

ANATOMIA FOLIAR COMPARADA DE LAS ESPECIES DEL GENERO *BULNESIA* (ZYGOPHYLLACEAE)

POR SUSANA D. GLASER DE BANUS¹

SUMMARY

In the present work, the foliar anatomy of the eight species of the genus *Bulnesia* has been studied. Several xeromorphic characters have been found such as: isolateral leaves with abundant palisade chlorenchyma, fibers and sclereids in all the species, except in those which present seasonal aphyllia, high lignification, abundant druses and polyedric crystals in some of them.

On the basis of the sclerenchyma they can be assigned to four groups: 1) *B. chilensis* Gay and *B. retama* (Hook.) Griseb.; 2) *B. foliosa* Griseb. and *B. schickendantzii* Griseb.; 3) *B. arborea* (Jacq.) Engler and *B. carrapo* Killip et Dugand; 4) *B. bonariensis* Griseb. and *B. sarmientoi* Griseb.; being the first three groups composed of closely related species as has been found also by other studies. *Bulnesia sarmientoi* has an outstanding position and *B. bonariensis* is intermediate between groups 2 and 3.

INTRODUCCION

El género *Bulnesia* Gay es típicamente sudamericano y consta de 8 especies con distribución disyunta de norte a sur encontrándose *B. arborea* (Jacq.) Engler en Colombia y Venezuela, *B. carrapo* Killip et Dugand en Colombia, *B. bonariensis* Griseb., *B. foliosa* Griseb. y *B. sarmientoi* Griseb. en Argentina, Bolivia y Paraguay, *B. retama* (Hook.) Griseb. en Argentina y Perú, *B. schickendantzii* Griseb. en Argentina y *B. chilensis* Gay en Chile. En Argentina se encuentra desde el límite norte hasta Mendoza (Engler u. Harms, 1931; Descole *et al.*, 1940; Poggio, 1977 b).

Se han realizado estudios de caracteres taxonómicos, cromosómicos, cromatografía de fenoles, electroforesis de proteínas y evolución (Comas *et al.*, 1979; Crisci *et al.*, 1979; Palacios y Hunziker, inéd.; Poggio, 1977 a, b, 1980).

En cuanto a estudios anatómicos del género *Bulnesia* y otros afines se pueden mencionar el trabajo sobre la anatomía del leño se-

¹ Laboratorio de Anatomía Vegetal, Depto. de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 1428 Núñez, Buenos Aires, Argentina.

cundario de las especies argentinas en la tribu *Zygophylleae* de Cozzo (1948), el estudio de la anatomía general de la familia *Zygophyllaceae* de Metcalfe y Chalk (1950) y los trabajos anatómicos sobre el género *Larrea* de A. M. Ragonese (1960) y de Morello (1955).

El presente trabajo de anatomía foliar comparada está orientado a ampliar los conocimientos sobre las ocho especies que componen el género *Bulnesia*.

MATERIALES Y METODOS

Se utilizó material fresco, material fijado en FAA y material de herbario previamente hidratado (*cfr. infra*).

Se diafanizaron folíolos por el método de Dizzeo de Strittmatter (1973), coloreándolos con safranina y verde rápido para estudiar la vascularización. Para la observación de la epidermis en detalle y para el recuento de estomas, se hicieron desprendimientos de la misma y sus caracteres superficiales fueron estudiados con el MEB².

Los cortes de folíolos, pecíolos de segundo orden, raquis y pecíolos de primer orden (Fig. 4 E) fueron hechos a mano alzada o con micrótopo, siempre en su porción media (excepto para obtener los cortes de la zona pulvinar del pecíolo de primer orden que se encuentra en la zona proximal del mismo). Se utilizaron las siguientes coloraciones: safranina diluída, safranina-verde rápido y violeta de cresilo (Dizzeo de Strittmatter, 1980). Los cortes sin vaciar fueron coloreados con sudán III (Johansen, 1940). Se probó la presencia de taninos en las estípulas siguiendo el método de Jensen (1962).

Los elementos xilemáticos y de sostén se observaron en macerados de pecíolo y raquis. Se utilizó luz polarizada para la observación de las paredes y de los cristales.

Los dibujos fueron realizados por la autora con el auxilio de un tubo de dibujo. Para representar los diversos tejidos en los esquemas se utilizaron los signos convencionales de Metcalfe y Chalk (1950) levemente modificados (Fig. 4 O).

Material estudiado

Bulnesia arborea: COLOMBIA: Península Guajira, Jaramillo Mejía, 750 (HNC); La Guajira, Saravia 2816 (US ex HNC); Dep. Atlántico, Dugand y Jaramillo 3297 (US ex HNC - NYBG); Dep. Magdalena, Municipio Valleduper, Acevedo Pinilla 21 (HNC); Bolívar, Romero - Castañeda 9714 (NYBG, ex HNC); Córdoba, Ver-

² Se agradecen los servicios del microscopio electrónico de barrido del CONICET.

dinal, Espinal y Pérez 290 (HNC); Dep. Atlántico, Dugand y Jaramillo 4183 (US ex HNC); Dep. Bolívar, Cartagena, J. H. Hunziker 9609 (BAFC). VENEZUELA: Carabobo, Maracay a Valencia, Burkart 16156 (SI); Maracay, Vogl 533 (US ex NYBG).

Bulnesia bonariensis: ARGENTINA: Tucumán, Dep. Trancas, Vipos, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9206 (BAFC); La Rioja, Dep. Gral. Belgrano, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9134 (BAFC); San Luis, Bajo de Velis, Pastore 109 (SI); San Luis, Bajo de los Vélez, Báez 44534 (LP); Córdoba, Sierra entre Santa Bárbara y Cuesta de Guasapampa, Kurtz 6778 (LP). PARAGUAY: Chaco Paraguayo, Rojas 8443 (SI).

