

## ANATOMIA ECOLOGICA FOLIAR DE LAS ESPECIES DE ACANTHOLIPPIA (VERBENACEAE)

Por CLAUDIA SUSANA CARMONA y ELENA ANCIBOR\*

**Summary** *Ecological leaf anatomy of Acantholippia (Verbenaceae) species.* Leaf anatomy of six species of *Acantholippia* has been studied. All the species present xeromorphs characters, they are shrubs which live in arid zones with poor soils. This study has contributed to separate the species and to the knowledge of new aspects of the genus.

### INTRODUCCION

El presente trabajo estudia la anatomía foliar de las especies del género *Acantholippia* Griseb perteneciente a la familia de las Verbenáceas, contribuyendo de esta manera a un conocimiento más completo de dicho género.

Moldenke (1961) realizó la monografía del género. El autor separa *Acantholippia* del género *Lippia* por sus caracteres xerofíticos. Los recientes trabajos de Troncoso (1974) y Botta (1980) coinciden con la validez de este nuevo género. Las especies estudiadas son:

*A. punensis* Botta; *A. riojana* Hieron. et Moldenke; *A. salsoloides* Griseb.; *A. seriphioides* (A. Gray) Moldenke; *A. tarapacana* Botta; *A. trifida* (A. Gray) Moldenke.

Todas estas especies son en general arbustos y subarbustos de 0,3 a 1,7 m de altura del suelo; viven en el NO argentino y países limítrofes. Crecen en ambientes áridos, en suelos pobres: rocosos, arenosos y salobres y a gran altura llegando hasta 3.700 m s.m.

Existen una gran cantidad de trabajos realizados sobre las adaptaciones de las plantas que viven en ambientes áridos. Muchos autores como Evenari (1948), Shmuelli (1948), Shields (1950) y Seddon (1974), han analizado los caracteres xeromorfos de las plantas de los desiertos. Estos caracteres no sólo aparecen como respuesta a un ambiente árido sino también en relación a la deficiencia de nutrientes en el suelo, como lo establecen en sus trabajos Beadle (1966) y Small (1973). La presencia abun-

dante de pelos, es considerada como un carácter relevante en casi todos los trabajos sobre anatomía ecológica. Las funciones de los pelos son muy diversas; así lo señalan Alvin (1987) y Fahn (1986) que mencionan la estructura y propiedades de los pelos en las hojas. También brindan información sobre la vegetación xerófila de la Puna los estudios de Ancibor (1975, 1980, 1982 y 1992) y sobre la vegetación de la Patagonia, el de Pyykkö (1966).

### MATERIALES Y METODOS

#### Material estudiado:

**A. punensis** Botta. ARGENTINA. *Prov. de Jujuy: Dpto. de Susque*, cerca de Olapacato, esquina Azul, 16-II-1980, Cabrera et al. 31792 (SI). CHILE. *Prov. de Antofagasta: Bizoco* abajo, 15-XI-1964, H. Martín 58 (SI).

**A. riojana** Hieron. et Moldenke. ARGENTINA. *Prov. de la Rioja: Vinchina*, 20-II-1941, A. Burkart 12540 (SI).

**A. salsoloides** Griseb. ARGENTINA. *Prov. de Jujuy: Dpto. de Humahuaca*, arroyo de la Srta. (cerca de Humahuaca), 6-III-1988, Botta y Micóni 364 (SI).

**A. seriphioides** (A. Gray) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. de Neuquén: a 25 Km de Piedra del Aguila a orilla del Limay*, 30-XII-1979, C. Ezcurra 33 (SI).

**A. tarapacana** Botta. CHILE. *Prov. de Tarapacá: Dpto. de Arica, FF.CC. de Arica a la Paz*, Puquios 3750 m.s.m., Ricardi 3363 (SI).

**A. trifida** (Gay) Moldenke. CHILE. *Prov. de Coquimbo: Dpto. Elqui, Río Turbio*, 1000 m.s.m., Jiles 4454 (SI); *Rivadavia, Río Turbio*, ca. 1600 m, XII-1923, Wedermann 184 (SI).

Las hojas del material de herbario de las distintas especies fueron hidratadas y luego fijadas en F.A.A. Se incluyeron en parafina y se realizaron CT y CL con micrótopo rotatorio. Se usó la coloración de safranina-fastgreen y se montó en Bálamo de

Dedicamos este trabajo a la memoria de Silvia Botta.

\* Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Lab. Anatomía Vegetal. Ciudad Universitaria. Nuñez, Bs. As.

Canadá artificial. Se prepararon las hojas enteras para su observación en MEB con las técnicas usuales (D' Ambroggio 1986). Se diafanizaron las hojas con el método Strittmatter (1973) para observar los estomas y los pelos. Todos los dibujos se realizaron con tubo de dibujo por los autores y para los esquemas se utilizaron los signos convencionales de Metcalfe y Chalk (1950).

#### Abreviaturas usadas:

CT: corte transversal  
CL: corte longitudinal  
MEB: microscopio electrónico de barrido  
MO: microscopio óptico  
adx: adaxial  
abx: abaxial  
Xl: xilema  
Fl: floema  
Fig: figura

#### RESULTADOS

Las especies de *Acantholippia* son arbustos aromáticos con hojas sésiles o algo peltadas y plegadas, de lámina entera, reducida, a muy reducida.

#### Anatomía foliar general:

En todas las especies se observó que la epidermis es uniestrata (Fig. 3: B, F, H, K, M). La cutícula es muy gruesa en los planos expuestos y se adelgaza en los surcos (Fig. 4: B, G, K, S). Todos los pelos simples son bicelulares (Fig. 4: D, L, Q, U). Los pelos glandulares son tri a tetra celulares de cabezuela unicelular que varía su forma en cada especie (Fig. 4: C, H, M, P, T, X). Los estomas son en su mayoría anomocíticos o ranunculáceos (Fig. 4: E, I, N, R, V, Y) y están generalmente en los surcos entre los pelos siempre en la cara que no queda expuesta (Fig. 2, B y G; 4, B, G, K, S, O), como excepción *A. trifida* presenta estomas en ambas caras (Fig. 4 W). Los haces vasculares son todos colaterales (Fig. 4: B, G, K, O, S, W).

En base a los caracteres foliares morfológicos y anatómicos se pueden agrupar las especies estudiadas en tres series.

Serie 1: *A. punensis*  
*A. tarapacana*  
*A. riojana*

Serie 2: *A. salsoloides*  
*A. seriphioides*

Serie 3: *A. trifida*

A continuación se exponen las observaciones de cada serie.

Serie 1: *A. punensis*, *A. riojana* y *A. tarapacana*

#### Morfología

Las especies de esta serie presentan hojas muy pequeñas, crasas, de contorno subromboidal con bordes que se curvan hacia la cara adx. y forman numerosos surcos en la cara abx. que les dan aspecto plegado. La excepción la constituye *A. seriphioides* que presenta además un profundo surco en la cara adx. (Fig. 4 S). Este carácter es muy marcado en *A. riojana* (Fig. 1: H-I) menos marcado en *A. punensis* (Fig. 1: C-D) y en *A. tarapacana* (Fig. 1: A-B). Las hojas están adpresas al tallo (Fig. 4: A, F, J). El límite de la cara adx/abx está indicado por un cortísimo pecíolo y así la hoja resulta subpeltada (Fig. 1: A, C, I, flecha).

#### Anatomía

En vista superficial:

En la cara adx. se observaron pelos simples adpresos y glandulares (Fig. 1: A, C, G, I; 2, A, D):

En CT.:

Las hojas tienden al tipo ericoide con 2 o más surcos abaxiales. En la cara adx. la epidermis es fina y la cutícula relativamente delgada (Fig. 3: A, E, G). En la cara abx. la epidermis es gruesa con células cuadradas a alargadas radialmente (Fig. 3: B, F, H). Las hojas son dorsiventrales inversas ya que el clorénquima en empalizada formado por 3-4 capas de células se ubica hacia la cara abx (Fig. 3: A, E, G, H; 4, B, G, K). Los haces son colaterales abiertos con escaso xilema.

#### Caracteres específicos:

*A. punensis*

#### Morfología

Hojas con lámina reducida de 1,2 a 1,5 mm de longitud por 1,2 a 1,5 mm de ancho. Se observan dos lóbulos que se pliegan hacia la cara adx. En la cara abx. se observa un surco central longitudinal importante y otros dos surcos menores (Fig. 1, C, D).

#### Anatomía

En vista superficial:

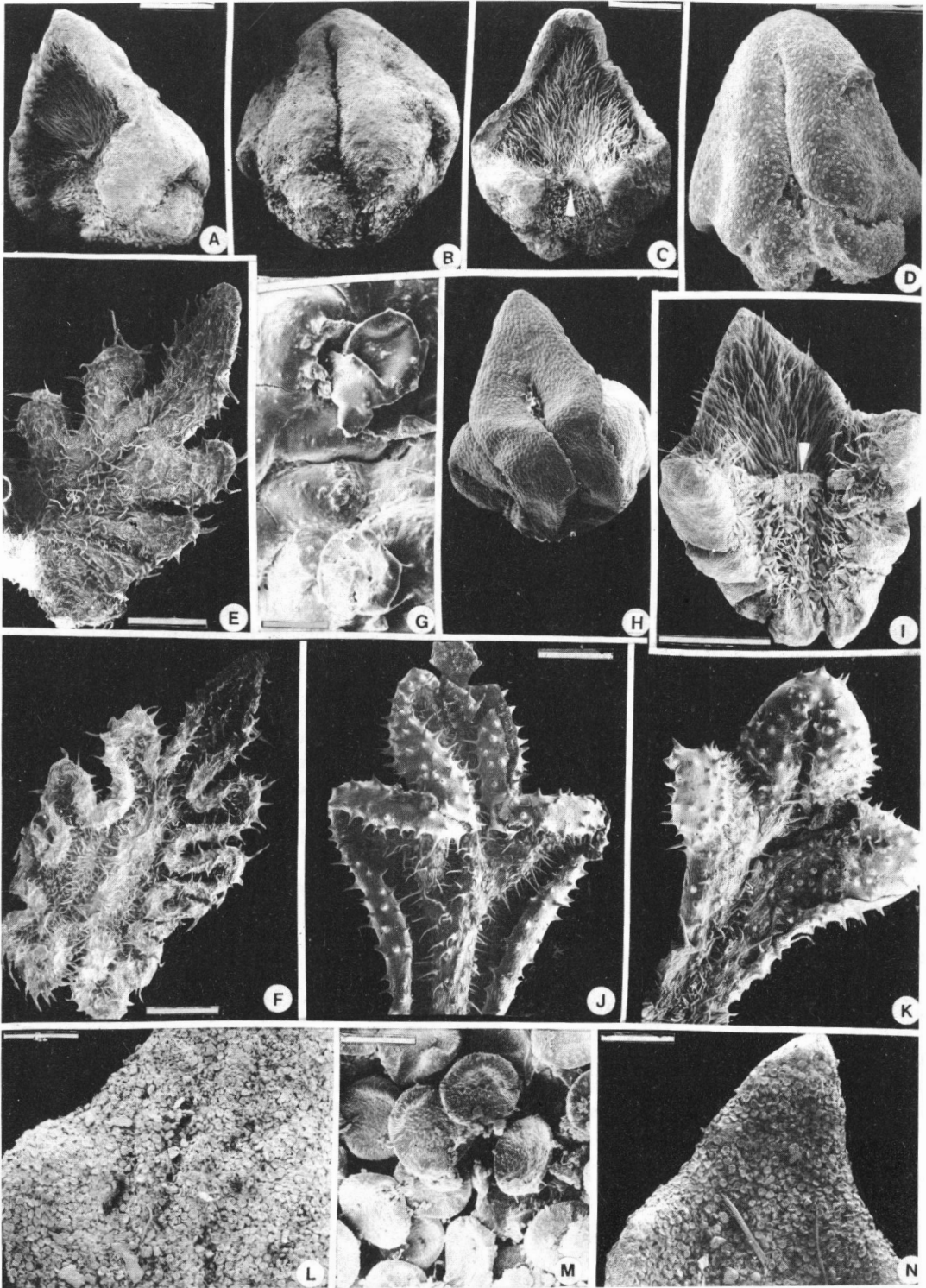


Fig. 1.— A-N. Aspectos generales de las especies de *Acantholippia* observadas con MEB.: A-B, *A. tarapacana*; A, cara adx.; B, cara abx.; C-D, *A. punensis*; C, cara adx.; D, cara abx.; E-F, *A. salsoloides*; E, cara adx.; F, cara abx.; G-H-I, *A. riojana*: G, detalle de pelos; H, cara abx.; I, cara adx.; J-K, *A. seriphioides*; J, cara abx.; K, cara adx.; L-M-N, *A. trifida*: L, cara abx.; M, detalle de pelos; N, cara adx. Las flechas indican el corto pecíolo. La reglilla G corresponde a 10  $\mu$ m; la reglilla M a 50  $\mu$ m; todas las demás a 500  $\mu$ m

La epidermis abx. se observa subpapilosa con numerosos pelos (Fig. 2 C).

En CT.:

En los lóbulos de la cara abx. la epidermis está formada por células grandes algo alargadas radialmente (Fig. 3, F). En los surcos hay numerosos pelos glandulares, de 3 a 4 células con cabezuela alargada y estomas (Fig. 4, C).

*A. riojana*

*Morfología:*

Las hojas son pequeñas, van desde 1,5 a 2 mm de longitud por 1 mm de ancho. En la cara adx. se observan pelos adpresos más largos que en las otras especies de la serie (Fig. 1, I; 2, D). En la cara abx. hay un surco central muy marcado y numerosos surcos menores formando los lóbulos que se pliegan sobre la cara adx. (Fig. 1: H-I).

*Anatomía*

En vista superficial:

La epidermis es subpapilosa a glabra (Fig. 2, E).

En C.T.:

Se observan surcos abx. (Fig. 3, A; 4, K). Las células de la epidermis son grandes y marcadamente alargadas en sentido radial (Fig. 3, B). En los surcos se encuentran los pelos simples, glandulares tricelulares con una cabezuela anchamente globosa y estomas (Fig. 3, C; 4, M, N).

*A. tarapacana*

*Morfología:*

El tamaño de las hojas es de 1,2 a 2 mm de longitud por 1 a 1,5 mm de ancho. La porción proximal de la cara abx. está muy poco plegada sobre la adx. y se observa un surco medio poco profundo. Es la menos plegada de las tres especies de la serie (Fig. 1: A-B).

*Anatomía*

En vista superficial:

La epidermis abx. es lisa y se observan numerosas bases de pelos (Fig. 2, F).

En CT.:

Del lado abx. las células epidérmicas son más pequeñas que en las otras dos especies y además, cuadradas (Fig. 3, H). Los pelos glandulares son

similares a los del resto de las especies de la serie pero algo más alargados en su porción distal (Fig. 4, H). Los estomas son, como en el resto de las especies, anomocíticos pero más pequeños (Fig. 4, I).

Serie 2: *A. salsoloides*, *A. seriphioides*

*Morfología:*

Las hojas son lobulados, la reducción de la lámina foliar no es tan acentuada como en la serie anterior. El margen es revoluto hacia la cara abx. y no están adpresos al tallo.

El nervio medio es muy prominente en la cara abx. y junto con el margen revoluto forma surcos donde son muy abundantes los pelos simples y glandulares como también los estomas (Fig. 1: E-F y J-K).

*Anatomía*

En vista superficial:

Las dos especies presentan: pelos simples más cortos, distribuidos laxamente sobre las dos caras, más densos en los surcos (Fig. 1: E-F y J-K; 2, H-I).

En CT.:

Las hojas son ericoides y dorsiventrales normales. El nervio central está muy desarrollado en ambas especies. Los pelos glandulares son globosos y grandes y los estomas se ubican en los surcos (Fig. 3: J, L; 4, O, S, P, T).

*Caracteres Específicos:*

*A. salsoloides*

*Morfología:*

Las hojas de esta especie son pentalobuladas, de 3 a 4 mm de longitud por 1,5 a 2 mm de ancho. Presentan un lóbulo apical más alargado que los restantes (Fig. 1: E-F). En la cara abx. los pelos simples y glandulares son más abundantes (Fig. 2, H).

*Anatomía*

En vista superficial:

La cutícula es estriada (Fig. 1: E-F).

En CT.:

La hoja es del tipo ericoide modificado con cuatro surcos. La cutícula es delgada en ambas caras. Las células de la epidermis de la cara adx. son



