

## ANATOMÍA FOLIAR DE CINCO ESPECIES PATAGÓNICAS DE *MULINUM* (APIACEAE)

ALICIA E. FORCONE Y MARÍA GABRIELA AYESTARÁN

*Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia, 9100 Trelew, Chubut, Argentina.*

ABSTRACT: Forcone, A. E. & Ayestarán, M. G. 1995. Foliar anatomy of five patagonian species of *Mulinum* (Apiaceae). *Darwiniana* 34: 121-132.

The anatomy of the nomophylls of *Mulinum microphyllum* (Cav.) Pers., *M. hallei* Skottsbo., *M. valentinii* Speg., *M. echinus* D. C. and *M. leptacanthum* Philippi has been studied. The five species share the following anatomical characters: amphistomatic leaves, one-layered epidermis, hypodermis, homogeneous mesophyll composed of palisade parenchyma, segments of the blade with sclerenchymatous strands in the central vein, vascular bundles accompanied by secretory canals, abaxial collenchyma strands under the main secretory canals, epidermis and mesophyll rich in crystals of calcium oxalate.

*M. microphyllum* and *M. hallei* differ from the other species by the following features: stomata frequently anisocytic, abaxial hypodermis, a midvein with a sheath interrupted by a sclerenchyma strand which extends up to the adaxial epidermis. These two species show distinctive epidermal characteristics: papillae and other trichomes are only present in *M. microphyllum*.

The other three species exhibit prevalence of anomocytic stomata, adaxial and abaxial hypodermis, midveins with a distinct sheath and a sclerenchyma strand within the sheath limit. *M. echinus* and *M. valentinii* have peristomatal rims, very compact mesophyll, few chloroplasts in hypodermal cells. However, both species differ from one another in epidermal features: papillae are only present in *M. echinus*; *M. valentinii* has adaxial epidermal outer cell walls thicker than the abaxial ones. On the other hand, in *M. leptacanthum* hypodermal cells are full of chloroplasts and epidermis without peristomatal rims.

The following xeromorphic characteristics have been detected in the five studied species: thick outer and inner periclinal walls of the epidermal cells, distinct outer stomatal rims, compact mesophyll with high developed palisade chlorenchyma, veins with sclerenchymatic supports.

A dichotomic key based on foliar anatomy, to distinguish the studied species, is provided.

### INTRODUCCIÓN

El género *Mulinum* Pers. se halla confinado a la Argentina, Bolivia y Chile y está integrado por 15 a 20 especies; de las cuales siete viven en la Patagonia (Constance, 1988). Algunas de ellas están ampliamente difundidas en sus zonas más áridas (Soriano, 1956; Cabrera, 1971). Este género nunca ha sido revisado sistemáticamente y no cuenta con una clara delimitación de sus especies (Constance, 1988). En este sentido, los estudios anatómicos resultan de interés; hasta el momento, y desde ese punto de vista, solo se ha estudiado *M. spinosum* (Ancibor, 1986; Forcone et al., en pre-

sa). Con respecto a las demás especies, existe una somera descripción de la estructura de la lámina de *M. leptacanthum*, *M. microphyllum* y *M. hallei* (Pyykkö, 1966). Con el objeto de realizar una contribución al conocimiento y delimitación de algunas especies y de determinar los caracteres anatómicos de adaptación a la aridez que presentan sus hojas, se describe aquí la anatomía foliar de *M. hallei*, *M. microphyllum*, *M. leptacanthum*, *M. echinus* y *M. valentinii*.

Las especies estudiadas son xerófitas, caméfitas, forman matas y cojines compactos o laxos de hojas persistentes. Crecen principalmente en la Cordillera de los Andes o en sus proximidades, y algunas

de ellas viven también en la meseta patagónica. *Mulinum echinus* y *M. microphyllum* se distribuyen desde Mendoza y Neuquén respectivamente hasta Chubut y zona limítrofe con Chile, *M. leptacanthum* crece por encima de los 1400 m en los Andes de Neuquén y Río Negro en tanto que *M. hallei* y *M. valentinii* sólo han sido coleccionadas en Chubut y Santa Cruz (Constance, 1988).

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales estudiados fueron identificados por el Dr. Lincoln Constance. Todos los especímenes proceden de Argentina y fueron depositados en el herbario del Centro Nacional Patagónico (CENPAT) con duplicados en el University Herbarium, University of California, Berkeley (UC). Sus datos son:

***Mulinum hallei*** Skottsb.: Prov. Chubut, Dpto. Río Senguer, R. Rojas, Forcone 60; Dpto. Florentino Ameghino, Pampa de Salamanca, Ayestarán, García y Forcone, Herb. CENPAT 10001 y 10002; Dpto. Languiñeo, base Co. Quichaura, Forcone 57; Dpto. Escalante, Pampa del Castillo, Ayestarán, García y Forcone, Herb. CENPAT 10004 y 10005; a 40 Km NO de Comodoro Rivadavia, Ayestarán, García y Forcone, Herb. CENPAT 10007.

***M. microphyllum*** (Cav.) Pers.: Prov. Chubut, Dpto. Tehuelches, a 20 km. de Esquel, Ayestarán, Herb. CENPAT 10008; Dpto. Florentino Ameghino, Garayalde, Ayestarán, García y Forcone Herb. CENPAT 10009. Dpto. Sengerr, Lago Blanco, Forcone 59.

***M. echinus*** D. C.: Prov. Río Negro, Dpto. Bariloche, El Bolsón, Aguila, Herb. CENPAT 10011; Prov. Chubut, Dpto. Gastre, P. Blancuntre, L. Mendoza, Herb. CENPAT 10012 y 10013.

***M. valentinii*** Speg.: Prov. Chubut, Dpto. Escalante, a 50 Km, al Oeste de Comodoro Rivadavia, Forcone 61 y 62. Dpto. Sarmiento, Reserva Sarmiento, Forcone 58.

***M. leptacanthum*** Philippi: Prov. Río Negro, Dpto. Bariloche, Co. Catedral, Forcone 55 y 56.

Todos los estudios fueron realizados en nomofilos adultos. En la interpretación de la estructura foliar se efectuaron también observaciones en hojas jóvenes de aproximadamente la mitad del tamaño definitivo.

