

**ANATOMÍA FOLIAR DE ESPECIES ARBÓREAS DEL CHACO
HÚMEDO**
[Leaf anatomy of tree species of wet Chaco]

ADRIANA B. GONZÁLEZ¹ & ANA M. GONZÁLEZ^{1*}

¹Instituto de Botánica del Nordeste, CONICET - Universidad Nacional del Nordeste,
Sargento Cabral 2131, Corrientes, Argentina.

* anitama39@gmail.com

RESUMEN: En este trabajo se presentan los estudios de la anatomía foliar de especies arbóreas que crecen en el Chaco húmedo, que ocupa aproximadamente la mitad oriental de Formosa y Chaco, la parte norte de Santa Fe y el noroeste de Corrientes, Argentina. La vegetación de esta área es polimorfa: bosques xerófilos, en galería, estepas arbustivas, palmares, sabanas, praderas, pajonales, etc. Los montes están integrados, en buena medida, por especies que se caracterizan por un crecimiento lento, por poseer maderas duras y semiduras y por su contenido en tanino. Esta misma característica ha sido la que originó la histórica y actual depredación sobre maderas de mayor valor económico. Este estudio se realizó a fin de determinar la anatomía de las hojas de 39 especies arbóreas del Chaco Húmedo y analizar la relación entre las estructuras anatómicas y los diversos factores ambientales que caracterizan a una región. La mayoría de las especies estudiadas presentan uno o varios caracteres, que combinados, permiten su identificación. Cuando se analizan las características discriminando entre el tipo de comunidad donde crece, no se encontraron diferencias notables entre aquellas que habitan las selvas en galería o los bosques xerófilos.

Palabras clave: indumento, epidermis, mesófilo.

SUMMARY: This paper the studies of the leaf anatomy of tree species that grow in the humid Chaco, are presented. This region occupies approximately the eastern half of Formosa and Chaco, the northern part of Santa Fe and north of Corrientes, Argentina. The vegetation of this area is polymorphic: dry and gallery forests, shrub steppes, palm savannas, prairies, grasslands, etc. The forests are composed largely by species that are characterized by slow growth, to possess hardwood and semi-hardwood, and its tannin content. This same feature has been the one that caused the current and historical predation of those most economically valuable timbers. This study was conducted to determine the anatomy of leaves of 39 tree species in the Wet Chaco and analyze the relationship between anatomical structures and environmental factors that characterize a region. Most of the species studied have one or several characters that combined, allow their identification. When we analyze the features of the leaves, discriminating between the types of community where species grow, we found no significant differences between those who live in the gallery forest or dry forests.

Key words: indument, epidermis, mesophyll.

Manuscrito recibido: 12 de diciembre de 2011.

Manuscrito aceptado: 11 de abril de 2012.

INTRODUCCIÓN

El Chaco Oriental o Húmedo es una extensa región que incluye más 120.000 km², abarcando en la Argentina la mitad Este de las provincias de Chaco y Formosa y parte Norte de Santa Fe. Si bien esta región presenta varias áreas protegidas concentradas en la región “Chaco de esteros, cañadas y selvas de ribera”, ubicadas al Norte de la ciudad de Resistencia (Chaco), Guinzburg y Adámoli (2006) destacan el alto grado de degradación que sufren dichos bosques. Entre los motivos citan la fragmentación natural de los bosques en galería como producto de desmontes en las áreas agrícolas, de la extracción maderera o de las obras de ingeniería y canalización que alteran el paisaje.

Entre las diversas comunidades del Chaco húmedo se destacan dos unidades fisonómicas con representantes arbóreos:

a) El Monte Fuerte, representado por un bosque semixerófilo con árboles caducifolios, donde el quebrachal domina un monte ralo acompañado por arbustos espinosos, crece en un suelo bajo y algo inundable. Predominan el quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*), el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*), se les suman el guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), el algarrobo negro (*Prosopis nigra*), el algarrobo blanco (*Prosopis alba*), el mistol (*Ziziphus mistol*) y el chañar (*Geoffroea decorticans*), entre muchas otras especies.

b) Selva en galería (también llamadas selvas de ribera, marginales o bosques de albardón), posee una vegetación de monte más bien alto formado sobre albardones fluviales, que permiten la instalación de especies leñosas que no pueden prosperar en las áreas inundables. Entre los árboles de mayor porte (más de 16 m) predominan el timbó colorado (*Enterolobium contortisiliquum*), el lapacho rosado (*Handroanthus heptaphyllus*), el guayaibí (*Patagonula americana*), el espina de corona (*Gleditsia amorphoides*), el laurel blanco (*Ocotea diospyrifolia*) y el ombú (*Phytolacca dioica*). A estos los acompañan el pindó (*Syagrus romanzoffiana*), el Francisco Álvarez (*Pisonia zapallo*), el urunday (*Astronium balansae*), el poroto guaycurú (*Capparis flexuosa*) y la azucena del monte (*Brunfelsia uniflora*). Abundan, además, numerosas trepadoras y epífitas. Por otro lado, en los albardones mucho menos desarrollados (en alto y ancho) de los ríos autóctonos, se produce la instalación de los bosques riparios de inundación, unos delgados bosques en galería con reducido desarrollo lateral y una muy baja riqueza de especies, dado que cada lluvia de regular intensidad los deja parcialmente inundados durante períodos de dos a tres meses, y son pocas las especies que pueden tolerar estas condiciones críticas de asfixia radicular.

El objetivo de este trabajo fue analizar la anatomía foliar de 39 especies del Chaco Húmedo, pertenecientes a diversas unidades fisonómicas, a fin de ampliar el conocimiento de representantes arbóreos y contribuir a caracterizar la región desde el punto de vista de la anatomía de sus especies.

MATERIALES Y MÉTODO

Sitio de estudios: se seleccionaron diversos lugares pertenecientes a la llamada subregión de Esteros, Cañadas y Selvas de Ribera, dentro del Distrito Oriental de la Provincia Chaqueña, Argentina. Los ejemplares testigo se encuentran depositados en el Herbario CTES.

Sitio 1. Argentina. Pcia. del Chaco: Dto. Bermejo, Isla del Cerrito, 9/6/2004. Este sitio corresponde a la selva de inundación del río Tragadero.

1. *Aeschynomene sensitiva* Sw. Schinini *et al.* 36508.
2. *Albizia inundata* (Mart.) Barneby & Gómes. Schinini *et al.* 36503.
3. *Erythrina crista-galli* L. Schinini *et al.* 36504.
4. *Geoffroea striata* (Willd.) Moroni. Schinini *et al.* 36506.
5. *Machaonia brasiliensis* Cham. et Schl. Schinini *et al.* 36511.
6. *Parkinsonia aculeata* L. Schinini *et al.* 36501.
7. *Phyllanthus chacoensis* Morong. Schinini *et al.* 36505.
8. *Prockia crucis* L. Schinini *et al.* 36510.
9. *Salix humboldtiana* Willd. Schinini *et al.* 36507.
10. *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. Schinini *et al.* 36509.
11. *Tabebuia nodosa* (Griseb.) Griseb. Schinini *et al.* 36502.

