

## NODULOS ACTINOMICORRICICOS EN ESPECIES ARGENTINAS DE LOS GENEROS *KENTROTHAMNUS*, *TREVOA* (RHAMNACEAE) Y *CORIARIA* (CORIARIACEAE)

Por DIEGO MEDAN<sup>1</sup> y ROBERTO D. TORTOSA<sup>1</sup>

### SUMMARY

Actinomycorrhizal nodules on *Kentrothamnus weddellianus* (Miers) Johnst., *Trevoa patagonica* Speg. and *Coriaria ruscifolia* L. are reported. This type of nodules was so far unknown in the genus *Kentrothamnus*. All nodules are coralloid-shaped and closely resemble in anatomical structure those of other *Rhamnaceae* and *Coriariaceae*. Nodule endophytes are filamentous; in *K. weddellianus* and *T. patagonica* the hyphae have terminal, spheroidal swellings 2-2.5  $\mu\text{m}$  in diameter, whereas *Coriaria ruscifolia* endophyte exhibits, in addition to a peripheral hyphal net, somewhat larger and radially disposed hyphae ca. 5  $\mu\text{m}$  long x 0.3  $\mu\text{m}$  diam. Structural differences between *Coriaria* and other *Alnus*-type root nodules are emphasized.

No nodules could be found on inspected plants of *Colubrina retusa* (Pitt.) Cowan var. *latifolia* (Reiss.) Johnst., *Condalia megacarpa* Cast. and *Condalia microphylla* Cav. (*Rhamnaceae*).

### INTRODUCCION

Existe, entre las Angiospermas, un grupo relativamente reducido de familias en las que ocurre simbiosis con organismos procarióticos, con fijación de dinitrógeno como proceso bioquímico distintivo (Akkermans & Houwers, 1979: 24). En 9 de tales familias, representadas por un total de 20 géneros, la simbiosis tiene lugar en nódulos radicales, con participación de Actinomicetes en calidad de microsimbiontes. Este tema ha merecido varias revisiones recientes (Bond, 1976; Torrey & Tjepkema, 1979; Gordon *et al.*, 1979) y progresa actualmente en distintos campos; uno de ellos, la búsqueda de nuevas especies portadoras de nódulos actinomicorrícicos<sup>2</sup>, ha ocupado ya a los autores

<sup>1</sup> Laboratorios de Botánica "Lorenzo R. Parodi", Cátedra de Botánica, Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires. Avda. San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina.

<sup>2</sup> Estos nódulos recibieron diferentes denominaciones en la literatura: "*Alnus*-type root nodules", "actinorhizal nodules", "actinomycete nodules", "root nodules of nonlegumes" etc. Preferimos para referirnos a ellos el término "nódulos actinomicorrícicos" ("actinomycorrhizal nodules"), que fuera uno de los propuestos en la reunión científica celebrada en Petersham, Massachusetts, en abril de 1978 (Torrey & Tjepkema, 1979).

(Medan y Tortosa, 1976), y es objeto de una nueva contribución en este trabajo. En el mismo se da a conocer su presencia en 2 especies de Ramnáceas: *Kentrothamnus weddellianus* (Miers) Johnst. y *Trevoa patagonica* Speg., y en otra de Coriariáceas: *Coriaria ruscifolia* L., y se describe la morfología externa e interna de los nódulos de cada una de ellas. Se indican, asimismo, otras especies de Ramnáceas en las que no pudieron hallarse nódulos radicales.

#### ANTECEDENTES

En Ramnáceas se han descripto nódulos actinomicorrícicos en los géneros *Ceanothus*, *Colletia*, *Discaria* y *Trevoa*, y en Coriariáceas en 13 especies (Bond, 1976: 470) de las aproximadamente 15 que integran el género *Coriaria* (Willis, 1966).

El interés de que fueran investigadas las raíces de las especies aquí tratadas, había sido señalado por Bond (1962) para *Coriaria ruscifolia* y por Medan y Tortosa (1976) respecto a *Kentrothamnus weddellianus* y *Trevoa patagonica*.

En el género *Trevoa* fueron hallados nódulos en la especie chilena *T. trinervia* Gill. et Hook. por Rundel & Neel (1978), quienes pudieron comprobar su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico.

En cuanto a *Kentrothamnus*, no existían antecedentes para este género monotípico.

