

BOLETIN DE LA SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTANICA 26(2-4): 1988 278

HOJAS DE *GEOFFROEA DECORTICANS* (LEGUMINOSAE)
I -- ARQUITECTURA Y ANATOMIA NODAL

Por LILIA MARIA MALLA y MARIA BEATRIZ MUJICA¹

SUMMARY

Leaf architecture and nodal anatomy were studied in *Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. et Arn.) Burkart. Three types of leaves have been observed: unifoliolate forms, mainly in plantlets and root-suckers, primary plurifoliolate leaves in macroblasts and secondary plurifoliolate leaves in brachyblasts. All types have proleptic stipules, differing in morphology, texture and persistence. They are partially fused with a small phyllopodium where they leave, after abscission, two scars on each side of the petiole scar. Nodes are trilacunar with three traces, the two lateral giving out branches to the stipules, before joining with the median in the upper end of the phyllopodium. Leaf architecture is the same in primary and secondary plurifoliolate leaves, but there are some differences in the unifoliolate leaf.

INTRODUCCION

El "chañar", *Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. et Arn.) Burkart, es una *Leguminosae Papilionoideae* que ha sido ubicada por Burkart (1949) en la tribu *Dalbergieae*. Es un árbol o arbusto xerófilo de amplia distribución en nuestro país siendo su límite austral los 41° de latitud sur (Burkart, 1952).

En el curso de un estudio tendiente a obtener información básica sobre esta especie, se identificaron tres formas foliares con sus respectivas estípulas: hojas unifolioladas y hojas plurifolioladas primarias y secundarias. Se hallaron diferencias morfológicas y anatómicas no informadas en la literatura.

Burkart (1949, 1952, 1967a) describe la morfología de las hojas compuestas que se disponen sobre braquiblastos, sin referirse a las estípulas, y cita la presencia de glándulas marginales. Pyykkö (1966), al describir la anatomía de un folíolo, cita también la presencia de glándulas y señala dos tipos de hojas: prima-

¹ Departamento de Agronomía, Universidad Nacional del Sur, Altos del Palihue, 8000 Bahía Blanca.

rias alternas sobre brotes largos y secundarias rosuladas sobre brotes cortos; no hace mención de las hojas unifolioladas ni de las estípulas. La venación de esta especie no ha sido descripta. Hickey y Wolfe (1975) dan la venación pinnada con disposición broquidódroma de las venas secundarias y presencia de estípulas para el orden Fabales. Weyland (1968), al describir la venación de *Dalbergieae*, cita a *G. superba*.

Esta contribución tiene como objeto describir en detalle la arquitectura foliar de las tres formas antes citadas, incluídas las estípulas, y la anatomía nodal, necesaria para interpretar la vascularización de estas últimas. Se estima que los datos originales que se aportan pueden ser de utilidad a los trabajos taxonómicos botánicos y paleobotánicos.

MATERIAL Y METODO

El material utilizado se obtuvo de ejemplares adultos, rebrotes radicales y plántulas de *G. decorticans*. Algunas de estas últimas fueron recolectadas en el campo y otras resultaron de la germinación en el laboratorio.

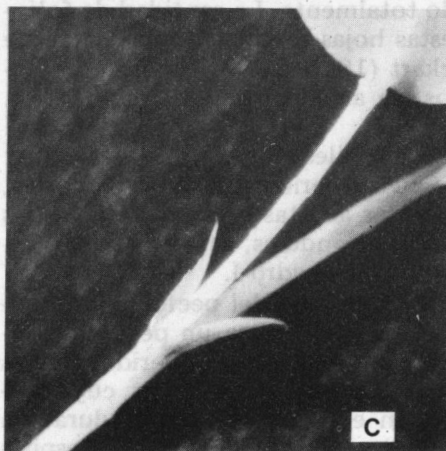
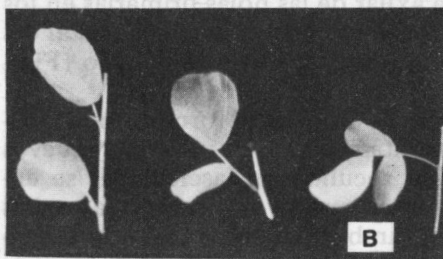
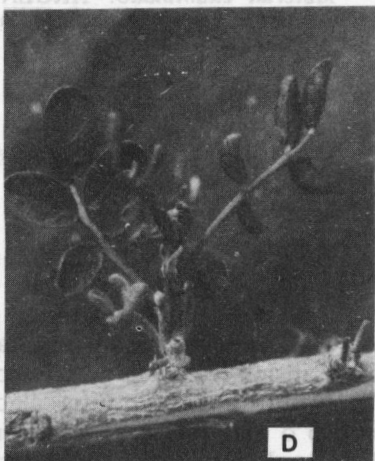
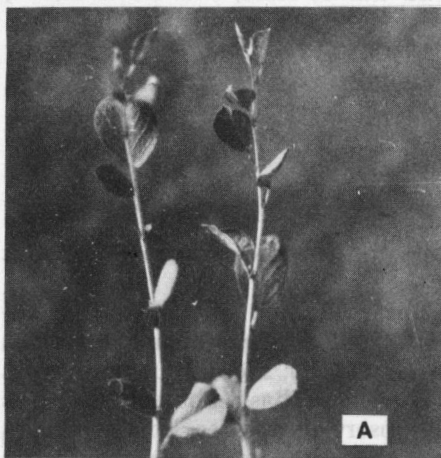
Todo el material se fijó en FAA. Se diafanizaron hojas y tallitos (Foster, 1949; Dizeo de Strittmatter, 1973). Se hicieron cortes seriados de tallo a mano alzada y con micrótopo de plano inclinado, los que se decoloraron con hipoclorito de sodio y se tiñeron con safranina-fast green.