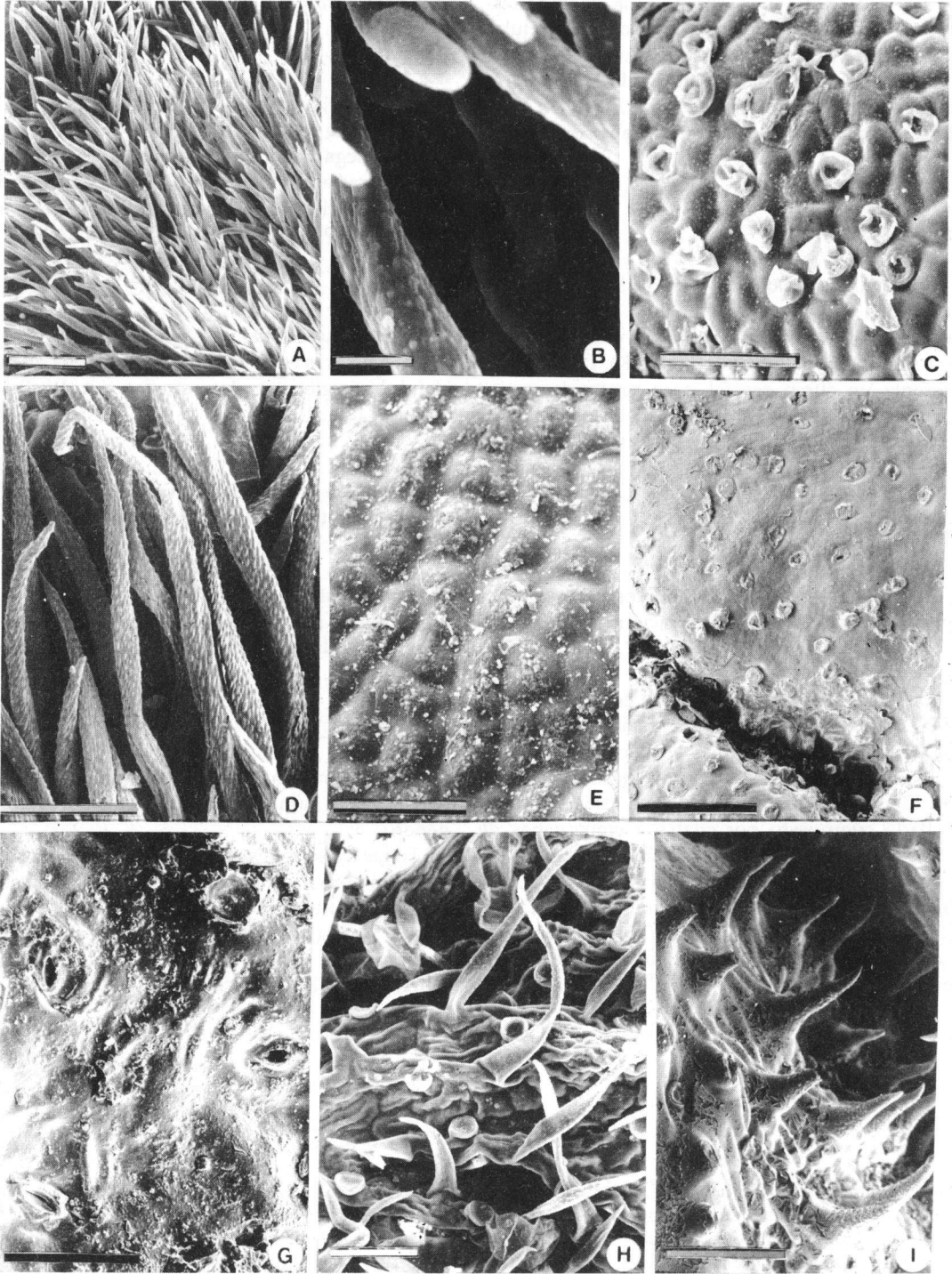


Fig. 2.— A-I. Detalle de superficies foliares de las especies de *Acantholippia*, observaciones con MEB: A-B-C, *A. punensis*: A, pelos simples densos en cara adx.; B, detalle de un estoma en cara adx.; C, epidermis abx. subpapilosa con base de pelos; D-E; *A. riojana*: D, pelos simples en cara adx.; E, epidermis abx. subpapilosa; F-G, *A. tarapacana*: F, epidermis abx. con base de pelos; G, estomas en cara abx.; H, *A. salsoides* cara abx.; I, *A. seriphioides* pelos cortos en el surco de cara adx. La reglilla A, F, I corresponde a 100  $\mu$ m; la reglilla B corresponde a 10  $\mu$ m; todas las demás a 50  $\mu$ m.

cuadradas (Fig. 3, K). El clorénquima en empalizada está compuesto por dos a tres capas de células mientras que el clorénquima lagunoso se extiende en los lóbulos (Fig. 3, J; 4, O). Los pelos glandulares tienen cabezuela globoso-alargada (Fig. 3, K; 4, P). El haz vascular central es colateral abierto.

*A. seriphioides*

**Morfología:**

Las hojas son trilobuladas de 3 a 5 mm de longitud por 1,5 a 2 mm de ancho. El margen es marcadamente revoluto (Fig., 1, J) y la base de la hoja se afina notablemente (Fig. 1, K). La cara adx. presenta un surco central poco profundo y que apenas se nota en la unión de los lóbulos. Del lado abx. se observan numerosos pelos simples (Fig. 2, I).

**Anatomía**

**En vista superficial:**

La cutícula es lisa en los lóbulos pero sobre el nervio medio se observan estriaciones (Fig. 1, K).

**En CT.:**

La hoja es ericoide modificada con un surco en la cara adx. y dos surcos en la cara abx. (Fig. 3, L; 4, S). Del lado adx. las células epidérmicas son cuadradas con la pared externa muy engrosada (Fig. 3, M). El clorénquima en empalizada está bien desarrollado compuesto por cuatro a cinco capas de células mientras que en el lado abx. el clorénquima lagunoso está poco extendido (Fig. 3, L; 4, S). Los pelos glandulares tienen cabezuela globosa (Fig. 4T). El haz central es grande con abundante xilema y del lado abx. presenta un casquete de fibras gelatinosas (Fig. 3, N, flecha).

Serie 3: *A. trifida*

**Morfología**

Esta especie presenta dimorfismo foliar, las hojas van desde romboidales a trilobuladas. Son planas, sin plegamientos y no están adpresas al tallo, ambas caras están expuestas. La cara adx. tiende a curvarse hacia arriba mientras que la cara abx. presenta nervios prominentes (Fig. 1: L, N).

**Anatomía**

**En vista superficial:**

Ambas caras están totalmente cubiertas de pelos glandulares globosos, los estomas son difíciles de observar (Fig. 1: L-N).

**En CT.:**

La hoja no es ericoide, no hay surcos. Las células epidérmicas tanto adx. como abx. son cuadradas (Fig. 3, I). El clorénquima en empalizada se presenta en ambas caras, la hoja es isolateral. El haz vascular está acompañado por células del parénquima incoloro posiblemente acuífero. Los pelos glandulares presentan cabezuela voluminosa (Fig. 3, I; 4X).

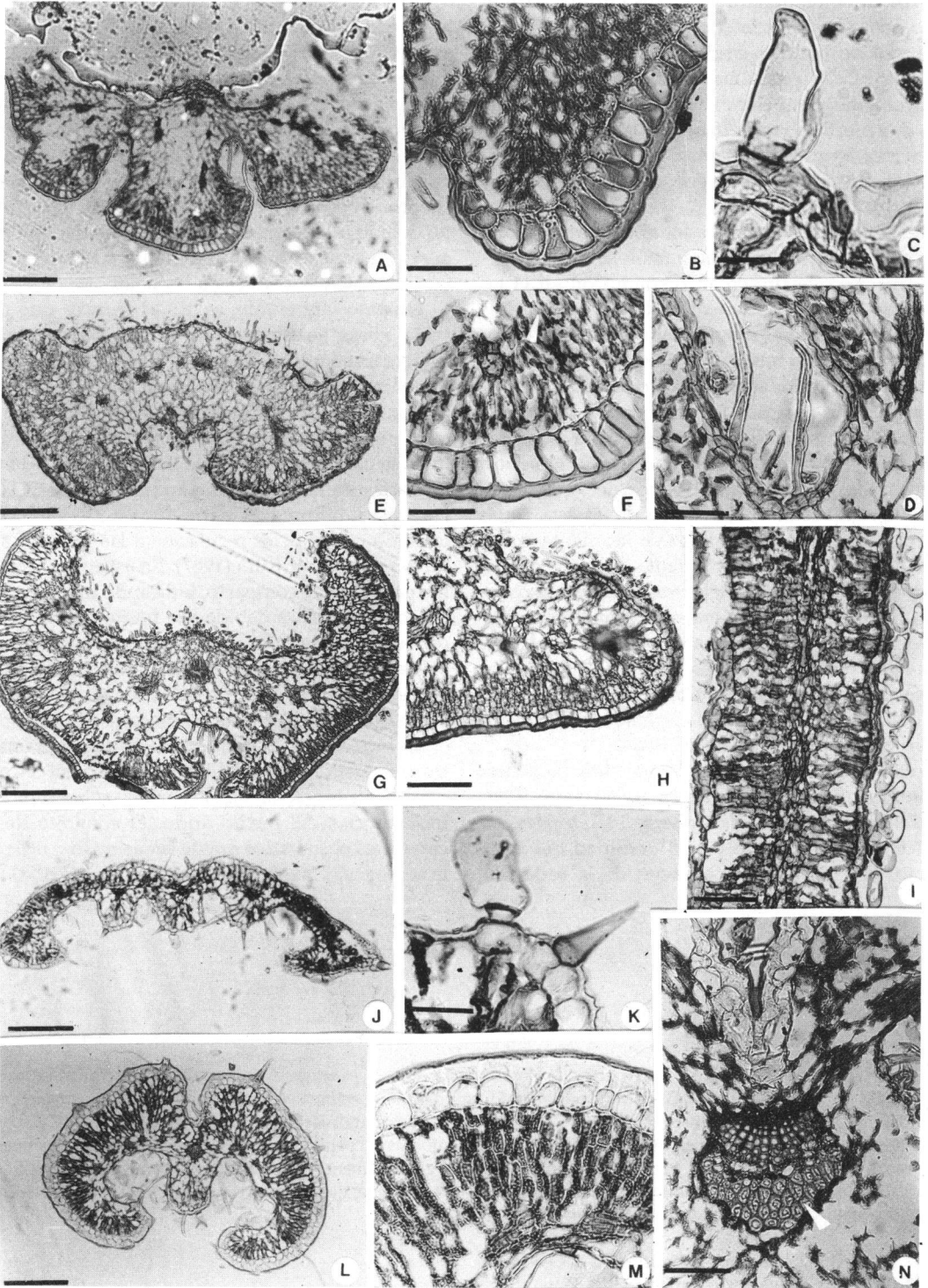
**DISCUSION**

Se estudió la anatomía foliar de seis especies de *Acantholippia* para conocer otros caracteres de este género.

Todas las especies estudiadas presentan caracteres xeromorfos en el sentido que se le da a ese término en los trabajos de Shields (1950), Evenari (1948), Small (1973), Seddon (1974), Böcher (1979) y Fahn y Cutler (1992). Estos caracteres les permiten enfrentarse a las condiciones del medio tales como

Fig. 3.— A-N. Estructura foliar en CT. de las especies de *Acantholippia* observadas en MO: A-B-C-D-, *A. riojana*: A, aspecto general; B, detalle de epidermis abx.; C, un pelo glandular; D, surcos con pelos simples en cara abx.; E-F, *A. punensis*: E, aspecto general; F, detalle de epidermis abx.; G-H, *A. tarapacana*: G, aspecto general; H, detalle de epidermis y del mesófilo; I, *A. trifida*, detalle del mesófilo y pelos; J-K, *A. salsoloides*: J, aspecto general; K, pelo simple y glandular; L-M-N, *A. seriphioides*: L, aspecto general; M, epidermis y mesófilo; N, detalle del haz vascular; flecha: fibras gelatinosas.

Las reglillas A-E-G-J-L = 200  $\mu$ m  
B-D-F-M-N = 50  $\mu$   
H-I = 100  $\mu$ m  
C-K = 20  $\mu$ m



déficit de agua, radicación intensa, vientos, cambios bruscos en la temperatura, escasos nutrientes en el suelo, todas las características propias de la Puna y de la zona de montaña en que viven (Ancibor, 1992).

Cada planta reacciona de diferente manera a determinadas condiciones ambientales, por esto, si bien de acuerdo a la morfología externa se las agrupó en tres series, cada especie mantiene su identidad presentando variaciones en los caracteres xeromorfos.

De acuerdo a lo observado, la máxima adaptación para controlar la transpiración se da en aquellas especies que presentan disminución en el tamaño de la hoja y gran densidad de pelos. Los pelos disminuyen el movimiento de aire en la superficie de la hoja reteniendo el vapor de agua que difunde del interior al exterior. Los pelos glandulares regulan la transpiración de manera semejante, con la excreción de aceites esenciales que crean una capa de aire más densa en la superficie de la hoja que impide la difusión del vapor de agua (Fahn 1986). La reducción foliar es una de las estrategias de adaptación más difundidas en las plantas xerófilas. Todas las especies estudiadas, pero en especial las que componen la 1° serie presentan este carácter muy marcado junto con márgenes involutos y numerosos surcos en la cara abx. Otras adaptaciones son: a) La posición de los estomas que en todas las especies se encuentran bien protegidos, en los surcos o debajo de los pelos. b) El grosor de la cutícula en los planos expuestos de las hojas.

Las especies de la serie 1 tienen cutícula gruesa mientras que en las especies de la serie 2 (*A. salsoloides* y *A. seriphioides*) y serie 3 (*A. trifida*) este carácter está sustituido por la densidad del indumento. Las hojas de las especies de la serie 1 se

disponen erectas, imbricadas y adpresas alrededor del eje de la planta, así la cara adx. queda totalmente protegida, mientras que la cara abx. es la más expuesta al medio. Esto condiciona la estructura interna ya que las tres especies muestran mesófilo dorsiventral inverso. Las de la serie 2 tienen hojas crasas, no están adpresas al tallo y se mantienen casi verticales. La cara adx. está expuesta al medio por lo tanto el clorénquima en empalizada se encuentra en posición normal, y está muy desarrollado debido a la intensa radiación (Shields, 1950). El nervio medio es muy prominente y esto confiere una consistencia coriácea a las hojas.

Un caso interesante, es *A. seriphioides* que presenta fibras gelatinosas en su haz central; como sugiere en su trabajo Sperry (1982) estas fibras cumplen funciones de orientación de la hoja.

Por último *A. trifida* (serie 3) está separada del resto porque muestra características diferentes tanto en la cara adx. como abx. Estas se hallan densamente tapizadas por pelos glandulares subs esféricos. Hay una similitud con los de *Atriplex*. Por sus características, estos pelos recuerdan a las glándulas de sal descritas por Fahn (1987). En este caso el mesófilo es isolateral, compacto, indicando una gran actividad fotosintética debido a la fuerte radiación que recibe en ambas caras. El haz vascular está rodeado de parénquima incoloro acuífero. Este tejido indicaría un exceso de cloratos disueltos en el agua del suelo (Shields 1950). Esta planta sería una halófito.

Como conclusión se puede decir que cada una de las seis especies estudiadas muestra a su manera una clara adaptación que le permite sobrevivir a las inclemencias del medio árido. El conjunto de los caracteres observados puede ser asimismo útil para la separación taxonómica de estas especies.

Fig. 4.— A-Y. Anatomía foliar de las especies de *Acantholippia*: A-E, *A. punensis*: A, rama con hojas reducidas, aspecto general; B, hoja en CT., esquema; C, pelos glandulares; D, pelo simple; E, estoma en proyección; F-I, *A. tarapacana*: F, rama con hojas reducidas, aspecto general; G, hoja en CT. esquema; H, pelos glandulares; I, estoma en proyección; J-N, *A. riojana*: J, rama con hojas reducidas aspecto general; K, hoja en CT., esquema; L, pelos simples; M, pelo glandular; N, estoma en proyección; O-R, *A. salsoloides*: O, hoja en CT., esquema; P, pelos glandulares; Q, pelos simples; R, estoma en proyección; S-V, *A. seriphioides*: S, hoja en CT., esquema; T, pelo glandular; U, pelo simple; V, estoma en proyección; W-Y, *A. trifida*: W, hoja en CT., esquema; X, pelos glandulares; Y, estoma en proyección.

Las reglillas: 1 = 250  $\mu$ m corresponde a B-G-K-O-S-W.

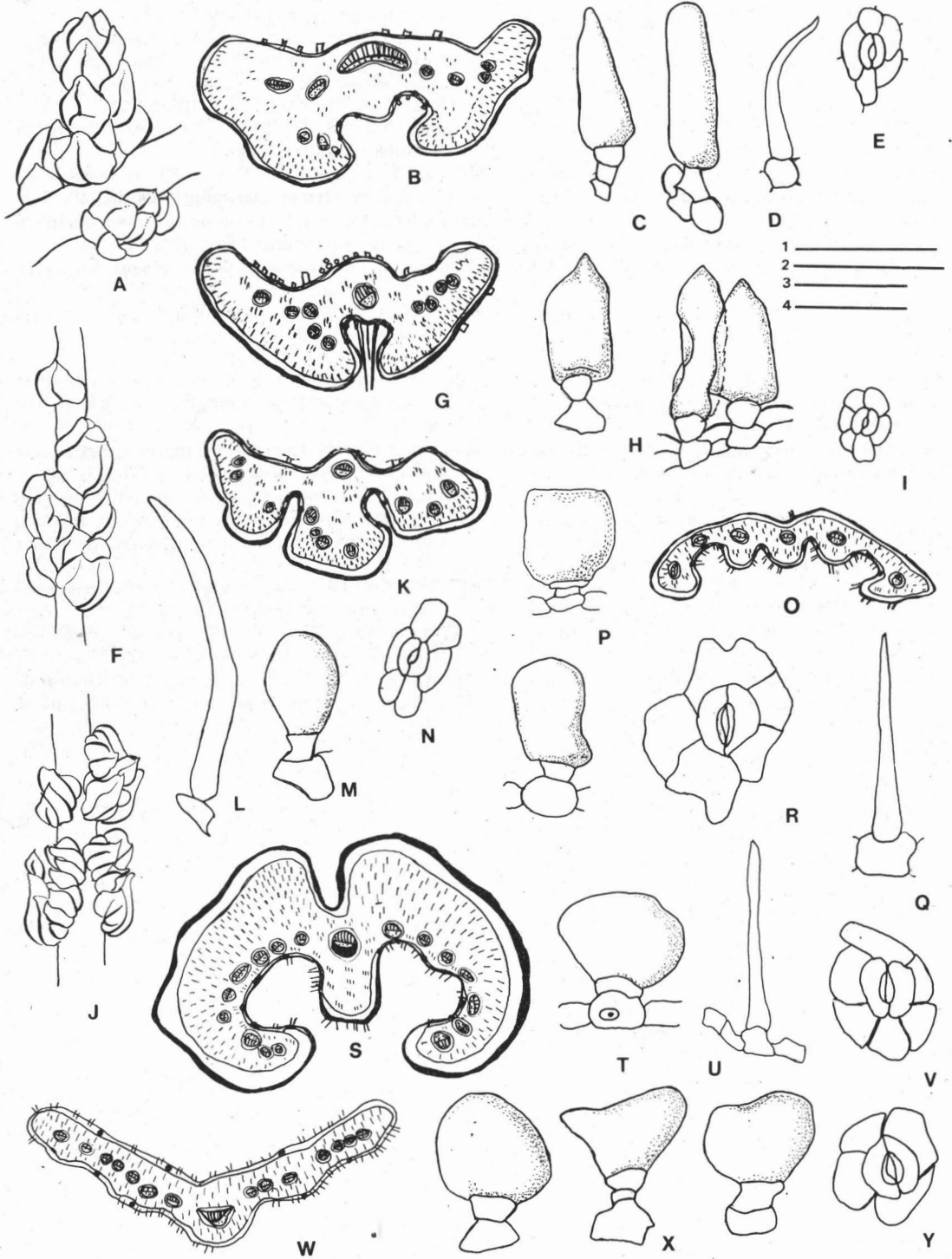
2 = 50  $\mu$ m corresponde a E-I-N-R-V-Y

3 = 50  $\mu$ m corresponde a C-D-H-L-M-P-Q-T-U-X-

4 = 2,5 mm corresponde a A-F-J

Los puntos negros corresponden a los estomas.





#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Prof. Botta por haber-nos sugerido el tema y brindado el material de estudio. A las Dras. Galatti, Castro y del Fueyo por su colaboración y permanente apoyo.

#### BIBLIOGRAFIA

- ALVIN, K. L., 1987. Leaf anatomy of *Androstachys johnsonii* Prain and its functional significance. *Ann. Bot.*, 59: 579-591.
- ANCIBOR, E., 1975. Estudio anatómico de la vegetación de la Puna de Jujuy I. Anatomía de *Polylepis tomentella* (Rosaceae). *Darwiniana* 19: 373-385.
- 1980. Estudio de la vegetación de la Puna de Jujuy II. Anatomía de las plantas en cojín. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 157-202.
- 1982. Estudio anatómico de la vegetación de la Puna de Jujuy IV. Anatomía de los subarbustos. *Physis*. secc. C, 41 (100): 107-114.
- 1992. Anatomía ecológica de la vegetación de la Puna de Mendoza I. Anatomía foliar. *Parodiana*, 7 (1-2): 63-76.
- BEADLE, N. C. W., 1966. Soil phosphate and its rule in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology*, 47: 992-1007.
- BOCHER, T. W., 1979. Evolutionary strategies and tentative semophyletic sequences. *Biol. Skr. Danske Vid. Selsk.*, 22 (8) 3-70.
- BOTTA, S., 1980. Las especies del género *Acantholippia* (Verbenaceae). *Darwiniana* 22 (4): 511-532.
- D'AMBROGIO de ARGUESO, A., 1986. *Manual de técnicas en histología vegetal*. Ed. Hemisferio Sur. S. A.
- EVENARI, M., 1948. Ecología de las plantas de desierto. *Rev. Arg. Agr.* 16 (3): 121-148.
- FAHN, A., 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot.* 57: 631-7.
- 1987. Secretory tissues in vascular plants. *Tansley Review* 14, *New Phytol* (1988), 108, 209-257.
- and CUTLER, D., 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger. Berlín. Stuttgart.
- METCALFE, C. and CHALK, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford, Clarendon Press, pp. 1459.
- MOLDENKE, H., 1961. Materials toward a monograph of the genus *Acantholippia*. *Phytologia* 7: 326-338.
- PYYKKÖ, M., 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xerophytic plants. *Ann. Bot. Fennici* 3: 453-622.
- SEDDON, G., 1974. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. *Biol. J. Linn. Soc.* 6 (1): 65-87.
- SHIELDS, L. M., 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16: 399-447.
- SHMUELLI, E., 1948. The water balance of some plants of Dead Sea Salines. *Palest. J. Bot.* 4 (3): 117-143.
- SMALL, E., 1973. Currents topics. Xeromorphy in plants as a possible basis for migration between arid and nutritionally deficient environments. *Bot. Not.* 126 (4): 534-539.
- SPERRY, J., 1982. Observations of relation fibers in leaves of Dicotyledons. *J. Arnold Arb.* 63: 173-185.
- STRITTMATTER, C. G. D., 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15 (1): 126-129.
- TRONCOSO, N. S., 1974. Los géneros de Verbenaceae de Sudamérica extratropical. *Darwiniana* 18: 305, 346-348.