Bulnesia carrapo: COLOMBIA: Tolima, Armero. García Barriga 7500 (HNC); Tolima, Little Jr. 7162 (US); Dep. Boyacá, Puerto Boyacá, Romero Castañeda y Jaramillo 3394 (HNC); Caldas, Duque y Jaramillo 2582 (HNC); Tolima, Armeso, Lugo 342 (HNC); Tolima, Honda, J. H. Hunziker 9618 (BAFC); Dep. Cundinamarca, J. H. Hunziker 9623 (BAFC); Dep. Cundinamarca, J. H. Hunziker 9622 (BAFC).

Bulnesia chilensis: CHILE: Prov. Atacama, zona interior: Panamericana entre Vallenar y Domeyko, Kausel 5131 (SI); Chile, Prov. Atacama, Panamericana a 17 km. al sur de Domeyko, Kausel 5148 (SI); Chile, Prov. Atacama, Dep. Freirina, Behn 36299 (LP); Chile, Prov. Atacama, Dep. Copiapó, Panamericana, 6 km. al N. de Paipote, Ricardi, Marticorena y Matthei 1471 (LP); Chile, Atacama, Dep. Huasco. Agua Amarga, Ricardi 2214 (LP).

Bulnesia foliosa: ARGENTINA: La Rioja, Dep. Gral. Ocampo, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9133 (BAFC); La Rioja, Dep. Gral. Ocampo, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9122 (BAFC); La Rioja, Dep. Independencia, Ruta Nac. 38, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9146 (BAFC); Tucumán, Dep. Trancas, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9202 (BAFC); Tucumán, Hicken 5353 (SI); Jujuy, Sta. Cornelia, Sierra de Sta. Bárbara, Spegazzini 11809 (LP).

Bulnesia retama: ARGENTINA: La Rioja, Punta de Llanos, Nicora 18566 (SI); San Luis, Alto Pencoso, Bruch Carette 49 (SI); San Luis, entre San Gerónimo y La Calera, Burkart 10702 (SI); San Luis, Dep. Capital, ruta 8, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9059 (BAFC); San Juan, camino de Mendoza a San Juan, Nicora 4305 (SI); San Juan, Calingasta, Debenedetti 5349 (SI); Catamarca, Castillón 100 (SI); Catamarca, Tinogasta, Scott de Birabén y M. Birabén 1056 (LP).

Bulnesia sarmientoi: PARAGUAY: Puerto Casado (Chaco), Rojas 1958 (SI); Salta, Dep. Orán, Hickman, Schreiter 29138 (SI); Salta, Dep. Rivadavia, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9222 (BAFC); Salta, Dep. Gral. José de San Martín, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9213 (BAFC); Formosa, Dep. Patiño, J. H. Hunziker, Naranjo y Palacios 9228 (BAFC); Formosa, Dep. Patiño, Monte Lindo, ruta 95, Palacios 471 (BAFC).

Bulnesia schickendantzii: ARGENTINA: Salta, Dep. Cafayate, Tres Cruces, Schreiter 28373 (SI); 11505 (SI); Salta, Cafayate, Rodríguez 1251 (SI); Salta, Valle Calchaquí, Río Salado, Castellanos (BA 46817); Catamarca, Dep. Belén, Quebrada de Belén, Ulibarri 330 (SI); Catamarca, Dep. Andalgalá, Hunziker, Naranjo y Palacios 9197 (BAFC); Catamarca, El Puesto, Castellanos, (BA 30/540); Catamarca, La Puntilla, Castellanos (BA 30/529); Catamarca, Los Nacimientos, Falcone y Castellanos (BA 67563); Tucumán, Dep. Tafí, Colalao del Valle, Giusti, Túrpe y Valla 3890 (BAA).

OBSERVACIONES

CARACTERES EXOMORFOLÓGICOS

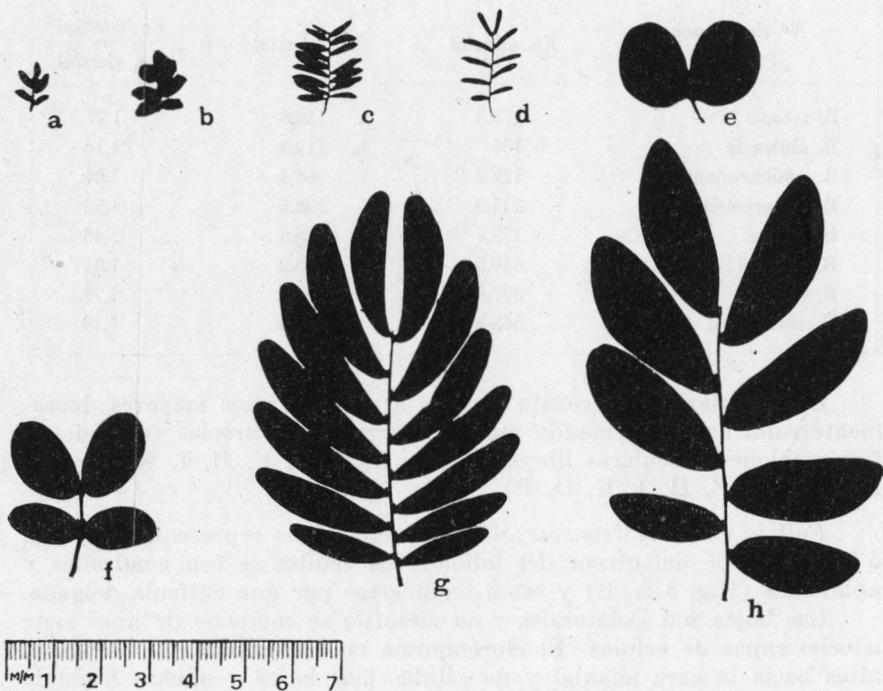
Bulnesia arborea, *B. bonariensis*, *B. carrapo* y *B. sarmientoi* son arbóreas y *B. chilensis*, *B. foliosa*, *B. retama* y *B. schickendantzii* son arbustivas, todas con ramas rígidas y leño muy duro. Las hojas son compuestas, de disposición opuesta y su tamaño es muy variable en las distintas especies (Lám. 1). Los folíolos, de 2 a 25, pueden ser alternos o subopuestos, llegando a opuestos en *B. sarmientoi* (Lám. 1 e). Por cada hoja hay dos estípulas triangulares o lineales, generalmente caducas. Los folíolos son oblongos, de borde liso, asimétricos, con tres nervios principales (Fig. 1 A, L, I; Fig. 2 C, I) que parten desde el raquis ramificándose en algunas especies muy tempranamente en dos o tres nervios secundarios importantes (Fig. 1 F; Fig. 2 D, P).