#### MATERIALES Y METODOS

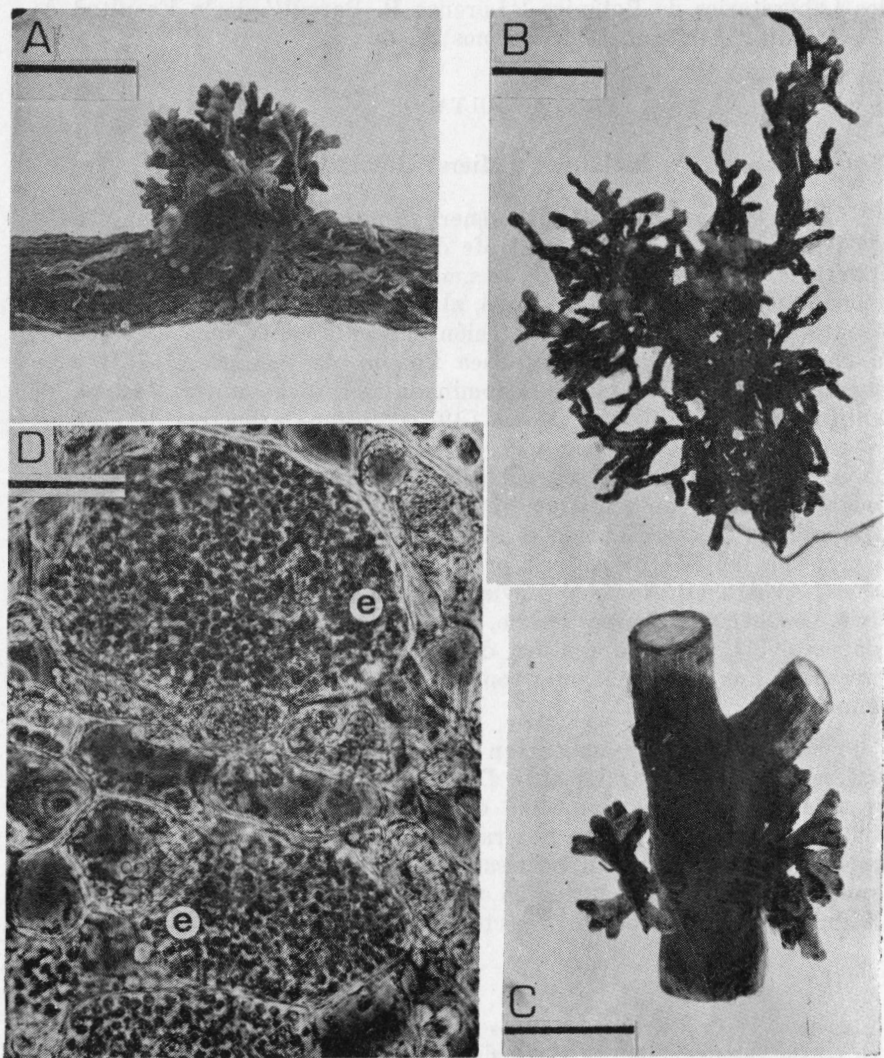
Se fijaron en FAA porciones de raíces con nódulos, inmediatamente después de extraídas de las plantas portadoras. A título documental se confeccionaron ejemplares de herbario, cuyo detalle es el siguiente:

*Coriaria ruscifolia* L.: ARGENTINA. Prov. Río Negro: Dpto. Bariloche: El Bolsón, Río Azul, zona Loma del Medio, Pozo de Arias, Galluscio y Hojman s/n, 15-I-1980 (BAA 17190).

*Kentrothamnus weddellianus* (Miers) Johnst.: ARGENTINA. Prov. Jujuy: Dpto. Yavi: Cuesta del Toquero, ladera W, Medan y Tortosa 472, 8-VI-1980 (BAA).

*Trevoa patagonica* Speg.: ARGENTINA. Prov. Chubut: Dpto. Florentino Ameghino: Ruta prov. 30, a 28 km de Camarones hacia Ea. Lochie, Medan y Tortosa 302, 18-V-1979 (BAA).