Sitio 2. Argentina. Pcia. del Chaco: Dto. San Fernando, Parque Prov. Caraguatá, 9/6/2004. Este ambiente corresponde a un quebrachal.

12. *Achatocarpus praecox* Griseb. Schinini *et al.* 36516.
13. *Caesalpinia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart. Schinini *et al.* 36513.
14. *Chrysophyllum marginatum* Hook. & Arn. Radlk. Schinini *et al.* 36512.
15. *Diplokeleba floribunda* N.E.Br. Schinini *et al.* 36521.
16. *Lycium moronguii* Butt. Schinini *et al.* 36518.
17. *Scutia buxifolia* Reissk. Schinini *et al.* 36520.
18. *Sebastiania brasiliensis* Spr. Schinini *et al.* 36517.
19. *Vassobia breviflora* (Sendtn.) Hunz. Schinini *et al.* 36514.

Sitio 3. Argentina. Prov. del Chaco. Dto. Libertad. Laguna Blanca. 27° 13' 20" S, 59° 12' 11" W, 18/3/2010.

20. *Brunfelsia australis* Benth. González *et al.* 254.
21. *Capparis flexuosa* (L.) L. González *et al.* 265.
22. *Casearia sylvestris* Sw. González *et al.* 253.
23. *Celtis tala* var. *chichape* (Wedd.) Planch. González *et al.* 264.
24. *Ficus luschnathiana* (Miq.) Miq. González *et al.* 276.
25. *Holocalyx balansae* Micheli. González *et al.* 263.
26. *Myrcianthes pungens* (O. Berg) D. Legrand. González *et al.* 257.
27. *Pisonia zapallo* Griseb. González *et al.* 252.
28. *Pouteria gardneriana* (A. DC.) Radlk. González *et al.* 256.
29. *Sapindus saponaria* L. González *et al.* 272.

30. *Schinopsis balansae* Engl. González *et al.* 306.
 31. *Sideroxylon obtusifolium* (Humb. ex Roem. & Schult.) T. D. Penn. González *et al.* 262.
 32. *Trichilia elegans* A. Juss. González *et al.* 250.
 en los tres ambientes

4. Otros sitios de colección:

33. *Allophylus edulis* (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl 259. Argentina. Chaco, Dto. Libertad, Laguna Blanca, 27° 13' 20" S 59° 12' 11" W. 18/03/2010.
 34. *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. Rotta, G. 422. Argentina. Chaco, San Fernando, Barranqueras, Paranacito. 27° 41' 56" S 59° 7' 35" W. 02/02/2007.
 35. *Eugenia uniflora* L. Salgado, C. R. 331. Argentina. Chaco. Resistencia. Monte alto. 08/10/2004.
 36. *Gleditsia amorphoides* (Griseb.) Taub. González, A.M. 258. Argentina. Chaco, Dto. Libertad, Laguna Blanca, 27° 13' 20" S 59° 12' 11" W. 18/03/2010.
 37. *Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Mattos. González, A. M. 97. Argentina. Chaco. Ruta 16 y Monte Alto. 12/10/2006.
 38. *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. Rotta, G. 409. Argentina. Chaco. San Fernando. Barranqueras, Paranacito. 27° 41' 56" S 59° 7' 35" W. 29/01/2007.
 39. *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron. Di Giácomo, A. 422. Argentina. Formosa. Laishí. Reserva Ecológica El Bagual. San Francisco de Laishi. 20/05/1999.

Se coleccionaron hojas que se fijaron en AFA (alcohol 70%, formol y ácido acético, 90:5:5). El material fue deshidratado según la técnica de Johansen (1940) modificada por González & Cristóbal (1997) e incluido en parafina. Se realizaron cortes transversales (CT) y paradermales (CP) de 8-12 µm de espesor con micrótopo rotativo, coloreándose con safranina – azul de Astral (Luque *et al.*, 1996). Las observaciones se realizaron con un microscopio óptico (MO) Leica DM LB2, equipado con cámara clara y sistema digital de fotografía. Se empleó luz polarizada para la localización de los cristales (LP).

Para la observación con Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), el material fijado en AFA fue deshidratado en una serie acetónica ascendente, secado por punto crítico en CO₂ y metalizado con oro-paladio. Las observaciones se realizaron en el Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, usando un microscopio Jeol LV 5800.

RESULTADOS

Caracteres generales: Las especies y sus características anatómicas se encuentran en la **Tabla 1**.

Tabla 1. Caracteres foliares analizados. Abreviaturas: A: hoja anfiestomática, Bx: bosque xerofítico, C: vaina de haz de células cristalíferas, Dors: mesófilo dorsiventral, Esc: escama peltada, Esq: cav. esquizógenas, F: vaina de haz fibrosa, H: hoja hipoestomática, Hom: mesófilo homogéneo, I: epidermis abaxial, Isob: isobilateral, Lis: cav. lisígenas, mes: mesófilo, P: vaina del haz parenquimática, PV: mesófilo paraveinal, Vh: vaina del haz, S: epidermis adaxial, Sg: Selva galería, T: vaina del haz tanífera, Tc: tricomas en candelabro, Tp: tricomas pluricelulares uniseriados, TT: tricomas unicelulares en forma de "T", Trifol: hoja trifoliolada, U: tricomas unicelulares.