Se analizó la epidermis en vista superficial con microscopios óptico (MO) y electrónico de barrido (MEB). Las muestras extraídas por raspado y "peeling" fueron montadas en glicerina al 50 % para ser observadas con MO. Para realizar las observaciones con MEB, las muestras fueron fija-

das en FAA, deshidratadas con una serie ascendente de alcohol etílico, secadas al aire y luego metalizadas con un baño de oro. El espesor de la cutícula se midió en cortes de material fresco efectuados a mano alzada y teñidos con sudán IV. Tanto el espesor de la cutícula como el de las paredes epidérmicas se determinaron en base a un promedio de 50 mediciones (con ocular graduado) efectuadas en secciones foliares a distintos niveles. En la clasificación de los estomas maduros se tuvo en cuenta la terminología sugerida por Inamdar et al. (1986); el tamaño medio de los estomas se determinó en base a 50 mediciones efectuadas a distintos niveles de la hoja. Se calculó la densidad de estomas promediando 25 mediciones para cada cara de la lámina y del pecíolo.

Las hojas se diafanizaron según la técnica de Strittmatter (1973). En la descripción de la arquitectura foliar se siguió la clasificación y la nomenclatura propuesta por Hickey (1973).

Se analizó la anatomía de la vaina, pecíolo y lámina tanto en cortes a mano alzada como en cortes seriados obtenidos con micrótopo rotatorio. Se utilizó material fijado en FAA, deshidratado en la serie ascendente de alcohol etílico e incluido en parafina. La coloración empleada fue safranina-verde de acetilo. Para detectar cristales de oxalato de calcio, se utilizó una solución saturada de acetato cúprico (Johansen, 1940).

Los dibujos fueron realizados con auxilio de una cámara clara; el simbolismo utilizado en los mismos es el propuesto por Metcalfe y Chalk (1950).

## OBSERVACIONES

### *Morfología externa*

En las cinco especies estudiadas las hojas son tripartidas, pecioladas, y con vaina ciliada. En *Mulinum echinus* los segmentos foliares son espinescentes y de mayor longitud que en las restantes especies (Fig. 1 A) mientras que en *M. valentinii* son cortos, de forma subtriangular, siendo el central más ancho que los laterales que se disponen enfrentados (Fig. 1 D). En ambas especies los segmentos se encuentran profundamente surcados en la cara adaxial (Fig. 5 C, F).

*Mulinum leptacanthum*, en cambio, presenta segmentos de la lámina linear-elípticos, planos, sin diferencias entre sí (Fig. 1 G); esta especie

también se caracteriza por presentar una vaina de margen estrecho.

Por su parte, las hojas de *Mulinum hallei* y de *M. microphyllum* tienen escasas diferencias exomorfo-lógicas. Presentan segmentos surcados en la cara adaxial, a veces divididos en lóbulos; en *M. hallei* (Fig. 1 J) los segmentos miden de 1 a 4 mm y pueden presentar mucrones, en tanto que en *M. microphyllum* son generalmente mucronados, articulados en la base y de tamaño ligeramente superior a los de *M. hallei*, de 2 a 7 mm de longitud (Fig. 1 M).

#### *Arquitectura foliar*

La venación de la lámina se presenta laxamente organizada, siempre es actinódroma con tres grandes venas primarias, una por cada segmento. Las venas secundarias inferiores, que nacen próximas al punto de radiación de las venas primarias, forman los nervios marginales de cada segmento. El punto de radiación de las venas primarias es basal en *M. hallei* y *M. microphyllum* (Fig. 1 K, N) y suprabasal en *M. echinus*, *M. valentinii* y *M. leptacanthum* (Fig. 1 B, E, H). La areolación es irregular, con terminaciones libres simples y ramificadas (Fig. 1 C, F, I, L, O).

#### *Anatomía foliar*

**Epidermis:** Las células epidérmicas, en vista superficial, son semejantes en ambas caras de la hoja y presentan una forma irregular, desde alargada a más o menos isodiamétrica. Sus paredes anticlinales son rectas o curvas y muestran numerosos campos de puntuación primarios; con MEB se las observa abovedadas en todas las especies, salvo en *M. leptacanthum* donde se presentan deprimidas (Fig. 2 D). El aspecto de la cutícula varía con las especies (Fig. 2 A - G) y se detalla en la Tabla 1. No se observaron diferencias entre la epidermis adaxial y abaxial, con excepción de *M. valentinii* que posee paredes celulares más gruesas en la cara adaxial. En esta especie los valores medios hallados en el espesor de las paredes periclinales externas fueron  $20,6 \pm 5,9 \mu\text{m}$  y  $11,7 \mu\text{m} \pm 3,13$  para las caras adaxial y abaxial respectivamente.

Los estomas se encuentran distribuidos en ambas caras de la hoja tanto en la lámina como en el pecíolo, con valores de densidad y tamaño similares en las cinco especies (Tabla 1); en la vaina están ausentes, sin embargo en algunos materiales

se han observado estomas aislados en la parte distal. Presentan rebordes estomáticos internos y externos, estos últimos muy conspicuos (Figs. 2 A-G, 3 J). En *M. echinus* y *M. valentinii*, las células subsidiarias abovedan a las oclusivas formando rebordes peristomáticos (Figs. 2 F, G; 3 I). En todos los casos se presentan varios tipos de estomas simultáneamente, a saber: anisocítico, anomocítico, tetracítico y paracítico (Fig. 3 A-F), con excepción de *M. leptacanthum* donde no se observan estomas tetracíticos y se encuentran estomas hemiparacíticos (Fig. 3 G). La frecuencia de cada tipo estomático varía con las especies (Tabla 1). Por último, debe señalarse que *M. hallei* y *M. microphyllum* presentan, a menudo, estomas anisocíticos de tipo helicocítico (Fig. 3 B) y que la gran mayoría de los estomas anomocíticos hallados en *M. echinus* y *M. valentinii* muestran 4 a 7 células adyacentes a las oclusivas de tamaño ligeramente menor a las restantes células epidérmicas (Fig. 3 D).

Se hallaron papilas en *Mulinum echinus* (Fig. 5, D) y con mayor abundancia en *M. microphyllum* (Fig. 2 B). Por otra parte, sólo en la lámina de *M. microphyllum* se observaron tricomas de tipo dentríptico pluriseriado (Fig. 3 H).

#### *Estructura foliar en transcorte*

**Lámina:** En el transcorte de un segmento (Fig. 4 A, D, G, J, M), se observa la epidermis unistratificada con paredes tangenciales externas e internas engrosadas y cutícula delgada (Tabla 2). Estrechamente unida a la epidermis se halla la hipodermis, capa que alcanza un desarrollo variable según las especies, pudiendo estar presente en una o en ambas caras del segmento, pero siempre se halla interrumpida a nivel de los surcos de la cara adaxial. Sus células tienen una forma semejante a las epidérmicas aunque son de menor altura, se integran al colénquima en los sectores donde se presenta este tejido y tienen escasos cloroplastos con excepción de *M. leptacanthum* donde son muy abundantes. El mesofilo es homogéneo y está formado por 4 a 6 capas de clorénquima en empalizada dispuestas en forma más o menos compacta según las especies (Fig. 5 A-F). Los haces vasculares son colaterales, y se destaca la presencia de un paquete esclerenquimático en el nervio medio de cada segmento en las hojas adultas (Figs. 4 A, D, G, J, M, 5 A-C); los nervios marginales, por su parte, presentan con frecuencia refuerzos

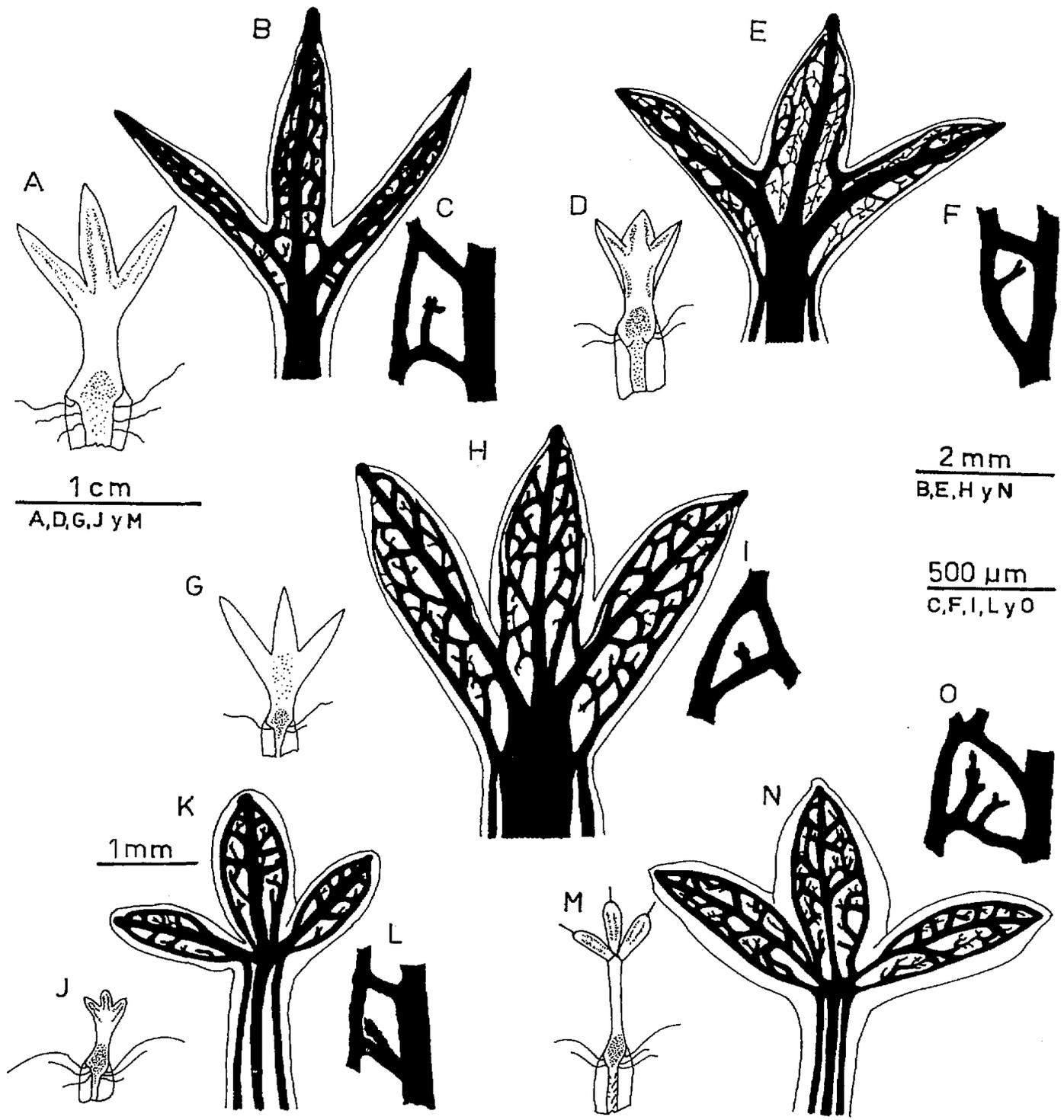


Fig. 1. Exomorfología y arquitectura foliar de *Mulinum*. A-C, *M. echinus* (Herb. CENPAT 10012); D-F, *M. valentinii* (Forcone, 61); G-I, *M. leptacanthum* (Forcone, 55); J-L, *M. hallei* (Forcone, 57); M-O, *M. microphyllum* (Herb. CENPAT 10009). A, D, G, J, M: aspecto externo de la hoja; B, E, H, K, N: venación; C, F, I, L, O: aréola.

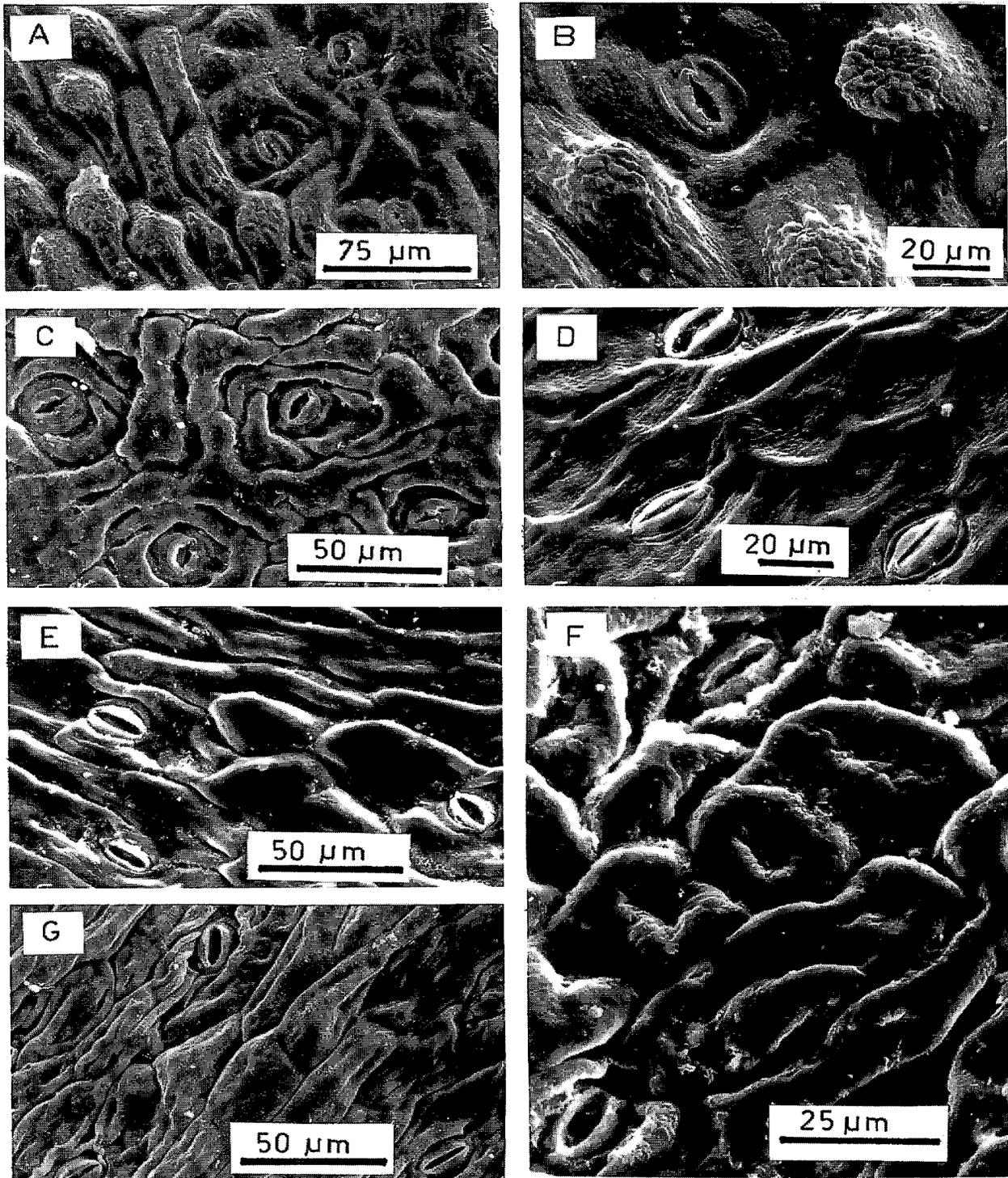


Fig. 2. Vista superficial de la epidermis de especies de *Mulinum*. Fotomicrográficas al MEB. A-B, *M. microphyllum* (Herb. CENPAT 10009): A, cara abaxial; B, detalle de un estoma y una papila. C, *M. hallei* (Herb. CENPAT 10007) cara adaxial. D, *M. leptacanthum* (Forcone, 56) cara abaxial. E-F, *M. valentinii* (Forcone 61): E, cara abaxial; F, cara adaxial. G, *M. echinus* (Herb. CENPAT 10012): cara abaxial.

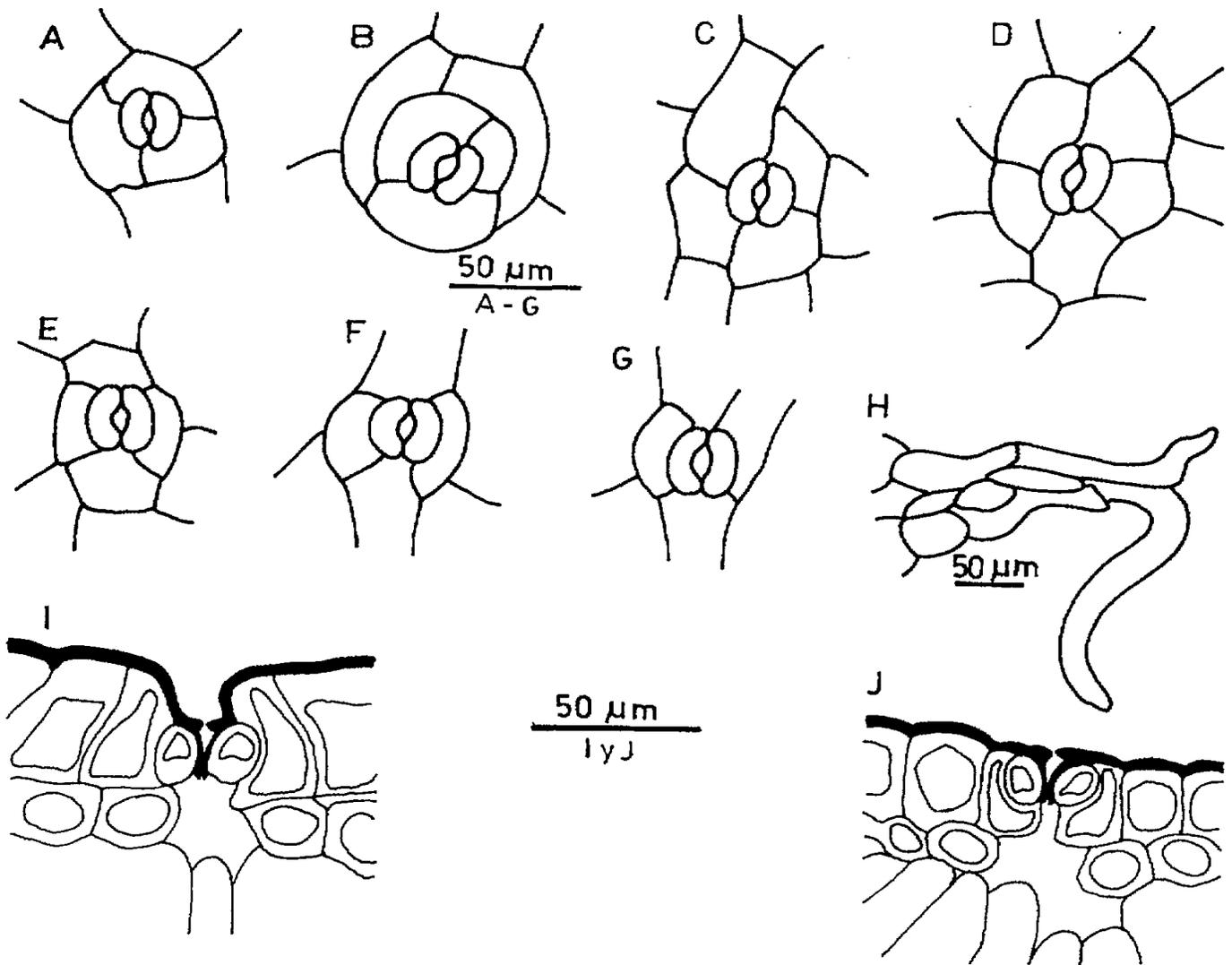


Fig. 3. Estomas y tricomas de *Mulinum*. A-B, estomas anisocíticos de *M. microphyllum* (Herb. CENPAT 10008); C-D, estomas anomocíticos de *M. echinus* (Herb. CENPAT 10012); E, estoma tetracítico de *M. valentini* (Forcone, 58); F, estoma paracítico de *M. valentini* (de Forcone, 58); G, estoma hemiparacítico de *M. leptacanthum* (Forcone, 55); H, tricoma plurisariado dendrítico (vista superficial) en *M. microphyllum* (Herb. CENPAT 10009); I-J, estomas en corte transversal: I, de *M. valentini* (Forcone, 62); J, de *M. microphyllum* (Herb. CENPAT 10009).

esclerenquimáticos (Fig. 5 D). Incluidos en las vainas de los haces vasculares se hallan canales resiníferos provistos de epitelio secretor. En la cara abaxial del segmento medio y a la altura del canal resinífero principal, se encuentra colénquima subepidérmico (Fig. 4 A, D, G, J, M), tejido que generalmente está ausente en los segmentos laterales, constituyendo la única diferencia anatómica entre los segmentos.

**Pecíolo:** La epidermis tiene características similares a las de la lámina, mientras que la hipodermis, en cambio, es continua. Los haces vasculares son colaterales, se disponen en número de 3 a 5, presen-

tan refuerzos esclerenquimáticos y se hallan acompañados por canales resiníferos. Hacia cada cara del pecíolo se disponen 2 a 3 capas de parénquima en empalizada, en tanto que la región central se encuentra ocupada por parénquima más o menos esclerosado, según la madurez de la hoja. Tanto bajo el canal resinífero principal como en los bordes del pecíolo se encuentra colénquima en posición subepidérmica (Fig. 4 B, E, H, K, N).

**Vaina:** La epidermis es unistratificada y la hipodermis está limitada a la cara abaxial. El mesofilo puede estar formado íntegramente por parénquima sin cloroplastos o presentar una capa

Tabla 1. Características epidérmicas foliares en vista superficial de especies patagónicas de *Mulinum*.

Carácter	<i>M. echinus</i>	<i>M. hallei</i>	<i>M. microphyllum</i>	<i>M. valentinii</i>	<i>M. leptacanthum</i>
Cutícula	lisa o con costillas	lisa	rugosa	lisa	microtuberculada
Rebordes peristomáticos	presentes	ausentes	ausentes	presentes	ausentes
Papilas	en márgenes de la lámina y a nivel del nervio medio en epidermis adaxial	ausentes	muy frecuentes en pecíolo y lámina	ausentes	ausentes
Otros tricomas	ausentes	ausentes	presentes en bordes y sobre el nervio medio de la lámina	ausentes	ausentes
Tipos de estomas (%)					
Anomocítico	74,14	7,4	3	56,13	93,27
Anisocítico	16,32	89,1	92	37,6	3,09
Tetracítico	8,14	2,5	2,5	5,45	0
Paracítico	1,4	1	2,5	0,81	2,19
Hemiparacítico	0	0	0	0	1,45
Densidad de estomas por mm <sup>2</sup> .*					
Lámina adaxial	93,8 ± 20,07	136,48 ± 14,95	98,06 ± 31,65	119,18 ± 41,11	146,58 ± 33,12
Lámina abaxial	83,70 ± 24,12	120,06 ± 5,60	83,59 ± 21,82	95,53 ± 12,70	105,41 ± 23,82
Pecíolo adaxial	61,35 ± 15,59	86,53 ± 2,41	57,23 ± 16,29	60,53 ± 16,06	64,18 ± 20,94
Pecíolo abaxial	83,82 ± 29,94	104,7 ± 13,03	72,65 ± 10,41	68,7 ± 12,94	77,88 ± 19,29
Tamaño de estomas (longitud en µm)*	30,04 ± 3,61	29,85 ± 2,37	36,39 ± 3,05	30,46 ± 2,41	33,04 ± 3,46

(\*) Datos: media ± desvío estándar

de células clorenquimáticas isodiamétricas. Los haces vasculares, con refuerzos esclerenquimáticos y acompañados por canales resiníferos, se disponen en número de 3 a 8. En la cara abaxial y a la altura de los haces vasculares centrales, se encuentra colénquima subepidérmico (Fig. 4 C, F, I, L, O).

Tanto en la lámina como en el pecíolo y la vaina se han observado espacios de aire entre la hipodermis y el mesofilo subyacente (Fig. 4 C, G, H, N) y abundantes cristales de oxalato de calcio

en el clorénquima, hipodermis y epidermis.

En la Tabla 2 se detallan las características anatómicas diferenciales observadas en las distintas especies.

#### DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los tipos estomáticos hallados concuerdan, en líneas generales, con los observados en *Mulinum spinosum* (Forcone et al., en prensa) y con los citados para la familia Apiaceae (Guyot, 1965,

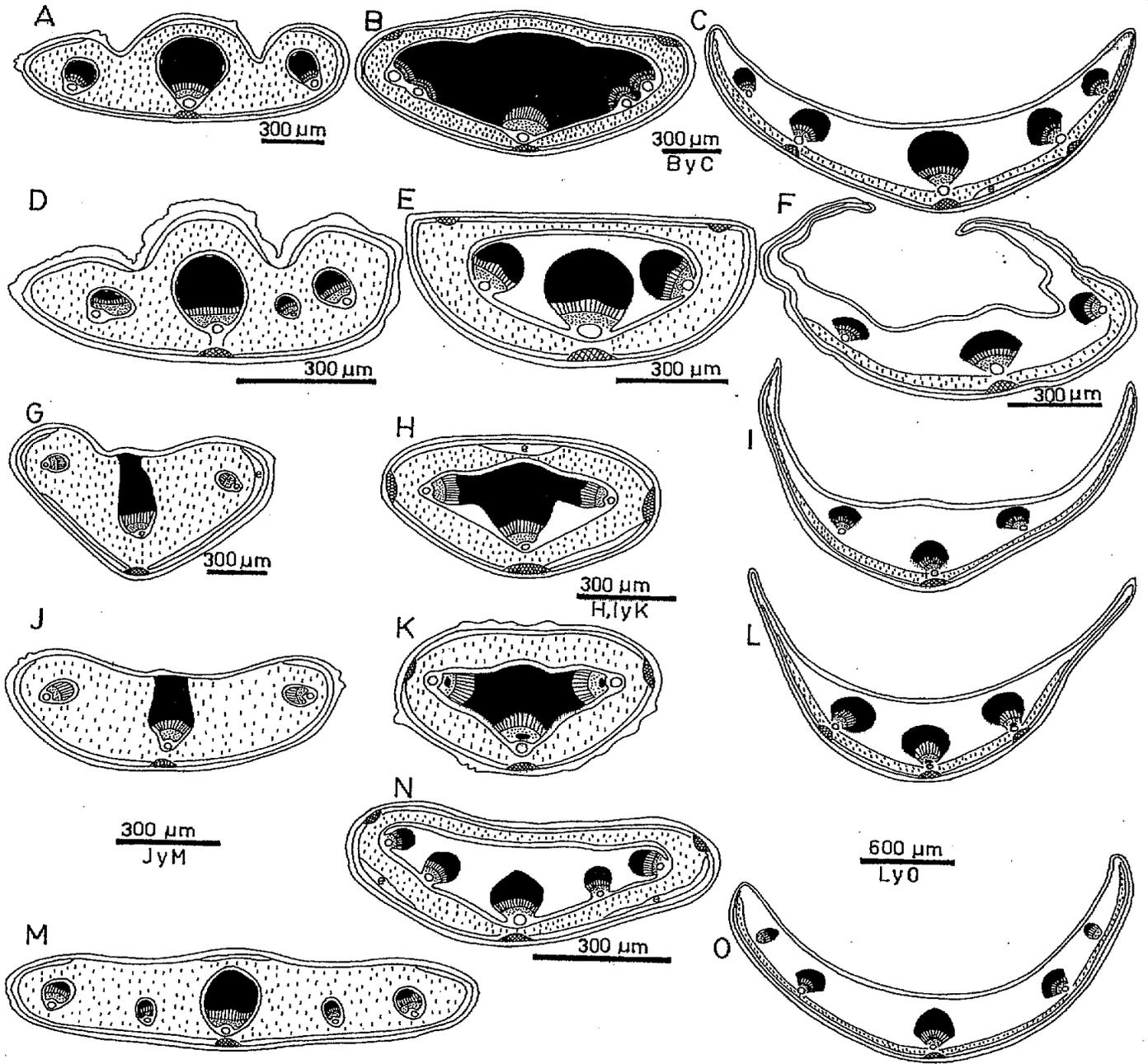


Fig. 4. Anatomía foliar de *Mulinum*. Esquemas de transcortes. A-C, *M. echinus* (Herb. CENPAT 10012); D-F, *M. valentinii* (Forcone 61); G-I, *M. hallei* (Herb. CENPAT 10007); J-L *M. microphyllum* (Herb. CENPAT 10009); M-O, *M. leptacanthum* (Forcone 56). A, D, G, J, M: lámina; B, E, H, K, N: pecíolo; C, F, I, L, O: vaina; e: espacio de aire.

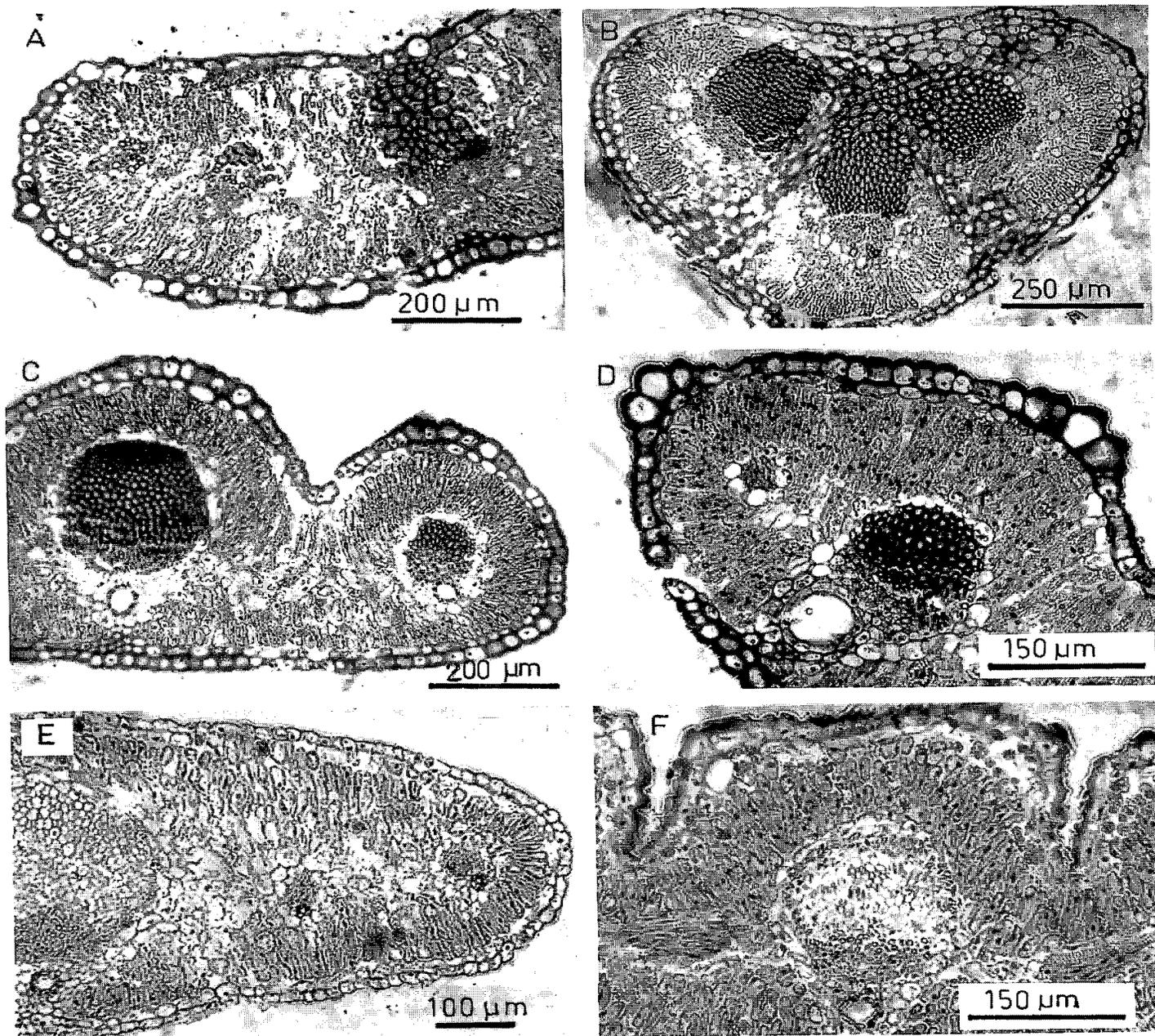


Fig. 5. Estructura de la lámina en especies de *Mulinum*. Fotomicrografías al MO. A, *M. microphyllum* (Herb. CENPAT 10009): transcorte del segmento medio en su parte proximal. B, *M. hallei* (Herb. CENPAT 10007): transcorte de la parte proximal de la lámina en el punto de radiación de las tres venas primarias. C-D, *M. echinus* (Herb. CENPAT 10012): C, transcorte del segmento medio en su parte proximal; D, detalle de un nervio marginal. E, *M. leptacanthum* (Forcone, 56): corte transversal de un segmento de una hoja joven. F, *M. valentinii* (Forcone, 61) detalle del nervio medio en corte transversal del segmento de una hoja joven.

Tabla 2. Características anatómicas foliares en especies patagónicas de *Mulinum*.

Carácter	<i>M. echinus</i>	<i>M. valentinii</i>	<i>M. hallei</i>	<i>M. microphyllum</i>	<i>M. leptacanthum</i>
Mesofilo	Muy compacto	Muy compacto	Compacto	Compacto	Compacto
Hipodermis de la lámina	En ambas caras	En ambas caras	En la cara abaxial	En la cara abaxial	En ambas caras
Organización de los haces vasculares en los nervios de la lámina	Un haz vascular y varios hacecillos periféricos	Un haz vascular y varios hacecillos periféricos	Un haz vascular. Hacecillos periféricos ausentes.	Un haz vascular. Hacecillos periféricos ausentes.	Un haz vascular. Hacecillos periféricos escasos o ausentes.
Vena media	Con refuerzo esclerenquimático dentro de la vaina.	Con refuerzo esclerenquimático dentro de la vaina.	Con refuerzo esclerenquimático entre xilema y epidermis adaxial.	Con refuerzo esclerenquimático entre xilema y epidermis adaxial.	Con refuerzo esclerenquimático dentro de la vaina.
Vaina de la vena media	completa y muy notoria.	completa y muy notoria.	incompleta y poco notoria.	incompleta y poco notoria.	completa y muy notoria.
Número de haces vasculares en la vaina	5-8	3-5	3	3	5
Grosor de las paredes epidérmicas en $\mu\text{m}$ *					
Periclinal externa (sin cutícula)	12,35 $\pm$ 3,18	15,23 $\pm$ 5,5	8,36 $\pm$ 2,43	10,89 $\pm$ 2,32	6,64 $\pm$ 1,23
Periclinal interna	5,60 $\pm$ 0,90	5,6 $\pm$ 0,89	5,58 $\pm$ 2,02	6,37 $\pm$ 1,14	5,08 $\pm$ 0,85
Grosor de la cutícula en $\mu\text{m}$ *	2,61 $\pm$ 0,68	3,28 $\pm$ 1,03	3,12 $\pm$ 0,96	3,06 $\pm$ 0,83	2,18 $\pm$ 0,64

(\*) Datos: media  $\pm$  desvío estándar.

1966, 1971; Metcalfe and Chalk, 1979). Sin embargo, debe destacarse que los estomas anisocíticos de tipo helicocítico no habían sido descritos en la familia. En cuanto a los estomas anomocíticos rodeados por células ligeramente menores al resto de las epidérmicas, descritos en *M. echinus* y *M. valentinii*, coinciden con observaciones de Guyot (1966) para *Azorella trifurcata*.

El tipo de tricoma multiseriado dendrítico, observado en *Mulinum microphyllum*, es citado como uno de los tipos de tricomas característicos en Apiaceas (Metcalfe and Chalk, 1979) y ha sido descrito también en especies de *Azorella* (Martínez, 1989). La presencia de canales secretores y de colénquima en posición abaxial respecto de los

haces vasculares es un rasgo común en la familia (Metcalfe and Chalk, 1950).

Los resultados obtenidos plantean algunas discrepancias con las observaciones de Pyykkö (1966) en *M. microphyllum*, *M. hallei* y *M. leptacanthum* según las cuales: 1) el colénquima no ha sido señalado; 2) se describen como unicelulares los pelos de *M. microphyllum*; 3) se registra la ausencia de cristales de oxalato de calcio en *M. hallei*; 4) la epidermis es descrita como biestratificada y continua la capa interna. A este respecto, consideramos que la capa subyacente a la epidermis, por sus características es hipodermis y además se presenta en forma discontinua.

De las especies analizadas en el presente traba-

jo, *Mulinum echinus* y *M. valentinii* son las que muestran mayores semejanzas en su anatomía foliar con *M. spinosum* (Forcone et al., en prensa). Esta última especie, sin embargo, se diferencia de las restantes, por el aspecto céntrico del mesofilo en el tercio distal de los segmentos de la lámina y por presentar en ellos, hipodermis continua y vena media con hacecillos vasculares periféricos más desarrollados (Forcone et al., en prensa).