Se incluyeron porciones de nódulos en parafina mejorada "tissuemat", obteniéndose finalmente secciones transversales de 10-15  $\mu$ m de espesor, que se colorearon con violeta de cresilo (Dizeo de Strittmatter, 1980). Algunas secciones realizadas a mano libre se colorearon del mismo modo, o bien se montaron en lactofenol de Amanu sin coloración previa.



LÁM. I. — A-C: Nódulos actinomicorrícicos. A: de *Kentrothamnus weddellianus*; B: de *Trevoa patagonica*; C: de *Coriaria ruscifolia*. En A y C los nódulos se hallan sobre las raíces portadoras. D: sector de la corteza interna del nódulo de *Trevoa patagonica* con células que hospedan al endófito (e), en las que se observan las terminaciones esféricas características. Escalas: en A, B y C, 1 cm; en D, 20  $\mu$ m.

El material fijado y los preparados definitivos se conservan en los Laboratorios de Botánica "Lorenzo R. Parodi" de la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.

## RESULTADOS

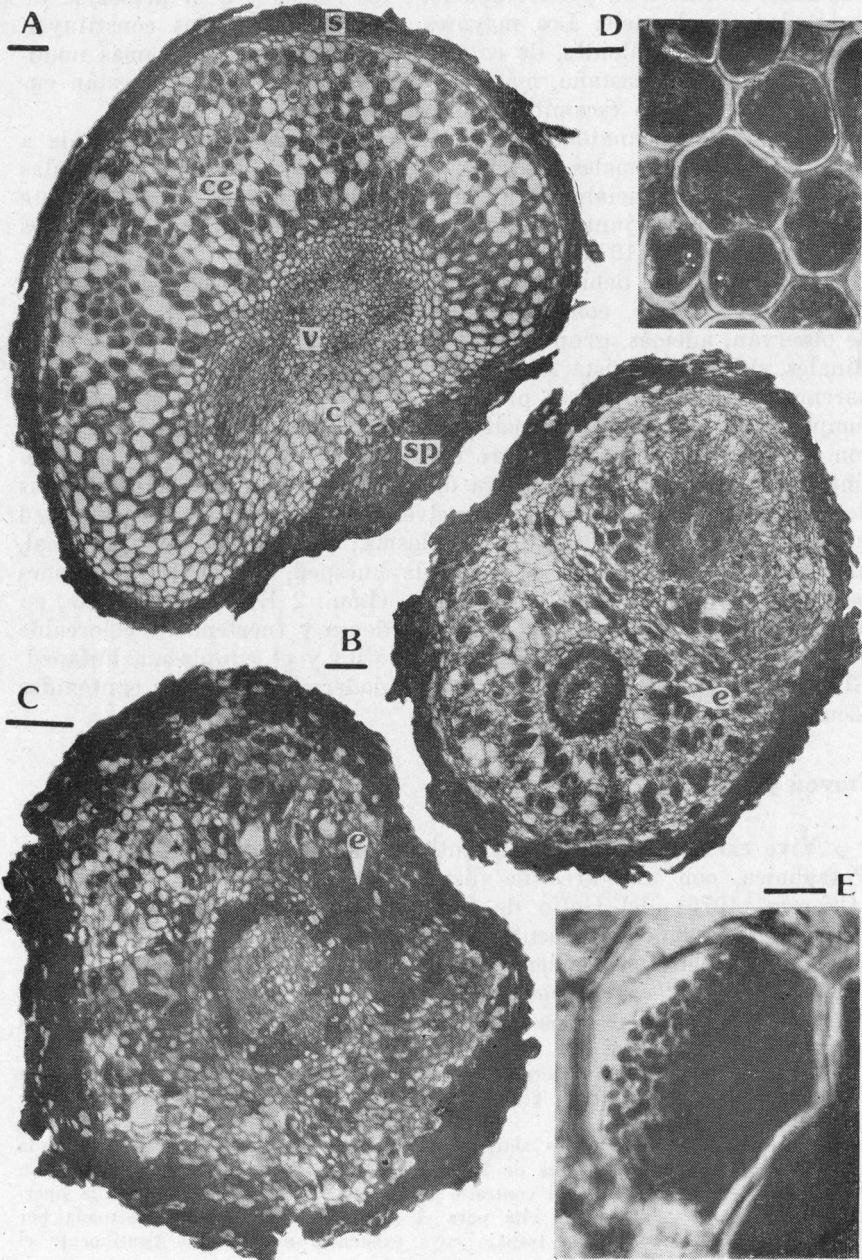
### **Kentrothamnus weddellianus** (Miers) Johnst.