Las hojas en todo el género presentan pelos unicelulares, lisos y de extremos agudos, siendo *B. chilensis* y *B. retama* las especies más pilosas (Lám. 2 C, I); *B. arborea* y *B. carrapo* casi glabras.

La base del pecíolo está ensanchada, presenta pliegues y corresponde a la zona del pulvínulo, es decir, un hinchamiento en forma de almohadilla del pecíolo que está directamente involucrado en movimientos násticos de la hoja (Haberlandt, 1965). En este caso se trata del pulvínulo de primer orden o pulvínulo primario según Pantanelli (1905). Se encuentra un pulvínulo de segundo orden o pulvínulo secundario en cada peciólulo, responsable del movimiento de los folíolos, como puede apreciarse en los ejemplares de herbario, en los cuales es frecuente ver que los folíolos de las hojas se hallan con sus caras adaxiales en contacto. En el caso de *B. sarmientoi*, que posee folíolos sésiles, los pulvínulos de segundo orden se encuentran en la base de la lámina de los folíolos (Fig. 2 P, p; Fig. 4 K).

CARACTERES ANATÓMICOS

Folíolo en vista superficial. — Las células epidérmicas son poligonales de contornos leve a fuertemente ondulados (Fig. 1 B, D, G, J; Fig. 2 B, F, J, L) y están recubiertas por una cutícula que puede ser lisa o estriada (Lám. 2 A-H). Los estomas son de tipo anomocítico, se encuentran en ambas epidermis, con mayor densidad en la cara adaxial y están levemente hundidos con respecto a las células vecinas, debido a que éstas, a su vez, se hallan elevadas sobre la superficie total de la epidermis (Lám. 2 A-H). Esto no ocurre en *B. chilensis*, en la cual los estomas se encuentran casi al mismo nivel que las restantes células epidérmicas (Fig. 2 G).



LÁM. 1. — a - h. Aspecto externo de las hojas de las especies de *Bulnesia*. a: *B. retama*; b: *B. chilensis*; c: *B. bonariensis*; d: *B. schickendanzii*; e: *B. sarmientoi*; f: *B. foliosa*; g: *B. arborea*; h: *B. carrapo*.

Se ha realizado el recuento de estomas en las caras abaxiales y adaxiales de cinco ejemplares de cada especie para obtener un dato comparativo de la relación del número de estomas entre ambas epidermis por mm^2 , obteniéndose el siguiente resultado:

TABLA DE LA DENSIDAD DE ESTOMAS

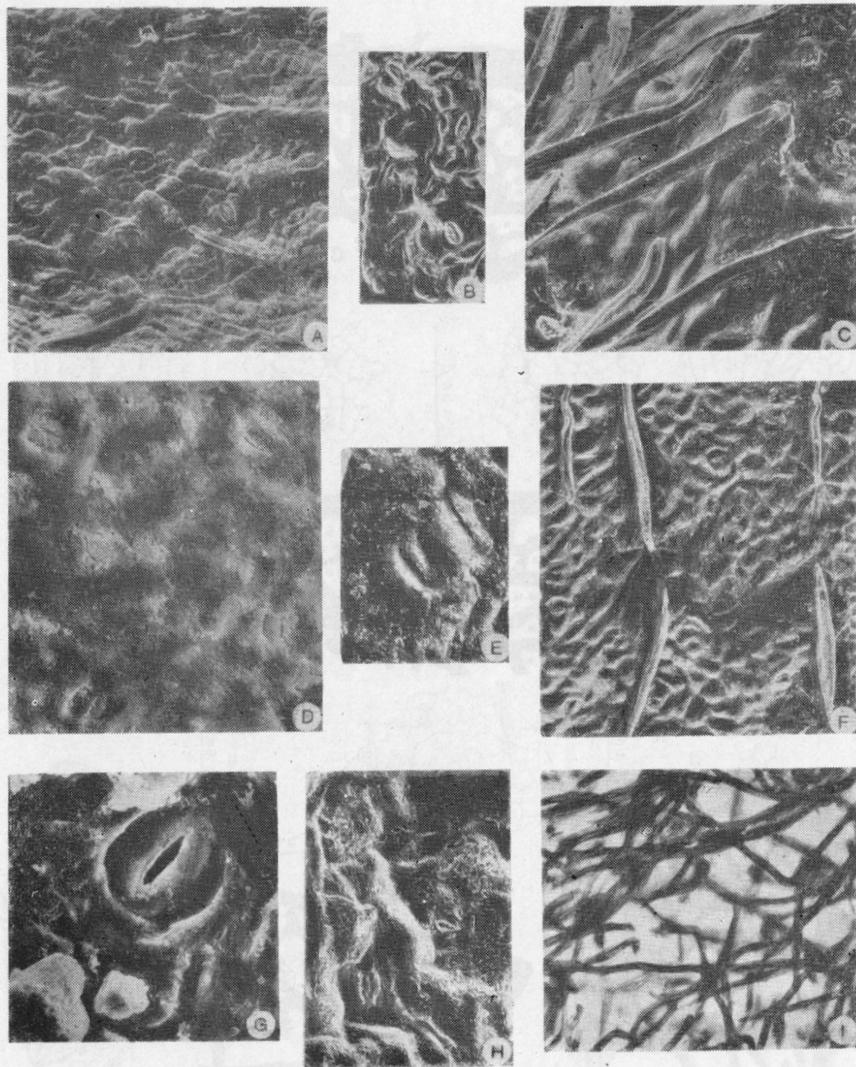
<i>Nº de estomas por mm^2</i>	<i>Ep. adaxial</i>	<i>Ep. abaxial</i>	$\frac{\text{Ep. adaxial}}{\text{Ep. abaxial}}$
B. retama	173,8	136,8	1,27
B. chilensis	136	119,4	1,14
B. schickendantzii	122,2	66,4	1,84
B. bonariensis	211,3	138,5	1,52
B. foliosa	172,7	118,3	1,46
B. arborea	459,5	253,2	1,81
B. carrapo	377,8	210,4	1,79
B. sarmientoi	563,8	474,4	1,19

La vascularización consta de tres a cinco nervios mayores densamente ramificados formando una red cerrada con aréolas reducidas y terminaciones vasculares libres (Fig. 1 A, C, E, F, H, I, K, L; Fig. 2 A, C, D, E, H, I, K, O, P).

