

ESTUDIOS EN *LYCIUM* (SOLANACEAE) I. ANATOMIA DE HOJA Y TALLO, Y SUS DIFERENCIAS CON *GRABOWSKIA*¹

Por LUIS M. BERNARDELLO²

SUMMARY

The leaf (including cuticle and stomatogenesis) and stem of *Lycium* and *Grabowskia* are studied comparatively in order to evaluate their taxonomic importance; the results support the validity of both genera.

INTRODUCCION

Los géneros *Lycium* L. y *Grabowskia* Schlecht. pertenecen a la Tribu *Lycieae* A. T. Hunz. *Lycium* es uno de los 3 únicos géneros de Solanáceas (junto con *Physalis* y *Solanum*) que habitan en todo el orbe, mientras que *Grabowskia* es exclusivamente americano, con una especie de área disyunta y las restantes de América del Sur.

Este trabajo se llevó a cabo como parte de una revisión taxonómica de las especies sudamericanas de *Lycium*, con el propósito de aportar datos que contribuyan a la delimitación de estas entidades, así como de esclarecer la estructura de hojas y tallos.

Estudios de la cutícula que abarquen diversos aspectos de la superficie de la epidermis, son relativamente escasos en Angiospermas y más aún en Solanáceas (Ahmad, 1964 a). Quizás han sido los estomas, las estructuras epidérmicas que han merecido mayor atención; en algunos trabajos referidos a estomas en la familia, se han estudiado especies de *Lycium* del Viejo Mundo, como *L. barbarum* L. (Patel and Inamdar,

¹ Esta contribución forma parte de un trabajo presentado a la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas.

² Becario interno del CONICET. Museo Botánico de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba.

1971), *L. chinense* Mill. (Bessis et Guyot, 1971, 1979), *L. ruthenicum* Murr. (Inamdar and Patel, 1976) y *L. europaeum* L. (Ahmad, 1964 b), mientras que en lo que respecta a *Grabowskia*, sólo se estudió *G. duplicata* Arn. (Bessis et Guyot, 1971, 1979). Por el contrario, los tricomas han sido menos atendidos, habiéndose analizado, los de *Lycium barbarum* L. y *L. ruthenicum* Murr. (Inamdar and Patel, 1973) y *L. europaeum* L. (Ahmad, 1964 a). Por otra parte, poco se conocía de la anatomía de hojas y tallos de los géneros que aquí se estudian.

MATERIALES Y METODOS

Se utilizó material fresco, fijado en FAA o bien seco e hidratado mediante un hervor. Los preparados temporarios fueron hechos a mano, incluyendo el material en médula de sauco; los cortes se tiñeron con safranina y se montaron en glicerina.

Los extendidos de epidermis se obtuvieron colocando las hojas en hipoclorito de sodio al 50% hasta que perdieran el color, y luego desprendiendo la epidermis.

La estomatogénesis se estudió en preparados permanentes de material fijado en una mezcla 3:1 de alcohol etílico 95° y ácido acético glacial; se utilizaron únicamente hojas y los extendidos se montaron en bálsamo de Canadá, después de mantenerlos en una atmósfera de alcohol absoluto durante 24 horas.

También se hicieron algunos preparados permanentes de material fijado en FAA; el mismo fue deshidratado con una serie alcohol etílico-xilol y fue incluido en parafina. Los cortes seriados de un espesor de 10 μ se tiñeron con una triple coloración de hematoxilina, safranina y "verde rápido" (Conn, Darrow and Emmel, 1960).

Los dibujos son originales y han sido realizados con el auxilio de una cámara clara.

A continuación, se citan los materiales estudiados; se anotan solamente país y provincia de procedencia, colector y número y la sigla del herbario en el que están depositados (según Holmgren and Keuken, 1974; excepto el herbario particular del Sr. Troels M. Pedersen, que se abrevió TMP).

Anatomía foliar. *Lycium ameghinoi* Speg.: ARGENTINA: Santa Cruz, Bernardello 283, 251 y 280 (CORD). *Lycium cestroides* Schlecht.: ARGENTINA: Córdoba, Bernardello *et al.* 150, 189 y 268 (CORD). *Lycium ciliatum* Schlecht.: ARGENTINA: Córdoba, Bernardello y Ariza 154 y 159 (CORD); San Juan, A. T. Hunziker *et al.* 23325 y 23326 (CORD); Mendoza, A. T. Hunziker *et al.* 23405 y 23406 (CORD); La Pampa, Bernardello y Steibel 97 (CORD). *Lycium cuneatum* Damm.: ARGENTINA: Santa Fe, A. T. Hunziker *et al.* 23535 y 23436 (CORD). *Lycium chanar* Phil.: ARGENTINA: San Juan, A. T. Hunziker *et al.* 23273 y 23274 (CORD). *Lycium chilense* Bertero: CHILE: Valparaíso, Bernardello 341 (CORD); Santiago, Bertero 396 (P). ARGENTINA: La Pampa, Bernardello y Steibel 105, 139, 106 y 111 (CORD); Santa Cruz, Bernardello 221, y 294 (CORD); San Juan, A. T. Hunziker *et al.* 23332 y 23381 (CORD). *Lycium elongatum* Miers: ARGENTINA: Córdoba, Bernardello y Ariza 152 y 157 (CORD). *Lycium gilliesianum* Miers: ARGENTINA: La Pampa, Bernardello y Steibel 119, 115 y 134 (CORD). *Lycium infaustum* Miers: ARGENTINA: La Pampa, Bernardello y Steibel 107 y 104 (CORD). *Lycium morongii* Britt.: ARGENTINA: Corrientes, A. T. Hunziker *et al.* 23530 (CORD). *Lycium nodosum* Miers: ARGENTINA: Córdoba, Bernardello 180 y 166 (CORD). *Lycium tenuispinosum* Miers var. *tenuispinosum*: ARGENTINA: La Pampa, Bernardello y Steibel 108, 109 y 124 (CORD). *Lycium tenuispinosum* var. *calycinum* (Griseb.) Bernardello: ARGENTINA: San Juan, A. T. Hunziker *et al.* 23205, 23204 y 23289 (CORD). *Lycium tenuispinosum* var. *friesii* (Damm.) Hitchc.: ARGENTINA: San Juan, A. T. Hunziker *et al.* 23308 y 23324 (CORD); Tucumán, Venturi 534 (LIL).

Cutícula. Además de los ejemplares precedentemente citados, se analizaron los que siguen. *Lycium ameghinoi* Speg.: ARGENTINA: Santa Cruz, Boelcké *et al.* 16569 (BAA). *Lycium americanum* Jacq.: ARGENTINA: Santiago del Estero, A. T. Hunziker *et al.* 23150, 23147 y 23136 (CORD). *Lycium ciliatum* Schlecht.: ARGENTINA: Córdoba, A. T. Hunziker 573 (CORD). *Lycium cyathiformum* Hitchc.: ARGENTINA: Jujuy, Krapovickas y Cristóbal 17500 (CTES). *Lycium deserti* Phil.: CHILE: Atacama, Werdermann 980 (LIL), Philippi s. n. (CORD). *Lycium distichum* Meyen: CHILE: Tarapacá, Troll' 3321 (M). PERU: Arequipa, Hutchinson et Wright 7192 (NY). *Lycium fuscum* Miers: ARGENTINA: La Rioja, J. H. Hunziker y Caso 4199 (CORD); Housseus 1166 (CORD). San Juan, J. H. Hunziker y Caso 4812 (CORD). *Lycium humile* Phil.: CHILE: Antofagasta, Werdermann 1002; Atacama, Zöllner 3855 (L). *Lycium leiostemum* Wedd.: CHILE: Antofagasta, Biese 559 (LIL), Ricardi y Marticorena 4633 (CORD). *Lycium martii* Sendt.: BRASIL: Bahía, Martius 2287 (M). *Lycium minimum* Hitchc.: ECUADOR: Islas Galápagos, Wiggins *et al.* 448 (LIL); Howell 9946 (CORD). *Lycium minutifolium* Remy: CHILE: Coquimbo, Pfister 8378 (CORD); Geisse s. n. (Z). *Lycium pubitubum* Hitchc.: ARGENTINA: Santa Cruz, Spegazzini s. n. (LP). *Lycium rachidocladum* Dun.: CHILE: Coquimbo, Andreas 872 (U); Philippi s. n. (CORD). *Lycium repens*

Speg.: ARGENTINA: Santa Cruz, O'donell 4082 (LIL), Donat 170 (LIL). Chubut, Soriano 2125 (CORD). *Lycium schreiteri* Barkley: ARGENTINA: Tucumán, Schreiter 4820 (LIL). Catamarca, Falcone y Castellanos 3577 (CORD). *Lycium stenophyllum* Remy: PERU: Arequipa, Ferreyra 6425 (USM). CHILE: Coquimbo, Behn 8286 (CORD). *Lycium vimineum* Miers: ARGENTINA: Entre Ríos, Pedersen 8217 (TMP). Buenos Aires, Burkart 12862 (CORD). Santa Fe, Martínez Achenbach 120 (LIL).

Estructura primaria del tallo. *Lycium ameghinoi* Speg.: ARGENTINA: Santa Cruz, Bernardello y Figueroa Romero 218 (CORD). *Lycium americanum* Jacq.: ARGENTINA: Santiago del Estero, A. T. Hunziker et al. 23150 (CORD). *Lycium cestroides* Schlecht.: ARGENTINA: Córdoba, Bernardello y Ariza 150 (CORD). *Lycium ciliatum* Schlecht.: ARGENTINA: Córdoba, Subils et al. 2446 (CORD), Bernardello y Ariza 149 y 159 (CORD), A. T. Hunziker 9278 (CORD), A. T. Hunziker et al. 23126 (CORD); La Pampa, Bernardello y Steibel 97 (CORD). *Lycium cuneatum* Damm.: ARGENTINA: Santa Fe, A. T. Hunziker et al. 23533 (CORD). *Lycium chilense* Bertero: ARGENTINA: La Pampa, Bernardello y Steibel 111, 116, 98, 130, 106 y 139 (CORD); Mendoza, A. T. Hunziker et al. 23397, 23398, 23411 (CORD); Santa Cruz, Bernardello y Figueroa Romero 221 y 231 (CORD). *Lycium morongii* Britt.: ARGENTINA: Corrientes, A. T. Hunziker et al. 23529 (CORD). *Lycium nodosum* Miers: ARGENTINA: Córdoba, Bernardello 180 (CORD). *Lycium tenuispinosum* Miers var. *tenuispinosum*: ARGENTINA: San Luis, A. T. Hunziker et al. 23453 (CORD).

Estructura secundaria del tallo. Además de los especímenes citados en estructura primaria, se estudiaron los siguientes: *Lycium chanar* Phil.: ARGENTINA: San Juan, A. T. Hunziker et al. 23535 (CORD). *Lycium elongatum* Miers: ARGENTINA: Córdoba, Bernardello y Ariza 152 (CORD). *Lycium gilliesianum* Miers: ARGENTINA: La Pampa, Bernardello y Steibel 119 (CORD). *Lycium infaustum* Miers: ARGENTINA: La Pampa, Bernardello y Steibel 107 (CORD). *Lycium schreiteri* Barkley: ARGENTINA: Catamarca, Falcone y Castellanos 3577 (CORD); Tucumán, Schreiter 4820 (LIL).