Los dibujos se realizaron utilizando un microscopio estereoscópico Wild M5 y un microscopio Wild M20, ambos con tubo de dibujo. En los esquemas se utilizaron los signos convencionales de Metcalfe y Chalk (1950).

Las fotografías en las Figs. 3 A, D y 4 A, se obtuvieron proyectando los preparados directamente sobre papel fotográfico (Dilcher, 1974). Las de las Figs. 3 B, C, E y 4 B-D se tomaron con un fotomicroscopio Zeiss II.

Para la descripción de la arquitectura foliar se siguieron la terminología y el ordenamiento de Hickey (1974; 1979); la misma terminología se utilizó para las estípulas aunque este autor no las menciona en dichos trabajos.

Fig. 1.— Detalles de los tres tipos de hojas. A: plántulas con hojas unifolioladas; B: hojas unifolioladas y de transición, con dos y tres folíolos; C: estípulas y glándulas en una hoja unifoliolada; D: hojas plurifolioladas primarias con sus estípulas sobre un macroblasto joven en crecimiento; E: hojas plurifolioladas secundarias y braquiblastos con cicatrices.



10 mm : A, B, D, E.

1 mm : C.

Material examinado: ARGENTINA. Buenos Aires, Pdo. Bahía Blanca, Bahía Blanca, García, Mocchi y Tumini, 28-X-82 (BB 3913); Talmón, 13-X-84 (BB 4096); Pdo. Tornquist, Nueva Roma, Mújica y Malla, 20-X-82 (BB 3914, 3915).

OBSERVACIONES

A - Caracteres morfológicos

Se observan tres tipos de hojas: unifolioladas y plurifolioladas primarias y secundarias.

Las unifolioladas alternas se desarrollan en las plántulas en un número variable desde 1 hasta 16 (Fig. 1 A). Se encuentran formas de transición con 2 y 3 folíolos (Fig. 1 B), a continuación de las hojas unifolioladas o intercaladas entre ellas, hasta aparecer las hojas con 5 o más folíolos. También se observan, a veces, hojas unifolioladas y de transición en los rebrotes radicales y en la base de ramitas nuevas que se originan en la yema axilar de las hojas primarias en los macroblastos. El único folíolo se articula con el extremo distal del pecíolo por medio de un peciólulo muy corto y pulvinado (Figs. 1 C y 4 A).

Las hojas plurifolioladas primarias alternas se forman en los macroblastos de plantas jóvenes y adultas (Fig. 1 D) y de los renuevos radicales. Las hojas plurifolioladas secundarias fasciculadas se encuentran en braquiblastos persistentes que se originan en las axilas de las hojas primarias y que dan también origen a las inflorescencias (Fig. 1 E). Estos dos últimos tipos de hojas son muy semejantes una vez que se han expandido totalmente. La cantidad de folíolos y las medidas obtenidas en estas hojas se encuentran dentro de los rangos mencionados por Burkart (1949, 1952, 1967a). Los peciólulos, muy cortos, pulvinados, se articulan con el raquis (Fig. 2E), siendo los folíolos caedizos.