Esta especie, la única del género *Kentrothamnus*, vive en el SW de Bolivia y en la región limítrofe de Argentina (Prov. Jujuy, Dpto. Yavi), entre los 2.600 y 3.800 m.s.m. El ejemplar nodulado fue coleccionado en la Cuesta del Toquero, al W de La Quiaca y no lejos de la frontera con Bolivia. La vegetación existente en la zona corresponde a la de la provincia fitogeográfica Puneña de Cabrera (1976), y en particular a la comunidad denominada por dicho autor "estepa de chijua" y por Ruthsatz y Movia (1975) "estepa arbustiva de *Fabiana densa* y *Baccharis boliviensis*". *Kentrothamnus weddellianus* constituye allí arbustos espinosos, subáfilos, de hasta 1,7 m de altura; algunos individuos, sin embargo, muy comidos por ovejas y cabras, no superan los 20 cm. El suelo es esquelético, franco arenoso y pedregoso, con menos del 1 % de materia orgánica y con reacción levemente ácida a casi neutra (Ruthsatz y Movia, *op. cit.*: 55-56). El clima es seco y frío, con heladas aún en verano, y con una media anual de aproximadamente 8°C. La temperatura del suelo puede descender de 0°C en invierno. Las precipitaciones son estivales y alcanzan a unos 320 mm anuales.

Los nódulos se encuentran a 20-30 cm de profundidad, sobre raíces de 1-8 mm de diámetro. Debido al carácter pedregoso del suelo y a la aparente poca cantidad de nódulos por planta, resulta difícil hallarlos. Están formados por ramas cilindroides de ca. 1 mm de diámetro, las que presentan bifurcaciones cada 1-2 mm (Lám. 1 A). Las ramificaciones tienen lugar en un solo plano, de manera tal que el nódulo posee al principio aspecto palmeado; el que desaparece paula-

---

LÁM. 2. — A-C: Cortes transversales de ramas nodulares. A: *Coriaria ruscifolia*, s: estrato suberoso; sp: porción proliferada de s; ce: parte de la corteza que alberga al endófito; c: sector de la corteza desprovista de endófito; v: cilindro central (ramificándose). B: *Kentrothamnus weddellianus*, corte efectuado a la altura de una bifurcación; e: células hipertrofiadas de la corteza interna que albergan al endófito C: *Trevoa patagonica*, e: igual que en B; D: porción de la corteza del nódulo de *C. ruscifolia* en cuyas células se observa el endófito; E: célula hipertrofiada de la corteza interna del nódulo de *K. weddellianus*, la que muestra al endófito con las terminaciones esferoidales características. Escalas: en A, B y C, 100  $\mu$ m; en D, 30  $\mu$ m; en E, 10  $\mu$ m.



tinamente debido a la proliferación de las ramas y a la presencia de obstáculos en el suelo. Los mayores nódulos observados constituyen masas globosas, coraloides, de ca. 2 cm de diámetro. Las ramas nodulares son de color castaño, más claro en la región apical, y están cubiertas de pequeñas escamitas más oscuras.

La estructura anatómica de los nódulos (Lám. 2 B) recuerda a la de las raíces normales. Exteriormente poseen 5-10 capas de células comprimidas tangencialmente, con contenidos oscuros presuntamente tánicos, que en conjunto configuran lo que hemos denominado antes (Medan y Tortosa, 1976: 328) corteza externa<sup>3</sup>.

Partes de ésta, debido al engrosamiento de la rama nodular, tienden a desprenderse, constituyendo las escamitas antes mencionadas. Se observan, además, grupos de células originadas por divisiones periclinales, si bien no existe felógeno. La corteza interna presenta células parenquimáticas normales, provistas a veces de granos de almidón compuestos o de cristales drusiformes, y otras sensiblemente mayores, con núcleo hipertrofiado. Dentro de estas últimas se observan las distintas formas del endófito: cerca del ápice de la rama nodular, hifas de ca. 0,3  $\mu\text{m}$  de diámetro que envuelven al núcleo de la célula huésped y se extienden luego a todo el citoplasma; en posición más proximal, hifas que, en la periferia de la célula huésped, poseen terminaciones esferoidales de ca. 2,5  $\mu\text{m}$  de diámetro (Lám. 2 E); y finalmente, en partes más viejas del nódulo, una masa densa y fuertemente coloreable que proviene de la coalescencia del endófito y el citoplasma huésped. El cilindro central, rodeado por una endodermis que posee contenidos oscuros, es de estructura diarea.