Foliolo en corte transversal. — La epidermis representa entre un 5 % y un 8 % del grosor del foliolo. Sus células se ven cuadradas y aplanadas (Fig. 3 A, B) y están recubiertas por una cutícula delgada.

Las hojas son isolaterales y su mesofilo se compone de unas siete u ocho capas de células. El clorénquima en empalizada es de células altas hacia la cara adaxial y de células más bajas y anchas hacia la cara abaxial. En su porción media y alrededor de los haces el mesofilo está constituido por células isodiamétricas de tamaños variables, siempre con cloroplastos (Fig. 3 A, B). Hay drusas en el mesofilo y cristales poliédricos acompañando a las venas principales (Fig. 3 A, F, H, I, L). Las sustancias lipídicas o resinosas se encuentran distribuidas en forma de finas gotas en las células del mesofilo de algunas especies.

Estípulas en corte transversal. — Las estípulas de todas las especies estudiadas presentan abundantes pelos en sus epidermis. En algunas especies se observó la presencia de un súber subepidérmico, a veces con taninos. En su parénquima se observaron sustancias resinosas y drusas. La vascularización de las estípulas es muy variable (Fig. 3 N, O, P).



LÁM. 2. — A-H. Observaciones de epidermis con microscopio electrónico de barrido. *B. sarmientoi*. A: epidermis abaxial, cutícula lisa, $\times 300$; G: detalle de un estoma, $\times 1500$; *B. retama*. B: epidermis adaxial, cutícula estriada, $\times 300$; C: epidermis abaxial con pelos, $\times 300$; *B. carrapo*. D: epidermis adaxial, cutícula lisa, $\times 600$; *B. arborea*. E: epidermis abaxial, detalle de un estoma, $\times 700$; *B. foliosa*. F: epidermis abaxial con pelos y cutícula estriada, $\times 150$; *B. bonariensis*. H: epidermis adaxial, cutícula estriada, $\times 300$; *B. chilensis*. I: microfotografía óptica de la epidermis abaxial con pelos. $\times 100$.

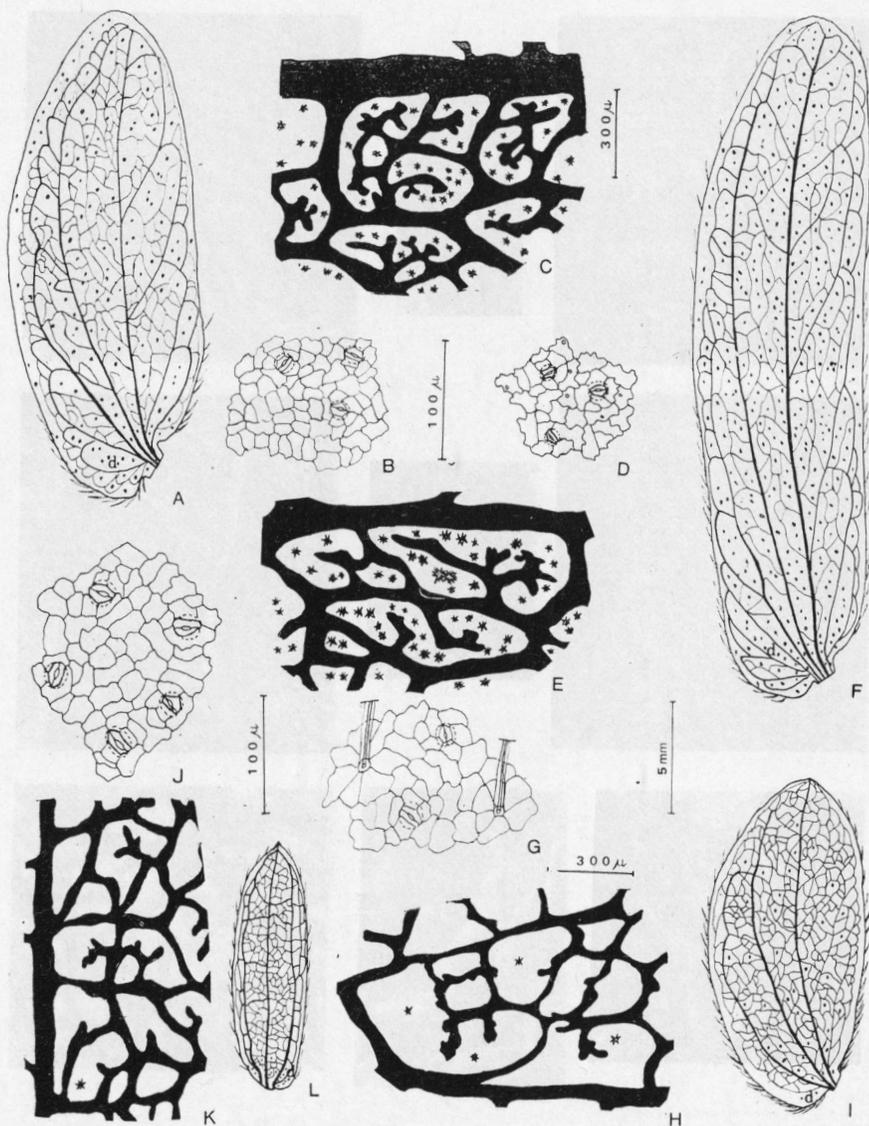


FIG. 1. — Venación en folíolos diafanizados y epidermis. *B. carrapo*. A: folíolo; B: epidermis; C: venación, aréolas con terminaciones libres; *B. arborea*. D: epidermis; E: venación con aréolas con terminaciones libres; F: venación del folíolo; *B. foliosa*. G: epidermis; H: detalle de venación; I: venación del folíolo; J-L: *B. bonariensis*. J: epidermis; K: detalle de venación; L: venación del folíolo; d: drusas.

MATERIAL DISOCIADO

En los macerados de raquis y pecíolo se ha podido observar que los elementos vasales presentan perforaciones simples levemente oblicuas y puntuaciones areoladas de disposición alterna (Fig. 3 C). Las fibras son de paredes gruesas, puntuaciones algo rebordeadas y extremos aguzados (Fig. 3 D). Las esclereidas son de formas variadas y algunas contienen cristales poliédricos de la misma forma como el parénquima cristalífero (Fig. 3 E, F, G, H, I, J).

CARACTERES ESPECÍFICOS DE INTERÉS TAXONÓMICO

El carácter que permite asociar las especies estudiadas en cuatro grupos es la presencia o ausencia de elementos de sostén en los haces vasculares de las diversas partes de las hojas:

- a) Sin ningún tejido de sostén o con tejido colenquimatoso:
B. chilensis y *B. retama* (Fig. 3 M; Fig. 4 F, H).
- b) Con tejido colenquimatoso en las venas de los folíolos y fibras en el haz vascular del pecíolo y del raquis:
B. foliosa y *B. schickendantzii* (Fig. 3 K; Fig. 4 G, L).
- c) Con tejido colenquimatoso y excepcionalmente algunas fibras del lado del floema en las venas de los folíolos y grupos de fibras unidos por grupos de esclereidas formando un cilindro completo de tejido mecánico compuesto (Haberlandt, 1965) alrededor del haz vascular del raquis y del pecíolo:
B. bonariensis y *B. sarmientoii* (Fig. 4 I, M, N).
- d) Fibras tanto del lado del xilema como del lado del floema en las venas de los folíolos y grupos de fibras unidos por grupos de esclereidas alrededor del haz vascular del raquis y del pecíolo:
B. arborea y *B. carrapo* (Fig. 3 L; Fig. 4 B, C).

Hay que hacer notar que en los tres últimos grupos no se encuentran ni fibras ni esclereidas en la región pulvinar del pecíolo (Fig. 4 A, D), sino un tejido colenquimatoso y excepcionalmente, elementos fibrosos aislados, tal como indica Haberlandt (1965) que cabe esperar para permitir la flexibilidad del órgano.

Dentro de los grupos mencionados se pueden observar además ciertas características específicas:

Grupo a. — Las dos especies que lo integran son muy semejantes. Hay sólo leves diferencias; *B. chilensis* posee cutícula lisa mientras que la de *B. retama* es estriada (Lám. 2 B). En el mesofilo de *B. retama* se encuentra un estrato de clorénquima en empalizada de células altas en la cara adaxial y en *B. chilensis* esta capa de células