Todas las hojas poseen glándulas sésiles (Figs. 1 C y 4 C), muy abundantes en las hojas unifolioladas y primarias de los rebrotes, algo menos en las primarias de plantas adultas y escasas o ausentes en las secundarias. La posición de las glándulas, así como otros caracteres morfológicos, se presentan en el Cuadro I.

Los tres tipos de hojas poseen en la base del pecíolo un pulvínulo muy corto, primario, que se articula sobre un pequeño filopodio de aproximadamente 1 mm al cual están adheridas por la base dos estípulas laterales (Figs. 1 C y 2 A, B, D). Estas, cuyos caracteres morfológicos se resumen en el Cuadro I, tienen duración variable; son persistentes en las hojas unifolioladas, caen después de la expansión total en las primarias y antes del despliegue en las secundarias, donde son difíciles de ver. La abscisión de las dos

CUADRO 1: CARACTERES MORFOLÓGICOS DE LAS HOJAS Y ESTÍPULAS

Caracteres observados		Hojas		Estípulas				
		Unifolioladas	Plurifolioladas lrias. y 2rias.	De hoja unifoliolada	De hoja plurifoliolada lria.	De hoja plurifoliolada 2ria.		
A N I M A L	Forma	Elíptica a abovada ancha, simétrica. Relación l/a: 1,5:1	Oblonga a elíptica, simétrica. Relación l/a: 2:1	Ovado-triangular, asimétrica, C Ad: cóncava, C Ab: cóncava.	Triangular, asimétrica, Cs Ads: cóncavas, C Ab: plana a cóncava.	Elíptica, asimétrica, Cs Ads cóncavas, C Ab cóncava.		
	Apice	Obtuso a redondeado, a veces emarginado, con glándula.	Emarginado a obtuso, sin glándula.	Agudo con glándula.	Atenuado, sin glándula.	Redondeado, sin glándula.		
	Base	De redondeada a obtusa normal.	Ligeramente asimétrica, de redondeada a obtusa normal.	Ancha	Ancha	Truncada		
	Margen	Entero	Entero	Dentado a aserrado, claramente glandular.	Entero	Entero		
	Textura	Cartácea	Cartácea	Membranácea	Membranácea	lros. estadios: carnosos, adultas: coriácea.		
	Pelos	Glabras	Pubescentes en ambas caras	En la base de la C Ad y en seno de los dientes.	En el margen, en la base de la arista Ad y en las Cs Ads.	En la arista y en toda la C Ab. lros. estadios: muy pubescentes, adultas: casi glabras.		
Posición de las glándulas		Peciolar Acropeciolar Basilaminar Apical Marginal	Peciolar Marginal En el raquis Raro en los peciólulos	En el ápice y en el ápice de los dientes	sin glándulas	sin glándulas		
MEDIDAS EN mm		lámina	l	12 a 23	5 a 20	2,5 a 3,2	2,2 a 3,8	1,1 a 2,1
			a	7 a 15	3 a 10	1,4 a 1,9	0,7 a 1,2	1,1 a 1,5
		Peciólulo	l	5 a 9	4 a 9	--	--	--
			l	0,53 a 0,93	0,66 a 1,06	--	--	--
			a	0,79 a 0,93	0,66 a 0,79	--	--	--

l: largo; a: ancho; C: cara; Cs: caras; Ad: adaxial; Ads: adaxiales; Ab: abaxial.

últimas se produce en el extremo distal del filopodio dejando en éste dos cicatrices triangulares que rodean lateralmente a la cicatriz dejada por el pulvínulo al caer las hojas. En los braquiolastos, donde los filopodios se agrupan en forma arrositada, las cicatrices de las estípulas y pulvínulos son muy notables (Figs. 1 E y 2 C). Se hallan formas de transición entre los tres tipos de estípulas. En todos los casos actúan como protectoras de los primordios foliares en la yema, teniendo desarrollo claramente proléptico.

B - Anatomía nodal

Las secciones transversales de los macroblastos (Fig. 2 F) y de la zona apical de los braquiblastos, donde hay todavía estructura primaria, revelan la presencia de un nudo trilacunar y tres trazas foliares. La traza mediana penetra íntegra al peciolo; las laterales, después de dar en el filopodio de una a tres ramas externas para las estípulas, se unen a la traza mediana inmediatamente antes de la articulación con el pulvínulo (Fig. 2 A-D).