Especie	Tipo de hoja	Ambiente	Cutícula	Espesor cutícula (µm)	Ep unistrata	Epid. Biestrata	Mesófilo	Cavidades	Cristales prismáticos	Drusas	Arena cristalina	Pelos glandulares	Pelos tectores	Vainas haces mayores	Vainas haces menores	Posición estomas	Otros caracteres
<i>Achatocarpus praecox</i>	Simple	Bx	placas	2-5		S	Dors			mes				P	A	A	Drusas esféricas en estrato subepidérmico Estrato medio de parénquima incoloro, formado por las vainas de los haces menores
<i>Aeschynomene sensitiva</i>	Pinada	Sg	estriada bastones de ceras	5-6	x		Hom			mes		TT	FP	P	A		
<i>Albizia inundata</i>	Bipinada	Sg		8	x		Hom	Vh						FC	FC	H	
<i>Caesalpinia paraguayensis</i>	Bipinada	Sg/Bx	gramífar	4,5-6	x		Dors							FC	C	A	
<i>Capparis flexuosa</i>	Simple	Sg	gruesa	5-6	x		Dors					Tp	F	P	A		pelos pluricelulares uniseriados
<i>Casearia sylvestris</i>	Simple	Sg	lisa	2,5	x		Dors	Esq	mes	mes			C	C	H		
<i>Celtis chichape</i>	Simple	Bx	lisa	x	x		Dors			mes		U	C	C	A		Cistolitos. Vainas con drusas y primas
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Simple	Bx	estriada agujas	1-2	x		Dors			mes	Vh		F	A	H		Mesófilo tanífero
<i>Diplokeleba floribunda</i>	Pinada	Sg/Bx	dispersas	5	x		Isob	Vh					F	P	A		
<i>Enterobium contortisiliquum</i>	Bipinada	Sg/Bx	lisa	3-5	x		Dors	Vh	Vh	mes			FC	FC			
<i>Erythrina crista-galli</i>	Pinada	Sg	rugosa	x	x		Isob	Vh					FC	FC	A		epidermis adaxial papilosa, haces trabados
<i>Eugenia uniflora</i>	Simple	Sg	lisa	2-3	x		Dors	Esq	mes				F	F	H		drusas en grandes cámaras en el mesófilo
<i>Ficus luschnathiana</i>	Simple	Sg	estriada agujas	2,5	x	S	Dors	Vh	Vh	Vh	x		FCT	H	FCT	H	Cistolitos. Cel. taníferas en VF
<i>Geoffraea spinosa</i>	Pinada	Sg	agrupadas	2,5	x		PV						FC	PC	H		

Indumento: predominan las especies con tricomas simples y unicelulares (**Fig. 1 A**). En tres especies hay tricomas unicelulares en forma de “T”, en *Pouteria* y *Syderoxylum* poseen un pie (**Fig. 1 B**), mientras que en *Aeschynomene* los tricomas “T” son sésiles (**Fig. 1 C**). Cuando los tricomas son pluricelulares pueden ser uniseriados (**Fig. 1 D**) o en candelabro, donde cada célula posee una porción proximal que forma el eje y una distal que constituye los brazos (**Fig. 1 E-F**). Seis especies poseen tricomas glandulares, caracterizados por un pie y una cabezuela alargada (**Fig. 1 G**), solo *Handroanthus* presenta tricomas glandulares cuya cabezuela está aplanada sobre la epidermis (**Fig. 1 H**). *Tabebuia* es la única especie con escamas peltadas pluricelulares (**Fig. 1 I**).

Epidermis: Algunas especies se destacan por el diseño de la cutícula, por ejemplo: *Achatocarpus* posee cutícula delgada, sin embargo los estomas están rebordeados por conspicuas placas cuticulares (**Fig. 1 J**); en especies como *Geoffrea* y *Phyllanthus* el diseño de la cutícula es de rosetas de agujas (**Fig. 1 K**), *Sebastiania* y *Diplokeleba*, también presentan cutícula en forma de agujas, pero dispersas (**Fig. 1 L**). *Albizia* posee cristales de cera prismáticos en la cutícula (**Fig. 1 M-M'**). En las restantes especies el diseño predominante es la cutícula estriada (**Fig. 1 N**). *Erythrina* posee la epidermis adaxial papilosa, cubierta por una cutícula finamente granulosa (**Fig. 1 O-P**).

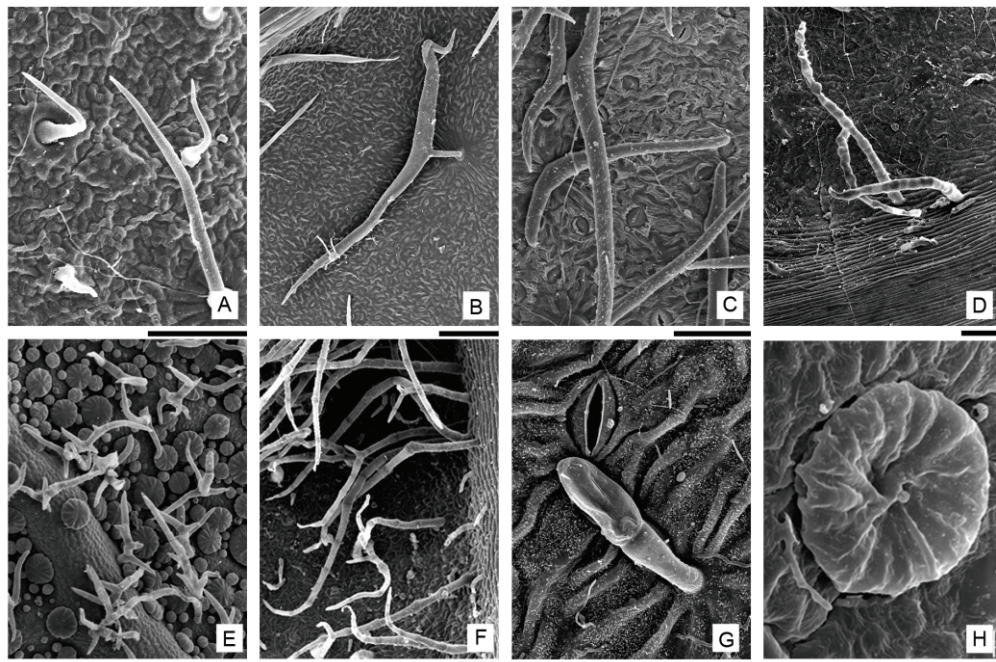


Fig. 1. Indumento y detalles de epidermis (MEB). A. *Celtis chichape*, tricomas unicelulares, 100 μm . B. *Pouteria gardneriana*, tricoma en “T” pedicelado, 100 μm . C. *Aeschynomene sensitive*, tricomas en “T” sésiles, 50 μm . D. *Pisonia zapallo*, tricomas multicelulares uniseriados, 100 μm . E. *Handroanthus heptaphyllus*, tricomas en candelabro y glandulares, 100 μm . F. *Vassobia breviflora*, tricomas en candelabro, 100 μm . G. *Ficus luschnathiana*, tricomas glandulares, 20 μm . H. *Handroanthus heptaphyllus*, tricoma glandular, 10 μm .