En todas las especies se han observado las siguientes características xeromórficas: superficie foliar reducida, epidermis con paredes periclinales externas e internas engrosadas, rebordes estomáticos externos muy conspicuos cerrando la cavidad frontal, mesofilo compacto constituido por parénquima en empalizada, abundante desarrollo de esclerénquima. *Mulinum valentinii* y *M. echinus* poseen caracteres xeromórficos más acentuados: mesofilo muy compacto, paredes epidérmicas externas más engrosadas (Tabla 2), mayor desarrollo de esclerénquima y presencia de rebordes peristomáticos. Sin embargo, ninguna de las especies

estudiadas muestra una red vascular densa, ni alta frecuencia de estomas por unidad de superficie, rasgos comunes en las xerófitas (Shields, 1950; Montenegro et al., 1981; Doaigey et al., 1989); aunque los valores de densidad de estomas hallados deben considerarse en relación al tamaño de los mismos, puesto que plantas con estomas grandes tienen a menudo baja densidad estomática (Metcalfé y Chalk, 1979).

En cuanto a los extensos espacios de aire observados entre la hipodermis y el mesofilo subyacente, cabe destacar, que este carácter también fue descrito en especies andinas de *Azorella* por Espinosa (1933) y en tres variedades andinas de *Nassauvia lagascae* (Don) Meigen, por Ragonese (1990). Estos espacios podrían ejercer una función aislante, atenuando el efecto de las bajas temperaturas (Ragonese, 1990).

De acuerdo a los datos obtenidos, la anatomía foliar demostró tener valor taxonómico para la delimitación de las especies tal como se expresa en la siguiente clave:

- A. Lámina con hipodermis discontinua, mesofilo homogéneo en toda la extensión de los segmentos. Nervio medio con hacecillos periféricos poco notorios o ausentes.
  - B. Hojas con predominio de estomas anisocíticos. Nervio medio de la lámina con refuerzo esclerenquimático extendido hasta la epidermis adaxial. Hipodermis de la lámina únicamente en la cara abaxial. Venas primarias con radiación basal.
    - C. Lámina con papilas y otros tricomas. Cutícula rugosa.

*M. microphyllum*
    - C'. Lámina sin tricomas. Cutícula lisa.

*M. hallei*
  - B'. Hojas con predominio de estomas anomocíticos. Nervio medio de la lámina con refuerzo esclerenquimático dentro de los límites de la vaina. Hipodermis de la lámina en las caras adaxial y abaxial. Venas primarias con radiación suprabasal.
    - D. Segmentos de la lámina sin surcos en la cara adaxial. Hipodermis con abundantes cloroplastos. Epidermis sin rebordes peristomáticos, cutícula microtuberculada.

*M. leptacanthum*
    - D'. Segmentos de la lámina con surcos en la cara adaxial. Hipodermis con escasos cloroplastos. Epidermis con rebordes peristomáticos, cutícula lisa o con costillas.
      - E. Epidermis de la lámina con papilas y sin diferencias notorias en el espesor de las paredes celulares externas de ambas caras.

*M. echinus*
      - E'. Epidermis de la lámina sin papilas y con paredes celulares externas notablemente más gruesas en la cara adaxial.

*M. valentinii*
- A'. Lámina con hipodermis continua. Mesófilo con aspecto céntrico en el tercio distal de los segmentos. Nervio medio con hacecillos periféricos notorios.

*M. spinosum*

## AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento al Dr. Lincoln Constance por la identificación del material, al

Dr. Luis Bernardello por su permanente asesoramiento y lectura crítica del manuscrito, a la Dra. María Teresa Cosa por sus valiosas sugerencias, al Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad Nacional de La Plata.

BIBLIOGRAFÍA

- Ancibor, E. 1986. Ontogenia de la arquitectura del eje en *Mulinum spinosum* (Cav.) Persoon. *Parodiana* 4 (2): 187-193.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 14 (1-2): 1-42.
- Constance, L. 1988. *Umbelliferae*. En: Correa, M. (Ed.). *Flora Patagónica* 8 (5): 310-379. Colec. Cientif. INTA. Bs.As.
- Doaigey, A. R., Gawad H., Meligy A. and El-Fattah M. 1989. Adaptative anatomical and histological characters of the leaf and stem of three desert species of *Capparis*. *Arab. Gulf J. Scient Res., Agric. Biol. Sci.* B 7 (1): 53- 67.
- Espinosa, R., 1933. Ökologische Studien über Kordillerenpflanzen (morphologisch und anatomisch dargestellt). *Engler's Bot. Jahrb.* 65: 120-211.
- Forcone A., Ayestaran G. y García J. Anatomía y desarrollo foliar de *Mulinum spinosum* (Apiaceae). *Parodiana*. En Prensa.
- Guyot, M. 1965. Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. *C. R. Acad. Sc.* 260: 3739-3742.
- \_\_\_\_\_. 1966. Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 113: 244-273.
- \_\_\_\_\_. 1971. Phylogenetic and systematic value of stomata of the Umbelliferae. *Bot. J. Linn. Soc.* (Suppl. 1) 64: 199-214.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of Dicotyledons leaves. *Amer. J. Bot.* 60: 17-33.
- Inamdar, J.A., Mohan J. S. & Bagavathi Subramanian R. 1986. Stomatal classifications a review. *Feddes Repert.* 97 (3-4): 147-160.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. 1st. ed. Mc. Graw Hill Book Co. New York.
- Martinez, S. 1989. El Género *Azorella* (Apiaceae-Hydrocotyloideae) en la Argentina. *Darwiniana* 29 (1- 4): 139-178.
- Metcalf, C.R. and Chalk L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. I. Clarendon Press. Oxford.
- \_\_\_\_\_. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. I. 2nd. ed. Clarendon Press. Oxford.
- Montenegro, G., Segura B., Saenger R. y Mujica A. 1981. Xeromorfismo en especies arbustivas del matorral chileno. *An. Mus. Hist. Nat.* 14: 71-83.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-622.
- Ragonese, A. M. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). *Darwiniana* 30 (1- 4): 1-10.
- Shields, L. M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16 (8): 399-447.
- Strittmatter, C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 15 (1): 126-129.
- Soriano A. 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Rev. Inv. Agr.* 10 (4): 323-347.

Original recibido el 24 de marzo de 1995; aceptado el 14 de diciembre de 1995.