Estructuras vegetativas de Grabowskia. En todos los casos se analizaron las especies y materiales anotados a continuación. *Grabowskia boerhaaviaefolia* (L. f.) Schlecht.: ARGENTINA: Catamarca, Artico y Subils s. n., frasco 61 (CORD). *Grabowskia duplicata* Arnott: ARGENTINA: Córdoba, Bernardello y Anton 160 (CORD). *Grabowskia* sp.: ARGENTINA: San Luis, A. T. Hunziker 13060 (CORD).

Estructura secundaria del tallo de Phrodus. *Phrodus* sp.: CHILE: Atacama, Philippi s. n. (CORD).

OBSERVACIONES

I. EL GÉNERO LYCIUM

A. Hoja

Exomorfología. Las hojas son simples y de forma variable: filiformes, angostamente obovadas, ovadas, elípticas, etc.; su consistencia puede ser carnosa (por ej. *L. schreiteri*, *L. americanum*, *L. infaustum*, entre otros) o, más comúnmente, membranácea. Sus bordes son siempre lisos y, a veces, revolutos. El pecíolo puede estar bien desarrollado, poco desarrollado o ausente.

Anatomía interna. El pecíolo, en su zona proximal, es de sección subcircular, elíptica (Fig. 1 C) o en forma de medialuna, algo achatado en su cara adaxial y convexo en la abaxial, presentando a ambos lados 2 expansiones a modo de costillas en la zona distal (Fig. 1 D), irrigadas por pequeños haces y con colénquima angular; a veces, por encima del haz central, hacia adaxial y debajo de la epidermis, se ubica una capa de colénquima angular, conectada o no con las expansiones laterales. El haz principal es biclateral con el tejido vascular arqueado, casi totalmente rodeado por 2 grupos de fibras, uno grande hacia la cara abaxial y otro menor hacia la adaxial. Es común la presencia de areniscas cristalinas en el parénquima cortical.

La lámina es, por lo común, comprimida dorsiventralmente o de sección subcircular a elíptica, como en el caso de hojas cilindráceas carnosas (v. g. *L. infaustum*). En un transcorte por la lámina, se observa una epidermis uniestratificada, con estomas en ambas caras o excepcionalmente sólo en la abaxial y generalmente con tricomas. La cutícula muestra desarrollo variable, siendo más gruesa en especies que viven en zonas secas y salinosas. El mesofilo está constituido por 5 a 8 capas de clorénquima, habiéndose reconocido 2 tipos disímiles de acuerdo a la forma y disposición de las capas del mismo:

a. *Tipo dorsiventral* (Fig. 1 B): con parénquima en empalizada en la cara adaxial y esponjoso en la abaxial. Este último contiene células más o menos laxamente dispuestas dejando espacios intercelulares entre ellas (caso *L. cestroides*), o un tanto más compactas, pero siempre dejando espacios (como en *L. ciliatum* y *L. gilliesianum*). Este tipo de estructura

fue hallado únicamente en las 3 especies antes mencionadas, las 2 primeras con hojas membranáceas y grandes, y la última con hojas angostas, linear-obovadas.

b. *Tipo homogéneo* (Fig. 1 F-H): en este caso todas las células del mesofilo son semejantes, no pudiéndose distinguir parénquima esponjoso. Es el tipo más común de estructura foliar en *Lycium*, estando representado en la mayoría de las especies examinadas, tanto de hojas crasas (Fig. 1 F: *L. americanum*, Fig. 1 G: *L. infaustum*), como membranáceas (Fig. 1 H: *L. chanar*, etc.).

Cuando las hojas son crasas, las células asimiladoras que están en contacto con ambas epidermis son más chicas y contienen mayor cantidad de cloroplastos que las restantes.

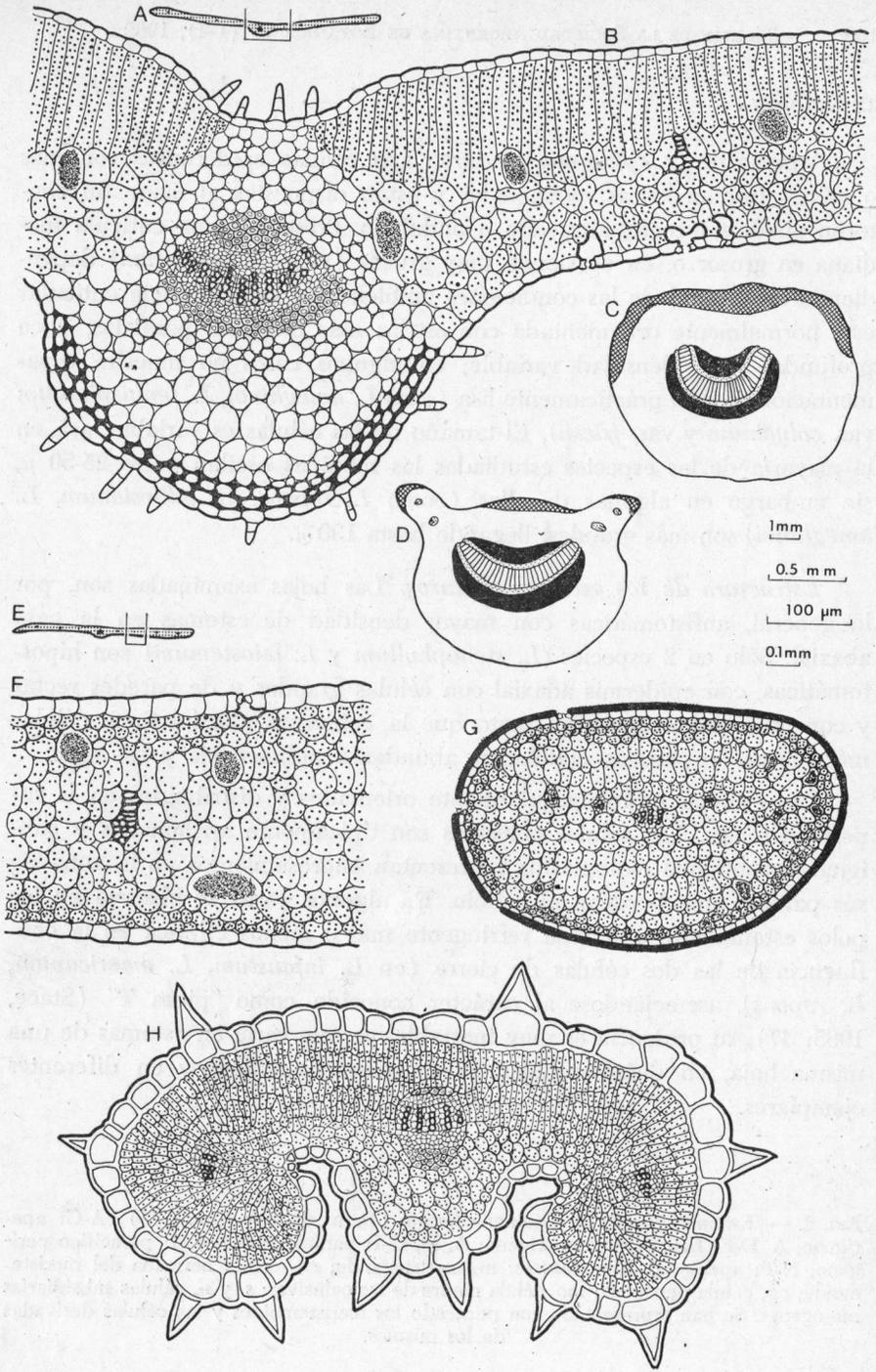
Es común la presencia de areniscas cristalinas ocupando todo el lumen de células del mesofilo, las que, cuando la hoja se seca le otorgan un aspecto pruinoso (*L. americanum*, *L. fuscum*, *L. schreiteri*, etc.).

El hacesillo principal es bicolateral, con 2 grupos de fibras, igual al descrito en el pecíolo; cuando la hoja es joven suele estar rodeado por una vaina parenquimatosa, y en *L. morongii* por una vaina amilífera. Puede sobresalir hacia ambas superficies foliares, o hacia una de ellas únicamente, o bien estar incluido en el mesofilo. Normalmente tiene forma subtriangular, con el vértice hacia la cara adaxial.

B. Cutícula

En el presente capítulo se estudian las características de los estomas y su ontogenia, los tricomas y la ondulación de las paredes de las células epidérmicas. Para ello se utilizó exclusivamente epidermis foliar, excepto en lo que concierne al análisis de tricomas, en que se hicieron observaciones además, en tallo, cáliz, corola y filamentos estaminales.

FIG. 1. — Hoja. A-D, *Lycium cestroides* (Bernardello y Ariza 150). A: esquema de transcorde por hoja; B: detalle del sector indicado en A; C y D: transcorde por pecíolo en extremos proximal y distal respectivamente; E-F: *Lycium americanum* (A. T. Hunziker et al. 23136); E: esquema de transcorde por hoja; F: detalle del sector indicado en E; G: *Lycium infaustum* (Bernardello y Steibel 107), transcorde por hoja; H: *Lycium chanar* (A. T. Hunziker et al. 23274), transcorde por hoja. Aumentos: la escala de 1 mm vale para A y E; la de 0.5 mm para C y D; la de 100 μm para B, F y G, y la de 0.1 mm para H. La simbología empleada es de Metcalf e Chalk (1950).



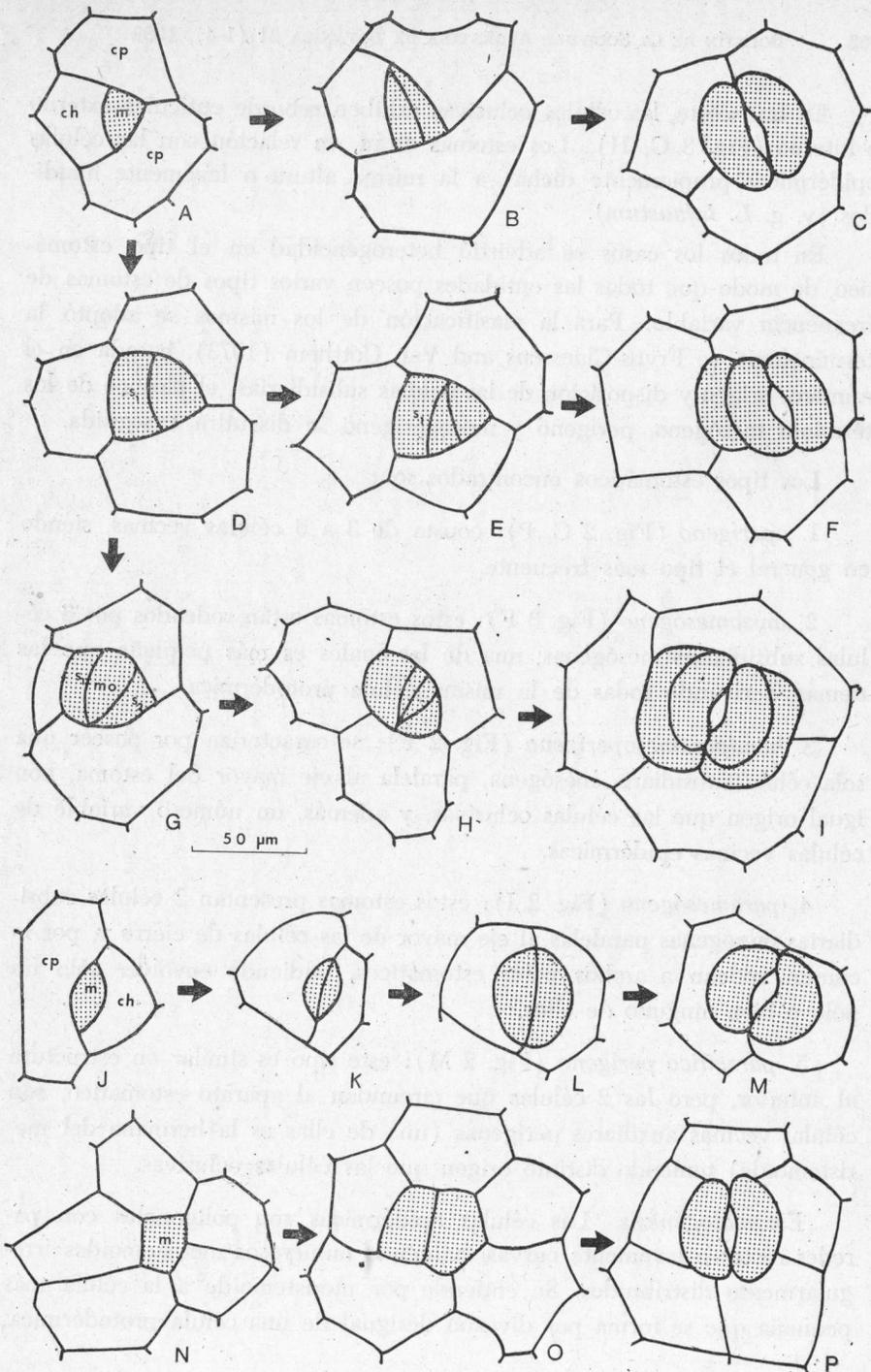
a. Estomas

Aspecto de la epidermis madura. Las células epidérmicas son más o menos isodiamétricas, poligonales y están dispuestas al azar. Su contorno puede ser recto, arqueado u ondulado. Presentan una cutícula mediana en grosor o, en ocasiones, muy gruesa (v. g. *L. infaustum*) dependiendo en general de las condiciones ambientales. La superficie cuticular está normalmente ornamentada con estrías más o menos paralelas, poco profundas y de densidad variable; en algunos casos no muestra ornamentación, siendo prácticamente lisa (caso *L. ameghinoi*, *L. tenuispinosum* var. *calycinum* y var. *friesii*). El tamaño de las células es variable; así, en la mayoría de las especies estudiadas las medidas oscilan entre 25-50 μ , sin embargo en algunas de ellas (como *L. repens*, *L. gilliesianum*, *L. ameghinoi*) son más grandes, llegando hasta 130 μ .

Estructura de los estomas maduros. Las hojas examinadas son, por lo general, anfistomáticas con mayor densidad de estomas en la cara abaxial. Sólo en 2 especies (*L. stenophyllum* y *L. leiostemum*) son hipostomáticas, con epidermis adaxial con células grandes y de paredes rectas y con poca pubescencia, en tanto que la epidermis abaxial tiene células más chicas de paredes onduladas, abundante pubescencia y estomas.

Los estomas están irregularmente orientados y distribuidos en la superficie foliar. Las células oclusivas son típicamente arriñonadas y subiguales, contienen cloroplastos y presentan engrosamientos en la zona de sus paredes que bordean al ostiolo. En algunos casos se observó en los polos estomáticos, una zona refringente más o menos elíptica en la confluencia de las dos células de cierre (en *L. infaustum*, *L. americanum*, *L. repens*), asemejándose al carácter conocido como "pieza T" (Stace, 1965: 47); su presencia es muy inestable, ya que varía en estomas de una misma hoja, en distintas hojas de un mismo ejemplar y en diferentes ejemplares.

FIG. 2. — *Estomatogénesis en Lycium ciliatum* (Bernardo y Ariza 155). A-C: aperígeno; A, D-F: hemiparamesoperígeno; A, D, G-I: paramesógeno; J-M: paracítico perígeno; N-P: aperígeno. *Abreviaturas:* m, meristemoide; ch, célula hermana del meristemoide; cp, célula perrígena; mo, célula madre de las oclusivas; s₁ y s₂, células subsidiarias mesógenas. Se han representado con punteado los meristemoides y las células derivadas de los mismos.



En transcorte, las células oclusivas exhiben reborde cuticular externo e interno (Fig. 3 G, H). Los estomas están, en relación con las células epidérmicas propiamente dichas, a la misma altura o levemente hundidos (v. g. *L. infaustum*).

En todos los casos se advirtió heterogeneidad en el tipo estomático, de modo que todas las entidades poseen varios tipos de estomas de frecuencia variable. Para la clasificación de los mismos se adoptó la terminología de Fryns-Claessens and Van Cotthem (1973), basada en el número, origen y disposición de las células subsidiarias; el alcance de los términos mesógeno, perígeno y mesoperígeno se discutirá enseguida.

Los tipos estomáticos encontrados son:

1. *aperígeno* (Fig. 2 C, P): consta de 3 a 6 células vecinas, siendo en general el tipo más frecuente.

2. *anisomesógeno* (Fig. 3 F): estos estomas están rodeados por 3 células subsidiarias mesógenas, una de las cuales es más pequeña que las demás, derivando todas de la misma célula protodérmica.

3. *hemiparamesoperígeno* (Fig. 2 F): se caracteriza por poseer una sola célula subsidiaria mesógena, paralela al eje mayor del estoma, con igual origen que las células oclusivas, y además, un número variable de células vecinas epidérmicas.

4. *paramesógeno* (Fig. 2 I): estos estomas presentan 2 células subsidiarias mesógenas paralelas al eje mayor de las células de cierre y, por lo común, rodean a ambos polos estomáticos, pudiendo envolver sólo un polo o bien ninguno de ellos.

5. *paracítico perígeno* (Fig. 2 M): este tipo es similar en estructura al anterior, pero las 2 células que circundan al aparato estomático, son células vecinas auxiliares perígenas (una de ellas es la hermana del meristemoide) teniendo distinto origen que las células oclusivas.

Estomatogénesis. Las células epidérmicas son poligonales con paredes rectas o levemente curvas, habiendo numerosos meristemoides irregularmente distribuidos. Se entiende por meristemoide a la célula más pequeña que se forma por división desigual de una célula protodérmica.

y que, tras una o más divisiones origina las células oclusivas (Fryns-Claessens and Van Cotthem, 1973: 73). Se distinguen por su forma y tamaño, así como por que se tiñen intensamente, pudiendo estar ubicados entre 2, 3 o más células, en una esquina o en un costado de la célula protodérmica madre. Los delimita una pared usualmente curva que, en general, intersecta a una sola o a 2 paredes contiguas u opuestas de la célula protodérmica madre.

El desarrollo de los estomas es basípeto, aunque se observaron estomas en formación entre otros ya maduros.

Los estomas pueden originarse de 3 modos diferentes, a saber:

1. El meristemoide sufre una sola división, que puede ser paralela o perpendicular a la división que lo originó, y de cada una de las 2 células resultantes se forman las células estomáticas. En suma, el meristemoide actúa directamente como célula madre de las oclusivas. En este caso, los estomas son perígenos, pues están rodeados de células protodérmicas vecinas y de la célula hermana del meristemoide, dependiendo el tipo de estoma adulto de la posición del meristemoide y del número y ubicación de las células vecinas. Si el meristemoide está situado en un costado (Fig. 2 J-M) e intersecta una sola pared de su célula hermana, el estoma adulto queda en contacto únicamente con 2 células paralelas a su eje mayor, siendo parácítico perígeno. En cambio, si el meristemoide se ubica en una esquina (Fig. 2 A-C) de la célula protodérmica madre, intersectando 2 paredes contiguas u opuestas de ella, los estomas son aperiígenos. Otro tanto ocurre cuando está ubicado entre varias células (Fig. 2 N-P).

2. El meristemoide sufre una división antes de dar la célula madre de las oclusivas (Fig. 2 A, D-F), formando 2 células: una pequeña, la célula madre de las oclusivas, y otra más grande paralela al eje mayor del estoma, la célula subsidiaria mesógena. El estoma maduro es hemiparamesoperígeno.

3. El meristemoide experimenta 2 ó 3 divisiones antes de producir la madre de las oclusivas. Como consecuencia, se engendran 2 ó 3 células subsidiarias que rodean al estoma. Se trata entonces de estomas mesógenos, ya que dichas células tienen el mismo origen que las células de

cierre. Cuando hay sólo 2 células subsidiarias (Fig. 2 A, B, G-I) paralelas al eje mayor del aparato estomático, el estoma es paramesógeno, pero, si las subsidiarias son 3 (Fig. 3 A-F) el estoma es anisomesógeno.

b. *Tricomas*

Los tricomas de las especies sudamericanas de *Lycium* pueden ser agrupados en 2 grandes clases: glandulosos y no glandulosos (Solereider, 1908; Metcalfe and Chalk, 1950), existiendo también formas mixtas. En todos los casos son pluricelulares y uniseriados clasificándose en los siguientes tipos:

Tipo I: Pelos simples, de 2 o más células (Fig. 4 A-C, F), más o menos rectos a arqueados, con forma general cónica o cilíndrica.

Tipo II: Pelos ramificados con distinto grado de complejidad, desde bifurcados (Fig. 4 H) a arborescentes (Fig. 4 M, N).

Tipo III: Pelos glandulares simples; con pie bicelular y cabezuela unicelular (Fig. 4 K).

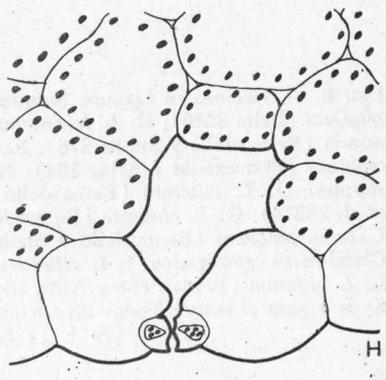
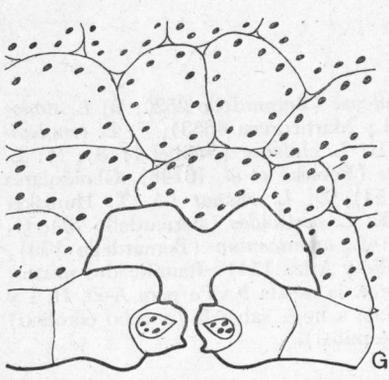
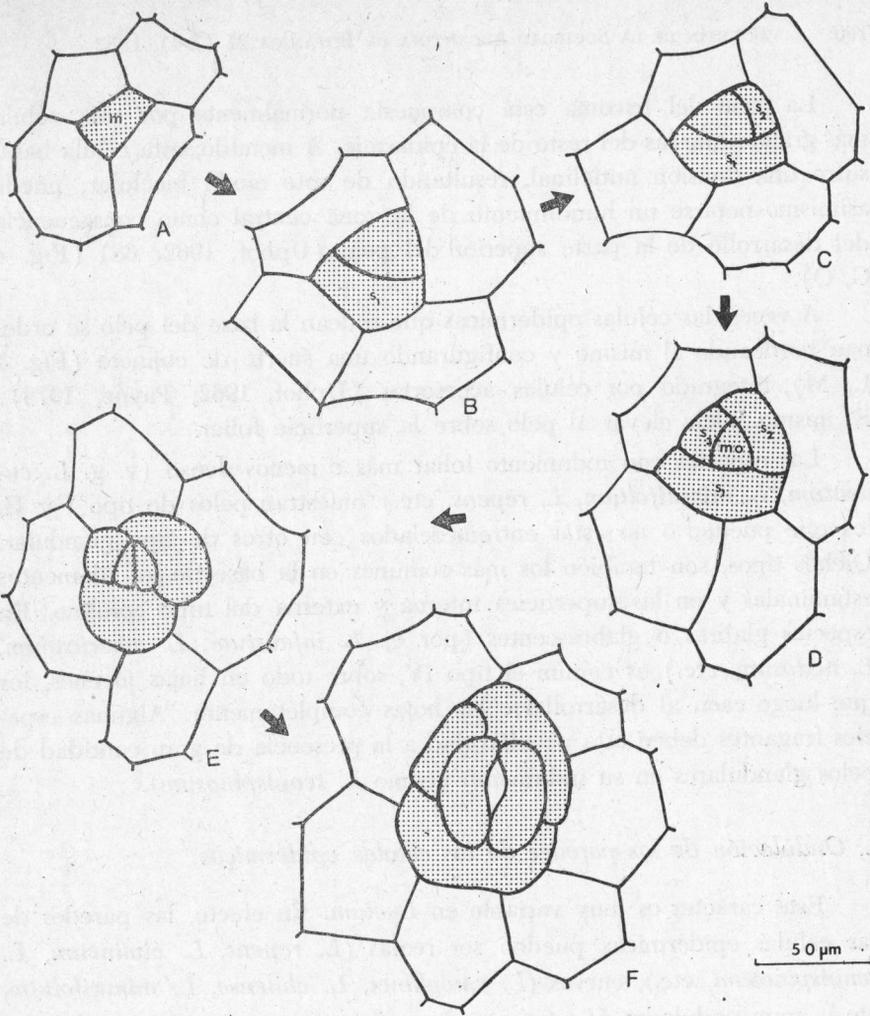
Tipo IV: Pelos glandulares simples, con pie bicelular y cabezuela pluricelular. Esta puede ser bicelular (Fig. 4 D), con las células con una división longitudinal o transversal, o constituida por muchas células (Fig. 4 I).

Tipo V: Pelos glandulares simples, con pie pluricelular y cabeza unicelular (Fig. 4 E, G, O). El tamaño del pie es variable así como la proporción relativa de cada una de las células que lo componen.

Tipo VI: Pelos glandulares ramificados, con cabezuelas unicelulares (Fig. 4 J) y con 2 o más ramas.

Tipo VII: Pelos ramificados mixtos (Fig. 4 L) con cabezuelas unicelulares en algunas ramas, estando ausentes en otras.

FIG. 3. — *Estomatogénesis (cont.) y transcorte por estomas*. A-F: anisomesógeno; G: transcorte por estoma de *Lycium tenuispinosum* var. *calycinum* (A. T. Hunziker et al. 23204); H: transcorte por estoma de *Lycium cestroides* (Bernardello y Ariza 156). *Abreviaturas*: como en la Fig. 2.



La base del tricoma está compuesta normalmente por una célula más grande que las del resto de la epidermis. A menudo, esta célula basal sufre una división anticlinal, resultando de este modo bicelular; puede asimismo notarse un hundimiento de la zona central como consecuencia del desarrollo de la parte superior del pelo (Uphof, 1962: 68) (Fig. 4 G, O).

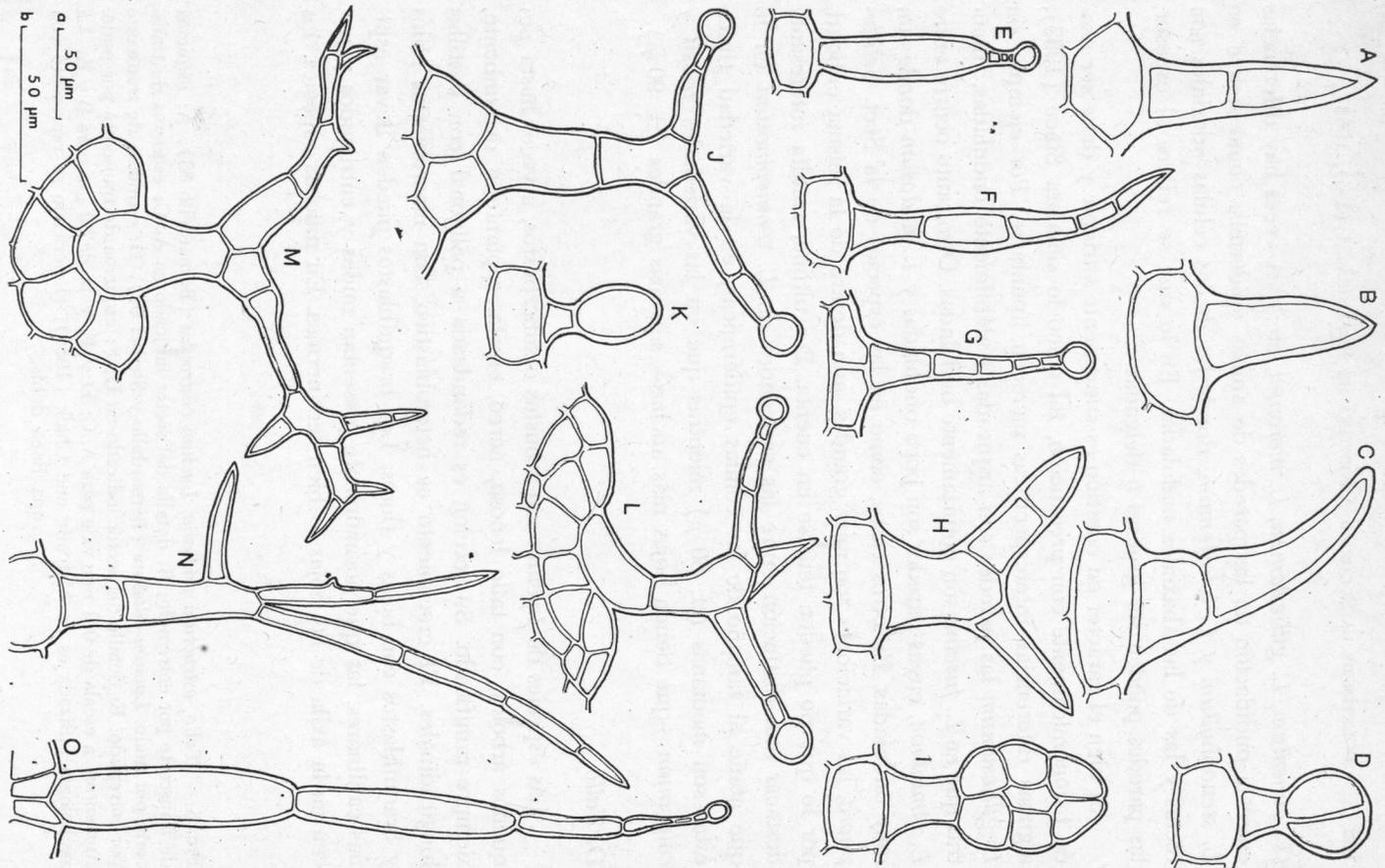
A veces, las células epidérmicas que rodean la base del pelo se ordenan bordeando al mismo y configurando una suerte de cojinete (Fig. 4 L, M), integrado por células accesorias (Uphof, 1962; Payne, 1978). El mismo, suele elevar al pelo sobre la superficie foliar.

Las especies con indumento foliar más o menos denso (v. g. *L. cuneatum*, *L. minutifolium*, *L. repens*, etc.) muestran pelos de tipo I y II, los que pueden o no estar entremezclados con otros de tipo glandular. Dichos tipos, son también los más comunes en la base de los filamentos estaminales y en las superficies interna y externa del tubo corolino. En especies glabras o glabrescentes (por ej. *L. infaustum*, *L. americanum*, *L. nodosum*, etc.) es común el tipo IV, sobre todo en hojas jóvenes, los que luego caen al desarrollarse las hojas completamente. Algunas especies fragantes deben esta peculiaridad a la presencia de gran cantidad de pelos glandulares en su indumento (como *L. tenuispinosum*).

c. Ondulación de las paredes de las células epidérmicas

Este carácter es muy variable en *Lycium*. En efecto, las paredes de las células epidérmicas pueden ser rectas (*L. repens*, *L. vimineum*, *L. tenuispinosum*, etc.), curvas (*L. ameghinoi*, *L. chilense*, *L. minutifolium*, etc.), muy onduladas (*L. fuscum*, *L. nodosum*, etc.) o poco onduladas

FIG. 4. — *Tricomas en Lycium*. Simples: A: *L. chilense* (Bernardello 252); B: *L. stenophyllum* (Behn 8286); C: *L. leiostemum* (Ricardi y Marticorena 4633); F: *L. tenuispinosum* (Bernardello y Subils 278). Ramificados: H: *L. chilense* (Steibel 1773); M: *L. ciliatum* (Bernardello y Ariza 154); N: *L. repens* (Boelcke et al. 16146). Glandulares simples: D: *L. ciliatum* (Bernardello y Ariza 154); E: *L. chanar* (A. T. Hunziker et al. 23274); G: *L. chilense* (Bernardello 284); K: *L. cestroides* (Bernardello 73); O: *L. tenuispinosum* (Bernardello y Steibel 108); I: *L. americanum* (Bernardello 179). Glandulares ramificados: J: *L. ciliatum* (Bernardello y Ariza 154). Ramificados mixtos: L: *L. ciliatum* (Bernardello y Ariza 154). Aumentos: la escala b va'e para A-D, H, I y K; la a para el resto. Todos los tricomas pertenecen a hoja, salvo E (a tubo corolino) y F (a filamento estaminal).



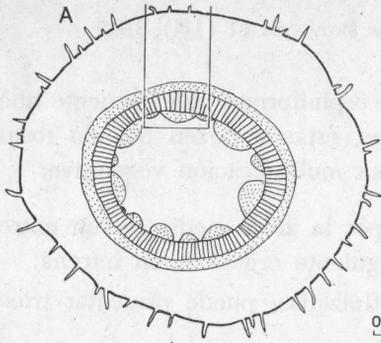
(*L. cuneatum*, *L. gilliesianum*, *L. morongii*, etc.). A veces hay diferencias entre la ondulación de las paredes de ambas epidermis, como ocurre en *L. stenophyllum* y *L. leiostemum*, donde las de las células adaxiales son rectas y las de las abaxiales onduladas. En lo que se refiere al espesor, las paredes pueden ser gruesas o delgadas.

Si bien el carácter en cuestión es sumamente variable y debe ser usado taxonómicamente con precaución, tal como lo señalara Stace (1965), algunas diferencias interespecíficas merecen apuntarse. Por ejemplo, en *L. gilliesianum* las paredes son arqueadas o débilmente onduladas, mientras que en *L. fuscum* son notoriamente onduladas. Otro tanto ocurre entre *L. vimineum*, cuyas paredes son poco onduladas y *L. nodosum* donde son muy onduladas. En otros casos, como en las especies de la Sect. *Selidophora*, las variaciones son muy grandes, aún dentro de la misma entidad, por lo que no pueden tenerse en cuenta. Por último, resulta interesante destacar una distinción entre las variedades de *L. tenuispinosum* en lo que atañe al tamaño de las células epidérmicas; en la variedad típica éstas son medianas ($\pm 50 \mu$) mientras que en las variedades *friesii* y *calycinum* —que tienen hojas más anchas— son más grandes ($\pm 90 \mu$).