La mayoría de las especies poseen epidermis adaxial uniestrada (**Figs. 2 C-D, 3 A-E**), pero en seis especies se encontró que este tejido puede tener varios estratos, en *Ficus* llega a tener hasta 3-4 capas (**Fig. 2 B**), en varias especies es biestratificada (**Fig. 2 A, E**). *Pisonia* y *Parkinsonia* presentan la capa subepidérmica discontinua, siendo la cara abaxial en *Parkinsonia*. Dado que no se realizó un estudio ontogenético, no es posible de aseverar si se trata de una epidermis múltiple o una hipodermis. En *Albizia* se destacan ambas epidermis por presentar células arrosariadas, producto del engrosamiento de las paredes tangenciales: la pared externa es biconvexa por un engrosamiento central lenticular (**Fig. 2 D**). *Myrciantes* sobresale por el grosor de las paredes tangenciales de las células epidérmicas de la cara adaxial (**Fig. 2 E**). *Sebastiania* y *Scutia* tienen el citoplasma de la epidermis con contenido tanífero, restringido solo a la epidermis adaxial en la primera especie (**Fig. 2 F**).

La presencia de cristales en idioblastos epidérmicos es una característica variable, los cristales son cistolitos de carbonato de calcio en *Ficus* (**Fig. 2 B**) y *Prockia*, ésta última con epidermis unistrata (**Fig. 2 H**). *Scutia* (epidermis unistrata) posee grandes idioblastos en la epidermis que penetran en el mesófilo, pero en este caso cada célula posee un gran prisma de oxalato de calcio (**Fig. 2 F-G**). En *Achatocarpus* la epidermis

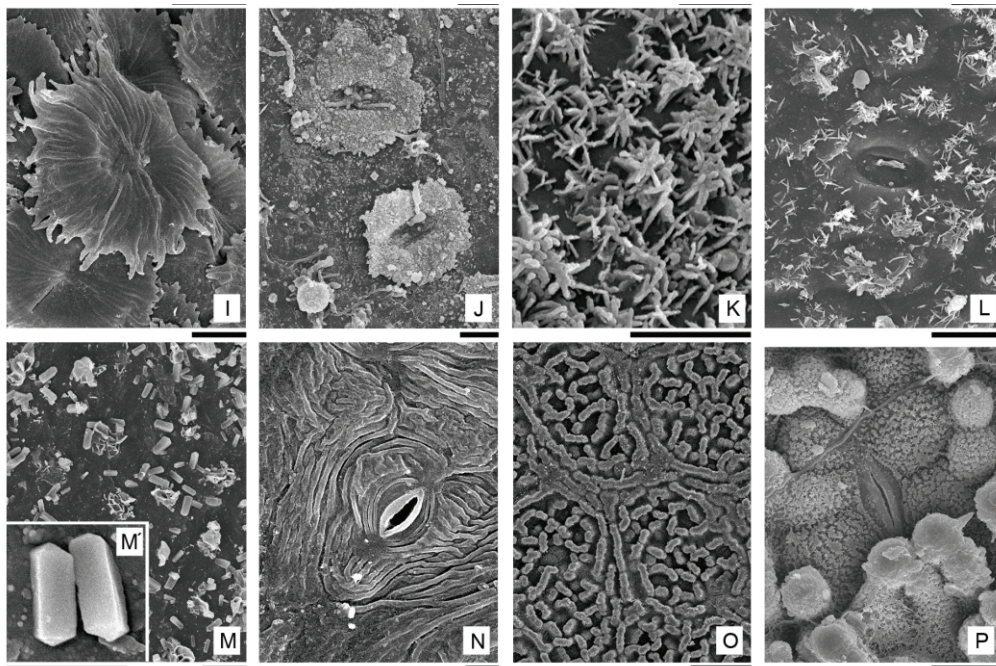


Fig. 1. Indumento y detalles de epidermis (MEB). I. *Tabebuia nodosa*, escama peltada, 50 µm. J. *Aeschynomene sensitiva*, estomas con placas cuticulares. K. *Phyllanthus chacoensis*, cutícula con rosetas de agujas, 5 µm. L. *Diplokeleba floribunda*, cutícula formada por agujas dispersas, 20 µm. M-M'. *Albizia inundata*, M, cutícula con cristales de cera, 10 µm, M', detalle de los cristales, 5 µm. N. *Chrysophyllum marginatum*, cutícula estriada, 10 µm. O-P. *Erythrina cristagalli*, O, epidermis papilosa, 100 µm, P, detalle mostrando un estoma, 20 µm.