C - Caracteres de venación

Hojas plurifolioladas primarias y secundarias. No se encuentran diferenciadas entre ellas. Hoja compuesta, pinnada, de disposición impar y de disección pinnada una vez. Venación pinnada camptódroma broquidódroma con vena primaria fuerte (4%) de recorrido derecho no ramificado. Venas secundarias en número de 5 a 6 pares alternos que emergen de la primaria con ángulo agudo angosto; ángulos de divergencia casi uniformes excepto en el par de secundarias basales que a veces emergen con ángulo agudo (de moderado a ancho); el grosor relativo es moderado, el recorrido es recto curvándose abruptamente al llegar al margen, donde forman ojales al unirse a secundarias superadyacentes en ángulos que varían y algunas encerradas por arcos secundarios de 3° y 4°. Venas intersecundarias compuestas (Fig. 3 A).

Las venas terciarias emergen de las secundarias tanto del lado admedial como exmedial con ángulos que varían; no se observa la forma AO; forman un modelo reticulado al azar. Las venas cuaternarias tienen tamaño fino y trayectoria relativamente orientada al

Fig. 2.— A-D, vascularización de la base foliar y estípulas de: A, hoja plurifoliolada primaria; B, hoja plurifoliolada secundaria en sus primeros estadios; C, después de la abscisión de las estípulas (f, filopodio; e, cicatrices de las estípulas); D, hoja unifoliolada; E, base de folíolo con peciólulo pulvinado de una hoja plurifoliolada secundaria mostrando un solo rastro foliar; F, corte transversal de un macroblasto (1, traza mediana; 2, 2', trazas laterales).

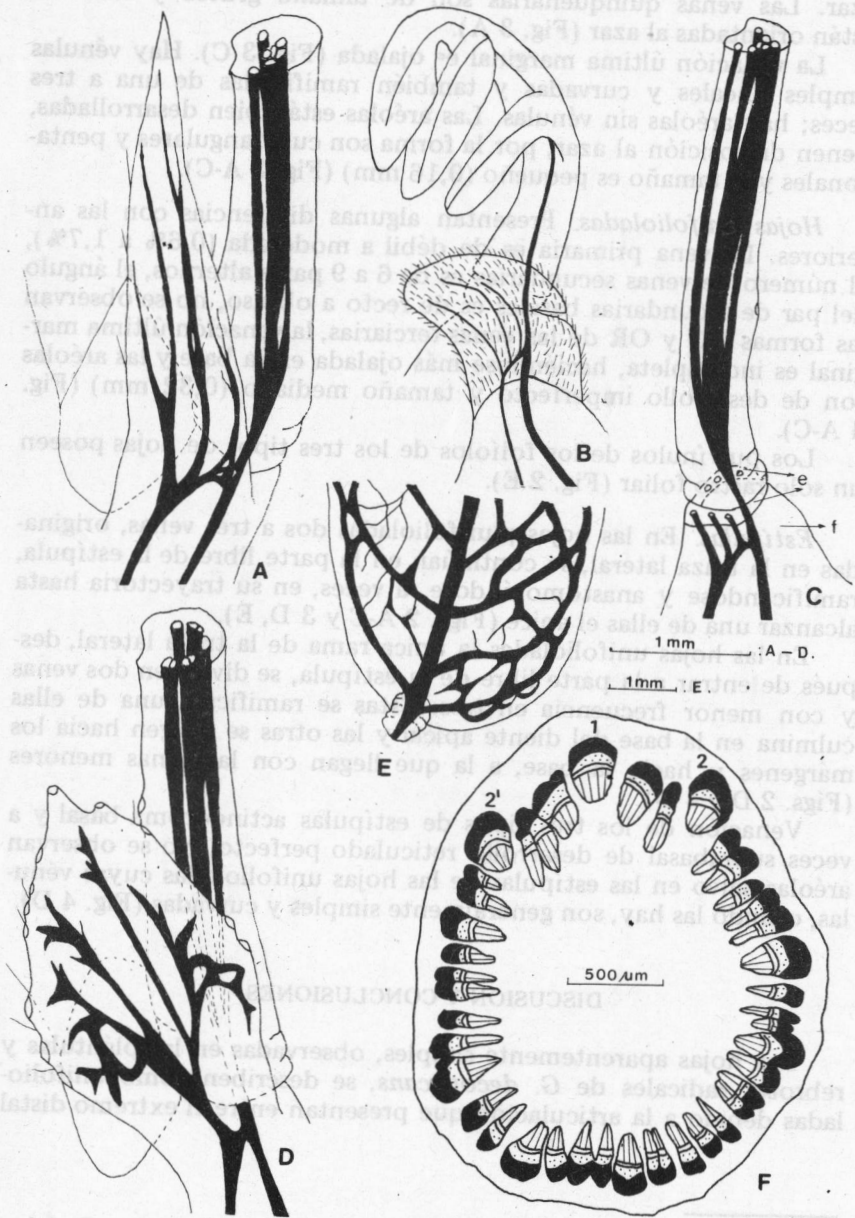


Fig. 3. Anatómica de las hojas pinnatifidas: A. folioleto; B. nervio; C. vascular última mesofila; D. estípula de hoja pinnatifida; E. estípula de hoja secundaria.

azar. Las venas quinquenarias son de tamaño grueso y también están orientadas al azar (Fig. 3 A).