#### **Trevoa patagonica** Speg.<sup>4</sup>

Vive exclusivamente en Argentina, en la provincia fitogeográfica Patagónica, con una área de distribución disyunta en los distritos (Cabrera, 1976) del Golfo de San Jorge (Provs. Chubut y Santa Cruz) y Patagónico Occidental (Prov. Neuquén). El ejemplar coleccionado con nódulos proviene del primero de los distritos señalados. En el mismo, *Trevoa patagonica* es una de las especies dominantes y constituye arbustos espinosos, subáfilos, de 2-3 m de altura, a veces

<sup>3</sup> El término "corteza externa" se emplea provisoriamente, al solo efecto de señalar la posición y caracteres generales de este tejido cuya ontogenia no es bien conocida aún.

<sup>4</sup> La presencia de nódulos actinomicorrícicos en esta especie fue comunicada en las XVII Jornadas Argentinas de Botánica celebradas en Santa Rosa (Prov. La Pampa) en octubre de 1979. Al contrario de lo que expresáramos en aquella oportunidad, no fue esa la primera cita para el género *Trevoa*, sino la efectuada por Rundel & Neel (1978) en un trabajo cuya existencia nos advirtió gentilmente el Prof. G. Bond.

muy comidos por las ovejas. Soriano (1950, 1956) describe los suelos de la región como pedregosos, pobres en materiales finos y en materia orgánica, y de reacción aproximadamente neutra. La temperatura media anual es de 10-13°C y las precipitaciones, muy variables de año en año, oscilan entre 180 y 320 mm anuales.

Los nódulos se encuentran a unos 30-35 cm de profundidad, sobre raíces de 1-3 mm de diámetro. Al igual que en *Kentrothamnus weddellianus*, resulta difícil hallarlos. Están formados por ramas cilíndricas o ligeramente angulosas de 0,7-1 mm de diámetro, las que presentan bifurcaciones cada 1-4 mm. Las ramificaciones tienen lugar en diversos planos. Los nódulos, cuyo aspecto general es relativamente laxo y frágil (Lám. 1 B) poseen color castaño oscuro y alcanzan los 3-4 cm de diámetro.

La estructura anatómica de las ramas nodulares es semejante a la descrita para *K. weddellianus* (Lám. 2 C). Pueden señalarse, sin embargo, estas diferencias: contenidos celulares más densos y oscuros en la corteza externa, gran abundancia de granos de almidón en la corteza interna, presencia en ésta de células con contenidos oscuros, y estructura triarca del cilindro central. No existen diferencias en cuanto concierne al endófito y a las células huésped. Las terminaciones esferoidales de las hifas endofíticas miden 2-2,5  $\mu$ m de diámetro (Lám. 1 D).

### **Coriaria ruscifolia** L.

Posee una amplia distribución en Chile, desde la Provincia de Santiago hasta la de Llanquihue (Skog, 1972), pero en la Argentina su área es reducida, hallándose en los bosques de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (n.v. "coihue") y *Eucryphia cordifolia* Cav. (n.v. "urmo") en zonas de poca elevación, inmediatas a la frontera chilena, de las Provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut, correspondientes al distrito Valdiviano de la provincia fitogeográfica Subantártica (Cabrera, 1976). Esta especie crece frecuentemente a orillas de ríos y lagos, formando arbustos sarmentosos. El ejemplar cuyas raíces noduladas fueron coleccionadas procede de las proximidades de El Bolsón (Prov. Río Negro).

Los nódulos se hallan sobre raíces de 1-8 mm de diámetro. Están formados por ramas cilíndricas o subcilíndricas de 1-1,5 mm de diámetro, las que presentan bifurcaciones cada 1-4 mm; con frecuencia las ramas nodulares se hallan algo curvadas. Los nódulos mayores constituyen masas globosas, coraloides, que alcanzan los 2 cm de diámetro (Lám. 1 C).