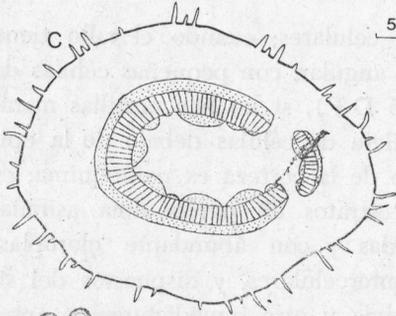
D. Tallo

Las especies de *Lycium* son arbustos o subarbustos, a veces hasta pequeños árboles, con tallo leñoso, aéreo, erecto, reptante o decumbente, siempre ramificado. Su sección es redondeada a poligonal con costillas longitudinales. El crecimiento es heteroblástico, con macroblastos áfilos y braquiblastos con hojas y flores. Los braquiblastos pueden llevar espinas caulinares, las que normalmente presentan nudos y entrenudos y nacen en la axila de las hojas, o bien ser inermes. En muchas especies, los

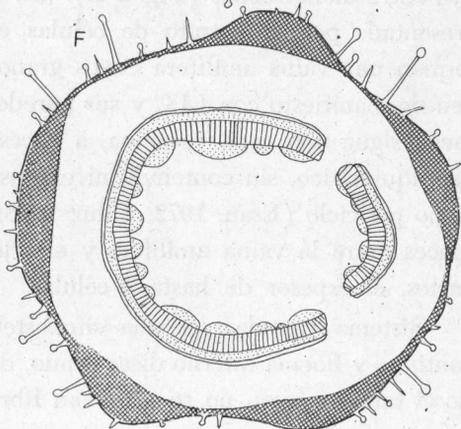
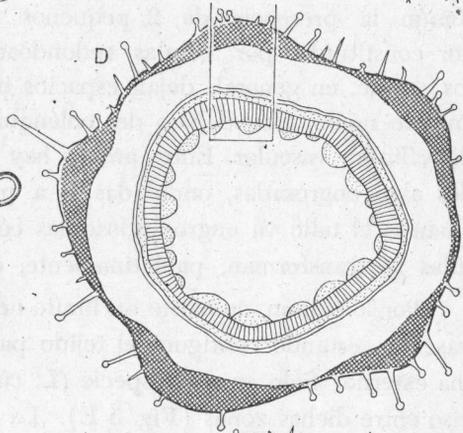
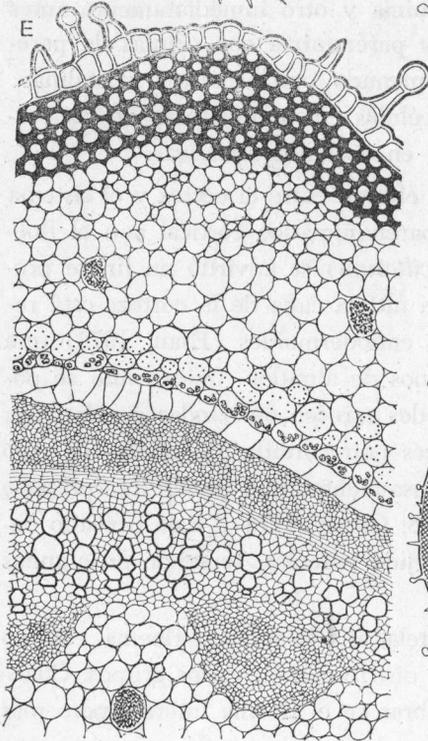
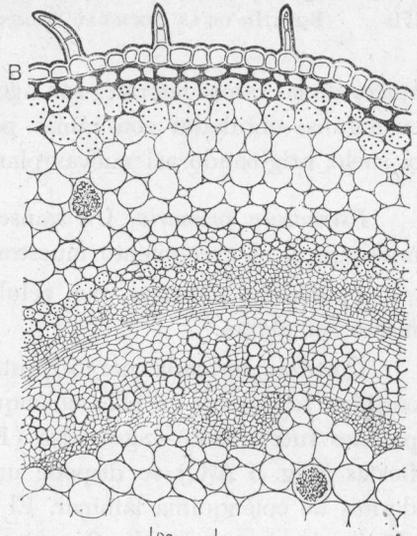
FIG. 5. — Tallo, estructura primaria. *Lycium cestroides* (Bernardello 83). A: esquema de transcurso por entrenudo; B: detalle del sector indicado en A; C: esquema de transcurso por nudo. *Lycium ciliatum* (Bernardello y Steibel 97). D: esquema de transcurso por entrenudo; E: detalle del sector indicado en D; F: esquema de transcurso por nudo. Aumentos: a escala de 0.1 mm vale para A, C, D y F, y la de 50 μm para B y E. La simbología utilizada es de Metcalfe and Chalk (1950); el periciclo se representó con una línea doble.



0.1mm



50 μm



ápices de las ramas laterales son agudos y espiniformes. Es frecuente que, en algunas entidades con ramas péndulas, éstas enraizen cuando tocan el suelo, originando así nuevas plantas por multiplicación vegetativa.

Estructura primaria. Un transcorte por la zona media de un entrenudo apical en crecimiento muestra la siguiente organización interna:

Epidermis: unistrata, con células cutinizadas; puede presentar tricomas o ser glabra.

Corteza: formada por 5-7 estratos celulares; cuando el tallo tiene costillas, se observa en ellas colénquima angular, con pequeñas células de paredes fuertemente engrosadas (Fig. 5 D-F), si no hay costillas manifiestas (Fig. 5 A-C) se dispone una hilera de células debajo de la epidermis de colénquima laminar. El resto de la corteza es parénquima; es común la presencia de 2 pequeños estratos de parénquima asimilador constituidos por células redondeadas y con abundante cloroplastos y que, en general, dejan espacios intercelulares, y dispuestos del siguiente modo: uno debajo del colénquima y otro inmediatamente antes del cilindro vascular. Entre ambos hay parénquima con células de paredes algo engrosadas, onduladas y a menudo con areniscas cristalinas. Cuando el tallo va engrosándose, las células colenquimatosas de las costillas se transforman, paulatinamente, en esclerenquimáticas.

Por lo común, no existe un límite definido entre el córtex y el sistema vascular, estando contiguos el tejido parenquimático cortical con el floema externo. Sólo en una especie (*L. ciliatum*) se advirtió un límite preciso entre dichas zonas (Fig. 5 E). La última capa de la corteza está representada por un estrato de células endodermoides (Esau, 1972) que forman una vaina amilífera cuyos granos de almidón únicamente se ponen de manifiesto con I_2IK , y sus paredes carecen de bandas de Caspary; luego sigue una capa continua, a veces entrecortada, de células de tipo parenquimático, sin contenido ni engrosamientos que puede interpretarse como periciclo (Esau, 1972; Fahn, 1978; Cutter, 1978). Está ubicado entonces entre la vaina amilífera y el tejido vascular, teniendo en algunas partes, el espesor de hasta 3 células.

Sistema vascular: es una sifonostela anfifloica, con floema externo continuo y floema interno discontinuo, distribuido en varios grupos. Cuando el tallo es joven no se observan fibras en el floema interno, pero más

tarde aparecen en algunas especies analizadas (*L. cestroides*, *L. cuneatum*, *L. nodosum*, *L. schreiteri*). Debe resaltarse que en el xilema predominan los vasos puntuados.

Médula: está bien desarrollada en tallos nuevos, siendo más escasa en los adultos. Sus células son redondeadas, grandes, algunas con areniscas cristalinas; en ciertos casos tienen paredes engrosadas o se encuentran algunas esclereidas esparcidas, si bien su presencia no es constante (Articó, 1956). En dos oportunidades, en cortes realizados en material vivo en zonas muy jóvenes del tallo, se observaron cloroplastos en algunas células medulares.

La estructura nodal es unilacunar, con un solo rastro foliar que se dirige al pecíolo (Fig. 5 C, F).

Los caracteres anatómicos de las especies analizadas son, en términos generales, uniformes; empero, los datos concernientes a *L. ciliatum* y *L. chilense* han resultado de interés, ya que la primera especie posee periciclo mientras que la segunda carece de él, al menos en los ejemplares analizados. Debe destacarse que, para conocer esta particularidad, es necesario hacer cortes transversales por tallos jóvenes en crecimiento, los que resultan, muchas veces, difíciles de conseguir en material seco.

Estructura secundaria. El felógeno se inicia tempranamente en el desarrollo del tallo. El mismo se origina mediante divisiones periclinales en los estratos internos de la corteza, en su cuarta o quinta capa (Fig. 6 B), próximo al floema externo, quedando siempre 2 ó 3 capas parenquimáticas entre el felógeno y el sistema vascular. Las células del corcho son alargadas tangencialmente, y rectangulares y comprimidas radialmente; sus paredes se hallan suberificadas, tiñéndose con sudán IV. Cuando el tallo presenta costillas, las células esclerenquimáticas que las constituyen, persisten hasta que el eje aumenta considerablemente en espesor. Después de formadas unas 4 capas de células suberosas, las corticales se van aplastando progresivamente hasta comprimirse por completo, mientras que la epidermis puede subsistir íntegra durante cierto tiempo. A medida que aumenta el número de estratos de felema, la epidermis se deteriora hasta que toda la corteza queda reducida a una capa más o menos uniforme que comienza a desprenderse. Más tarde (Fig. 6 H), se diferencian braquiesclereidas en la zona media del corcho, primero en grupos aislados y luego formando un anillo casi continuo. Las mismas tienen las paredes

tangenciales más engrosadas que las radiales y puntuaciones simples. La formación de esclereidas en el corcho no se interrumpe, produciéndose nuevos grupos en cada una de sus nuevas capas. Debe mencionarse que, particularmente en *L. elongatum* son muy abundantes.

El periciclo, que como se dijo está presente exclusivamente en *L. ciliatum*, se desintegra paulatinamente hasta que no se lo observa más, comprimiéndose por acción del crecimiento del sistema vascular y del súber.

El tejido vascular se desarrolla proporcionalmente, al mismo tiempo que disminuye el diámetro de la médula. Los miembros de vasos son de tamaño mediano —125 a 150 μ — (Metcalfe and Chalk, 1950), de forma tubular a cilíndrica, con placas de perforación simples, una en cada extremo del vaso (Fig. 6 D); son romos, o bien llevan apéndices agudos, largos o cortos. Se han observado puntuaciones simples en las paredes y, a veces, engrosamientos espiralados. Las paredes terminales son oblicuas o casi horizontales.

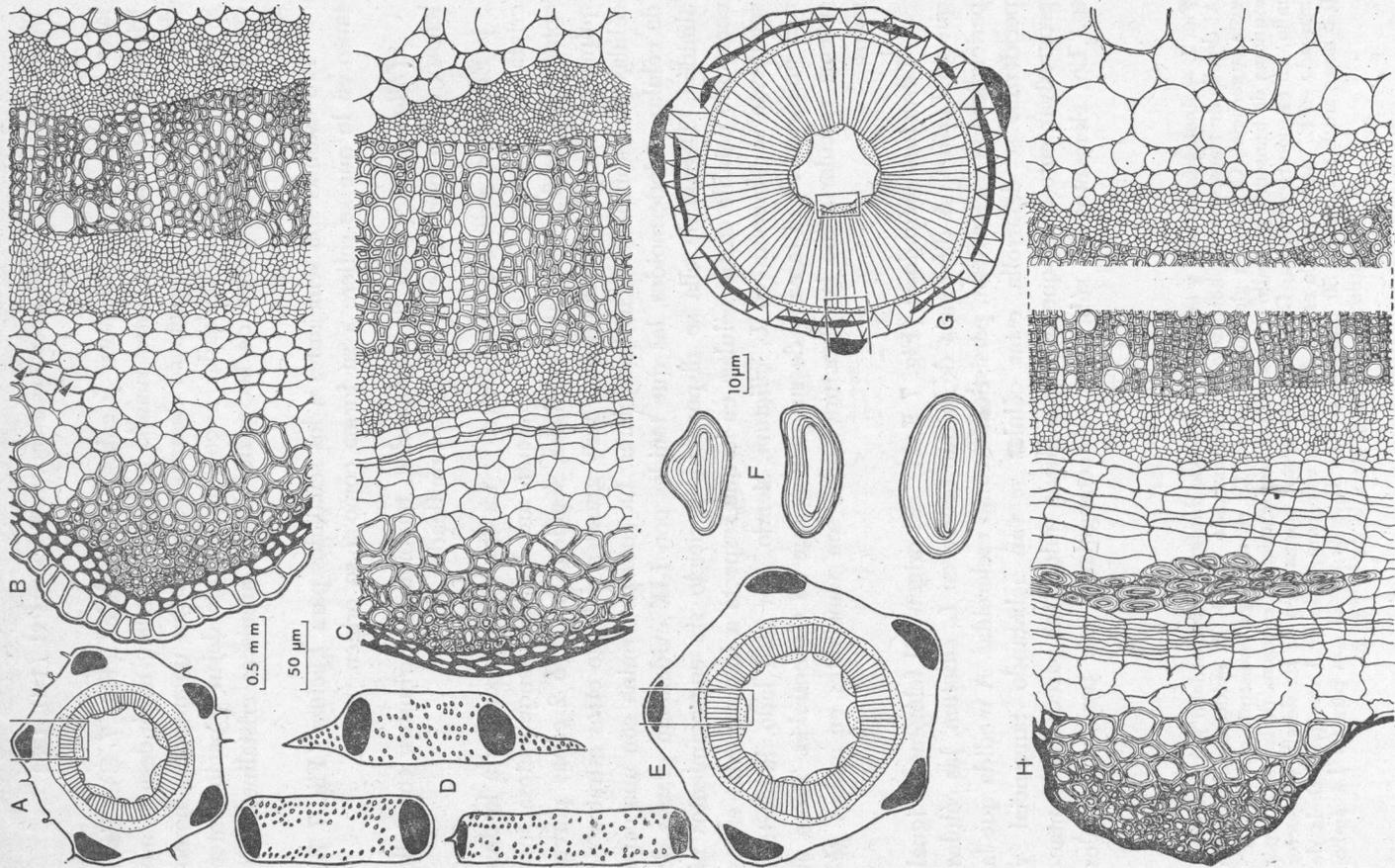
En su exterior, el tallo secundario posee grietas longitudinales y costillas claras también longitudinales, que corresponden a los cordones esclerenquimáticos, y zonas intercostales agrietadas en ese mismo sentido. El ritidoma es de tipo escamoso.

Lycium schreiteri se aleja del esquema antes mencionado por carecer de esclereidas en su corcho y por que la disposición de las capas de felema es similar a la de *Grabowskia*.

II. EL GÉNERO GRABOWSKIA

Hoja. Son anchas, crasas y con un corto pecíolo; glabras o glabrescentes con un indumento constituido sólo por pelos del tipo IV, glandu-

FIG. 6. — Tallo, estructura secundaria. *Lycium ciliatum* (Bernardello y Ariza 154). A: esquema de transcorte por entrenudo; B: detalle del sector indicado en A, nótese las primeras divisiones de la peridermis, señaladas con una punta de flecha; C: detalle del sector indicado en E, de un tallo más desarrollado; D: miembros de vaso en vista lateral; E: esquema de transcorte por entrenudo; F: esclereidas del corcho, del tallo esquematizado en H; G: esquema de transcorte por entrenudo de tallo secundario; H: detalle de los sectores indicados en G. Aumentos: la escala de 0.5 mm vale para A, E y G; la de 10 μ m para F, y la de 50 μ m para el resto. La simbología usada es de Metcalfe and Chalk (1950).



lares simples con pie bicelular y cabeza pluricelular (Fig. 7 C). Estos tricomas son más abundantes cuando la hoja es joven, cayéndose a medida que la misma completa su desarrollo. Muestran un mesofilo homogéneo, con células redondeadas a poligonales que dejan espacios intercelulares escasos, muchas de las cuales llevan areniscas cristalinas (Figura 7 A).

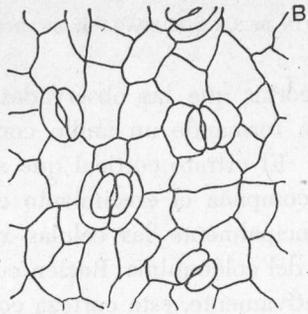
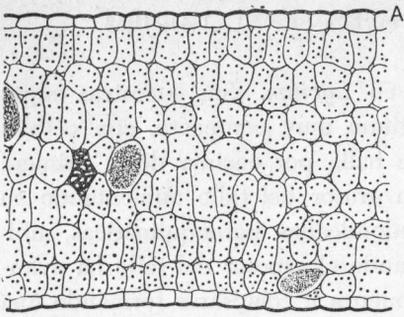
Los estomas son semejantes a los señalados para *Lycium* (Fig. 7 B) tanto en lo que se refiere a su forma como a su origen.

Tallo. Las especies de *Grabowskia*, también son arbustos, con tallo leñoso, aéreo, normalmente erecto y ramificado.

Estructura primaria (Fig. 7 F, G): La epidermis es similar a la descrita para *Lycium*. La corteza presenta una banda colenquimatosa subepidérmica de 2 a 3 estratos celulares, seguidas por 1 ó 2 capas parenquimáticas de células redondeadas muy grandes, y luego otros estratos de células parenquimáticas cuadrangulares. La corteza termina con una capa de células endodermoides, las que teñidas con I₂IK evidencian granos de almidón. Debajo de ella se dispone un periciclo sin engrosamientos ni contenido notable en sus células; en lo que respecta a *Lycium* estas capas solamente se observan en *L. ciliatum*, siendo, por otro lado, la corteza más uniforme en el tamaño de sus células que en *Grabowskia*. Tanto el sistema vascular como la estructura nodal, son semejantes en ambos géneros.

Estructura secundaria (Fig. 7 E, H): El origen del felógeno es igual que en *Lycium*. A diferencia de lo que ocurre en *L. ciliatum*, las células pericíclicas se esclerifican, persistiendo como esclereidas. A medida que la peridermis se desarrolla, estas células se van achatando tangencial y progresivamente hasta que su lumen queda nulo y sus paredes en contacto. Los elementos del súber son subrectangulares, con paredes radiales

FIG. 7. — Anatomía de hoja y tallo de *Grabowskia duplicata* (Bernardello y Anton 160). A: detalle de transcorte por hoja, según sector marcado en D; B: epidermis abaxial en vista superficial; C: tricoma glandular de hoja; D: esquema de transcorte por hoja; E: esquema de transcorte por tallo con estructura primaria; F: esquema de transcorte por tallo con estructura secundaria; G: detalle del sector marcado en F; H: detalle del sector marcado en E. *Aumentos:* la escala de 100 μ m vale para A; la de 1 mm para D; la de 0.5 mm para E y F; la de 50 μ m para B, G y H, y la de 25 μ m para C. La simbología utilizada es semejante a la de la Fig. 5.



25 μ m

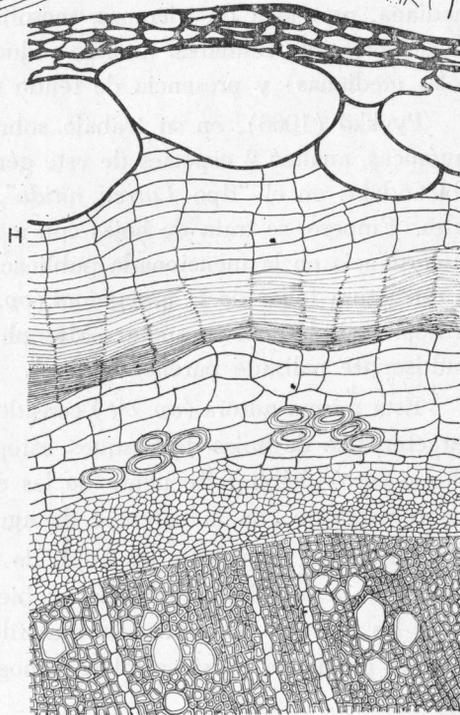
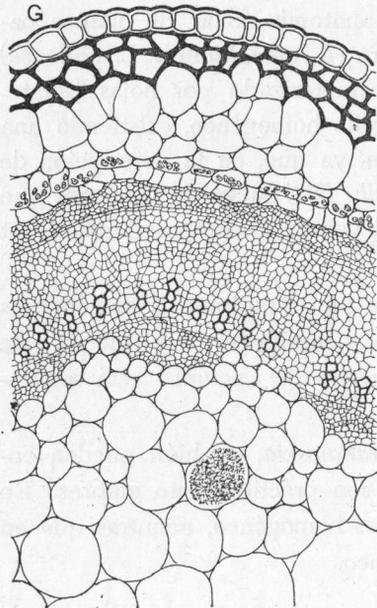
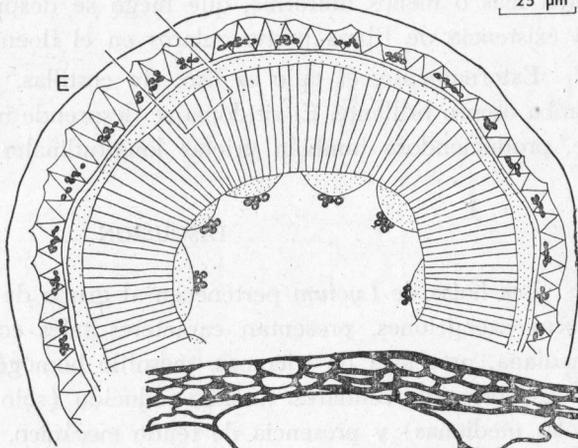
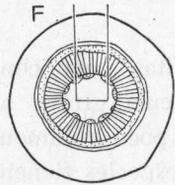


100 μ m*

1 mm

0.5 m m

50 μ m



mucho más cortas que las observadas en *Lycium*. Sus sucesivas capas se comprimen formando un anillo continuo muy compacto, con células cohesionadas. El estrato cortical que se halla por encima de la primera peridermis, acompaña el crecimiento en grosor del tallo aumentando su volumen, principalmente las células redondeadas parenquimáticas, ubicadas debajo del colénquima. Recién cuando el espesor del tallo ha avanzado significativamente, esta corteza comienza a colapsarse formando una capa más o menos uniforme, que luego se desprende. Debe destacarse la existencia de fibras perivasculares en el floema interno.

Externamente, el tallo es liso, sin costillas, por lo común de color caoba oscuro brillante. El ritidoma se desprende más o menos anularmente, produciéndose también grietas longitudinales.

DISCUSION

Las hojas de *Lycium* pertenecen al grupo de las xerófitas, pues, con pocas excepciones, presentan caracteres tales como: cutícula gruesa a mediana, presencia de tricomas, mesofilo homogéneo con poco volumen de espacios intercelulares, tamaño reducido (sólo unas 7 especies tienen hojas medianas) y presencia de tejido mecánico.