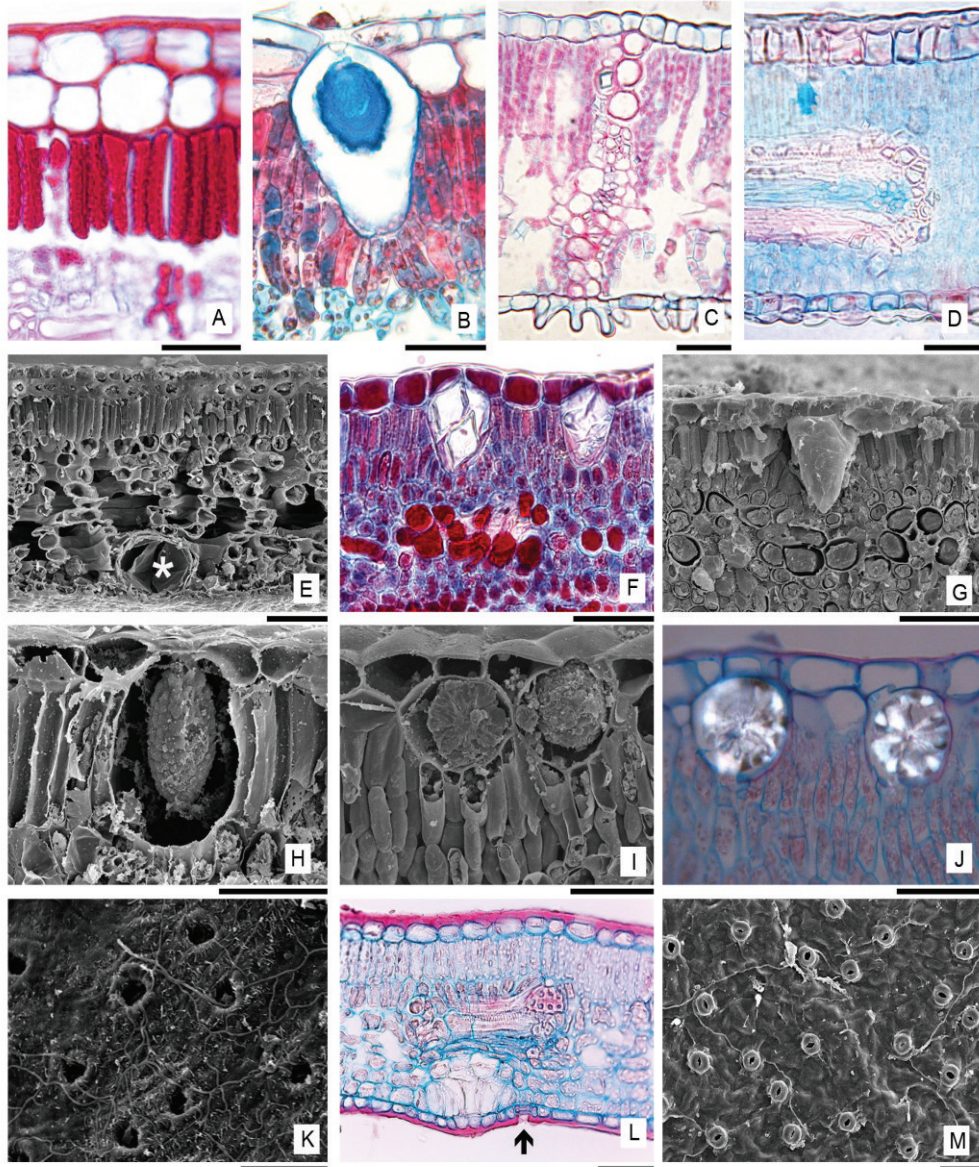


Fig. 2. Epidermis. A. *Phyllanthus chacoensis*, CT de epidermis biestrata. B. *Ficus luschnathiana*, detalle de un cistolito. C. *Salix humboldtiana*, CT lámina mostrando epidermis abaxial papilosa. D. *Albizia inundata*, CT lámina mostrando epidermis con paredes engrosadas. E. *Myrcianthes pungens*, CT lámina con epidermis biestrata y cámara secretora (*), (MEB). F-G. *Scutia buxifolia*, cristales en idioblastos epidérmicos, F. MO, G. MEB. H. *Prockia crucis*, cistolito (MEB). I-J. *Achatocarpus praecox*, drusas esféricas, I. MO, J. MEB. K-L. *Capparis flexuosa*, K. estomas hundidos (MEB). L. CT hoja mostrando posición de los estomas en epidermis abaxial (flecha). M. *Trichilia elegans*, estomas elevados (MEB). Escalas 50 µm.

tiene dos capas celulares, la subepidérmica posee drusas esféricas (**Fig. 2 I-J**), esta morfología cristalina se denomina wedellita y responde al producto de la cristalización del oxalato de calcio en forma dihidratada, formando cristales tetragonales en lugar de la típica drusa con extremos agudos y forma estrellada. En todos los casos estos idioblastos están restringidos a la cara adaxial de la lámina foliar.

Estomas: el 50% de las especies tiene láminas hipoestomáticas, las restantes son anfiestomáticas. En *Capparis* los estomas se encuentran hundidos, protegidos por crestas cuticulares que forman una breve cámara epistomática (**Fig. 2 K-L**). Lo contrario se observó en *Trichilia*, cuyos estomas están elevados y con un fuerte reborde cuticular (**Fig. 2 M**).

Mesófilo: la estructura predominante es la dorsiventral, con escaso número de hojas con mesófilo homogéneo o isobilateral (**Fig. 3 A-D**). Una especie, *Geoffroea*, se destaca por la existencia de un tercer estrato de parénquima clorofiliano, cuyas células se ubican paralelas a los haces vasculares, constituyendo un mesófilo paraveinal (**Fig. 3 E-F**).

La presencia de cristales es una característica de amplia distribución entre las especies, contadas especies carecen por completo de dichos productos del metabolismo. Los más abundantes son las drusas (**Fig. 3 G-I**) y los cristales prismáticos, en menor frecuencia aparecen arenas cristalinas (**Fig. 3 J-L**) y sólo se encuentran rafidios en *Pisonia* (**Fig. 3 M-N**). Estos cristales pueden encontrarse en células del mismo tamaño que las restantes del tejido donde se ubican (**Fig. 3 G**) o en idioblastos que se destacan por su tamaño además de su contenido (**Fig. 3 H, M**). Su distribución es otra característica diagnóstica: pueden estar en células del parénquima clorofiliano (**Fig. 3 H, M**) o estar en células de las vainas de los haces (**Fig. 3 K**).

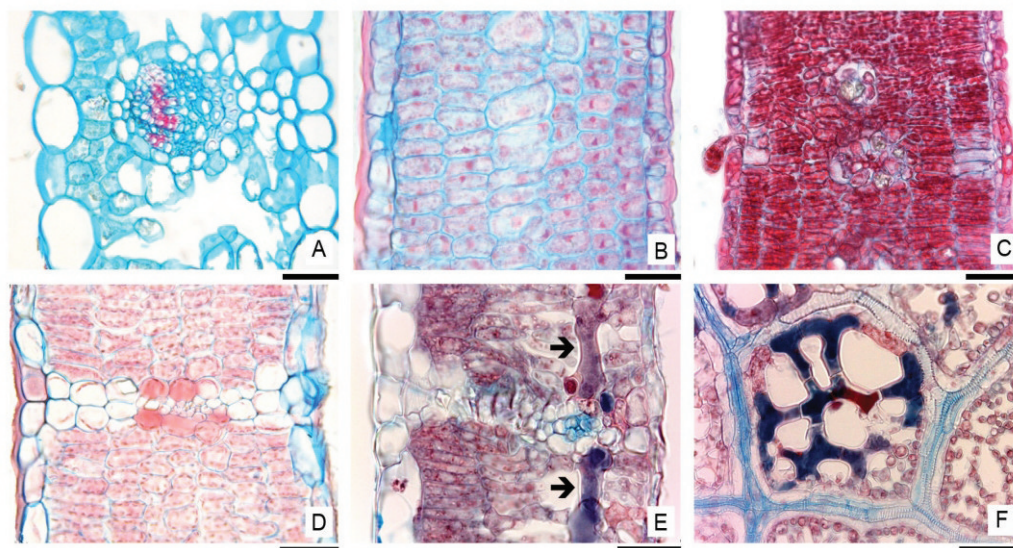


Fig. 3. Mesófilo. A. *Brunfelsia australis*, CT mesófilo dorsiventral. B. *Diplokeleba floribunda*, CT mesófilo isobilateral. C. *Schinopsis balansae*, CT mesófilo homogéneo. D. *Salix humboldtiana*, CT mesófilo homogéneo. E-F. *Geoffroea spinosa*, mesófilo paraveinal, F. CT mesófilo indicando estrato paraveinal con flecha.