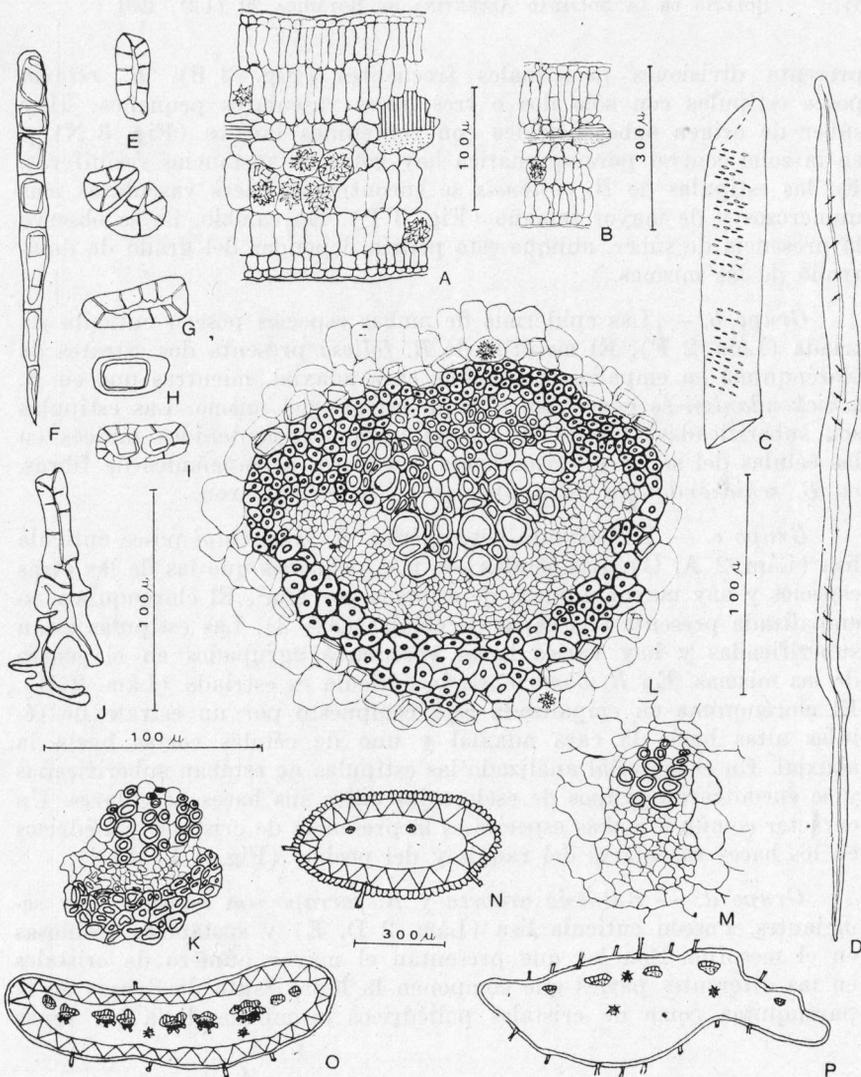


FIG. 3. — A-B: Detalle del mesofilo en corte transversal del folíolo. A: *B. arborea*; B: *B. chilensis* con capa de células del mesofilo con divisiones periclinales en la cara adaxial; C-J: elementos de conducción y de sostén del raquis y del pecíolo; C-F: *B. arborea*. C: elemento vascular; D: fibra; E: esclereidas; F: hilera de células parenquimáticas cristalíferas; G-H: *B. bonariensis*. G: esclereida; H: célula parenquimática cristalífera; *B. carrapo*. I: esclereida con cristales poliédricos; *B. sarmiento*. J: esclereida; K-M: cortes transversales de haces vasculares del folíolo. K: *B. schickendantzii*; L: *B. arborea*; M: *B. retama*; N-P: cortes transversales de estípulas. N: *B. retama*; O: *B. arborea*; P: *B. chilensis*. El simbolismo utilizado como en la figura 4.

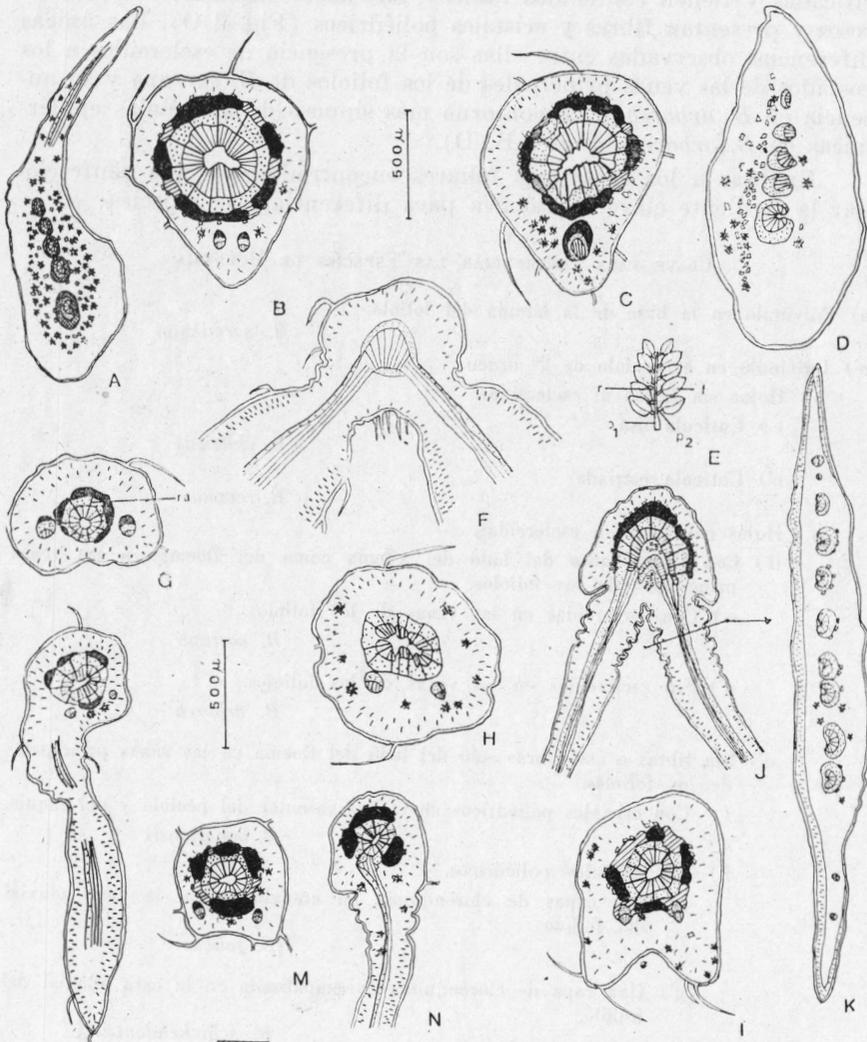
presenta divisiones periclinales frecuentes (Fig. 3 B). *B. retama* posee estípulas con sólo dos o tres haces vasculares pequeños. Hay súber de origen subepidérmico con contenidos tánicos (Fig. 3 N) y en la zona central parenquimática hay gotas de sustancias resiníferas. En las estípulas de *B. chilensis* se encontraron haces vasculares más numerosos y de mayor tamaño (Fig. 3 P). En cambio, no se observó la presencia de súber, aunque esto podría depender del grado de desarrollo de las mismas.

Grupo b. — Las epidermis de ambas especies poseen cutícula estriada (Lám. 2 F). El mesófilo de *B. foliosa* presenta dos estratos de clorénquima en empalizada hacia la cara adaxial, mientras que en *B. schickendantzii* se encuentra sólo un estrato del mismo. Las estípulas son suberificadas; las de *B. foliosa* presentan contenidos tánicos en las células del súber y varios haces vasculares acompañados de fibras, en *B. schickendantzii* estas últimas no se encontraron.

Grupo c. — Es bastante heterogéneo. *B. sarmientoi* posee cutícula lisa (Lám. 2 A, G). Las células son más pequeñas que las de las otras especies y hay mayor número de estomas por mm². El clorénquima en empalizada presenta seis capas de células (3 + 3). Las estípulas están suberificadas y hay varios haces vasculares agrupados en el centro de las mismas. En *B. bonariensis* la cutícula es estriada (Lám. 2 H). El clorénquima en empalizada está compuesto por un estrato de células altas hacia la cara adaxial y uno de células cortas hacia la abaxial. En el material analizado las estípulas no estaban suberificadas y se encontraron grupos de esclereidas entre sus haces vasculares. Un carácter común a ambas especies es la presencia de cristales poliédricos en los haces vasculares del raquis y del pecíolo (Fig. 4 I, M, N).