La venación última marginal es ojalada (Fig. 3 C). Hay vénulas simples lineales y curvadas y también ramificadas de una a tres veces; hay aréolas sin vénulas. Las aréolas están bien desarrolladas, tienen disposición al azar, por la forma son cuadrangulares y pentagonales y el tamaño es pequeño (0,16 mm) (Fig. 3 A-C).

Hojas unifolioladas. Presentan algunas diferencias con las anteriores. La vena primaria es de débil a moderada (0,6% a 1,7%), el número de venas secundarias es de 6 a 9 pares alternos, el ángulo del par de secundarias basales es de recto a obtuso, no se observan las formas RO y OR de las venas terciarias, la venación última marginal es incompleta, haciéndose más ojalada en la base y las aréolas son de desarrollo imperfecto y tamaño mediano (0,32 mm) (Fig. 4 A-C).

Los pulvínulos de los folíolos de los tres tipos de hojas poseen un solo rastro foliar (Fig. 2 E).

Estípulas. En las hojas plurifolioladas dos a tres venas, originadas en la traza lateral, se continúan en la parte libre de la estípula, ramificándose y anastomosándose, a veces, en su trayectoria hasta alcanzar una de ellas el ápice (Figs. 2 A-C y 3 D, E).

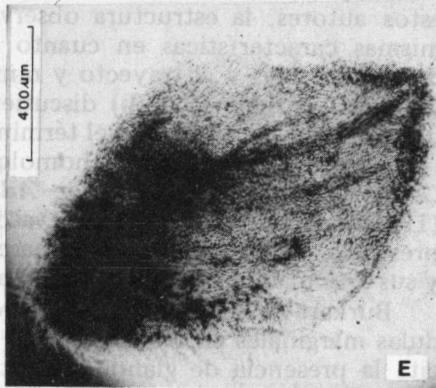
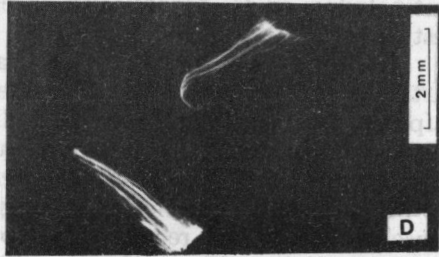
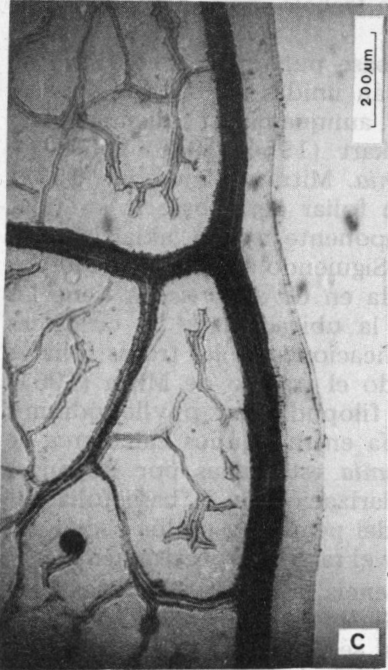
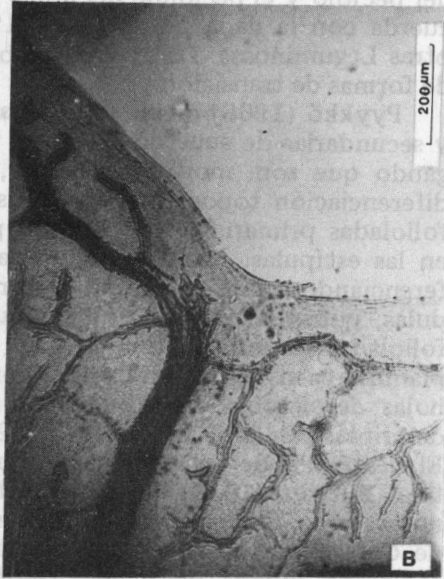
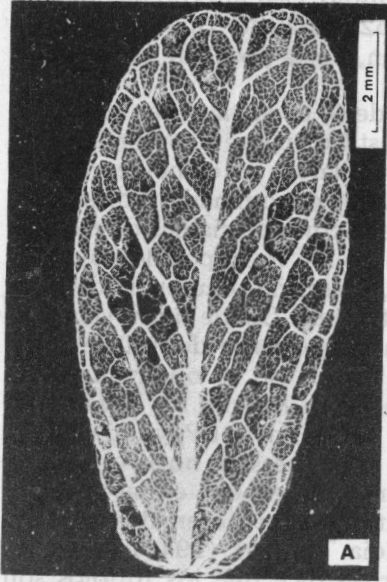
En las hojas unifolioladas la única rama de la traza lateral, después de entrar a la parte libre de la estípula, se divide en dos venas y con menor frecuencia en tres. Estas se ramifican, una de ellas culmina en la base del diente apical y las otras se dirigen hacia los márgenes y hacia la base, a la que llegan con las venas menores (Figs. 2 D y 4 D).