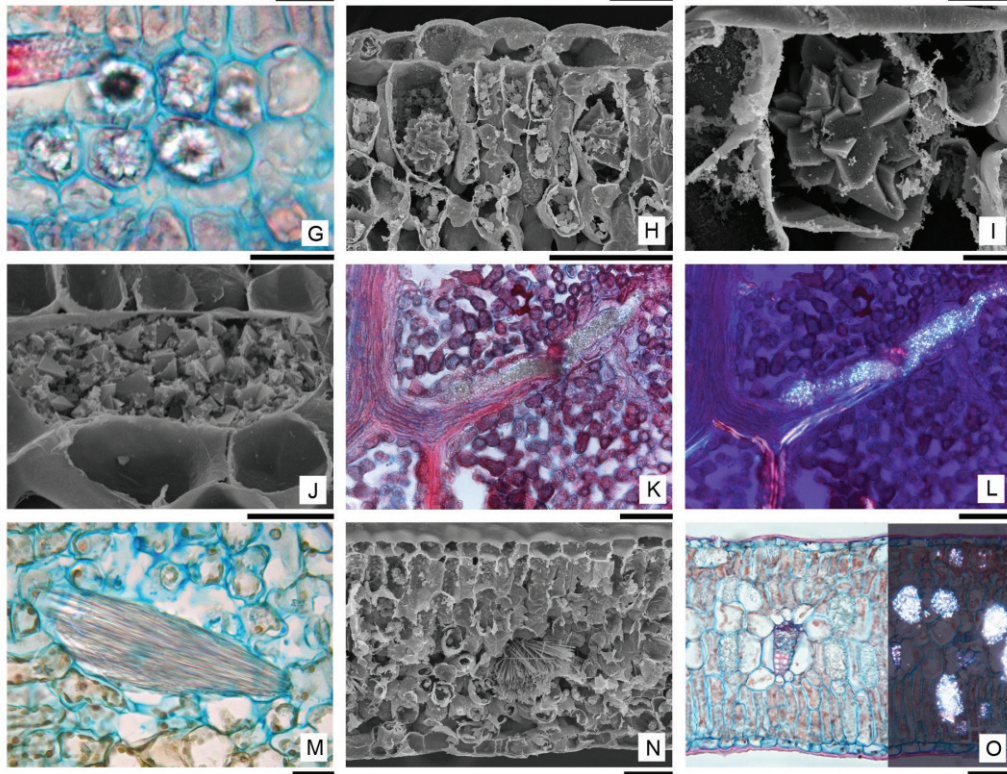


Fig. 3. Mesófilo. G. CP realizado a nivel de haces vasculares y estrato paraveinal. G. *Holocalyx balansae*, detalle de drusas en mesófilo. H. *Vassobia breviflora*, drusas en parénquima en empalizada (MEB). I. *Brunfelsia australis*, detalle de una drusa, MEB. J. *Pouteria gardneriana*, arena cristalina (MEB). K-L. *Sideroxylon obtusifolium*, CP de haz vascular con idioblasto con arena cristalina, K. MO, L. LP. M-N. *Pisonia zapallo*, idioblasto con rafidios en el mesófilo, N. (MEB). O. *Lycium morongii*, CT de lámina mostrando células con arena cristalina, MO (izquierda) y LP (derecha). Escalas I-J: 10 μ m, las restantes 50 μ m.

Taninos: pueden encontrarse distribuidos por toda la hoja como en *Scutia*, *Chrysophyllum* o *Schinopsis* (Fig. 3 C), o bien localizados en la mayoría de las células de algún tejido, por ejemplo en las capas subepidérmicas del mesófilo de *Machaonia* y *Phyllanthus* (Fig. 4 A-B). También pueden presentarse como idioblastos dispersos (Fig. 4 C).

Las vainas de los haces, tanto de la vena media como de venas menores (secundarias y terciarias) están formadas por células de diversa naturaleza: parenquimáticas carentes de cloroplastos (Fig. 4 D); taníferas (Fig. 4 F-G); cristalíferas, ya sea con drusas (Fig. 4 E), arenas cristalinas (Fig. 4 F) o cristales prismáticos (Fig. 4 G-H); o ser vainas esclerosadas formadas por fibras dispuestas paralelamente la recorrido del haz vascular (Fig. 4 I-J). Estas vainas pueden estar formada por un solo tipo celular o presentarse en

distintas combinaciones (**Fig. 4 K-L**). Algunas especies se destacan por poseer extensiones de las vainas hacia ambas epidermis, constituyendo haces menores totalmente trabados (**Fig. 4 K-L**) o semitrabados cuando las vainas se extienden a una sola epidermis (**Fig. 4 M**).

La única especie que presenta esclereidas en el mesófilo es *Syderoxylum*, las mismas se ubican en el mesófilo, paralelas a los haces vasculares, pero no asociadas a los mismos, por lo que sólo se pueden apreciar en corte paradermal de hoja (**Fig. 4 N**). Estas esclereidas presentan formas variables, desde filiformes hasta astroesclereidas.

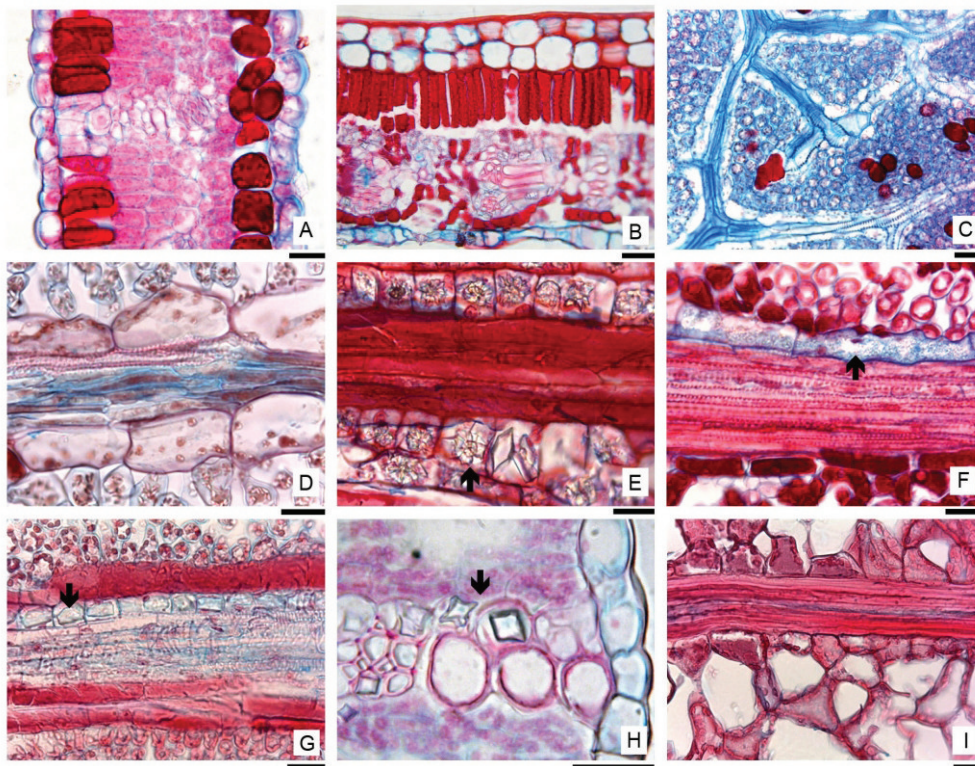


Fig. 4. Mesófilo. A. *Machaonia brasiliensis*, CT mesófilo. B. *Phyllanthus chacoensis*, CT mesófilo. C. *Sesbania virgata*, CP de haz vascular con vainas del haz parenquimática y células taníferas. D. *Achatocarpus praecox*, CP haz vascular con vaina del haz parenquimática. E. *Sebastiania brasiliensis*, CP haz vascular con vaina del haz con drusas (flecha). F. *Chrysophyllum marginatum*, CP de lámina mostrando vaina del haz con arena cristalina (flecha). G. *Ficus luschnathiana*, CP haz vascular con vaina del haz con prismas (flecha). H. *Erythrina crista-galli*, detalle de vaina del haz con cristales prismáticos (CT). I. *Myrcianthes pungens*, CP de lámina mostrando vaina del haz con fibras.

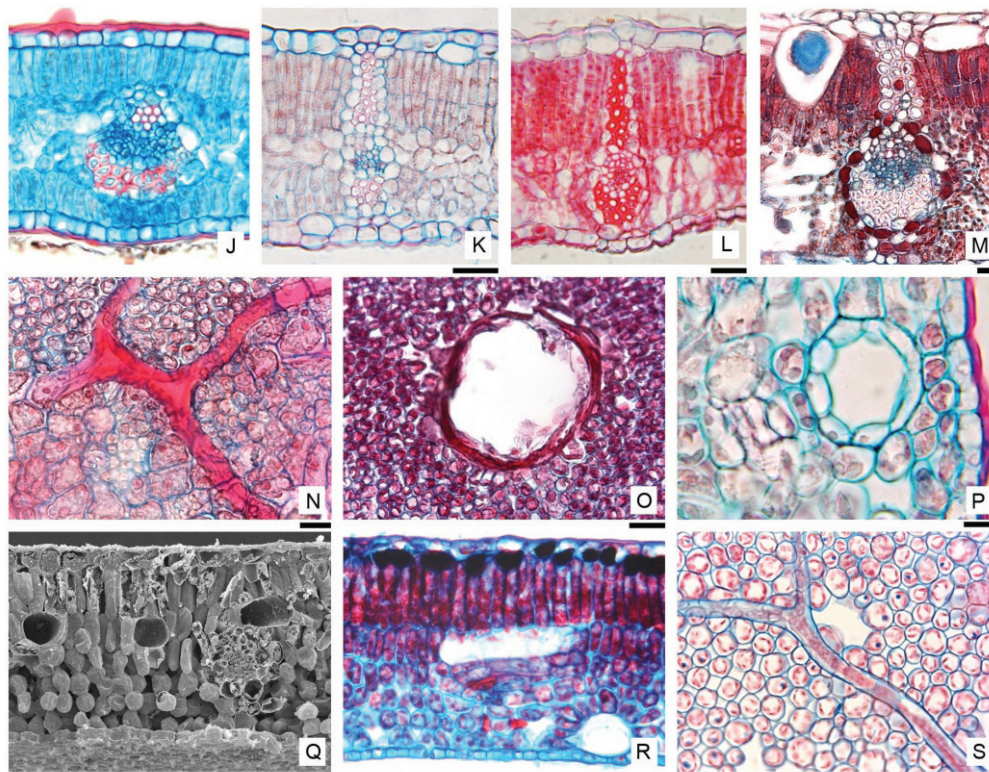


Fig. 4. Mesófilo. J. *Gleditsia amorphoides*, CT mesófilo, haz vascular con fibras. K. *Handroanthus heptaphyllus*, CT mesófilo, haz vascular con extensiones de las vainas del haz fibrosa y parenquimática. L. *Tabebuia nodosa*, CT mesófilo, haz vascular con extensiones de las vainas del haz fibrosa y parenquimática. M. *Ficus luschnathiana*, CT mesófilo, haz vascular con extensión de las vainas del haz de fibras y células taníferas. N. *Sideroxylon obtusifolium*, CP de mesófilo mostrando astroesclerida. O. *Myrcianthes pungens*, cavidad lisígena. P. *Holocalyx balansae*, cavidad esquizógena. Q-R. *Allophylus edulis*, CT mesófilo mostrando células transparentes, Q. MEB, R. MO. S. *Sebastiania brasiliensis*, CP de mesófilo mostrando laticífero. Escalas 20 μ m.

Estructuras secretoras: Se encontraron una especie con cavidades lisígenas y tres con cavidades esquizógenas donde se destaca el epitelio secretor (**Fig. 4 O-P**). Además *Allophylus* presenta, como carácter particular, la presencia de células transparentes, son idioblastos de gran tamaño, esféricos a alargados, sin contenido aparente, distribuidos por el mesófilo (**Fig. 4 Q-R**). Laticíferos no articulados ramificados fueron observados en *Sebastiania*, los mismos se aprecian perfectamente en cortes paradermales, ya que su recorrido es paralelo a los haces, ya sea acompañando al floema o entre las células del parénquima en empalizada (**Fig. 4 S**).

Caracteres particulares: La mayoría de las especies muestran caracteres específicos o combinaciones de características que permiten su identificación, las cuales se pueden ver en la **Tabla 1**.

DISCUSIÓN

La anatomía foliar del mesófilo permite la caracterización de prácticamente todas las especies analizadas en la presente contribución. Esta conclusión ya ha sido reportada por numerosas investigaciones, tanto de trabajos realizados en familia/s en particular (Solederer, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950, 1979), o en especies restringidas a un área geográfica determinada (Roth, 1984, 1990, 1995) o a una comunidad vegetal (Arambarri *et al.*, 2006, 2008, 2011).

Por otro lado está ampliamente demostrada la existencia de plasticidad fenotípica en la anatomía foliar (Bradshaw, 1965; Sultán, 1995; Schlichting, 2002), la cual se presenta en variaciones de caracteres tales como el espesor de lámina o de sectores de la misma (ej. cutícula, epidermis, mesófilo, etc.), densidad de la hoja y/o de sus espacios intercelulares, densidad estomática y/o tricomática. Dicha plasticidad puede darse en una especie cuando se la analiza a lo largo de un gradiente formado como resultado de diversos componentes abióticos, por ejemplo disponibilidad de agua, luz, nutrientes, etc. (Boardman, 1977; Castro Diez *et al.*, 1997; Mishra, 1997; Navas & Garnier, 2002; Torrecilla *et al.*, 2008).

Considerando esta posible existencia de disparidades anatómicas, en este trabajo hemos tenido en cuenta sólo aquellos caracteres cuya presencia o ausencia no están determinados por la plasticidad fenotípica. De este modo nuestros resultados, expuestos en la **Tabla 1**, brindan *per se* una contribución al conocimiento general de las especies arbóreas que viven en el Parque chaqueño húmedo a través de su anatomía foliar. La mayoría de las especies estudiadas presentan uno o varios caracteres, que combinados, permiten su identificación.

Evaluable los caracteres analizados, podemos destacar la predominancia de ciertos rasgos, compartidos por la mayoría de las especies: epidermis uniestrata, indumento con poca variabilidad, prevaleciendo los tricomas no glandulares, mesófilo dorsiventral y una gran presencia y variación de formas cristalíferas.

A su vez, cuando se analizan las características discriminando entre el tipo de comunidad donde crece, no se encontraron diferencias notables entre aquellas que habitan las selvas en galería o los bosques xerófilos. Ciertos caracteres considerados típicamente como propios de especies xerofíticas, como mesófilo isobilateral y homogéneo, cutícula gruesa y con rugosidades, presencia de tejido esclerenquimático, etc. (Roth, 1984), ya fueron descriptos en especies que crecen en los Distritos Chaqueños Occidental y Serrano (Arambarri *et al.*, 2011), señalados por su clima continental, con precipitaciones anuales menores a 800 mm. Sin embargo, estos mismos caracteres también fueron encontrados en especies de ambientes más húmedos como las selvas de la Provincia Paranaense (Arambarri *et al.*, 2006, 2008), con una precipitación media que varía entre 1.000 y los 2.200 mm por año.

Se concluye que la utilidad de los caracteres anatómicos foliares para caracterizar a una región, sólo es válida en términos muy generales, y que la variabilidad interespecífica es demasiado amplia para expresar conclusiones generales.

AGRADECIMIENTOS

Al Sr. Aurelio Schinini, G. Piezko y W. Medina del IBONE por la determinación del material botánico. Este trabajo se realizó con subsidios de CONICET y de la SGCyT de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.

BIBLIOGRAFÍA

- Adámoli, J., S. Torrella & P. Herrera. 2004. La expansión de la frontera agrícola y la conservación de la biodiversidad en el Chaco argentino. En Castroviejo (ed.), *Por la Biodiversidad en Latinoamérica*, Fundación Amigos de Doña Ana y Fundación Félix de Alzara.
- Arambarri, A. M., S. E. Freire, M. N. Colares, N. D. Bayón, M. C. Novoa, C. Monti & S. A. Stenglein. 2006. Leaf anatomy of medicinal shrubs and trees from Gallery forests of the Paranaense Province (Argentina). Part 1. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 41: 233-268.
- Arambarri, A. M., S. E. Freire, M. N. Colares, N. D. Bayón, M. C. Novoa, C. Monti & S. A. Stenglein. 2008. Leaf anatomy of medicinal shrubs and trees from Misiones forest of the Paranaense Province (Argentina). Part 2. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 43: 31-60.
- Arambarri, A. M., M. C. Novoa, N. D. Bayón, M. P. Hernández, M. N. Colares & C. Monti. 2011. Ecoanatomía foliar de árboles y arbustos de los distritos chaqueños occidental y serrano (Argentina) *Bol. Soc. Argent. Bot.* 46 (3-4): 251-270.
- Boardman, N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 28: 355-377.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. En *Advances in Genetics*. Vol. 13. E.W. Caspari Ed. Academic. Págs. 115-155.
- Castro Diez, P., Villar Salvador, P., Pérez-Rontome, C., Maestro Martínez, M. & Montserrat Marti, G. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species, along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees* 11: 127-134.
- Day, T. A., Martin, G. & Vogelmann T. C. 1993 Penetration of UV-B radiation in foliage: Evidence that the epidermis behaves as a non-uniform filter. *Plant Cell Environment* 16: 735-741.
- Ginzburg, R & J. Adámoli. 2006. Situación Ambiental en el Chaco Húmedo. En Brown, A., U. Martínez Ortiz, M. Acerbi & J. Corcuera (Eds.), *La Situación Ambiental Argentina 2005*, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. pp. 103-113.
- González, A. M. & C. L. Cristóbal. 1997. Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres lhotzkyana* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 9: 287 - 294.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book Co, New York.
- Luque, R., H. C. Sousa & J. E. Kraus. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) – modificado- E Kropp (1972), visando a substituição do Azul de Astra por Azul de Alcão 8GS ou 8GX. *Acta bot bras.* 10: 199-212.

- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. 1, 2. Clarendon Press, Oxford.
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. 1, 2. Clarendon Press, Oxford.
- Mishra, M. K. 1997. Stomatal characteristics at different ploidy levels in *Coffea* L. *Ann Bot* 80:689–692.
- Morello, J. & J. Adámoli. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino, Primera parte: Objetivos y metodología, Serie Fitogeográfica N°10, Buenos Aires, INTA. 125 pp.
- Navas, M. L. & E. Garnier. 2002. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecol* 23:375–383.
- Roth, I. 1984. *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure*. Junk Publ., The Hague, Boston Lancaster.
- Roth, I. 1990. Leaf structure of a Venezuela cloud forest (in relation to the microclimate). *Encyclop. Plt. Anat.* Vol 14, Part 1, Gebrüder Borntraeger, Berlín.
- Roth, I. 1995. Leaf structure: montane regions of Venezuela with an excursion into Argentina. *Encyclop. Plt. Anat.* Vol 14, Part 3, Gebrüder Borntraeger, Berlín.
- Schlichting, C. 2002. Phenotypic plasticity in plants. *Pl. Spec. Biol.* 17: 85-88.
- Soleder, H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons. Vol. I y II. Clarendon Press, Oxford. 1183 pp.
- Sultan, S. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerl.* 44: 363-383.
- The Nature Conservancy, FVSA, Fundación Vida Silvestre Argentina, Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco y Wildlife Conservation Society Bolivia. 2005. *Evaluación Ecorregional del Gran Chaco Americano*. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires. 24 pp.
- Torrecilla P., M. Castro & M. Lapp. 2008. Morfoanatomía foliar en especímenes de *Capparis flexuosa* (L.) L. (Capparaceae) creciendo en tres localidades distintas del estado Aragua (Venezuela). *Ernstia* 19 (1): 35 – 54.
- Torrella, S.; J. Adámoli; P. Herrera & R. Ginzburg. 2005 La expansión agrícola en el Chaco Argentino: contrastes entre el Litoral fluvial y el interior. En Aceñolaza, F. (coord.) *Temas de Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II*, págs. 201-212. INSUGEO Miscelánea 14. Tucumán.