Grupo d. — *Bulnesia arborea* y *B. carrapo* son especies muy semejantes. Poseen cutícula lisa (Lám. 2 D, E) y sustancias resinosas en el mesófilo. Son las que presentan el mayor número de cristales en las diferentes partes que componen la hoja; tanto de drusas en el parénquima como de cristales poliédricos acompañando a las venas

FIG. 4. — Pulvínulos, raquis y pecíolo en corte transversal: *B. carrapo*. A: pecíolo de 2º orden; B: raquis; *B. arborea*. C: raquis; D: pecíolo de 2º orden; E: esquema de una hoja tipo con pecíolos de 1º y 2º orden algo exagerados; *B. retama*. F: raquis con pecíolos de 2º orden; *B. foliosa*. G: raquis; *B. chilensis*. H: raquis; *B. sarmientoi*. I: pecíolo; J: raquis en corte transversal con pulvínulos de 2º orden en corte longitudinal; K: pulvínulo de 2º orden en corte transversal; *B. schickendantzii*. L: raquis con pulvínulo de 2º orden; *B. bonariensis*. M: pecíolo de 1º orden; N: raquis con pulvínulo de 2º orden; O: símbolos según Metcalfe y Chalk (1957) modificados; f: folíolo; p₁: pecíolo y pulvínulo de 1º orden; p₂: pecíolo y pulvínulo de 2º orden; r: raquis.



- | | | |
|------------|---------------|------------------|
| PARENQUIMA | ESCLEREIDAS | DRUSA: CRIST POL |
| SUBER | COLENQUIMA | CLOREQ ESP |
| | CLOREQ en EMP | XILEMA |
| | | FLOEMA |
| | | FIBRAS |

principales (Fig. 3 A, L; Fig. 4 A-D). El tejido de sostén está bien desarrollado (Fig. 3 L; Fig. 4 B, C). Las estípulas están suberificadas y tienen contenidos tánicos; sus haces vasculares son numerosos y presentan fibras y cristales poliédricos (Fig. 3 O). Las únicas diferencias observadas entre ellas son la presencia de esclereidas a los costados de las venas principales de los folíolos de *B. carrapo* y su ausencia en *B. arborea* y un contorno más sinuoso de las células epidérmicas en *B. arborea* (Fig. 1 B, D).

En base a los caracteres foliares encontrados se pudo confeccionar la siguiente clave dicotómica para diferenciar las especies:

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES DE BULNESIA

- a) Pulvínulo en la base de la lámina del folíolo. *B. sarmientoi*
- a') Pulvínulo en el pecíolo de 2º orden.
- b) Hojas sin fibras ni esclereidas.
- c) Cutícula lisa. *B. chilensis*
- c') Cutícula estriada. *B. retama*
- b') Hojas con fibras o esclereidas.
- d) Con fibras tanto del lado del xilema como del floema en las venas principales de los folíolos.
- e) Con esclereidas en las venas de los folíolos. *B. carrapo*
- e') Sin esclereidas en las venas de los folíolos. *B. arborea*
- d') Sin fibras o con fibras sólo del lado del floema en las venas principales de los folíolos.
- f) Con cristales poliédricos en el haz vascular del pecíolo y del raquis. *B. bonariensis*
- f') Sin cristales poliédricos.
- g) Dos capas de clorénquima en empalizada en la cara adaxial del folíolo. *B. foliosa*
- g') Una capa de clorénquima en empalizada en la cara adaxial del folíolo. *B. schickendantzii*

DISCUSION

Del estudio anatómico de las hojas del género *Bulnesia* resulta la formación de cuatro grupos compuestos por dos especies cada uno. Los grupos a) *B. chilensis* - *B. retama*, b) *B. foliosa* - *B. schicken-*

dantziü y d) *B. arborea* - *B. carrapo* coinciden con los tres grupos fenólicos bien definidos obtenidos mediante la aplicación de técnicas de taxonomía numérica, utilizando 43 caracteres morfológicos (Crisci *et al.*, 1979).

Bulnesia arborea y *B. carrapo* también serían muy afines por análisis cromatográficos, ya que los cuatro compuestos fenólicos que posee *B. carrapo* están todos presentes en *B. arborea* (Poggio, 1980). Mediante electroforesis de proteínas seminales se halló que los pares de especies *B. arborea* - *B. carrapo* y *B. foliosa* - *B. schickendantziü* forman grupos de especies por sí mismos en el análisis de agrupamiento, siendo el último el par de especies el que presenta los electroforegramas más similares (Comas *et al.*, 1979). El par formado por *B. chilensis* y *B. retama* se separa fácilmente de los demás por sus caracteres anatómicos, esta última no posee ningún compuesto fenólico en común con las demás especies estudiadas (Poggio, 1980) y presenta los cromosomas de mayor tamaño y el cariotipo más asimétrico (Poggio, 1977 a). En ambos trabajos *B. chilensis* no ha sido estudiada.

Como fuera mencionado anteriormente, *B. sarmientoi* y *B. bonariensis* forman un par muy heterogéneo. La primera especie se diferencia de las demás por sus hojas opuestas bifolioladas, la ubicación del pulvínulo de segundo orden en la base de la lámina de los folíolos, la proporción mucho mayor de clorénquima en empalizada, las células más pequeñas y el mayor número de estomas por mm² de epidermis. Esta posición aislada de *B. sarmientoi* ha sido encontrada en todos los estudios realizados (Cozzo, 1948; Poggio, 1977 a, b, 1980; Comas *et al.*, 1979; Crisci *et al.*, 1979).

La especie *B. bonariensis* resulta intermedia entre los grupos *b* y *d*. Con *B. arborea*, *B. carrapo* y *B. sarmientoi* comparte la presencia de esclereidas y cristales poliédricos en los haces vasculares del raquis y del pecíolo, siendo estas cuatro especies las de hábito arbóreo. Las especies arbustivas carecen de esclereidas. Considerando los caracteres de los folíolos se asemeja a las especies del grupo *b*, especialmente a *B. schickendantziü* por la cutícula estriada, la ausencia de fibras en los haces vasculares del folíolo y por presentar un estrato de clorénquima en empalizada hacia la cara adaxial.