Venación de los tres tipos de estípulas actinódroma basal y a veces suprabasal de desarrollo reticulado perfecto. No se observan aréolas salvo en las estípulas de las hojas unifolioladas cuyas vénulas, cuando las hay, son generalmente simples y curvadas (Fig. 4 D).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Las hojas aparentemente simples, observadas en las plántulas y rebrotes radicales de *G. decorticans*, se describen como unifolioladas debido a la articulación que presentan entre el extremo distal

Fig. 3.— Arquitectura de las hojas plurifolioladas. A: folíolo entero; B: ápice; C: venación última marginal; D: estípulas de hoja primaria; E: estípula de hoja secundaria.



del pecíolo y el peciólulo del único folíolo; esta interpretación concuerda con la dada por Burkart (1952) para este tipo de hojas en otras Leguminosas. Da apoyo, también, a esta posición, la presencia de formas de transición.

Pyykkö (1966) divide a las hojas de *G. decorticans* en primarias y secundarias de acuerdo al tipo de vástago en que se originan, agregando que son, morfológicamente, similares. Se coincide con esa diferenciación topográfica entre las aquí denominadas hojas pluri-folioladas primarias y secundarias, pero con apreciables diferencias en las estípulas. Estas se encuentran en los tres tipos de hojas, diferenciándose por su forma, textura, presencia o ausencia de glándulas, pubescencia, duración y arquitectura. Las de las hojas pluri-folioladas secundarias, que forman la mayor parte del follaje de las plantas, caen prematuramente, por lo que no se observan en las hojas desplegadas. Esta puede ser la causa de que no hayan sido descriptas por Burkart (1949, 1952, 1967a) ni por Pyykkö (1966). El desarrollo de las estípulas en las tres clases de hojas es proléptico. Burkart (1949) da este carácter como general en las Leguminosas, pero Stein (1982) lo encuentra solamente en dos especies de *Caesalpinia* de las doce que estudia. Burkart (1949) al dar los caracteres foliares del género *Geoffroea* dice que los folíolos son estipelados; en *G. decorticans*, en este trabajo, no se han observado estipelas.

En todos los tipos de hojas la base pulvinada del pecíolo se articula con un filopodio al cual están unidas lateralmente las estípulas. Se postula que este filopodio, aunque muy pequeño, es una estructura homóloga a la que Burkart (1954, 1966, 1967b) y Ragonese (1969) observan en *Adesmia*. Mitra y Majumdar (1952) y Mitra (1961) establecen el origen foliar de la base foliar (leaf base) con sus dos regiones: el componente axial ("axial component") y la base libre ("free base"). Siguiendo el criterio usado por estos autores, la estructura observada en *G. decorticans* tiene las mismas características en cuanto a la ubicación de las cicatrices de las estípulas y al trayecto y ramificaciones de las trazas foliares laterales. Burkart (1967b) discutiendo el trabajo de Mitra (1961) utiliza para esta estructura el término filopodio (lat. *phyllopodium*).

También se encuentra homología entre algunos caracteres de *G. decorticans* y especies de *Adesmia* estudiadas por Ragonese (1969), como por ejemplo la vascularización de la base foliar, la presencia de pulvínulos en la base del pecíolo y en los peciólulos y sus articulaciones con el filopodio y el raquis respectivamente.

Burkart (1949) menciona la presencia, a veces, de algunas glándulas marginales en los folíolos de *G. decorticans* y Pyykkö (1966) cita la presencia de glándulas cortas, sésiles, sin precisar su ubicación. En el material utilizado en este trabajo se han encontrado

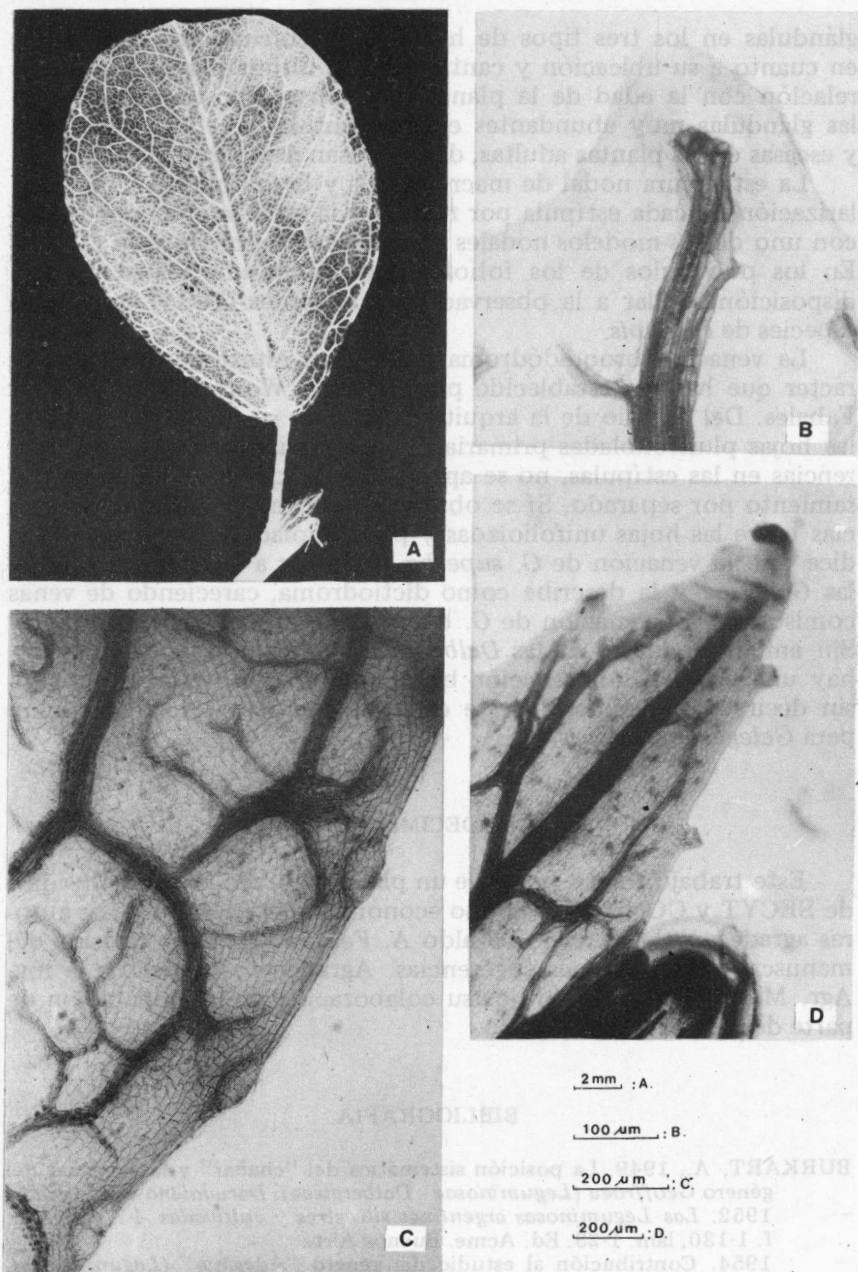


Fig. 4.— Arquitectura de la hoja unifoliolada. A: hoja entera; B: ápice; C: venación última marginal; D: estípula.

glándulas en los tres tipos de hojas, pero con muchas diferencias en cuanto a su ubicación y cantidad. Esta última parece tener más relación con la edad de la planta que con el tipo de hoja, siendo las glándulas muy abundantes en las plántulas y rebrotes radicales y escasas en las plantas adultas, donde pasan desapercibidas.

La estructura nodal de macroblastos y braquiblastos y la vascularización de cada estípula por ramas de la traza lateral concuerdan con uno de los modelos nodales ejemplificados por Howard (1979). En los pulvínulos de los folíolos penetra un solo rastro venoso, disposición similar a la observada por Martínez (1984) en algunas especies de *Prosopis*.

La venación broquidódroma hallada en ésta especie es un carácter que ha sido establecido por Hickey y Wolfe (1975) para las Fabales. Del estudio de la arquitectura foliar se concluye que entre las hojas plurifolioladas primarias y secundarias, aparte de las diferencias en las estípulas, no se aprecian otras que justifiquen un tratamiento por separado. Sí se observan, en cambio, algunas diferencias entre las hojas unifolioladas y plurifolioladas. Weyland (1968) dice que la venación de *G. superba* es similar a la de *Tephrosia* en las *Galegeae* y la describe como dictiódroma, careciendo de venas comisurales. La venación de *G. decorticans* no concuerda con esto. Sin embargo, dentro de las *Dalbergieae* que estudia, menciona que hay una especie con venación broquidódroma-camptódroma, pero sin decir cuál es y dando este carácter como patrón de venación para *Galegeae* y *Dalbergieae*.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de un plan que se realiza con subsidios de SECYT y CONICET y apoyo económico del CERZOS. Las autoras agradecen al Ing. Agr. Osvaldo A. Fernández por su revisión del manuscrito y oportunas sugerencias. Agradecen, además, a la Ing. Agr. María Celia Mocchi por su colaboración en la preparación de parte del material diafanizado.

BIBLIOGRAFIA

- BURKART, A., 1949. La posición sistemática del "chañar" y las especies del género *Geoffroea* (*Leguminosae* - *Dalbergieae*). *Darwiniana* 9 (1): 9-23.
- 1952. *Las Leguminosas argentinas silvestres y cultivadas*. I-XV, 1-569, f. 1-130, lám. 1-23. Ed. Acme. Buenos Aires.
- 1954. Contribución al estudio del género "*Adesmia*" (*Leguminosae*), II. *Darwiniana* 10 (4): 465-546.

1966. Contribución al estudio del género "*Adesmia*" (*Leguminosae*), VI. *Darwiniana* 14 (1): 195-248.
- 1967a. En Cabrera, A. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*, parte III, Leguminosas, 394-647. Colección Científica del INTA. Buenos Aires.
- 1967b. Sinopsis del género sudamericano de Leguminosas "*Adesmia*" DC. *Darwiniana* 14 (2-3): 463-568.
- DILCHER, D. L., 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40 (1): 1-157.
- DIZEO DE STRITTMATTER, C. G., 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bot. Soc. Argent. Bot.* 15 (1): 126-129.
- FOSTER, A. S., 1949. *Practical Plant Anatomy*. 2nd edition, 1-228. Princeton, New Jersey.
- HICKEY, L. J., 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Bot. Soc. Argent. Bot.* 16 (1-2): 1-26.
1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves, 25-39. En Metcalfe, C. R. and L. Chalk, *Anatomy of the Dicotyledons*. I. 2nd edition. Clarendon Press, Oxford.
- HICKEY, L. J. and J. A. WOLFE, 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 (3): 538-589.
- HOWARD, R. A., 1979. The stem-node-leaf continuum of the Dicotyledoneae, 76-87. En Metcalfe, C. R. and L. Chalk, *Anatomy of the Dicotyledons*. I. 2nd edition. Clarendon Press, Oxford.
- MARTINEZ, S., 1984. Arquitectura foliar de las especies del género *Prosopis*. *Darwiniana* 25 (1-4): 279-297.
- METCALFE, C. R. and L. CHALK, 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*, 1.459. Clarendon Press, Oxford.
- MITRA, G. C., 1961. Morphology of stipules in the Dicotyledons. *Mem. Indian Bot. Soc.* 3: 188-193.
- MITRA, G. C. and G. P. MAJUMDAR, 1952. The leaf-base and the internode - their true morphology. *The Palaeobotanist* 1: 351-367.
- PYYKKÖ, M., 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-622.
- RAGONESE, A. M., 1969. Vascularización de la base foliar y pecíolo de algunas especies de *Adesmia*. *Darwiniana* 15 (1-2): 143-149.
- STEIN, O. L., 1982. Stipules arrangement in the genus *Caesalpinia* (*Leguminosae*). *J. Linn. Soc. Bot.* 84 (4): 289-293.
- WEYLAND, H., 1968. Studies on foliar venation patterns in the *Papilionoideae*, 1-142. Iowa State University, Ph.D. Thesis, University Microfilms. Ann. Arbor., Michigan.