En el corte transversal de una rama nodular (Lám. 2 A) se observa externamente un estrato suberoso constituido por 7-10 capas de células comprimidas tangencialmente y dotadas de contenido denso.

excepto en la zona más próxima al cilindro central —que ocupa una posición excéntrica— donde el número de capas se eleva hasta 15 y las células, menos comprimidas, presentan contenido finamente granular. La corteza subyacente, que alberga un endófito filamentosos en la mayor parte de sus células, está desprovista de aquél en su sector más angosto, como también en la vecindad del cilindro central, donde se observan granos de almidón simples. El cilindro central está rodeado por una endodermis escasamente diferenciada y su estructura vascular es poliarca. En parte de las células corticales, que se observan polinucleadas, el endófito consiste en una red de hifas sumamente delgadas distribuidas en la periferia del citoplasma. En la mayoría de las células huésped existen, además, numerosas hifas de mayor grosor, coloreadas intensamente, de 4,5-5,5  $\mu\text{m}$  de longitud y *ca.* 0,3  $\mu\text{m}$  de diámetro en su parte media, las que nacen en la red hifal periférica y convergen hacia el centro celular (Lám. 2 D).

*Otras especies investigadas.* — No fueron encontrados nódulos en las raíces de otras especies de Ramnáceas, las que se citan a continuación, indicándose las localidades en las que fueron examinadas: *Colubrina retusa* (Pitt.) Cowan var. *latifolia* (Reiss.) Johnst. (Prov. Corrientes, Dpto. San Miguel); *Condalia megacarpa* Cast. (Prov. Neuquén, Dpto. Añelo); *Condalia microphylla* Cav. (Prov. Río Negro, Dpto. San Antonio).

#### DISCUSION

El hallazgo de nódulos en *Kentrothamnus* eleva a 5 el número de géneros de Ramnáceas en que estas estructuras son conocidas. Cuatro de ellos (*Colletia*, *Discaria*, *Kentrothamnus* y *Trevoa*) son miembros de una misma tribu, *Colletieae* (Suessenguth, 1953), lo que provee el ejemplo más acabado de nodulación actinomicorrícica como carácter asociado a un grupo taxonómico particular. Dos especies de otros géneros que integran esta tribu, *Retanilla ephedra* (Vent.) Brongn. y *Talguenea quinquenervis* (Gill. et Hook) Johnst., fueron encontradas sin nódulos por Rundel & Neel (1978: 131); sin embargo teniendo en cuenta la dificultad que presenta muchas veces hallarlos, sería de interés reinvestigar estos casos.

La existencia de nódulos en un ejemplar argentino de *Coriaria ruscifolia* L. representa o no una novedad, de acuerdo con el criterio taxonómico que se acepte. Según un concepto relativamente generalizado, el género *Coriaria* posee unas 15 especies (Willis, 1966), de las cuales 8 viven en Nueva Zelanda y 2 en América. Tanto las especies neocelandesas (Burke, 1963) como *C. thymifolia* Humb. et Bonp. ex Willd. (Rodríguez-Barrueco, 1969: 80), que habita en los Andes desde México hasta Perú, poseen nódulos radicales, mientras



que su presencia era desconocida en *C. ruscifolia*, que vive en Argentina y Chile. Skog (1972), por el contrario, considera sólo 5 especies en el género y, según él, las poblaciones americanas y neocelandesas de *Coriaria* constituyen una única especie: *C. ruscifolia* L. De aceptarse el criterio de Skog, el presente trabajo simplemente daría cuenta de la presencia de nódulos en una nueva localidad, para una especie cuya nodulación era ya conocida.

En cuanto a su morfología externa e interna, los nódulos de *Kentrothamnus weddellianus* y *Trevoa patagonica* concuerdan, en términos generales, con los descritos en otras Ramnáceas (Bond, 1976: 467-468; Bottomley, 1915; Furman, 1959; Medan y Tortosa, 1976; Morrison & Harris, 1958; Strand & Laetsch, 1977 a y b). Cabe señalar, sin embargo, como novedad, la estructura diarca de los nódulos de *Kentrothamnus*, la que explica su modo particular de ramificarse en un solo plano. Los nódulos presentes en los otros géneros de Ramnáceas poseen, en cambio, 3-5 polos protoxilemáticos, dando origen a tipos de ramificación más variados. El endófito presente en *Kentrothamnus weddellianus* y en *Trevoa patagonica* se asemeja, observado con microscopio óptico, a los descritos en *Ceanothus*, *Colletia* y *Discaria*. Los diámetros de las hifas (0,3  $\mu\text{m}$ ) y de las terminaciones esferoidales (2-2,5  $\mu\text{m}$ ) se hallan dentro de los límites conocidos en aquellos géneros (0,3-0,5  $\mu\text{m}$  y 1,5-4  $\mu\text{m}$  respectivamente).