Bulnesia bonariensis sería una especie tetraploide con $2n = 52$ diferenciándose así de las otras seis especies estudiadas que mostraron ser diploides con $2n = 26$ (Poggio, 1977 a). No ha podido diferenciarse de *B. foliosa* y *B. schickendantziü* por los caracteres anatómicos del leño secundario (Cozzo, 1948). En cambio, ha sido hallada en una posición intermedia entre las especies del norte y la mayoría de las argentinas por Comas *et al.* (1979) y por Crisci *et al.* (1979).

Bulnesia crece en regiones áridas, por lo tanto, no es extraño encontrar que sus hojas presenten caracteres xeromórficos, es decir, de protección contra la desecación (Seddon, 1974). Por ejemplo hay una gran proporción de clorénquima en empalizada con una vascularización densa, cuya relación ha sido estudiada por Wylie (1939). El gran desarrollo del tejido en empalizada, las hojas isolaterales y la consiguiente disminución de los espacios intercelulares son caracteres comúnmente reconocidos como xeromórficos (Shields, 1950; Morello, 1955). También es posible que la pobreza del suelo influya en la aparición de ciertos caracteres como la alta lignificación y la abundancia de esclerénquima que conducen a la esclerofilia (Beadle, 1966). El caso extremo de adaptación lo constituyen *B. chilensis* y *B. retama* cuyas hojas son efímeras, asumiendo el tallo la función asimiladora. Estas dos especies son consideradas como las más modernas y evolucionadas (Crisci *et al.*, 1979). En las especies que conservan las hojas, salvo en casos de extrema aridez, la acción de los pulvínulos permite que las hojas se plieguen durante las horas de mayor radiación solar, disminuyendo así la superficie foliar expuesta. Las hojas se pliegan poniendo en contacto las caras adaxiales de los folíolos en donde se encuentra el mayor número de estomas, estando la cara abaxial expuesta generalmente cubierta de pelos.

Se concluye que los caracteres anatómicos darían un elemento más de juicio para encontrar las relaciones taxonómicas entre las ocho especies del género estudiado.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece especialmente a la Dra. Elena Ancibor por su apoyo y consejos constantes, sin cuya ayuda no hubiera sido posible la realización del presente trabajo, al Dr. Juan H. Hunziker, al Ing. Ramón A. Palacios y al Lic. Carlos A. Naranjo por el aporte de material de herbario y fijado, coleccionado e identificado por ellos, por la sugerencia del tema y por los datos ecológicos y sistemáticos suministrados. También se agradece a los curadores de los herbarios del Instituto Darwinion, de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata y del Museo Argentino B. Rivadavia de Buenos Aires, las facilidades otorgadas para la consulta de material.

BIBLIOGRAFIA

- BEADLE, N. C. W. 1966. Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian Flora and Vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* 47 (6): 992-1007.
- COMAS, C., J. H. HUNZIKER & J. V. CRISCI. 1979. Species relationships in *Bulnesia* as shown by seed protein electrophoresis. *Biochem. System. and Ecol.* 7: 303-308.
- COZZO, D. 1948. Anatomía de leño secundario de las especies argentinas de la tribu *Zygophylleae* (Zigofiláceas). *Revista Inst. Invest. Ci. Buenos Aires. Bot.* 1 (3): 57-85.
- CRISCI, J. V., J. H. HUNZIKER, R. A. PALACIOS and C. A. NARANJO. 1979. A numerical-taxonomic study of the genus *Bulnesia* (Zygophyllaceae): cluster analysis, ordination and simulation of evolutionary trees. *Am. Jour. Bot.* 66 (2): 133-140.
- DESCOLE, H. R., C. A. O'DONNELL y A. LOURTEIG. 1940. Revisión de las Zigofiláceas argentinas. *Lilloa* 5: 257.
- DIZZO DE STRITTMATTER, C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15 (1): 126-129.
- . 1980. Coloración con "Violeta de Cresyl". *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 273-276.
- ENGLER, A. und H. HARMS. 1931. *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 2º Aufl. Band 19 a. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann.
- HABERLANDT, G. 1965. *Physiological plant anatomy*. Today & Tomorrow's Book Agency. New Delhi.
- JENSEN, W. A. 1962. *Botanical histochemistry principles and practice*. W. M. Freeman and Co. San Francisco.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company Inc. N. Y. and London.
- METCALFE, C. R. and L. CHALK. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford. At the Clarendon Press.
- MORELLO, J. 1955. Estudios botánicos en las regiones áridas de la Argentina. Ambiente, morfología y anatomía de cuatro arbustos resinosos de follaje permanente del Monte. *Revista Agr. Noroeste Argentino* 1 (3): 301-370.
- PANTANELLI, E. 1905. Anatomía fisiológica delle "Zygophyllaceae", *Atti della Società Nat. et. Mat. di Modena* 4 Serie II, anno 33 (1900): 3-181.
- PALACIOS, R. A. y J. H. HUNZIKER. Taxonomía del género *Bulnesia* (Zygophyllaceae) (inéd.).
- POGGIO, L. 1977 a. Estudios cromosómicos en *Bulnesia*, *Pintoa*, *Porlieria*, *Plectrocarpa* y *Sericodes* (Zygophyllaceae). *Darwiniana* 21 (1): 139-151.
- . 1977 b. Cromosomas, contenido de ADN y cromatografía de compuestos fenólicos en *Bulnesia* y géneros afines (Zygophyllaceae). Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina (inédita).
- . 1980. Cromatografía de compuestos fenólicos en el género *Bulnesia*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 103-114.
- RACONESE, A. M. 1960. Estudio anatómico de las especies argentinas de *Larrea* (Zygophyllaceae). *Revista Invest. Agr. Buenos Aires* 14 (4): 355-370.
- SEDDON, G. 1974. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. *Biol. Jour. Linn. Soc.* 6: 65-87.
- SHIELDS, L. M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16: 399-447.
- WYLIE, R. B. 1939. Relations between tissue organization and vein distribution in dicotyledon leaves. *Am. Jour. Bot.* 26: 219-225.