974). La arquitectura foliar se describió según Hickey (1974 y 1979) y Ellis *et al.* (2009). Para cada muestra foliar se analizaron 5 campos ópticos (40x) y se determinó, densidad (estomas/mm^2) y longitud estomática (μm).

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Tucumán, Dpto. Tafí Viejo, Ruta Nacional 9, Km 1316 (zona transicional entre bosque chaqueño y yungas); 500 msnm; 03/VII/2013, *Ruiz A. I.* y *Ponessa G.* (LIL 613701).

RESULTADOS

Morfología foliar

La hoja es simple, elíptica, aserrada, de 4-10 cm de largo y 2-4 cm de ancho, ápice agudo y base atenuada o cuneada, con nervios impresos en el haz y prominentes en el envés.

En toda la superficie de la lámina (más abundantes en la cara abaxial) y en el pecíolo, se observa la presencia de diminutas y numerosas pústulas blancas, distribuidas irregularmente (Fig. 1A). Las mismas son más notorias en el material fijado en FAA e indiferenciables en hojas herborizadas. El disociado de dichas pústulas blancas revela que las mismas están constituidas por agrupaciones de cristales de OxCa: rafidios o poliedros rómbicos e irregulares (Fig. 1B, 1C).

Arquitectura foliar

La lámina presenta vena primaria pinnada, de recorrido derecho no ramificado y tamaño fuerte (2,14 %). Venación secundaria camptódroma, broquidódroma festoneada (Fig. 1D). Espacio irregular entre las venas secundarias. Se observan venas secundarias decurrentes (Fig. 1E).

Las venas intersecundarias, cuando están presentes en algunas áreas intercostales, tienen un recorrido perpendicular a la vena media y una longitud menor al 50% de la secundaria subyacente (Fig. 1F).

Presenta venas terciarias intercostales (percurrentes y reticuladas), epidemiales (Fig. 1F) y exteriores (Fig. 1G).

Las venas cuaternarias y quinquenarias están orientadas al azar (Fig. 1F). Las áreolas son de forma poligonal, por lo general sin vénulas o con vénulas simples (Fig. 1G).

Anatomía de la lámina

1.1. Vista paradermal.— La cutícula es estriada registrándose sobre la misma cristales de OxCa (Fig. 2A). Ambas epidermis presentan células poligonales, de paredes curvilíneas e idioblastos que contienen estructuras cristalinas de OxCa, agrupadas en manojos o racimos (Fig. 2B, 2C). Dichos idioblastos son más abundantes en la epidermis abaxial. Los aparatos estomáticos, cuyas células oclusivas presentan reborde cuticular, son de tres tipos: anomocíticos (Fig. 2D), braquiparacíticos (Fig. 2E) y hemibraquiparacíticos (Fig. 2F) ubicados en ambas epidermis, siendo más escasos en la adaxial. Las células acompañantes, las oclusivas y el ostíolo pueden llevar en su interior cristales de OxCa (Fig. 2G, 2H). Así mismo se registra la liberación a través del ostíolo, de rafidios o poliedros rómbicos e irregulares de OxCa, organizados en estructuras laminares o poligonales (Figs. 2I, 2J, 2K). Posteriormente estas

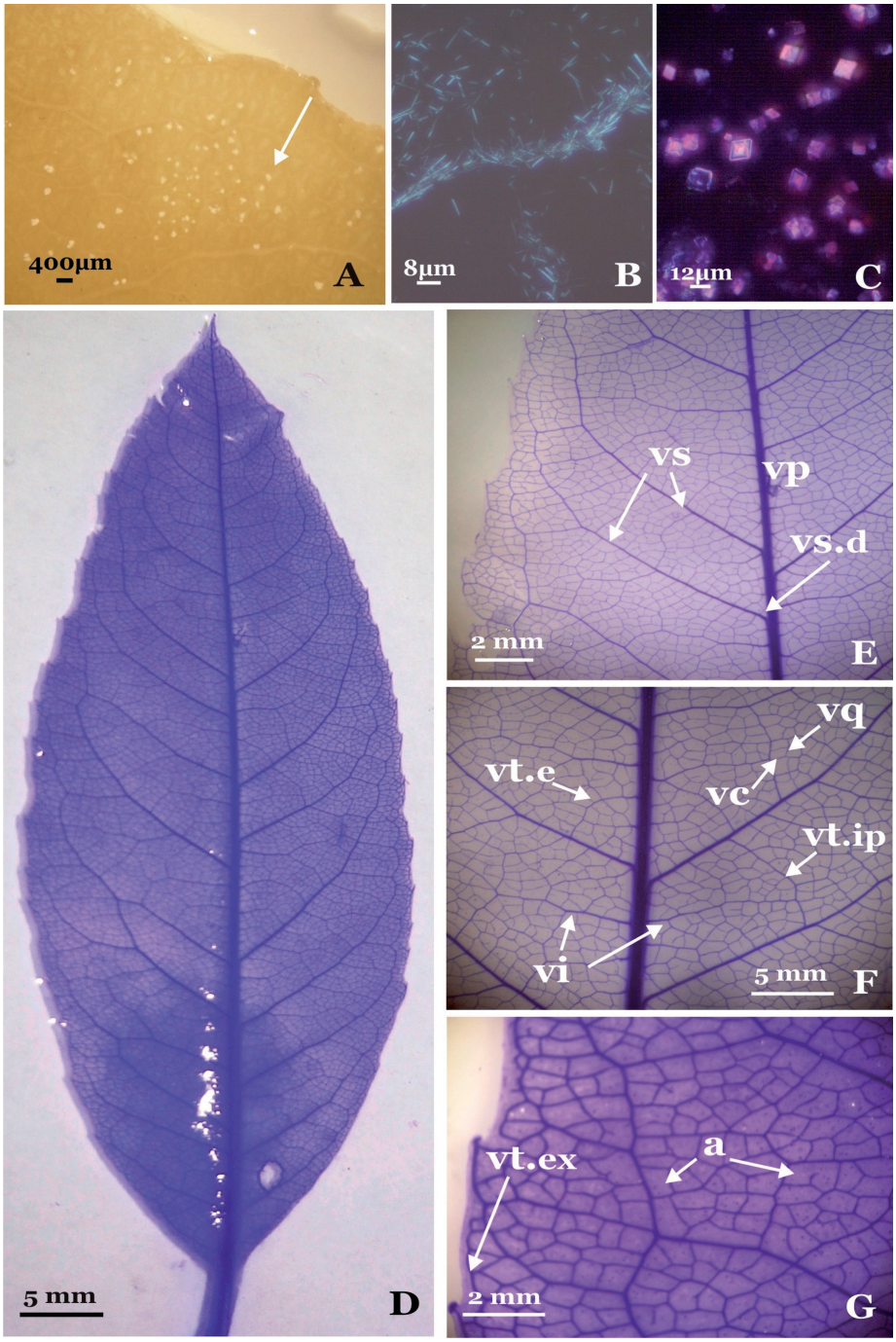

Fig. 1. *Dinoseris salicifolia*. A) Pústulas blancas en la superficie laminar. B-C) Cristales de OxCa bajo luz polarizada: B) Rafidios. C) Poliedros rómbicos e irregulares. D-G) Arquitectura foliar. D) Aspecto general de la lámina, mostrando la venación. E-G) Detalle de la venación. Referencias: a, aréola; vc, vena cuaternaria; vi, vena intersecundaria; vp, vena primaria; vq, vena quinquenaria; vs, vena secundaria; vs.d, vena secundaria decurrente; vt, vena terciaria; vt.e, vena terciaria epimedial; vt.ex, vena terciaria exterior; vt.ip, vena terciaria intercostal percurrente.

agrupaciones cristalinas, parecen disgregarse, esparciendo por toda la superficie foliar los cristales que las forman. La longitud estomática promedio es de 43,16 μm y la densidad estomática, en epidermis adaxial es de 32 estomas por mm^2 y en la abaxial, de 97 estomas por mm^2.

En el mesofilo se observan macroidioblastos que miden entre 92,5 μm a 375 μm, de forma esférica (Fig. 3A) cuando están asociados a las células del parénquima, y subcilíndrica (Fig. 3B) los asociados al sistema vascular. Se pueden presentar solitarios o agrupados uniseriadamente cuando se localizan a la altura del nervio medio o del pecíolo (Fig 3C).

Los tricomas son eglandulares, simples, bicelulares, formados por una célula basal corta rectangular (35 μm) y una apical mucho más larga, de extremo aguzado y de gran fragilidad. Están presentes solo en la epidermis adaxial y pueden presentar depósitos de cristales de OxCa sobre su pared (Figs. 3D, 3E).

1.2. Sección transversal.— El contorno de la lámina anfiestomática, presenta márgenes no revolutos y una gran prominencia a la altura del nervio medio hacia el hipófilo. Ambas epidermis son unistratas con cutícula delgada. El mesofilo dorsiventral, presenta 1-2 estratos de parénquima en empalizada y 4-5 estratos de parénquima esponjoso laxo. Intercalados, se observan numerosos macroidioblastos de contorno circular (Fig. 3F) e idioblastos cristalíferos organizados en agrupaciones de gran tamaño, color marrón ámbar que bajo luz polarizada muestran refringencia, confirmando la presencia de numerosos cristales agrupados de OxCa (Figs. 3G, 3H).

En la zona del nervio medio (Fig. 3J) se diferencia adaxial y abaxialmente, colénquima laminar subepidérmico con macroidioblastos de contorno circular (Fig. 3I). La vena primaria está formada por uno a tres haces colaterales con casquetes esclerenquimáticos hacia el xilema y el floema (Fig. 3J). Las nervaduras secundarias presentan haces vasculares colaterales rodeados por una vaina parenquimática que se prolonga en viga hacia ambas epidermis (Fig. 3F).

Las pruebas histoquímicas revelan la presencia de lípidos en cutícula y células parenquimáticas del nervio medio (Fig. 3K) y de fenoles en parénquima (Fig. 3M), esclerénquima y xilema del haz vascular primario (Fig. 3L).

Anatomía del pecíolo

2.1. Vista paradermal.— La epidermis está constituida por células poliédricas, de paredes rectas (Fig. 4A). A nivel subepidérmico se observan macroidioblastos de forma subcilíndrica, organizados uniseriadamente.

2.2. Sección transversal.— El transcorte es subcircular con escotadura adaxial en la porción media y distal (Fig. 4B). Próximo a la lámina es subcircular con brevísimas alas adaxiales de colénquima laminar. Se observa una epidermis unistrata con tricomas eglandulares semejantes a los de la lámina; 2-4 estratos de colénquima laminar subepidérmico y 10-12 estratos de parénquima que pueden encontrarse interrumpidos por macroidioblastos, semejantes a los descriptos para la lámina. El sistema vascular presenta 7-9 haces colaterales con casquetes de esclerénquima hacia el floema y el xilema.

Análisis elemental de rayos X (FESEM-EDS)

El espectro elemental de rayos X sobre los cristales liberados a través del ostíolo, revela la presencia de oxígeno, carbono y calcio (Fig.4C) lo que indicaría, sumado a la refringencia bajo luz polarizada, su naturaleza de $Ca(CO_2)_2$. Se detectan trazas de K y Cl, iones usualmente usados como osmolitos.

Discusión y conclusiones

La organización en manojos o racimos de cristales en el interior de los idioblastos cristalíferos, coincide con la morfología cristalina descripta por Metcalfe y Chalk (1950) para los siguientes géneros y especies de la familia Asteraceae: *Carlina vulgaris* Linn.,

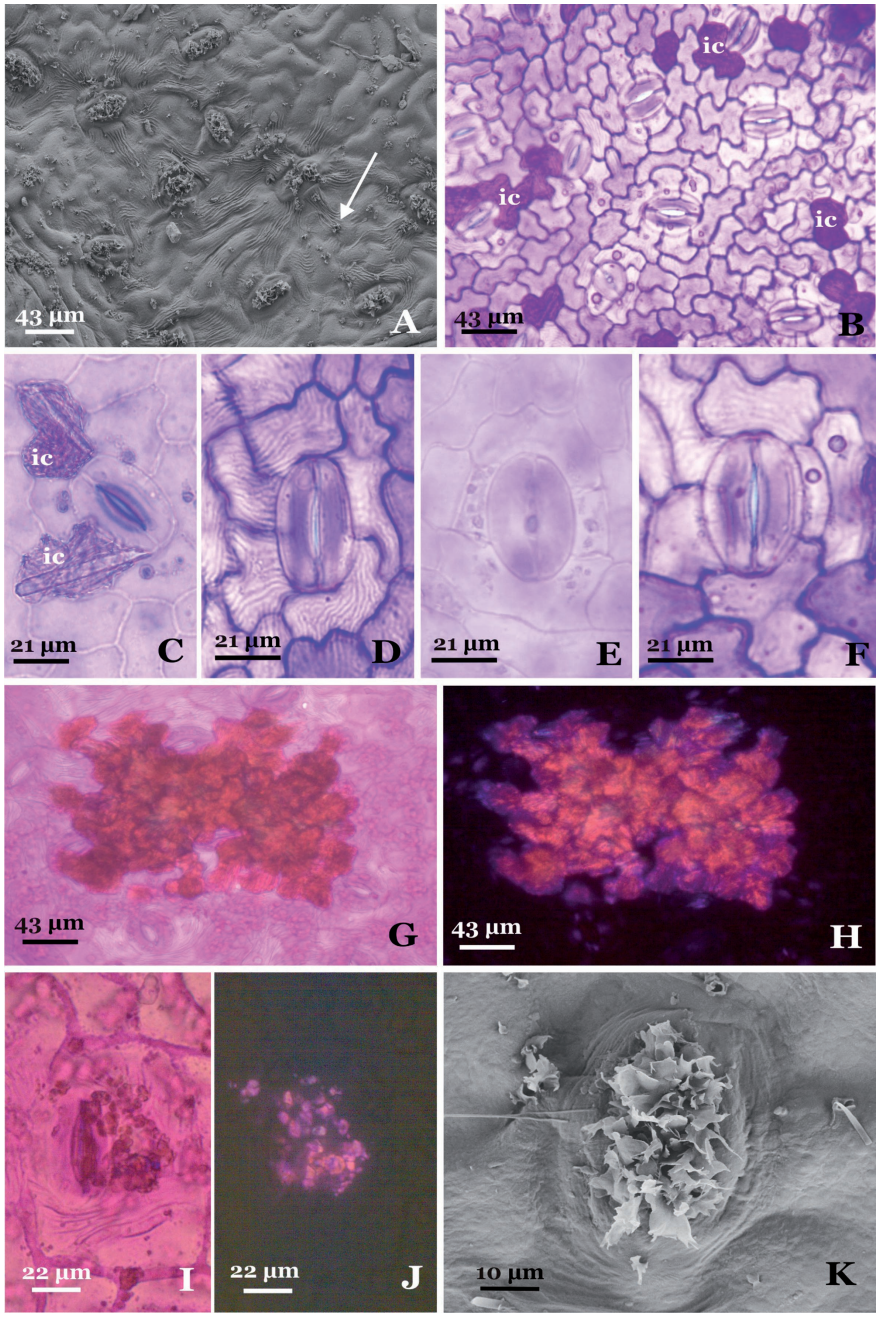

Fig. 2. *Dinoseris salicifolia*. Anatomía de la lámina. A) Epidermis abaxial, estomas liberando OxCa y cristales de OxCa dispersos en la superficie foliar (→). B) Epidermis abaxial con idioblastos cristalíferos. C) Detalle de idioblastos epidérmicos con cristales agrupados en manojos. D) Aparato estomático anomocítico. E) Aparato estomático braquiparacítico. F) Aparato estomático hemibraquiparacítico. G) Células epidérmicas, oclusivas, acompañantes y ostíolo, con depósito de cristales de OxCa. H) Idem a G, observado con luz polarizada. I) Liberación de cristales de OxCa de forma poligonal. J) Idem a I, observado con luz polarizada. K) Liberación por el ostíolo, de cristales de OxCa organizados en estructuras laminares. Referencias: ic, idioblastos cristalíferos.

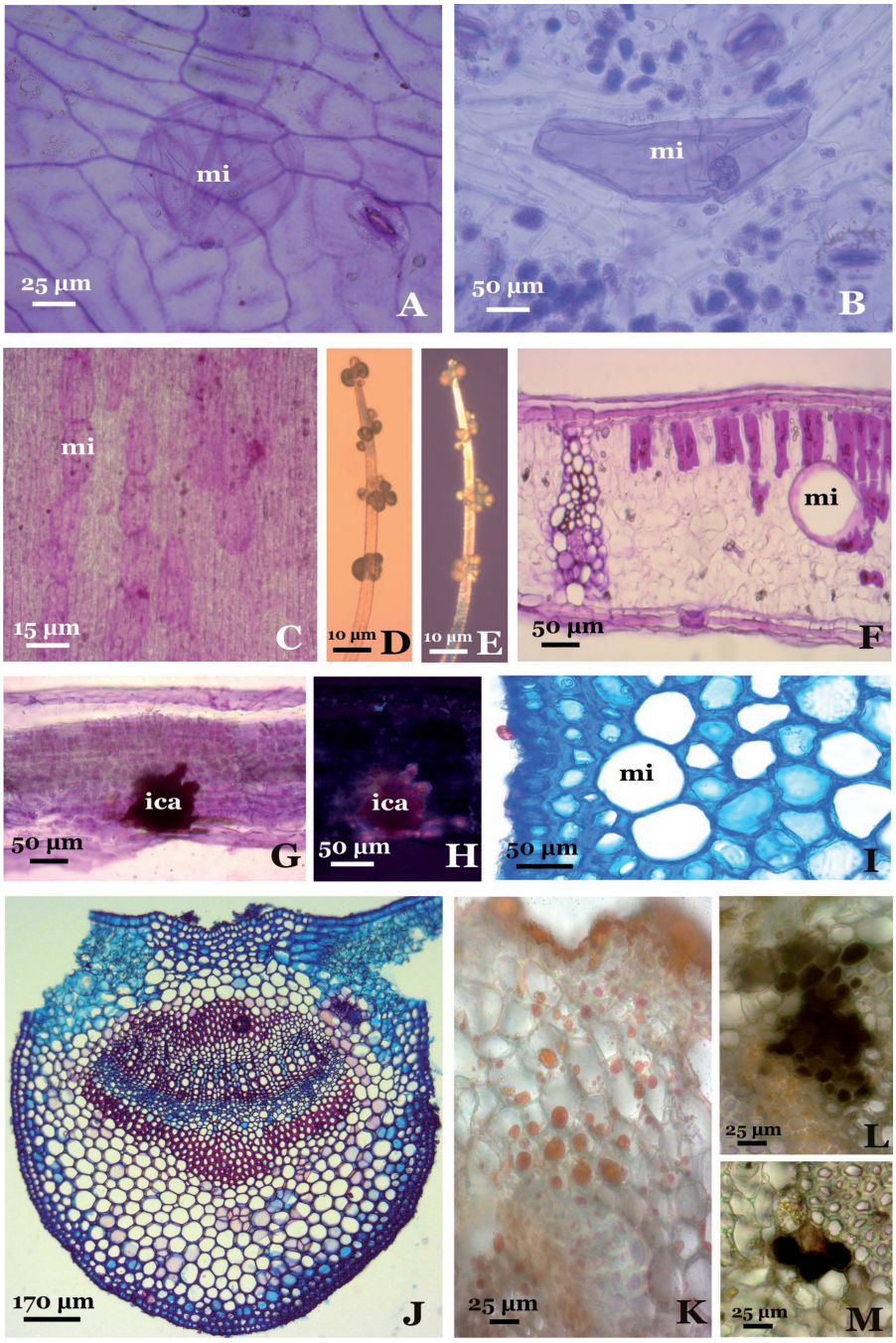

Fig. 3. *Dinoseris salicifolia.* Anatomía de la lámina. A) Macroidioblasto esférico. B) Macroidioblasto subcilíndrico. C) Macroidioblastos uniseriados. D) Tricoma eglandular con depósitos de cristales de OxCa sobre la pared. E) Idem a D, observado con luz polarizada. F) Sección transversal de la lámina. G) Sección transversal de la lámina con idioblastos cristalíferos agrupados. H) Idem a G, visto con luz polarizada. I) Detalle de macroidioblastos en el colénquima subepidérmico. J) Sección transversal del nervio medio. K) Lípidos en cutícula y parénquima del nervio medio. L) Fenoles en parénquima del nervio medio. M) Fenoles en xilema del haz vascular primario. Referencias: ica, idioblastos cristalíferos agrupados; mi, macroidioblastos.

Stifftia chrysantha Mikan., *Ambrosia*, *Artemisia*, *Baccharis*, *Bolanosa*, *Cirsium, Dahlia, Eremanthus*, *Eupatorium*, *Lychnophora*, *Pacourina*, *Vernonia*.

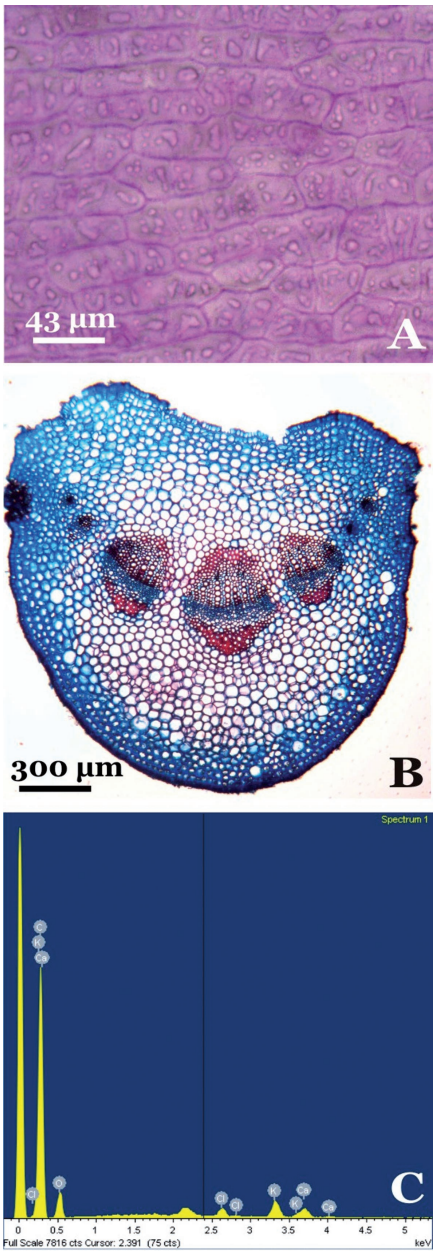

Fig. 4. *Dinoseris salicifolia*. Anatomía del pecíolo. A) Epidermis, en vista paradermal. B) Sección transversal en la porción media. C-D) Espectros de rayos X de los cristales extracelulares.

La presencia de cristales de OxCa en idioblastos cristalíferos (epidérmicos y del mesofilo) y en depósitos extracelulares sobre la superficie epidérmica, en tricomas y en ostíolos, es descripta por primera vez para la familia Asteraceae en la especie *D. salicifolia*.

Torres Morera (2001) menciona a plantas de la familia Araceae de uso ornamental, como tóxicas debido al desarrollo de cristales de OxCa por parte de sus células. La ingestión excesiva de OxCa por los humanos puede provocar nauseas, vómitos e inflamación de todo el tracto digestivo. Otros estudios han encontrado enzimas proteolíticas o péptidos, semejantes a las toxinas del veneno de alacrán, asociados a los rafidios, corroborando su tóxicidad (Bradbury y Nixon, 1998). Debido a que, existen registros del uso de *D. salicifolia* como planta medicinal (Barboza *et al.*, 2009) y a la alta concentración de cristales de oxalato de calcio verificada en la presente investigación, alertamos a la población sobre el peligro al que puede exponerse, al consumir sus hojas con fines medicinales.

La función de los cristales de OxCa en las plantas aún no ha sido bien determinada. Honghua *et al.* (2013) han propuesto que la producción de cristales puede desempeñar diversas funciones como regulación en los niveles de calcio dentro de la planta, protección contra la herbivoría, desintoxicación de metales pesados, actuando los cristales de oxalato de calcio como depósitos inertes para metales tóxicos (Zn, Cd, Sr, Pb y Al). Además contribuyen a la formación de cámaras aéreas, proporcionan rigidez a los tejidos dando soporte estructural a los órganos, regulan la energía lumínica dispersando o concentrando los rayos luminosos y optimizando la fotosíntesis.

Se pudo observar que esta especie presenta una gran cantidad de cristales de OxCa y podría ser interesante, determinar en estudios posteriores, el rol biológico que cumple este biomineral en esta especie.

D. salicifolia evidencia la presencia de cristales de oxalato de calcio en células

oclusivas y acompañantes, lo que podría estar asociado a una estrategia de inhibición de la apertura de los estomas. Un aumento en la concentración externa de Ca^{2+}, induce el cierre de estomas al inhibir los canales de entrada y abrir los canales de salida de K^{+}; disminuyendo la concentración de solutos dentro de las célula oclusivas y aumentado la salida de agua y consecuentemente el cierre de los estomas (De Silva *et al.*, 1985; Schroeder *et al.*, 1987).

Siguiendo los patrones de densidad estomática establecidos por Esau (2008), *D. salicifolia* presentó baja densidad estomática y células epidérmicas de paredes curvilíneas, caracteres típicos de plantas mesomórficas (Fahn, 1986).

La liberación de OxCa a través de los estomas es coincidente con lo observado por Aurea *et al.* (2012) para *Agave atrovirens* Karl (Agavaceae).

El presente trabajo es el primer registro referido a la arquitectura y anatomía foliar de *D. salicifolia*. Los caracteres de valor diagnóstico para la identificación de *D. salicifolia* son: tricomas eglandulares simples; tipo de cristales y aparatos estomáticos anomocíticos, braquiparacíticos y hemibraquiparacíticos.

BIBLIOGRAFÍA

Al-Rais A., Myers A., Watson L. 1971. The isolation and properties of oxalate crystals from plants. Annals of Botany 35: 1213-1218.

Aurea B., Mora Escobedo R., Montañez Soto J., Filardo Kerstupp S., González Cruz L. 2012. Microstructural differences in *Agave atrovirens* Karw leaves and pine by age effect. African Journal of Agricultural Research 7 (24): 3550-3559.

Barboza G., Cantero J., Núñez C., Pacciaroni A., Espinar L. 2009. Medicinal plants: A general review and a phytochemical and ethnopharmacological screening of the native Argentine Flora. Kurtziana 34 (1-2): 7-365.

Berg R. 1994. A calcium oxalate-secreting tissue in branchlets of the Casuarinaceae. Protoplasma 183: 29–36.

Bradbury J., Nixon R. 1998. The acridity of raphides from the adible aroids. Journal of the Science Food Agriculture 76: 608-616.

Borchert R. 1984. Functional anatomy of the calcium-excreting system of *Gleditsia tricanthos* L. Botanical Gazette 145: 474–482.

Cabrera A., Ragonese A. 1978. Revisión del género *Pterocaulon* (Compositae). Darwiniana 21 (2-4): 185-257.

Cardiel J. 1995. Cristales foliares en *Acalypha* L. (Euphorbiaceae). Anales Jardín Botánico Madrid 53 (2): 181-189.

Chase M., Peacor D. 1987. Crystals of calcium oxalate hydrate on the perianth of *Stelis* SW. Lindleyana 2: 91-94.

D'Ambrogio de Argüeso A. 1986. Manual de Técnicas en Histología Vegetal. Editora Hemisferio Sur S. A., Buenos Aires, 83 pp.

De Silva D., Hetherington A., Mansfield T. 1985. Synergism between calcium ions and abscisic acid in preventing stomatal opening. New phytology 100: 473-482.

Dilcher D. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaves. The Botanical Review 40 (1): 1-157.

Dizeo de Strittmater C. 1973. Nueva técnica de diafanización. Boletín Sociedad Argentina Botánica 15 (1): 126-129.

Dormer K. 1961. The crystals in the ovaries of certain Compositae. Annals of Botany 25: 241-254.

Ellis B., Daly D., Hickey L., Johnson K., Mitchell J., Wilf P., Wing S. 2009. Manual of Leaf architecture. The New York Botanical Garden Press. New York. 220 pp.

Esau K. 2008. Anatomía vegetal. Editora Omega, Barcelona, España, 641pp.

Fahn A. 1978. Anatomía Vegetal. H. Blume Ediciones, 643 pp.

Fahn A. 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. Annalen der Botanick (London) 57: 631-637.

Franceschi V., Nakata P. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. Annual Review of Plant Biology 56: 41-71.

Garty J., Kunin P., Delarea J., Weiner S. 2002. Calcium oxalate and sulphate-containing structures on the thallial surface of the lichen *Ramalina lacera*: response to polluted air and simulated acid rain. Plant Cell and Environment 25: 1591-1604.

Hernandez Valencia R., López Franco R., Benavidez Mendoza A. 2003. Micromorfología epidérmica de *Agave tequilana* Weber. AgroFAZ 3 (2): 387-396.

Hickey L. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de Dicotiledóneas. Boletín Sociedad Argentina Botánica 16 (1-2): 1-26.

Hickey L. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. En: C. Metcalfe & L. Chalk (editores), Anatomy of the Dicotyledons. Volúmen I. Second Edition. Clarendon Press, Oxford: 25-39.

Honghua H., Veneklaas E., Kuo J., Lambers H. 2013. Physiological and ecological significance of bio-

mineralization in plants. Trends in Plant Science 30: 1-9.

Horner H. 1977. A comparative light- and electron-microscopic study of microsporogenesis in male-fertile and cytoplasmic male-sterile sunflower (*Helianthus annuus*). American Journal of Botany 64: 745-759.

Kuo-Huang L. 1992. Ultrastructural study on the development of crystal-forming sclereids in *Nymphaea tetragona*. Taiwania 37: 104-113.

Lersten N. 1974. Morphology and distribution of colleters and crystals in relation to the taxonomy and bacterial leaf nodule symbiosis of *Psychotria* (Rubiaceae). American Journal of Botany 61: 973-981.

Lersten N., Horner H. 2000. Calcium oxalate crystals, types and trends in their distribution patterns in leaves of *Prunus* (Rosaceal, Prynoideae). Plant Systematics and Evolution 224: 83-96.

Merck E. 1980. Reactivos de coloración para cromatografía en capa fina y en papel. R. F., Alemania, 119 pp.

Meric C., Dane F. 2004. Calcium oxalate crystals in floral organs of *Helianthus annuus* L. and *H. tuberosus* L. (Asteraceae). Acta Biologica Szegediensis 48: 19–23.

Meric C. 2008. Calcium oxalate crystals in *Conyza canadensis* (L.) Cronq. and *Conyza bonariensis* (L.) Cronq. (Asteraceae: Astereae). Acta Biologica Szegediensis 52: 295-299.

Meric C. 2009. Calcium oxalate crystals in some species of the tribe Inuleae (Asteraceae). Acta Biológica Cracoviensia 51 (1): 105-110.

Metcalfe C., Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Editora Clarendon Press, Oxford, pp 1145-1156.

Novara L., Katinas L., Urtubey E. 1995. Flora del Valle de Lerma. Asteraceae. Tribu 10. Mutisieae Cass. Aportes Botánicos de Salta. Serie Flora 3 (1): 36-38.

Pastoriza A., Gianfrancisco S. Riscala E. 2000. Alteraciones producidas por el eudesmanolido-1b-hidroxialantolactona aislado de *Dinoseris salicifolia* Griseb. en la germinación y en plántulas de saetilla (*Bidens pilosa* L.). Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ) 17: 261-268.

Pennisi S., McConnell D., Gower L., Kane M., Lucansky T. 2001. Periplasmic cuticular calcium oxalate crystal deposition in *Dracaena sanderiana*. New Phytologist 149: 209–218.

Ragonese A. 1987. La presencia de cristales en los pelos de varias especies de *Nassauvia* (Compositae). Darwiniana 28 (1-4): 245-250.

Schroder J. K., Raschke L., Neher E. 1987. Voltage dependence of K+ channels in guard-cell protoplasts. Proceedings of the National Academy of Sciences 84: 4108-4112.

Solereder H. 1908. Systematic Anatomy of the Dicotyledons. Oxford: Claredon Press, 1104 pp.

Torres Morera L. 2001. Tratado de cuidados críticos y emergencias. Editora Arán, 3000 pp.

Zuloaga F., Morrone O., Belgrano M. 2008. Catálogo de Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Editora Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri, 3348 pp.

Zuloaga M., Morrone O., Belgrano M., Marticorena C. Marchesi E. 2013. Catálago de Plantas Vasculares del Cono Sur. http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/Flora.