Los nódulos de *Coriaria ruscifolia* exhiben semejanzas con los de sus congéneres (Allen *et al.*, 1966; Bond, 1962; Burke, 1963; Shibata & Tahara, 1917) en su forma externa y en su estructura interna. En *C. ruscifolia*, sin embargo, falta la capa límite (*Grenzschicht* según Shibata & Tahara, *op. cit.*: 160-161) que rodea en *C. japonica* la zona cortical ocupada por el endófito. En *C. ruscifolia* las hifas de orientación radial son más pequeñas (4,5-5,5  $\mu\text{m}$  long. x 0,3  $\mu\text{m}$  diám.) que lo señalado por Becking (1975: 704) para *Coriaria* spp. (9-12  $\mu\text{m}$  long. x 1,2-1,3  $\mu\text{m}$  diám.).

Los nódulos de *Coriaria* difieren netamente en su anatomía de los presentes en *Betulaceae*, *Rhamnaceae*, *Rosaceae*, etc. Shibata & Tahara (*op. cit.*) señalaron ya esta circunstancia, haciendo mención de la posición excéntrica del cilindro vascular, de la notable especialización que exhibe la porción del parénquima cortical que alberga al endófito, y de la peculiar disposición de éste dentro de las células huésped: una red hifal que ocupa el citoplasma periférico con hifas radiales dirigidas hacia el centro celular, a diferencia de una masa hifal central con dilataciones dispuestas junto a la pared de la célula huésped, como en las familias antedichas. Allen *et al.* (1966) insistieron sobre este último aspecto y Bond (1977: 533) llamó la atención sobre la semejanza entre los nódulos de *Coriaria* y los nódulos, con *Rhizobium* como endófito, presentes en el género *Parasponia* (*sub.*

nom. *Trema*) de la familia *Ulmaceae*, lo que indirectamente destaca las diferencias entre los primeros y los restantes nódulos actinomicorrícicos.

Es muy interesante notar que la disposición del endófito dentro de la célula huésped observada por Calvert *et al.* (1979) en los nódulos del género *Datisca* (*Datisceae*), parece ser idéntica a la descrita en *Coriaria*.

La capacidad de fijar nitrógeno atmosférico parece estar asociada, sin excepciones, a los nódulos actinomicorrícicos (Bond, 1976, 1977). Si bien no se han realizado experiencias para demostrar tal propiedad en los nódulos de las especies tratadas —aspecto que merecería atención— es probable que éstos también la posean.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Srta. Rosa Hojman por la colección del material de *Coriaria ruscifolia* L., al Prof. G. Bond, del Departamento de Botánica de la Universidad de Glasgow, el estímulo brindado y las referencias bibliográficas, y al Dr. Jorge E. Wright por su sugerencia relativa a la denominación de los nódulos. Igualmente reconocen el apoyo financiero brindado por la Secretaría de Estado de Ciencia y Tecnología y por la Comisión Administradora del Fondo para la Promoción de la Tecnología Agropecuaria.