Pykkö (1966), en su trabajo sobre anatomía foliar de plantas patagónicas, analizó 2 especies de este género (*L. ameghinoi* y *L. chilense*) ubicándolas en el "tipo *Larrea nitida*", caracterizado por hojas isolaterales. Empero, se trata de hojas con mesofilo homogéneo, existiendo una discordancia en la mencionada publicación, ya que, en la descripción de la estructura foliar de *L. ameghinoi* (*op. cit.*: 508) luego de señalarse que la hoja es isolateral, se anota: "Mesophyll compact, composed wholly of multiseriate palisade parenchyma...".

Esta misma autora (*op. cit.*) consideró que el mesofilo homogéneo es característico de hojas de bosques, estepas y semidesiertos y que en este último caso —hábitat frecuente de las especies de *Lycium*— está seguramente asociado con la carencia de agua.

En lo que respecta a las hojas de *Grabowskia*, también pueden encuadrarse dentro de las xerófitas, si bien son prácticamente glabras. En todas las especies estudiadas, el mesofilo es homogéneo, mientras, que en *Lycium* puede ser dorsiventral u homogéneo.

La anatomía foliar demostró tener valor taxonómico, contribuyendo a la delimitación de taxa afines. En efecto, en el caso de *L. infaustum* y *L. americanum* resultó útil, ya que en la primera especie las hojas son cilíndricas, con la nervadura principal inmersa, el hacecillo está rodeado por clorénquima y el mesofilo tiene pocas células con areniscas cristalinas; por el contrario, en *L. americanum* las hojas son comprimidas dorsiventralmente, con la nervadura sobresaliente en la cara abaxial, el hacecillo central rodeado por parénquima o clorénquima, y mayor cantidad de areniscas cristalinas en el mesofilo.

Pasando a otro grupo de especies afines, *L. ciliatum* en su forma típica, muestra hojas con mesofilo dorsiventral, si bien en especímenes que crecen en ambientes más xerofíticos, el mesofilo es homogéneo; en ambos casos, la nervadura principal sobresale en las 2 caras, hallándose rodeada por parénquima o, a veces, por clorénquima. En *L. chilense*, en cambio, las hojas son homogéneas y la nervadura principal inmersa, rodeada exclusivamente por clorénquima.

Entre las variedades de *L. tenuispinosum*, se observaron algunas variaciones destacables; en todas ellas, el mesofilo es homogéneo con células del tipo en empalizada, pero en la variedad típica el tejido es compacto, mientras que en las variedades *calycinum* y *friesii* las células son más grandes y redondeadas formando un tejido más laxo.

En lo que atañe a los estomas, resulta interesante destacar que, al menos en la bibliografía consultada, se han citado sólo 2 casos de hojas hipostomáticas en Solanáceas: *Streptosolen jamesoni* Miers (Ahmad, 1964 a) y *Atropa belladonna* L. (Solereider, 1908), agregándose en esta investigación 2 especies de *Lycium* (cfr. *supra*).

Debido a su extrema variabilidad, la presencia de zonas refringentes en los polos estomáticos no debe ser valorada como carácter taxonómico, tal como lo señalaron Den Hertog and Baas (1978) para la "pieza T".

La heterogeneidad en el tipo estomático es un fenómeno común en la familia, según observaciones de varios autores (entre otros: Ahmad, 1964 a; Bessis et Guyot, 1971, 1979; Patel and Inamdar, 1971). Los estomas descritos para *Lycium* concuerdan, en general, con los mencionados para Solanáceas, siendo difícil indicar cual es el tipo más frecuente debido a su gran variabilidad, aunque el aperígeno parece ser el más común (Patel and Inamdar, 1971). El tipo diacítico no fue hallado en este género, siendo más bien rara su presencia en la familia (Inamdar and

Patel, 1969), mientras que el paracítico perígeno se menciona por primera vez para la misma. Debe aclararse que este último tipo de estoma no fue incluido en la clasificación de Fryns-Claessens and Van Cotthem (1973).

Estos investigadores consideran como 2 tipos estomáticos diferentes al paramesógeno y al paramesoperígeno, el primero con 2 células subsidiarias mesógenas paralelas al eje mayor del estoma, las que rodean sus 2 polos, y el segundo con 2 células subsidiarias similares a las anteriores pero que no rodean completamente a las células oclusivas, de modo que uno o ambos polos están en contacto con células vecinas perígenas. No obstante, en opinión del autor, este último caso sería simplemente una variante del paramesógeno.

En el siguiente cuadro, se compara la terminología usada en este trabajo con la de otros autores que se ocuparon de los estomas en Solanáceas.

CUADRO I

	BESSIS et GUYOT (1971, 1979)	PATEL and INAMDAR (1971) INAMDAR and PATEL (1976)
aperígeno	anomocítico perígeno	anomocítico
anisomesógeno	anisocítico mesógeno	anisocítico
hemiparamesoperí- geno	anomocítico mesoperígeno	estomas con una sola célula subsidiaria
paramesógeno	bicítico, paracítico mesó- geno, anisocítico mesope- rígeno, tetracítico relacio- nado con el tipo anisocítico	paracítico

Según las relaciones filogenéticas entre diversos géneros de Solanáceas establecidas por Bessis et Guyot (1971, 1979) de acuerdo a su tipo estomático, *Lycium* y *Grabowskia* se encuentran en distintos grupos. Sin embargo, se ha observado que estos géneros son similares en sus estomas, por lo que están estrechamente relacionados teniendo en cuenta este carácter, contrariamente a lo planteado por los autores recién mencionados.

Se han encontrado casos anormales, como estomas con una sola célula oclusiva, o bien 2 estomas contiguos sin células entre ambos, fenómenos ya citados para Solanáceas (entre otros Ahmad, 1964 b; Inamdar and Patel, 1976).

El desarrollo de los estomas aperígenos, paramesógenos y anisomesógenos es similar al citado para otras Solanáceas y Tubifloras en general (Inamdar and Patel, 1969, 1976; Patel and Inamdar, 1971), mientras que la ontogénesis del tipo hemiparamesoperígeno coincide con la del estoma con una célula subsidiaria (Inamdar and Patel, 1976; Patel and Inamdar, 1971), si bien estos autores consideran que dicho estoma es mesógeno y no mesoperígeno (*cf. supra*).

El pelo ramificado mixto (tipo VII) corresponde al grupo "glandular-cum-eglandular" de Inamdar and Patel (1973), descrito para el ovario de *Solanum melongena* L., si bien difieren en su organización. A excepción de este último tipo, todos los demás coinciden con los citados por estos autores para Solanáceas. Debe destacarse que no se observaron glándulas externas como las señaladas por Volkens para *Lycium arabicum* Schweinf. (Solereeder, 1908).

La presencia de pelos en hojas y tallos es una característica típica de plantas de regiones xerofíticas, pues actúan como protectores de la transpiración. Se concuerda con el postulado de Pyykkö (1966: 592) quien considera que la existencia de pelos es independiente de los factores ambientales debiéndose contemplarla como un carácter genérico o específico ligado a la herencia, si bien el tamaño y la cantidad de los mismos pueden depender de dichos factores.

En las especies sudamericanas de *Lycium* los tricomas tienen valor sistemático en la delimitación de entidades y son indicadores de afinidad entre ellas.

Los miembros de vasos descritos en este trabajo son semejantes a los estudiados en otras Solanáceas (Inamdar and Murthy, 1977).

En los 3 géneros de *Lycieae* (*Lycium*, *Grabowskia* y *Phrodus*) la peridermis tiene un origen profundo, aunque este hecho se ha mencionado también en otras Solanáceas (Solereeder, 1908; Metcalfe and Chalk, 1950). Resulta oportuno destacar que Ratera y Cristiani (1955) señalaron felógeno pericíclico para algunas especies argentinas de *Lycium* y *Grabowskia*. Sin embargo, dicha afirmación es errónea, puesto que el felógeno se inicia en las capas más profundas de la corteza pero sin afectar al periciclo, cuando

éste está presente. Ya Douliot (1889), puso de manifiesto que se desarrolla en un estrato interno de la corteza, pero sin poder afirmar si es el periciclo o la endodermis, ya que no pudo distinguir ninguna de estas capas.

Solereder (1908) señaló esclereidas en el leño de *Phrodus*, y Metcalfe and Chalk (1950) en *Lycium* y *Phrodus*, habiéndose corroborado estas aseveraciones con excepción de *L. schreiteri*.

En la Fig. 8 se han esquematizado las diferencias más importantes entre las estructuras vegetativas de los géneros estudiados, mientras que en el cuadro inserto a continuación se detallan las de sus tallos exclusivamente, siendo éstas, por otra parte, las de mayor interés en su delimitación.

CUADRO II

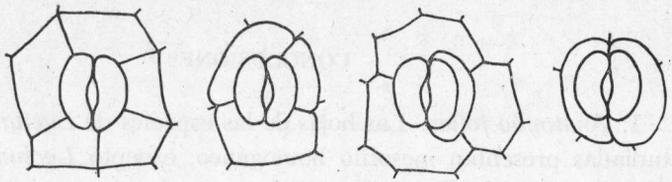
<i>Lycium</i>	<i>Grabowskia</i>
Periciclo normalmente ausente (excepto en <i>L. ciliatum</i>); cuando presente, no persiste en la estructura secundaria.	Périciclo presente; persiste en la estructura secundaria como esclereidas.
Peridermis con braquiesclereidas en la peridermis (excepto en <i>L. schreiteri</i>).	Peridermis sin braquiesclereidas en la peridermis.
Epidermis y corteza primaria se desprenden enseguida después de la formación de la peridermis.	Epidermis y corteza primaria persisten cierto tiempo después de la formación de la peridermis, acompañando el crecimiento en espesor del tallo.
Súber con células suberosas netamente rectangulares, con paredes radiales anchas y no cohesionadas entre sí.	Súber con células suberosas subrectangulares, con paredes radiales cortas y muy cohesionadas entre sí.
Floema interno generalmente sin fibras.	Floema interno con fibras presentes.

FIG. 8. — Esquemas comparativos de las estructuras foliares y caulinares de *Grabowskia* y *Lycium*. Excepto los tipos de estomas, que son comunes a ambos géneros, los demás esquemas corresponden a la entidad debajo de la cual están dibujados; para detalles consultar el texto. Simbología: líneas cortadas verticales: parénquima asimilador en empalizada; celdillas horizontales: parénquima asimilador esponjoso; cuadrículado oblicuo; colénquima; rayado oblicuo: parénquima; punteado: floemá; rayado vertical: xilema; negro relleno: esclerénquima; líneas horizontales onduladas: ritidoma; líneas en zig-zag: peridermis. Epidermis y periciclo se representaron con una banda blanca cortada por líneas verticales negras. En la estructura primaria del tallo de *Grabowskia* se representaron con círculos, las células grandes del parénquima cortical.

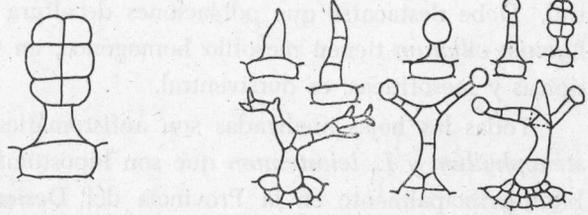
GRABOWSKIA

LYCIUM

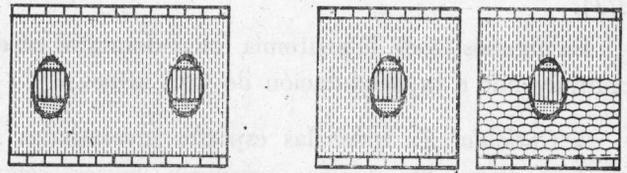
ESTOMAS



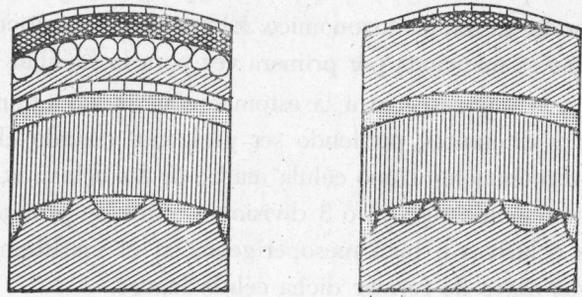
INDUMENTO



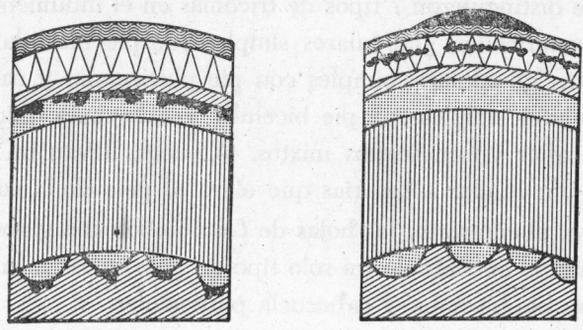
ANATOMIA FOLIAR



TALLO ESTRUCTURA PRIMARIA



TALLO ESTRUCTURA SECUNDARIA



CONCLUSIONES

1. *Anatomía foliar*. Las hojas de las especies de *Lycium* y *Grabowskia* estudiadas presentan mesofilo homogéneo, excepto *Lycium cestroides*, *L. gilliesianum* y *L. ciliatum*, entidades que muestran estructura dorsiventral. Debe destacarse que poblaciones de altura y de regiones áridas de *Lycium ciliatum* tienen mesofilo homogéneo, en tanto que en las formas típicas y mesofíticas, es dorsiventral.

Todas las hojas analizadas son anfistomáticas, salvo las de *Lycium stenophyllum* y *L. leiostemum* que son hipostomáticas, entidades que habitan principalmente en la Provincia del Desierto (Cabrera y Willink, 1973).

En algunos casos, la anatomía foliar demostró tener valor taxonómico, contribuyendo a la delimitación de taxa afines.

2. *Cutícula*. En todas las especies investigadas se reconocieron los siguientes tipos de estomas: aperígeno, anisomesógeno, hemiparamesoperígeno, paramesógeno y paracítico perígeno, quedando descartado, de este modo, su interés taxonómico. El aparato estomático de tipo paracítico perígeno se menciona por primera vez para la familia.

En lo que respecta a la estomatogénesis, los estomas evolucionan de 3 modos diferentes, pudiendo ser perígenos cuando el meristemoide funciona directamente como célula madre de las oclusivas, mesógenos cuando el meristemoide sufre 2 ó 3 divisiones antes de producir la célula madre de las oclusivas o bien mesoperígenos, si el meristemoide se divide sólo una vez antes de formar dicha célula madre.

Se distinguieron 7 tipos de tricomas en el indumento de *Lycium*: simples, ramificados, glandulares simples con pie bicelular y cabezuela pluricelular, glandulares simples con pie pluricelular y cabezuela unicelular, glandulares simples con pie bicelular y cabezuela unicelular, glandulares ramificados y ramificados mixtos. A veces, llevan un cojinete basal formado por células accesorias que eleva al pelo de la superficie foliar.

Por el contrario, las hojas de *Grabowskia* son glabras o glabrescentes, habiéndose encontrado un solo tipo de pelo en las mismas, glandular simple con pie bicelular y cabezuela pluricelular.

Las paredes de las células epidérmicas pueden ser rectas, curvas, muy onduladas o poco onduladas, presentando en algunos casos interés taxonómico, si bien este carácter debe ser usado con precaución vista su variabilidad.

3. *Tallo*. Estructura primaria: En *Lycium* se reconocen los siguientes estratos: epidermis unistrata, corteza (formada por colénquima angular, clorénquima y parénquima), sistema vascular (sifonostela anfifloica, con floema externo continuo e interno discontinuo) y médula parenquimática. En algunas especies se observan fibras perivasculares en el floema interno. Unicamente en *Lycium ciliatum* se distingue un periciclo delimitando el córtex del sistema vascular, el cual se desintegra con el desarrollo secundario del tallo. La estructura nodal es unilacunar.

En *Grabowskia*, el tallo presenta las mismas capas, existiendo siempre periciclo y fibras perivasculares en el floema interno; la estructura nodal también es unilacunar.

Estructura secundaria: Tanto en *Lycium* como en *Grabowskia*, el felógeno se origina mediante divisiones periclinales, en los estratos internos de la corteza, cerca del floema interno y sin afectar al periciclo. Las especies de *Lycium* estudiadas (excepto *L. schreiteri*) presentan braquiesclereidas en la peridermis; estas células están siempre ausentes en *Grabowskia*.

Los miembros de vaso, analizados en *Lycium*, son de tamaño mediano, tubulares a cilíndricos, con placas de perforación simples y paredes terminales oblicuas o casi horizontales

4. Las evidencias obtenidas, especialmente las referidas a la estructura del tallo, justifican la separación de ambos géneros.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado en el Museo Botánico de Córdoba bajo la dirección de la Prof. Dra. T. E. Di Fulvio, gracias a una Beca que el CONICET otorgara al autor; a la Profesora y a la Institución recién mencionadas se expresa sincero agradecimiento. El autor tampoco puede dejar de mencionar a quienes colaboraron en la recolección del material: Ing. A. T. Hunziker, Dra. R. Subils, Dr. L. Ariza Espinar, Dra. A. Anton, Lic. M. R. Figueroa Romero, Ing. P. Steibel e Ing. H. Troiani.

BIBLIOGRAFIA

- AHMAD, K. J. 1964 a. Cuticular studies in *Solanaceae*. *Canad. J. Bot.* 42: 793-863.
- . 1964 b. On stomatal abnormalities in *Solanaceae*. *Sci. & Cult.* 30: 349-351.
- ARTIGÓ, L. 1956. *Anatomía comparada de la médula y floema interno en algunas especies de Lycium y Grabowskia (Solanaceae)*. Inédito, Seminario presentado a la Fac. C.E.F.N., Univ. Nac. Córdoba.
- BESSIS, J. et M. GUYOT. 1971. Les types stomatiques chez les Solanacées. 96^e Congrès Nat. Soc. Savantes, Sci. 5: 289-298. Toulouse.
- . 1979. An attempt to use stomatal characters in systematic and phylogenetic studies of the *Solanaceae*. In H. G. HAWKES et al. (eds.): *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. *Linn. Soc. Symp., Ser. 7*: 321-326, pl. 24. Academic Press, London.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK. 1973. *Biogeografía de América Latina*. I-IV, 1-120, f. 1-25. Serie Biol., Monogr. 13. Dpto. Asuntos Científicos, O.E.A. Washington, D. C.
- CONN, H. J., DARROW, M. A. and V. M. EMMEL. 1960. *Staining procedures*. I-XII, 1-289. Baltimore.
- CUTTER, E. G. 1978. *Plant anatomy: experiment and interpretation*. Part 2: Organs. I-VI, figs. E. Arno'd, London.
- DEŃ HARTOG, R. M. and P. BAAS. 1978. Epidermal characters of the *Celastraceae sensu lato*. *Acta Bot. Neerl.* 27 (5/6): 355-388, f. 1-38, pl. I-II.
- DI FULVIO, T. E. 1975. Estomatogénesis en *Halophytum ameghinoi (Halophytaceae)*. *Kurtziana* 8: 17-29, f. 1-5.
- DILCHER, D. L. 1974. Approaches to the identification on Angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40 (1): 1-151, f. 1-24.
- DOULIOT, M. H. 1889. Recherches sur le périoderme. *Ann. Sci. Nat. Bot.* (7ème Sér.) 10: 325-395.
- ESAU, K. 1972. *Anatomía Vegetal*. 1-779, figs., lám. 1-96. 2a. Ed. revisada y ampliada. Omega, Barcelona.
- FAHN, A. 1978. *Anatomía Vegetal*. I-XI, 1-643, f. 1-257. H. Blume Ed., Madrid.
- FONT QUER, P. 1975. *Diccionario de Botánica*. 1-1244, figs. Labor, Barcelona, etc.
- FRYNS-CLAESSENS, E. and W. VAN COTTHEM. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev.* 39*(1): 71-138.
- GUYOT, M. Les stomates des Ombe'ifères. *Bull. Soc. Bot. France* 113 (5/6): 244-273.
- HAYWARD, H. E. *Estructura de las plantas útiles*. 1-667, f. 1-340. Acme, Buenos Aires.
- HOLMGREN, P. K. and W. KEUKEN. 1974. *Index Herbariorum* Part. I: The Herbaria of the world. *Regnum Veg.* 92: I-VII, 1-397. 6th Ed.
- HUNZIKER, A. T. 1977. Estudios sobre *Solanaceae* VIII. *Kurtziana* 10: 7-50, f. 1-12.
- INAMDAR, J. A. and R. C. PATEL. 1969. Development of stomata in some *Solanaceae*. *Flora*. 138: 462-472, f. 1-22.
- . 1973. Structure, ontogeny and classification of trichomes in some *Polemoniales*. *Feddes Reptert.* 83 (7/8): 473-488, f. 1-4.

- . 1976. Ontogeny of normal and abnormal stomata in seedlings of some *Solanaceae*. *Phyton (Horn)* 17 (3/4): 265-276, f. 1-34, pl. 1-2.
- INAMDAR, J. A. and G. S. R. MURTHY. 1977. Vessels in some *Solanaceae*. *Flora* 166 (5): 441-447, f. 1-31.
- JOHANSEN, D. A. *Plant microtechnique*. I-XI, 1-523, f. 1-106. 1st Ed. Mc Graw Hill Book Co., New York.
- METCALFE, C. R. and L. CHALK. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons* II. *Solanaceae*: 965-978, f. 225-227. Clarendon Press, Oxford.
- NAPP-ZINN, K. 1973. *Blattanatomie der Angiospermen*. In W. ZIMMERMANN *et al.* *Handbuch der Pflanzenanatomie* (2 Aufl.) Spez. Teil., 8 (2A), 1: 1-764. Borntraeger, Berlin u. Stuttgart.
- PATEL, R. C. and I. A. INAMDAR. 1971. Structure and ontogeny of stomata in some *Polemoniales*. *Ann. Bot. (London)* 35 (140): 389-409.
- PAYNE, W. W. 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30 (2): 239-255, f. 1-48.
- PYYKKÖ, M. 1966. The leaf of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-622, f. 1-151, tab. 1-13.
- RATERA, E. L. y L. Q. CRISTIANI. 1955. Posición del fe'ógeno en Solanáceas argentinas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 5 (4): 193-202, f. 1-6, lám. I.
- SOLENEREDER, H. 1908. *Systematic Anatomy of the Dicotyledons* 1. *Solanaceae*: 575-583, f. 133-134. Clarendon Press, Oxford.
- STACE, C. A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 4 (1): 1-78, figs.
- UPHOF, J. C. Th. 1962. Plant Hairs. In K. LINDSBAUER (ed.), *Handbuch der Pflanzenanatomie* 4 (5): 1-206, figs. Borntraeger, Berlin u. Stuttgart.