#### BIBLIOGRAFIA

- AKKERMANS, A. D. L. & A. HOUWERS. 1979. Symbiotic nitrogen fixers available for use in temperate forestry. In Gordon, J. C. *et al.*, *Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests*, pp. 23-35. Oregon St. Univ. Corvallis, U.S.A.
- ALLEN, J. D., W. B. SILVESTER & M. KALIN. 1966. *Streptomyces* associated with root nodules of *Coriaria* in New Zealand. *N. Z. Jour. Bot.* 4: 57-65.
- BECKING, J. H. 1975. *Frankiaceae*. In Buchanan, R. E. & N. E. Gibbens, *Bergey's manual of determinative bacteriology*, 8 ed., repr., p. 701-706. William and Wilkins, Baltimore.
- BOND, G. 1962. Fixation of nitrogen in *Coriaria myrtifolia*. *Nature* (London) 193: 1103-1104.
- . 1976. The results of the IBP survey of root-nodule formation in non-leguminous angiosperms. In Nutman, P. S. *Symbiotic nitrogen fixation in plants*, pp. 443-474. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- . 1977. Some reflections on *Alnus*-type root nodules. In Newton, W. *et al.* (eds.), *Recent developments in nitrogen fixation*, pp. 531-537. Academic Press, London.
- BOTTOMLEY, W. B. 1915. The root-nodules of *Ceanothus americanus*. *Ann. Bot.* (London) 29: 605-610.
- BURKE, W. D. 1963. Note on the occurrence of nodules in the New Zealand species of *Coriaria*. *N. Z. Jour. Bot.* 1: 377-380.

- CABRERA, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, 2 ed., tomo 2, fasc. 1: 1-85 Acme Agency Buenos Aires.
- CALVERT, H. E., A. H. CHAUDHARY & M. LALONDE. 1979. Structure of an unusual root nodule symbiosis in a non-leguminous herbaceous dicotyledon. In Gordon, J. C. et al. *Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests*, pp. 474-475. Oregon St. Univ., Corvallis. U.S.A.
- DIZEO DE STRITTMATTER, C. G. 1980. Coloración con "Violeta de Cresyl". *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 273-276.
- FURMAN, T. E. 1959. The structure of the root nodules of *Ceanothus sanguineus* and *Ceanothus velutinus*, with special reference to the endophyte. *Am. Jour. Bot.* 46 (10): 698-703.
- GORDON, J. C., C. T. WHEELER & D. A. PERRY (eds.) 1979. *Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests*. Oregon St. Univ. Corvallis. U.S.A.
- MEDAN, D. y R. D. TORTOSA. 1976. Nódulos radicales en *Discaria* y *Colletia* (Rhamnaceas). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 17 (3-4): 323-336.
- MORRISON, T. M. & G. P. HARRIS. 1958. Root nodules in *Discaria toumatou* Raoul. *Nature* (London) 182: 1746-1747.
- RODRÍGUEZ-BARRUECO, C. 1959. The occurrence of nitrogen-fixing nodules on non-leguminous plants. *Jour. Linn. Soc. Bot.* 62: 77-84.
- RUNDEL, P. W. & J. W. NEEL. 1978. Nitrogen fixation by *Trevoa trinervis* (Rhamnaceae) in the Chilean matorral. *Flora* 167: 127-132.
- RUTHSATZ, B. y C. P. MOVIA. 1975. Relevamiento de las estepas andinas del noroeste de la Provincia de Jujuy. 127 páginas. FECIC, Buenos Aires.
- SHIBATA, K. & M. TAHARA. 1917. Studien über die Wurzelknöllchen. *Bot. Mag.* (Tokyo) 31: 157-182.
- SKOG, L. E. 1972. The genus *Coriaria* (Coriariaceae) in the Western Hemisphere. *Rhodora* 74: 242-253.
- SORIANO, A. 1950. La vegetación del Chubut. *Revista Argent. Agron.* 17 (1): 30-66.
- 1956. Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Revista Invest. Agríc.* 10 (4): 323-347.
- STRAND, R. & W. M. LAETSCH. 1977 a. Cell and endophyte structure of the nitrogen-fixing root nodules of *Ceanothus integerrimus* H. et A. 1. Fine structure of the nodule and its endosymbiont. *Protoplasma* 93: 165-178.
- 1977 b. Cell and endophyte structure of the nitrogen-fixing root nodules of *Ceanothus integerrimus* H. et A. 2. Progress of the endophyte into young cells of the growing nodule. *Ibid.* 93: 179-190.
- SUESSENGUTH, K. 1953. *Rhamnaceae*. In Engler & Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (2 Aufl.) 20 d: 7-173. Duncker u. Humblot, Berlin.
- TORREY, J. G. & J. D. TJEPKEMA (eds.). 1979. Symbiotic nitrogen fixation in actinomycete-nodulated plants. *Bot. Gaz.* 140 (suppl.): i-v, 1-126.
- WILLIS, J. C. 1966. *A dictionary of the flowering plants and ferns*. 1-1214. 7 ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge.