

## CARACTERES FOLIARES XEROMORFOS EN AZORELLA (APIACEAE)

Por SUSANA MARTINEZ<sup>1</sup>

**Summary** *Xeromorphic leaf features of Azorella* (Apiaceae). The results from the study of the anatomy of the leaves for twenty six species of *Azorella* Lam. are given. The xerophyllous nature of the species is shown through the diversity of the xeromorphic leaf characters. Associated to the frequent cushion-like habit and microphyllia various xeromorphic features, in different combinations according to the species, are found: epicuticular waxes, dense indumentum of smooth or dendritic emergences, stomata protected in adaxial grooves, abundant sclerenchyma in central or peripheral position, cylindrical leaves or leaflets. These and other characters related with water economy are described, illustrated and discussed. Assuming that the mesomorphism is a primitive condition within the genus some phylogenetic considerations are made. The most primitive species of the genus must be looked for among those relatively mesomorphic from Sect. *Ciliatae* Hauman. Within this Section we recognize a xeromorphic gradient that disemboques in xerophyllous species but without complex xeromorphic syndromes. From the mesomorphic or weakly xeromorphic species of this group we are able to infer the development of three different adaptative lines that culminate, within the three remaining Sections, in species with more specialized xeromorphic syndromes as *A. cryptantha* (Clos) Reiche (Sect. *Spinosae* Martínez), *A. lycopodioides* Gaud. (Sect. *Cirrhosae* Hauman) y *A. ameghinoi* Speg. (Sect. *Azorella*).

### INTRODUCCION

Durante el desarrollo de trabajos de revisión sistemática del género *Azorella* Lam. (Martínez, 1989 y 1993 a) se profundizó en el estudio de los caracteres morfo-anatómicos de la hoja con el principal objetivo de utilizarlos como evidencia taxonómica. No obstante, la naturaleza xerófila de la mayor parte de las especies confiere a las observaciones realizadas un interés adicional, ya que nos permiten acercarnos a la comprensión de las estrategias de supervivencia en ambientes xéricos, que se han desarrollado en este grupo de Umbelíferas.

Este es un género de caméfitas, en general de hábito pulvinado, que crecen desde los Altos Andes ecuatoriales hasta las Islas Subantárticas, con varios representantes en el semidesierto patagónico (Martínez, 1993 b). Muchas de las especies constituyen destacados componentes florísticos y fitogeográficos en sus áreas de distribución, contribuyendo significativamente a la cobertura vegetal en zonas de condiciones ambientales extremadamente rigurosas, y actuando como plantas pioneras que permiten la colonización por parte de especies menos resistentes que se desarrollan epífiticamente sobre los cojines (Huntley, 1972; Ca-

brera y Willink, 1973; Ralph, 1978; Armesto *et al.*, 1980).

El estudio de la morfología foliar permite aproximarnos a la interpretación de los mecanismos que condicionan el balance hídrico, particularmente eficiente en las plantas xerófilas, ya que si bien tal balance reside en la interacción de todos los órganos y funciones de la planta, es en las hojas donde encontramos muchos de los caracteres xeromorfos que se conocen o suponen eficaces para regular la pérdida de agua por transpiración.

Actualmente, el conocimiento sobre anatomía foliar y xeromorfismo en *Azorella* es fragmentario. Un estudio anatómico de *A. selago* Hook. f. fue realizado por Ternetz (1902), y algunas especies fueron incluidas en estudios sobre anatomía ecológica de plantas xerófilas (Espinosa, 1933; Pyykkö, 1966; Ancibor, 1980).

En este trabajo se presentan los resultados del estudio de la anatomía foliar para las 26 especies del género, se discute el significado adaptativo de los caracteres xeromorfos encontrados y se realizan consideraciones taxonómicas y filogenéticas.

### MATERIALES Y METODOS

Este estudio se realizó principalmente sobre la base de material herborizado. En el caso de algunas especies argentinas se utilizó material adicional conservado en FAA.

<sup>1</sup> Depto. Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Cdad. Universitaria. 1428. Buenos Aires, Argentina.

El material seco fue rehidratado por calentamiento. La observación de superficies foliares se efectuó con microscopio óptico sobre material diafanizado y coloreado según el método de Dizeo de Strittmatter (1973); en algunas especies se realizaron observaciones adicionales con microscopio electrónico de barrido. Las secciones transversales se hicieron entre el medio y tercio distal de la lámina foliar, sobre material incluido en parafina y coloreado con safranina / «fast green», o bien hidratado y coloreado con violeta de cresyl en solución acuosa al 0,5%. Se utilizó también la coloración doble: sudán IV / rojo de rutenio, para reconocer la presencia de sustancias grasas (cutina, suberina) y pécticas, respectivamente. Los dibujos fueron realizados con cámara clara y los transcortes se esquematizaron utilizando los símbolos de Metcalfe y Chalk (1950). Las observaciones en MEB se realizaron en el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido perteneciente a la Fundación de Neurobiología — CONICET.

Abreviaturas utilizadas en el texto y leyendas de las figuras: V.S. = vista superficial. C. T. = corte transversal.

*Material estudiado*

**A. ameghinoi** Speg. ARGENTINA. *Prov. Neuquén: Dpto. Minas*, Cordillera del Viento, 3-II-1964, Boelcke 11575 (BAB, SI); *Dpto. Chos Malal*, Ticao Malal, 5-II-1964, Boelcke 11670 (BAB, SI). *Prov. Chubut: Dpto. Río Senguerr*, Lago Fontana, 11-II-1932, Castellanos s/n (BA 6107). *Prov. Santa Cruz: Dpto. Magallanes*, San Julián, 20-III-1938, Blake 310 (SI).

**A. aretioides** DC. COLOMBIA. *Dpto. Tolima*: Nevado de Ruiz, 21-XII-1958, Barclay et al. 6462 (MO, UC). ECUADOR. *Prov. Carchi*: entre El Angel y Tulcán, 16-III-1944, Drew E-466 (US). *Prov. Pichincha*: camino de Quito a Papallacta, 5-VI-1973, Holm Nielsen 6697 (NY). *Prov. Napo*: Páramo de Guaminí, 6-X-1976, Ollgaard y Balslev 8260 (MO, NY); Laguna Micacochoa, 22-VIII-1976, Ollgaard y Balslev 8844 (NY).

**A. biloba** (Schlecht.) Wedd. COSTA RICA. *Prov. San José*: Masivo de Chirripó, 9-XII-1966, Weston 3639 (UC). BOLIVIA. *Dpto. La Paz*: Palca, II-1979, Ceballos et al. Bo 550 (SI). ARGENTINA. *Prov. Jujuy: Dpto. Valle Grande*, Co. Amarillo, 2-I-1978, Kiesling et al. 1601 (SI). *Prov. Córdoba: Dpto. Punilla*, Co. Los Gigantes, Kurtz 15551 (CORD, SI).

**A. compacta** Phil. ARGENTINA. *Prov. Jujuy: Dpto. Tumbaya*, Volcán Abra Morada, 10-II-1963, Cabrera 18327 (LP). *Prov. Salta: Dpto. Los Andes*, Altos del Chorrillo, 30-I-1940, Cabrera 8271 (LP). *Prov. Tucumán: Dpto. Chichigasta*, Ea. Santa Rosa, III-1925, Venturi 3161 (BAB, SI); *Dpto. Tafti*, Cumbres Calchaquíes, 15-III-1984, Gómez Sosa et al. 214 (SI).

**A. corymbosa** (R. & P.) Pers. COLOMBIA. *Dpto. Caldas*: Páramo del Quindío, 15/20-VIII-1922, Pennell y Hazen 9922 (NY). ECUADOR. *Prov. Imbabura*: ladera NE del Volcán Cayambe, 7-XII-1961, Cazalet y Pennington 5715 (UC,

US). *Prov. Pichincha*: Co. Guagua Pichincha, 30-VI-1939, Asplund 7421 (UC, US); Co. Rucu Pichincha, 13-VIII-1955, Asplund 17321 (NY).

**A. crassipes** Phil. ARGENTINA. *Prov. Neuquén: Dpto. Norquín*, Copahue, 15-III-1959, Cabrera 6181 (LP, BA); *Dpto. Lácar*, Co. Chapelco, 22-II-1981, Rossow 461 (BAB). *Prov. Río Negro: Dpto. Bariloche*, Co. Tronador, 18-I-1952, Boelcke et al. 5789 (BAB, SI, UC).

**A. crenata** (R. & P.) Pers. COLOMBIA. *Dpto. Boyacá*: Páramo de Pisva, Alto de Granados, 15-VI-1972, Cleef 4594 (UC); Páramo de la Rusia, 16-XII-1972, Cleef 7330 (UC, US). PERU. *Dpto. Junín*: NO de La Oroya, 17-XII-1978, Dillon et al. 1371 (MO); N de Carhumayo, 1-XII-1954, Constance y Tovar 3596 (UC).

**A. cryptantha** (Clos) Reiche. ARGENTINA. *Prov. San Juan: Dpto. Iglesia*. Valle del Cura, 22-I-1981, Kiesling 3178 (SI); Llano de los Médanos, 27-XI-1980, Múlgura 208 (SI); Co. Torrecillas, 26-III-1983, Pujalte 242 (SI); Reserva San Guillermo, Macho Muerto, 15-II-1982, Ulibarri 1476 (SI).

**A. cuatrecasasii** Math. & Const. VENEZUELA. *Est. Zulia*: Serranía de los Motilones, VI/VII-1974, Tillett y Honig 146-626 (NY, UC). COLOMBIA. *Dpto. Boyacá*: Páramo de Pisva, 16-VI-1972, Cleef 4637 (UC). *Dpto. Magdalena*: Co. Avión, 8-II-1959, Cuatrecasas et al. 25135 (US).

**A. diapensioides** A. Gray. PERU. *Dpto. Junín*: laguna Junín, 1-VII-1954, Constance y Tovar 3595 (UC). BOLIVIA. *Dpto. La Paz*: Loayza, Cord. Tres Cruces, 23-VII-1978, Beck 2388 (LPB); Bautista Saavedra, Charasani, 2-I-1980, Krach 8005 (UC); Franz Tamayo, Ulla-Ulla, 29-II-1980, Krach 8992 (UC).

**A. diversifolia** Clos. CHILE. *Prov. Osorno*: Volcán Antillanca, 18-III-1954, Constance y Sparre 3569 (LIL, SI, UC); Zollner 4827 (CONC); Portezuelo de la Desolación 16-III-1954, Sparre y Constance 10725 (CONC). ARGENTINA. *Prov. Neuquén: Dpto. Aluminé*, Lago Quillén, II-1942, Pérez-Moreau s/n (BA 48697).

**A. filamentosa** Lam. ARGENTINA. *Prov. Tierra del Fuego: Dpto. Río Grande*, río Cullen, 9-I-1983, Collantes et al. 621 (SI); Lago Caami, 9-I-1933, Castellanos s/n (BA 7843). *Dpto. Ushuaia*, Estancia Harberton, 6-II-1968, Constance et al. 3864 (SI). *Dpto. Islas del Atlántico Sur*, Ia. Soledad, 16-II-1979, Ulibarri 1169 (SI).

**A. fuegiana** Speg.: ARGENTINA. *Prov. Santa Cruz: Dpto. Guer Aike*, Punta Dungeness, 1-II-1912, Hicken s/n (SI). *Prov. Tierra del Fuego: Dpto. Río Grande*, Ea. Cullen, XII-1982, Collantes 477 y 539 (SI); 9-I-1983, Collantes 954 (SI).

**A. julianii** Math. & Const. VENEZUELA. *Est. Mérida*: San Rafael, 28-II-1921, Reed 846 (US); entre Cayapopo y Apartaderos, 15-IV-1944, Steyermark 55900 (UC). COLOMBIA. *Dpto. Boyacá*: Sa. Nevada de Cocuy, 14-IV-1959, Barclay 7367 (MO).

**A. lycopodioides** Gaud. ARGENTINA. *Prov. Neuquén: Dpto. Norquín*, Termas de Copahue, 12-I-1982, Rossow 928 (BAB). *Prov. Tierra del Fuego: Dpto. Río Grande*, Ea. Cullen, 5-I-1982, Collantes 209 (SI); Ulibarri 1161 (SI).

**A. madreporica** Clos. ARGENTINA. *Prov. Neuquén: Dpto. Chos Malal*, Pampa Ferrania, 30-I-1964, Boelcke 11361 (BAB, SI). *Dpto. Loncopué*, Co. Butahuao, 15-I-1982, Rossow 1062 (BAB). *Prov. Chubut: Dpto. Futaleufú*, Esquel, La Hoya, Cabrera 23123 (LP). *Prov. Sta. Cruz: Dpto. Lago Buenos Aires*, Paso Roballos, 7-II-1955 Boelcke 16171 (BAB).

**A. monantha** Clos. ARGENTINA. *Prov. Mendoza: Dpto. Malargüe*, Valle del río Grande, 21-II-1983, Martínez 67 (SI). *Prov. Neuquén: Dpto. Huiliches*, Co. Colo Huincul, 24-I-1982, Rossow 1482 (BAB). *Prov. Chubut: Dpto. F. Ameghino*, Camarones, 9-I-1914, Hicken 77 (SI). *Prov. Tierra del Fuego: Dpto. Río Grande*, Ea. San Julio, 19-I-1984, Collantes et al. 1733 (SI).

**A. monteroi** Martínez & Constance. CHILE. *Prov. Malleco: Termas del Río Blanco*, 15-II-1936, Montero 2737 (GH); 10-II-1945, Montero 4411 (CONC); 31-I-1959, Montero 5950 (CONC, UC); *Prov. Cautín: Volcán Llaima*, 27-I-1942, Montero 4287 (CONC).

**A. multifida** (R. & P.) Pers. COLOMBIA. *Dpto. Meta: Laguna La Guittarra*, 2-I-1972, Cleef 960 (UC); *Dpto. Boyacá: Páramo de Pisva*, 11-VI-1972, Cleef 4400 (UC). PERU. *Dpto. Amazonas: Co. Calla-Calla*, 15-X-1964, Hutchison 6966 (UC). BOLIVIA. *Dpto. La Paz: Carasani*, 23-I-1980, Krach 8007 (UC).

**A. patagonica** Speg. ARGENTINA. *Prov. Chubut: Dpto. Futaleufú*, Tecka, 3-II-1975, Boelcke 16053 (BAB); *Dpto. Río Senguerr*, orillas del río Senguerr, 18-I-1984, Rossow 2239 (BAB); Lago Blanco, 24-I-1984, Soriano 3212 (BAB). *Prov. Sta. Cruz: Dpto. Corpen Aike*, Ruta 3, cruce del río Chico, 11-I-1967, Boelcke 12313 (BAB).

**A. pedunculata** (Spreng.) Math. & Const. COLOMBIA. *Dpto. Cauca: Puracé*, 16-IV-1949, Alston 8056 (UC). ECUADOR. *Prov. Imbabura: Cotacachi*, Lago Cuycocha, 23-VII-1954, Plowman et al. 3799 (UC). *Prov. Napo: O de Papallacta*, 8-I-1979, Luteyn et al. 6709 (UC). *Prov. Bolívar: base O del Volcán Chimborazo*, 20-IX-1969, Maguire et al. 61747 (UC).

**A. pulvinata** Wedd. PERU. *Dpto. Ancash: Pallasca*, Cord. Pelagatos, I-1920, Weberbauer 7242 (US). *Dpto. Cuzco: Co. Salcantay*, 3-VI-1954, Rauh y Hirsh 1483 (UC). BOLIVIA. *Dpto. La Paz: Franz Tamayo*, Paso Pelechuco, 22-VII-1982, Menhofer 26 (LPB, UC).

**A. selago** Hook. f. ARGENTINA. *Prov. Sta. Cruz: Dpto. Lago Argentino*, Rehara, 20-II-1914, Hicken y Hauman s/n (SI). *Prov. Tierra del Fuego: Dpto. Ushuaia*, Paso Garibaldi, 25-I-1967, Goodall 617 (LP); Isla de los Estados, Spegazzini (LPS 20611).

**A. spinosa** (R. & P.) Pers. CHILE. *Prov. Valparaíso: Co. La Campana*, 15-XII-1957, Eyerdam 10049 (US); Cordillera de la Costa, 8-XII-1956, Zollner 1178 (UC). *Prov. Colchagua: Fiurdo Bellavista*, 4-I-1951, Ricardi 10062 (CONC). *Prov. Ñuble: Cord. de Chillán*, 21-X-1944, Pfister 4536 (CONC).

**A. trifoliolata** Clos. ARGENTINA. *Prov. Neuquén: Dpto. Aluminé*, Lago Quillén, 21-I-1982, Rossow 1389 (BAB). *Dpto. Huiliches*, Parque Lanín, 19-II-1974, Correa 5745 (BAB). *Dpto. Lácar*, Lago Nonthué, 15-II-1957, J. Hunziker 6954 (BAB, SI). *Prov. Chubut: Dpto. Futaleufú*, Lago Futaleufú, 8-II-1955, Burkart 19895 (SI).

**A. trifurcata** (Gaertn.) Pers. ARGENTINA. *Prov. San Juan: Dpto. Iglesia*, Quebrada de Conconta, 2-I-1930, Pérez-Moreau s/n (BA 30/149). *Prov. Mendoza: Dpto. San Rafael*, Laguna El Sosneado, 19-II-1983, Martínez 53 (SI); *Dpto. Malargüe*, río Malargüe, 18-II-1983, Martínez 40 (SI). *Prov. Tierra del Fuego: Dpto. Río Grande*, Ea. San Julio, 19-I-1984, Collantes 1774 (SI).

## OBSERVACIONES

## Caracteres genéricos

*V.S. Ceras epicuticulares\** presentes en distintos patrones de deposición (Lam. 1,A-F). *Cutícula* lisa, estriada o reticulada (Lam. 1,G-J). *Células epidérmicas* generalmente isodiamétricas, o alargadas sobre las venas; de paredes rectas o curvas, rara vez onduladas; con puntuaciones visibles o sin ellas. *Estomas* generalmente muy abundantes, en ambas caras o limitados a la cara adaxial, anomocíticos, con 3-4(5) células vecinas, o anisocíticos, en muchos casos anomocíticos y anisocíticos en una misma hoja (Fig. 1,F); rebordes estomáticos externos prominentes y apertura generalmente larga y angosta, rebordes periestomáticos notables en muchas de las especies (Lam. 1). *Emergencias\*\** cilíndricas o escamosas, multiseriadas. En algunos casos el extremo distal de las células de las series externas, se proyecta hacia afuera determinando el carácter plumoso o semiplumoso de estas emergencias (Lám. 2).

*C.T. Epidermis* uniseriada, células cuadradas o rectangulares; paredes celulares con alto contenido de pectatos, en algunos casos mucilaginosas (Fig. 2,B-C; 4,G), paredes anticlinales y periclinal interna finas (1-2  $\mu\text{m}$ ) a moderadas (4-6  $\mu\text{m}$ ), y periclinal externa gruesa o muy gruesa (hasta 16  $\mu\text{m}$ ), ésta puede presentarse cutinizada en buena parte de su espesor, formando una membrana cuticular gruesa (Fig. 2, B; 3,F-G; 4,G) o bien cubierta por una cutícula relativamente delgada que se desprende con facilidad (Fig. 1,G-H), (el grosor de las paredes celulares y de la membrana cuticular son caracteres muy variables intraspecificamente). En pocos casos la epidermis se encuentra esclerosada, con células de lumen muy reducido y paredes uniformemente engrosadas, a veces lignificadas (Fig. 4,E). *Estomas* con células oclusivas a nivel de las vecinas (Fig. 1,G), algo sobreelevadas (Fig. 1,H) o levemente hundidas (Fig. 3,F). *Emergencias* compuestas por

\* Este carácter no ha sido estudiado sistemáticamente en el presente trabajo. Es probable que la mayoría de las especies presenten deposición de cera sobre la cutícula, aquí se describen e ilustran para aquellos casos en que se ha observado.

\*\* La interpretación adecuada de las gruesas cerdas o escamas que constituyen el indumento en este género requeriría de estudios ontogenéticos que no fueron desarrollados en este trabajo, sin embargo, la observación de cortes longitudinales de la porción basal de estas estructuras en su estado maduro sugiere que interviene, en su arquitectura, tejido hipodérmico. Por lo tanto estaríamos en presencia de emergencias y no de verdaderos tricomas.

10 o más series de células de paredes gruesas, las basales isodiamétricas y fuertemente cutinizadas, las restantes alargadas y con cutícula delgada (Fig. 1,B; 3,B-C; 4,I). En muchas especies, asociada a la epidermis abaxial, se diferencia una *hipodermis* de células parenquimáticas, incoloras, de paredes algo engrosadas (Fig. 1,G; 2,B; 4,E). La cohesión entre estas células y las restantes del mesofilo es lábil, siendo frecuente la formación de un espacio lisígeno, aerífero, entre ambos tejidos. *Mesofilo* dorsiventral, isolateral o céntrico. *Haces vasculares* colaterales, generalmente con escaso tejido de conducción; todos, o sólo los principales, acompañados de una vaina. Esta, limitada a una capa de células parenquimáticas que rodea el haz, o bien verticalmente transcurrente, extendiéndose hacia ambas caras o solo hacia la cara abaxial. *Tejido mecánico* representado por parénquima colenquimatoso que se localiza en las extensiones de la vaina de los haces o en bandas subepidérmicas marginales, y/o por esclerénquima que puede presentarse asociado a los haces en posición adaxial, o en bandas subepidérmicas marginales, o afectando la epidermis e hipodermis abaxial (Fig. 3,E y G). *Canales secretores* esquizógenos casi siempre presentes, acompañando los haces hacia ambas caras o el adaxial frecuentemente reducido o ausente. *Células cristalíferas* generalmente presentes y a veces muy abundantes en el mesofilo, más raras en la hipodermis. Cristales de oxalato de calcio formando drusas.

#### *Caracteres específicos*

Se describen a continuación sólo los caracteres diagnósticos de las especies o grupos de especies semejantes.

#### Sección *Ciliatae* Hauman (19 sp)

*Grupo I. A. trifoliolata, A. diversifolia, A. cuae-trecasasii, A. biloba, A. aretioides, A. crenata* (Fig. 1, A-C), *A. julianii, A. patagonica*.

Este grupo de especies forma matas rastreras, hasta cojines ± laxos. Hojas pecioladas con lámina relativamente grande (1-4 cm long.), plana, de consistencia cartácea o coriácea.

V.S. Epidermis adaxial y abaxial semejantes. Cutícula lisa o reticulada, estomas abundantes en ambas caras; sin emergencias o con emergencias cilíndricas lisas en ambas caras o sólo en la adaxial.

C.T. Células epidérmicas no especializadas de paredes finas a moderadas, cutícula de grosor variable. Estomas a nivel de las células vecinas o algo sobreelevados. Mesofilo dorsiventral. Tejido mecánico representado por colénquima localizado en las vainas transcurrentes de los haces y/o subepidérmico en los márgenes foliares. Hipodermis generalmente no diferenciada.

#### *Grupo II. A. monteroi, A. multifida*

Estas especies son semejantes a las del grupo anterior pero presentan esclerénquima asociado a los haces vasculares principales, mostrando así ciertas características intermedias con el grupo siguiente.

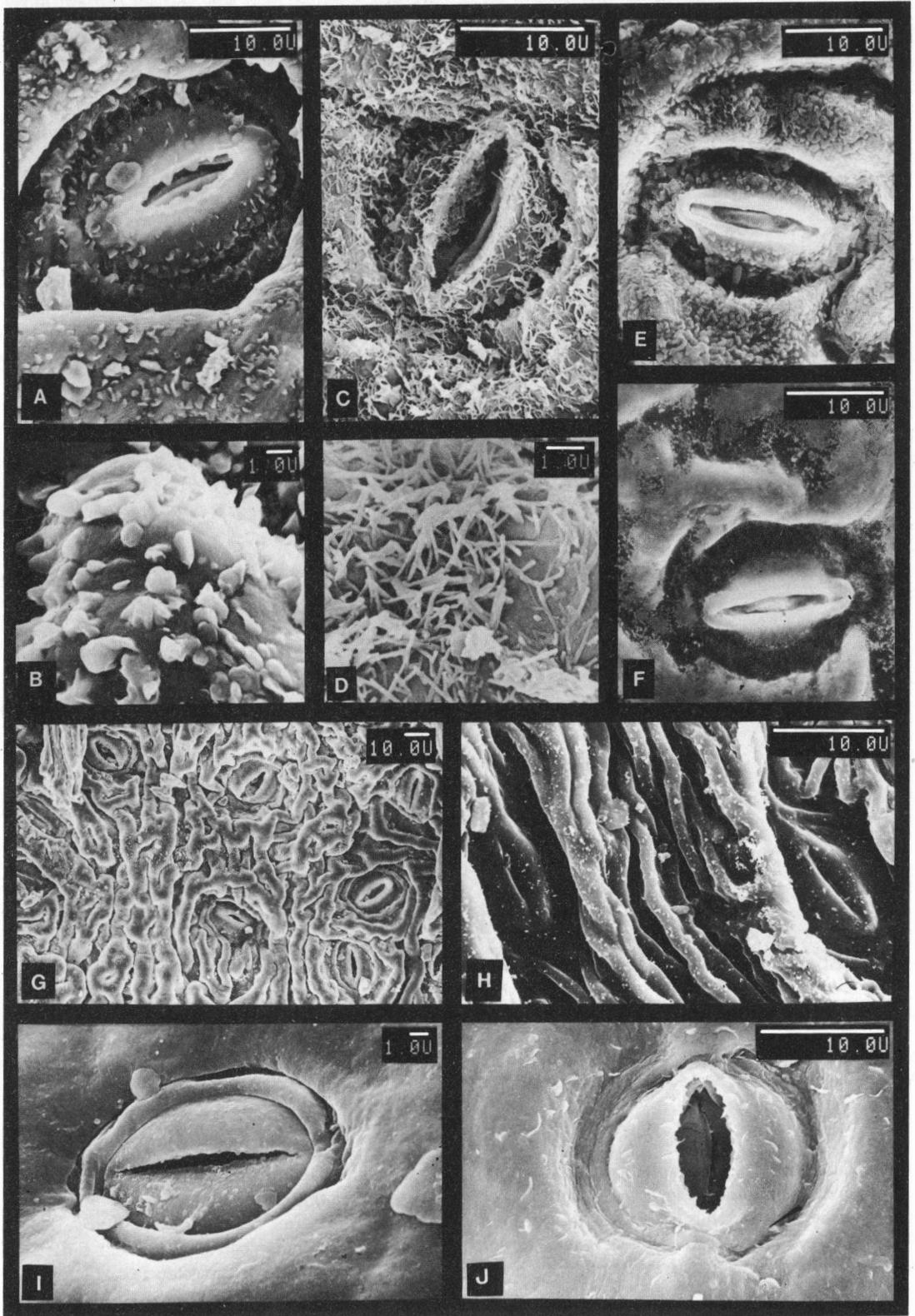
#### *Grupo III. A. pedunculata, A. pulvinata, A. corymbosa, A. trifurcata* (Fig. 1, E-H), *A. crassipes, A. monantha*

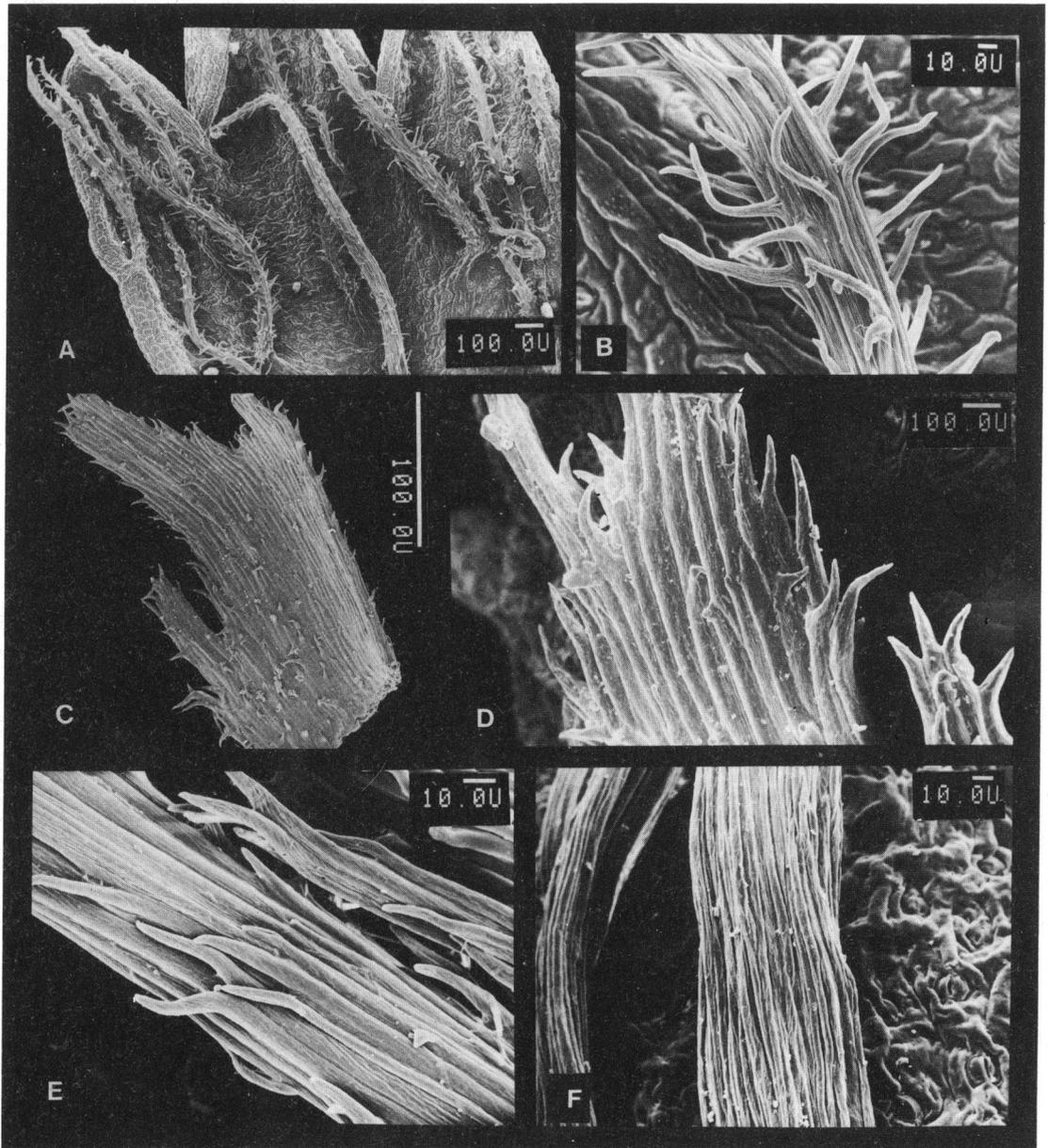
Las especies de este grupo forman cojines generalmente densos, chatos o hemisféricos hasta de 1 m de altura. Hojas sésiles con la lámina foliar pequeña (hasta 5 mm), entera o (5)3-fida, crasa, más o menos rígida, de sección triangular o ancipital.

V.S. Epidermis adaxial y abaxial semejantes. Cutícula lisa, estomas abundantes en ambas caras; sin emergencias o con emergencias cilíndricas lisas en la cara adaxial.

C.T. Células epidérmicas no especializadas, de paredes moderadas a gruesas; cutícula de grosor variable. Estomas a nivel o algo sobreelevados. Mesofilo dorsiventral en la base de la lámina, isolateral hacia el ápice. La proporción entre ambas configuraciones depende de la posición de la hoja en la roseta; en las hojas exteriores, orientadas horizontalmente, predomina la forma dorsiventral, en las internas, que se encuentran en posición casi vertical prevalece la forma isolateral. Tejido mecánico asociado a los haces vasculares, representado por colénquima hacia la cara abaxial y esclerénquima hacia la cara adaxial. Hipodermis y espacio lisígeno subhipodérmico generalmente presentes en la cara abaxial.

Lam. 1.—A-J: Caracteres epidérmicos foliares observados con MEB en especies de *Azorella*. A-B: *A. ameghinoi* (cara adx.). A, cera de deposición escamosa y estoma con rebordes estomático y periestomático prominentes; B, detalle de cera. C-D: *A. filamentosa* (adx.). C, cera depositada en hebras y estoma; D, detalle de cera. E-F: *A. fuegiana* (adx.). E, cera de deposición crustosa y estoma con reborde alargado y prominente, en la proximidad del margen foliar; F, lo mismo hacia el centro de la lámina. G: *A. ameghinoi* (adx.), cutícula densamente reticulada, crestas redondeadas. H: *A. cryptantha* (abx.) cutícula longitudinalmente estriada, estrias paralelas, redondeadas. I: *A. lycopodioides* (adx.), cutícula lisa, estoma con rebordes estomático y periestomático notables y apertura muy angosta. J: *A. monantha* (abx.), cutícula lisa, estoma con reborde externo prominente, apertura elíptica que permite ver las células oclusivas. (A-B y G, Boelcke 11575; C-D, Collantes 621; E-F, Collantes 954; H, BA 23271; I, Collantes 209; J, Collantes 1733).





Lam. 2.— A-F: Emergencias observadas con MEB, en especies de *Azorella*. A-B: *A. fuegiana*. A, aspecto de la cara adaxial; B, detalle de emergencia cilíndrica plumosa. C-D: *A. ameghinoi*. C, emergencia escamosa, semiplumosa; D, detalle. E: *A. filamentosa*, detalle de emergencia cilíndrica semiplumosa. F: *A. madreporica*, detalle de emergencia cilíndrica lisa. (A-B, Collantes 954; C-D, Boelcke 11575; E, Collantes 621; F, Rossow 1062).

Grupo IV. *A. madreporica* (Lam. 2, F), *A. diapiensioides* (Fig. 1,D), *A. compacta*

Estas especies son semejantes a las del grupo III pero el esclerénquima está ausente en la lámina aunque puede encontrarse acompañando los haces en la base foliar.

Sección *Spinosae* Martínez (2 sp)

*A. spinosa* (Fig. 2,A-C)

Matas rastreras hasta cojines laxos. Hojas cortamente pecioladas con lámina foliar 5-dentada hasta de 20 mm long., de consistencia cartilaginosa y sección plana.

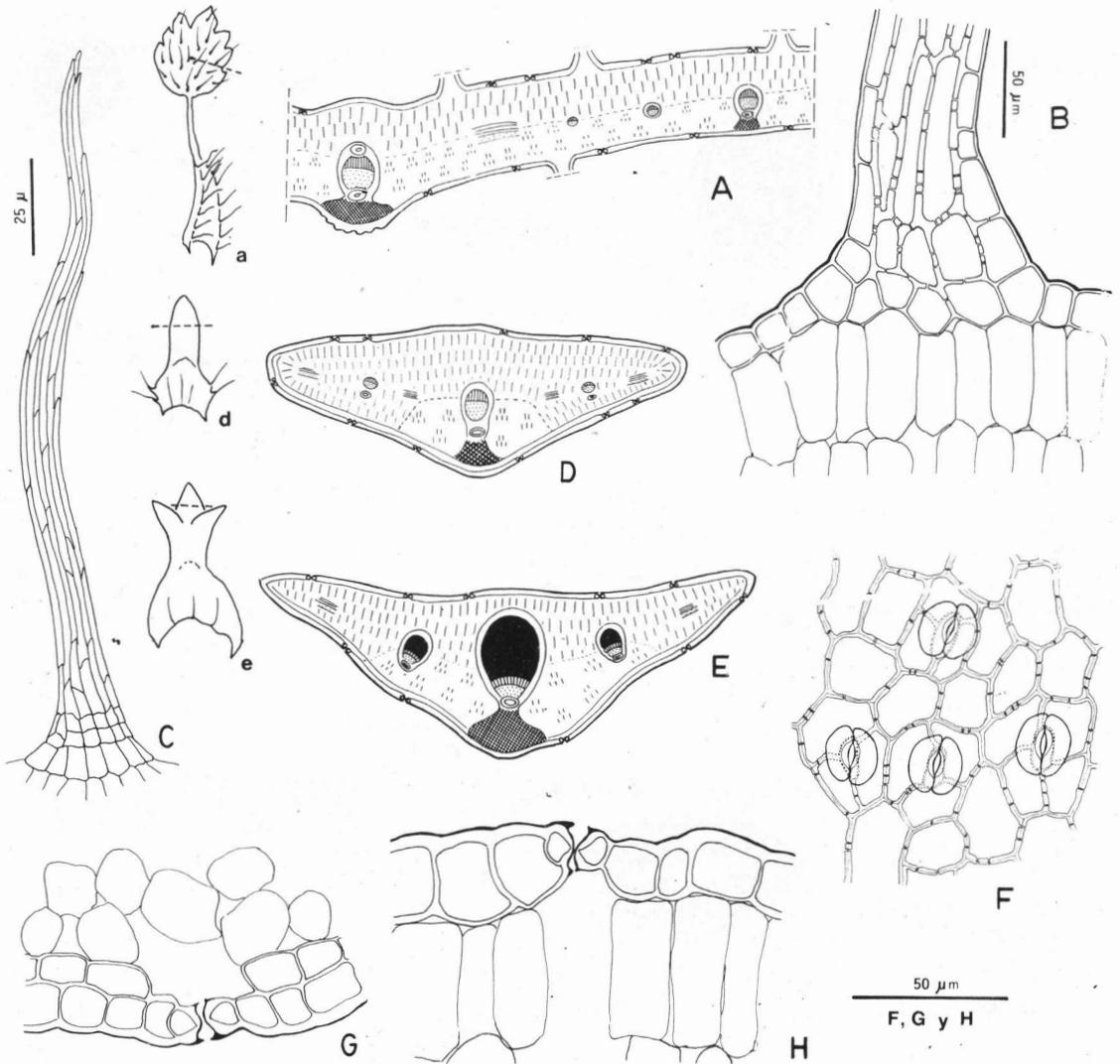


Fig. 1.— A-H: Morfología foliar en especies de la Sect. *Ciliatae*. A-C: *Azorella crenata*. A, esquema de C.T. de hoja; B, base de una emergencia (C.L.); C, emergencia en V.S. D: *A. diapensioides*, esquema de C.T. de hoja. E-H: *A. trifurcata*. E, esquema de C.T. de hoja; F, epidermis adaxial (V.S.); G, epidermis abaxial e hipodermis (C.T.); H, epidermis adaxial (C.T.); a, d y e: aspecto de las hojas.

(B-C, Cleef 7330; F-H, Collantes 1774.)

V.S. Cutícula estriada. Células epidérmicas poligonales, o rectangulares sobre las venas, de paredes rectas sin puntuaciones; estomas en ambas caras; sin emergencias; epidermis abaxial con abundantes células papilosas, principalmente sobre las venas y en los márgenes.

C.T. Células epidérmicas de lumen reducido, paredes muy gruesas, las periclinales, tanto externa como interna, mucilaginosas. Estomas a nivel de las células vecinas. Epidermis abaxial papilosa y acompañada por una hipodermis con paredes celulares

gruesas, también mucilaginosas. Mesofilo dorsiventral. Tejido mecánico muy desarrollado, constituido por gruesas columnas de esclerénquima acompañando los haces y en los márgenes de la lámina.

#### *A. cryptantha* (Lam. 1,H; Fig. 2,D-E)

Cojines chatos espinosos. Hojas enteras o trífidas hasta 15 mm long., lámina de consistencia cartilaginosa. Divisiones angostas de sección triangular a circular, con tendencia a la configuración unifacial.

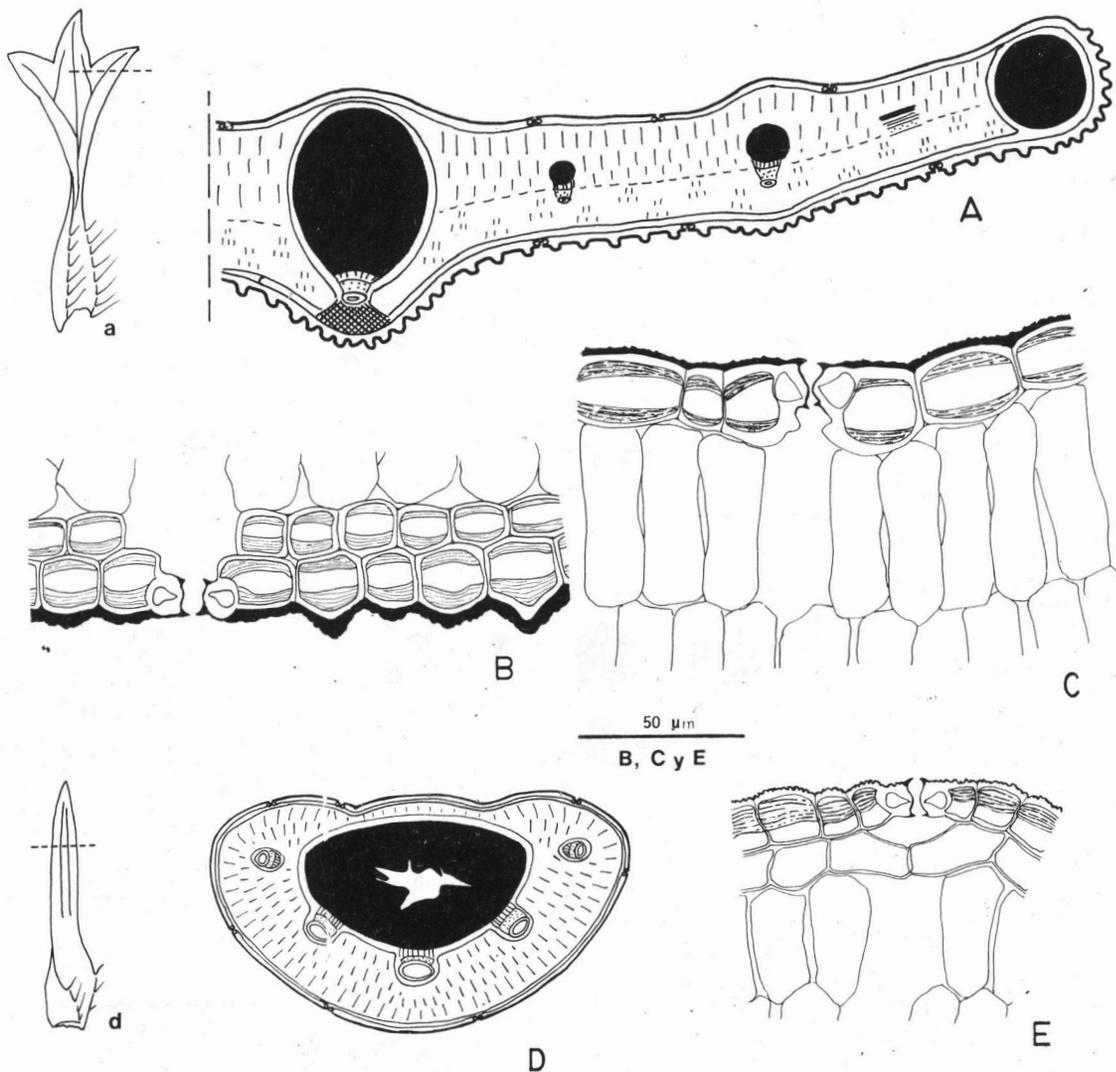


Fig. 2.— A-E: Morfología foliar en especies de la Sect. *Spinosae*. A-C: *Azorella spinosa*. A, esquema de C. T. de hoja; B, epidermis e hipodermis abaxial (C.T.); C, epidermis adaxial (C.T.). D-E: *A. cryptantha*. D, esquema de C.T. de hoja; E, epidermis (C.T.). (En B, C y E, el rayado indica la capa mucilaginosa de la pared celular). a y d: aspecto de las hojas. (B-C, Ricardi 10062; E, Múlgura 208).

V.S. Cutícula formando gruesas costillas longitudinalmente orientadas. Células epidérmicas rectangulares o poligonales alargadas en el sentido longitudinal de la lámina, con paredes rectas con escasas puntuaciones. Estomas en ambas caras. Sin emergencias.

C. T. Células epidérmicas de lumen reducido y pared externa muy gruesa, mucilaginosa. Estomas a nivel o levemente hundidos. Hipodermis continua, de células con paredes engrosadas; muchas de ellas cristalíferas. Mesofilo céntrico. Haz vascular central acompañado de una gruesa columna de esclerénquima en posición adaxial. Canales

secretorios muy desarrollados acompañando a todos los haces vasculares (5), en posición abaxial.

Sección *Cirrhosae* Hauman (2 sp.)

**A. selago** (Fig. 3,A-D)

Cojines hemisféricos o chatos, esponjosos. Hojas sétiles con lámina rígida, de 2-5 mm long., dividida en (3)5 lóbulos de sección ancipital a triangular.

V. S. Cutícula lisa. Epidermis adaxial de células poligonales de paredes rectas, con algunas puntuaciones; estomas abundantes; emergencias cilíndrico subuladas, lisas. Epidermis abaxial con escasos estomas o sin ellos, y sin emergencias.

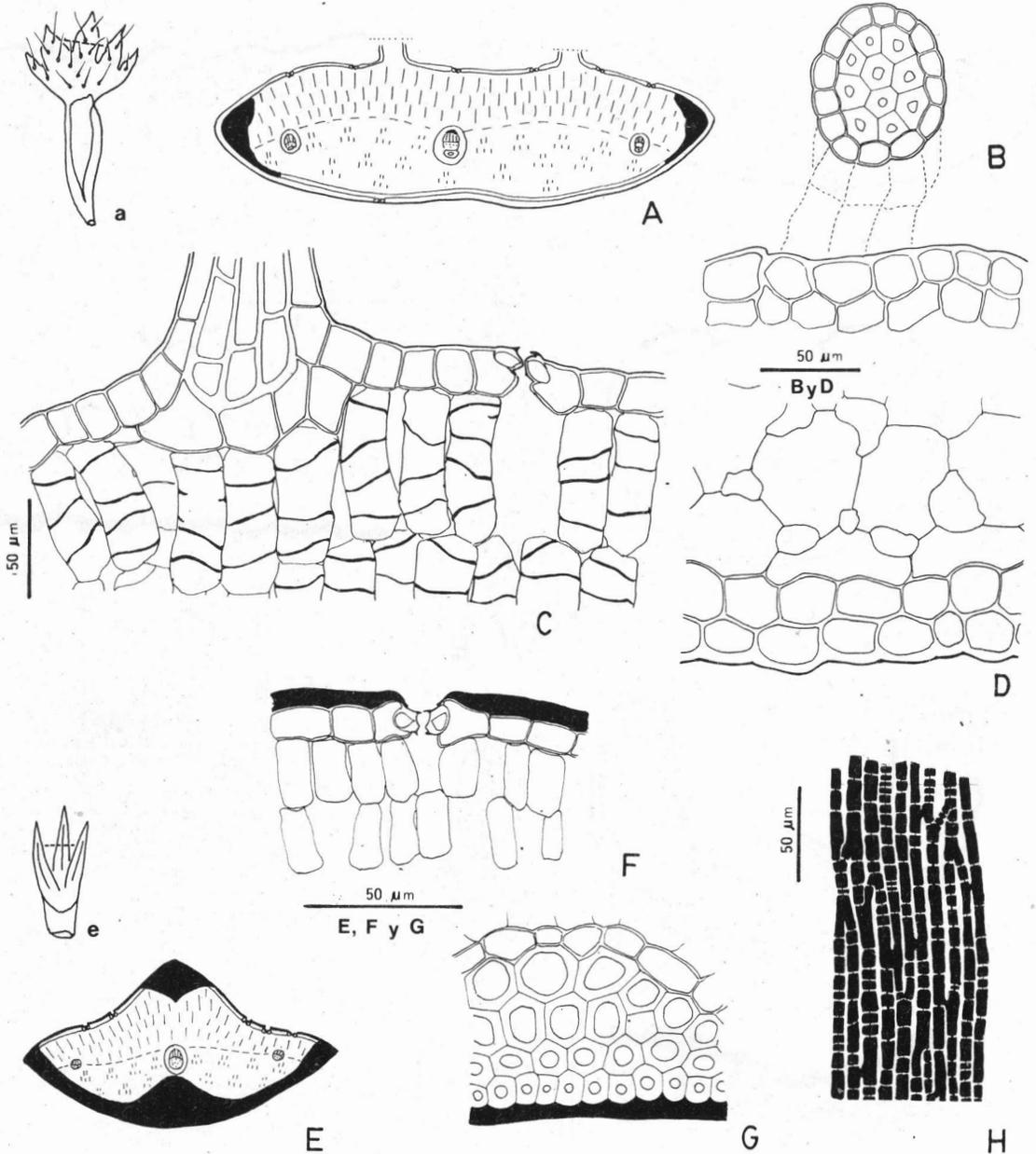


Fig. 3.— A-H: Morfología foliar en especies de la Sect. *Cirrhosae*. A-D: *Azorella selago*. A, esquema de C. T. de hoja; B, emergencia en C.T.; C, epidermis adaxial, células de la empalizada con engrosamientos en la pared (C.T.) y base de una emergencia (C.L.); D, epidermis e hipodermis abaxial (C.T.). E-H: *A. lycopodioides*. E, esquema de C. T. de hoja; F, epidermis adaxial (C.T.); G, epidermis e hipodermis abaxial, esclerosadas (C. T.); H, epidermis abaxial en vista superficial. a y e: aspecto de las hojas. (B-D, Goodall 617; F-H, Collantes 209).

C. T. Células de la epidermis adaxial con cutícula fina y paredes de grosor moderado; estomas a nivel de las células vecinas. Epidermis abaxial con células de paredes algo más gruesas y cutinizadas. Mesofilo dorsiventral; en las hojas viejas, no funcionales, las células del mesofilo adquieren engrosamientos de

pared secundaria de forma espiralada, (estos engrosamientos son muy notables en el mesofilo de la base foliar). Esclerénquima escaso, subepidérmico, marginal. Hipodermis diferenciada en la cara abaxial y espacio lisígeno subhipodérmico generalmente presente.

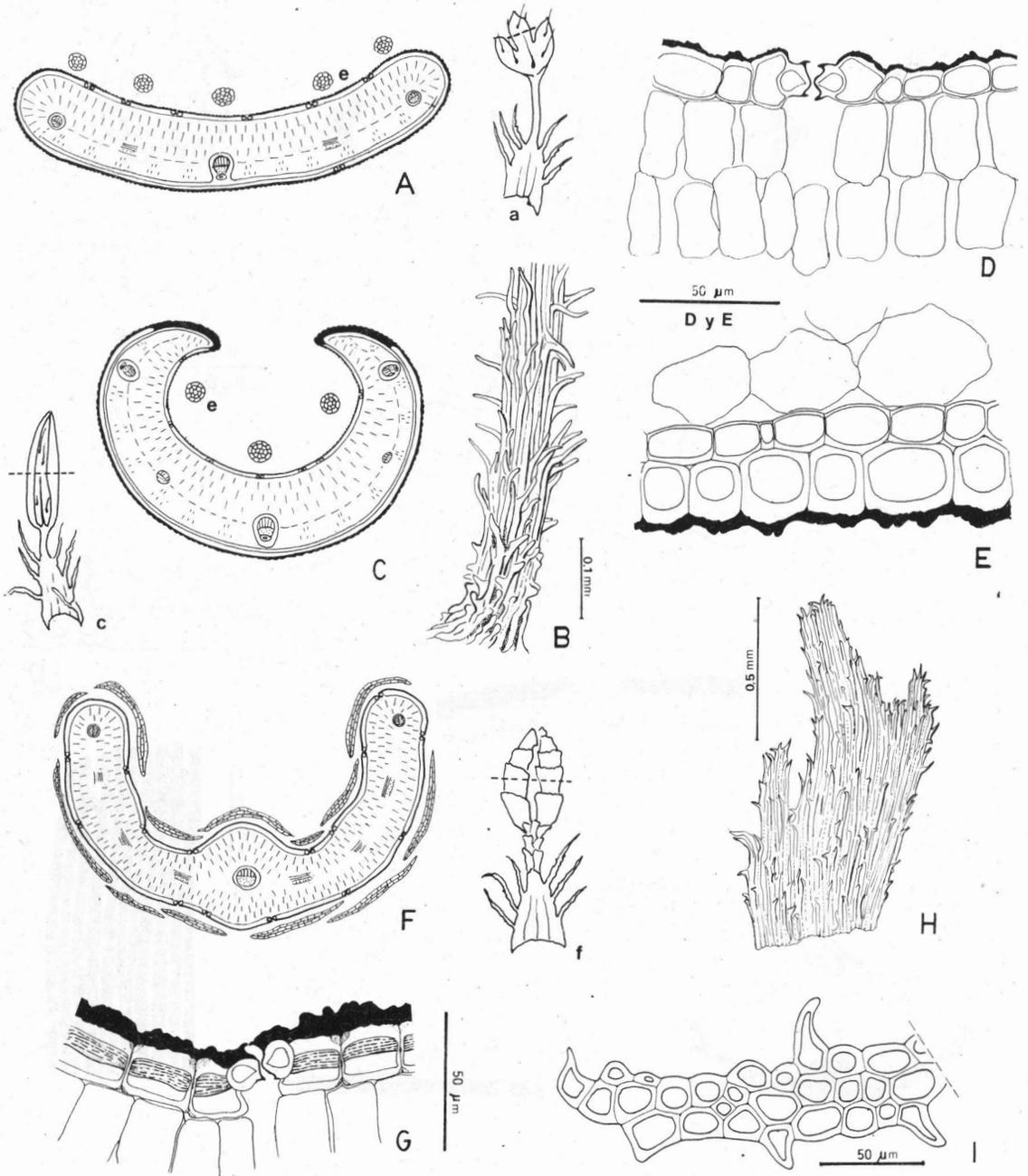


Fig. 4.— A-I: Morfología foliar en especies de la Sect. *Azorella*. A-B: *Azorella fuegiana*. A, esquema de C. T. de hoja; B, emergencia plumosa (V.S.). C-E: *A. filamentosa*. C, esquema de C.T. de hoja; D, epidermis adaxial (C.T.); E, epidermis abaxial e hipodermis (C. T.). F-I: *A. ameghinoi*. F, esquema de C. T. de hoja; G, epidermis abaxial (C.T.), el rayado indica la capa mucilaginosa de la pared celular; H e I, emergencias escuamiformes semiplumosa en V.S. y C.T. respectivamente. a, c y f: aspecto de las hojas. e: emergencias en C.T. (B, Collantes 954; D-E, Collantes 621; H, G, I, Boelcke 11575.)

**A. lycopodioides** (Lam. 1,I; Fig. 3,E-H)

Cojines chatos, esponjosos. Hojas sésiles, cartilaginosas, con lámina de 2-6 mm long., dividida en tres lóbulos angostos de sección triangular.

V. S. Cutícula lisa. Epidermis adaxial de células poligonales, de paredes curvas, con numerosas puntuaciones; estomas muy abundantes, limitados a esta cara. Células de la epidermis abaxial

fusiformes, de lúmen muy reducido y paredes notablemente engrosadas con abundantes puntuaciones (Fig. 3, H).

C. T. Cutícula notablemente gruesa en ambas epidermis. Células de la epidermis adaxial de paredes anticlinales y periclinal interna delgadas, la externa muy gruesa y cutinizada. Estomas levemente hundidos respecto de las células vecinas. Epidermis abaxial de células fuertemente esclerosadas, acompañada por una hipodermis continua de 2 a 4 capas de parénquima esclerificado. Mesofilo dorsiventral. Canales secretores ausentes. Espacio lisígeno subhipodérmico generalmente presente.

#### Sección *Azorella* (3 sp.)

##### *A. fuegiana* (Lam. 1, E-F; 2, A-B; Fig. 4, A-B)

Céspedes o cojines laxos, chatos. Hojas pecioladas con lámina de 2-6 mm long., coriácea, trilobada, de sección plano-cóncava.

V. S. Ceras epicuticulares crustosas. Cutícula reticulada. Epidermis adaxial de células isodiamétricas de paredes curvas a algo onduladas, con puntuaciones. Estomas abundantes. Emergencias cilíndricas, plumosas, adpresas. Epidermis abaxial semejante, pero con escasos estomas y sin emergencias.

C.T. Células de la epidermis adaxial de paredes delgadas, la externa, algo mayor. Estomas a nivel de las células vecinas o levemente hundidos. Células de la epidermis abaxial semejantes, pero con la pared externa gruesa y fuertemente cutinizada. Mesofilo dorsiventral, células de la empalizada cuadradas o poco más largas que anchas. Tejido mecánico ausente o limitado a escaso parénquima colenquimatoso en las extensiones de la vaina de los haces. Hipodermis y espacio lisígeno subhipodérmico de presencia irregular.

##### *A. filamentosa* (Lam. 1, C-D; 2, E; Fig. 4, C-E)

Céspedes o cojines laxos, chatos. Hojas brevemente pecioladas con lámina de 3-6 mm long., cilíndrico-cimbiforme, cartilaginosa, de sección semilunar.

Esta especie es muy semejante a *A. fuegiana*, pero aquí están más acentuadas las diferencias entre ambas caras de la hoja: la concavidad de la lámina, muy marcada, determina un surco adaxial en el que se alojan las emergencias plumosas y donde se desarrollan los estomas. La epidermis adaxial es semejante a la de *A. fuegiana*, aunque en este caso las ceras epicuticulares se depositan en forma de hebras. La epidermis abaxial presenta células de paredes notablemente engrosadas y cutinizadas, hasta esclerosadas. En algunos ejemplares la esclerificación se limita a unas pocas cé-

lulas marginales, en otros, este proceso que progresa desde el margen hacia el centro, involucra toda la epidermis abaxial. Espacio lisígeno subhipodérmico desarrollado.

##### *A. ameghinoi* (Lam. 1, A-B; 2, C-D; Fig. 4, F-I)

Cojines pequeños, ± densos. Hojas brevemente pecioladas, con lámina de 3-8 mm, carnosa, cilíndrica, con un surco adaxial más o menos pronunciado.

V. S. Caracteres epidérmicos semejantes en ambas caras. Ceras epicuticulares escamosas. Cutícula conspicuamente reticulada. Células isodiamétricas de paredes curvas, con puntuaciones. Estomas abundantes en ambas caras. Toda la superficie foliar cubierta por emergencias escuamiformes, semiplumosas.

C. T. Cutícula moderada a gruesa. Células epidérmicas rectangulares, con paredes gruesas, la externa mucilaginosas; a lo largo de las paredes anticlinales, y principalmente en los ángulos de las células, se observan zonas que, probablemente por la acumulación de pectatos, se colorean intensamente con rojo de rutenio. Estomas a nivel o levemente hundidos. Mesofilo isolateral, empalizada formada, como en *A. fuegiana* y *A. filamentosa*, por células más o menos isodiamétricas. Tejido mecánico e hipodermis ausentes.

#### DISCUSION Y CONCLUSIONES

En su extensa área de distribución las especies disponen de una diversidad de ambientes con condiciones edáficas y microclimáticas diferentes. Muchas de ellas crecen en páramos, planicies o laderas secas, mientras que otras —que Hauman (1919) denomina hidrófitas— prefieren mallines, turberas y márgenes de arroyos y lagos. No obstante esta variedad de opciones, es una constante en estos ambientes el déficit hídrico en buena parte del año. Desde este punto de vista podemos decir que este es un género de especies xerófilas, aunque no todas muestran el mismo grado de xeromorfismo.

El xeromorfismo en *Azorella*, uno de los aspectos más interesantes del género, puede ser analizado tanto desde el punto de vista adaptativo, como evolutivo.

#### *Caracteres xeromorfos reconocidos y su significado adaptativo*

La mayor parte de las especies poseen *hábito pulvinado*, formando cojines hemisféricos, chatos o cespitosos. Es un carácter común a éstos la reducción de la altura y del área foliar y total de la planta, dando lugar a formas compactas de superficie ce-

rrada. Esta forma biológica parece eficiente en sí misma para compensar las condiciones de los medios xéricos, como lo indica su aparición, como adaptación convergente a estos ambientes, en distintas familias de plantas; en las especies de *Azorella* se presenta acompañada, o no, por otros caracteres xeromorfos adicionales. La relación entre las plantas pulvinadas y su medio ha sido ejemplificada e interpretada desde el siglo pasado en numerosos trabajos. Podemos encontrar amplia discusión y bibliografía sobre el tema en Ruthsatz (1978) y Ancibor, (1980).

En algunas especies encontramos *hojas* (o divisiones foliares) *cilíndricas*. Tales formas determinan un bajo cociente superficie / volumen, de valor adaptativo en ambientes áridos (Shields, 1950). Böcher (1979: 65) discute los caminos evolutivos convergentes que culminan en la formación de distintos tipos de cuerpos fotosintéticos cilíndricos. En *Azorella* se llega a estas formas de dos maneras: por *reducción de la lámina foliar*, en *A. cryptantha* (Fig. 2,D), o por *involución de los márgenes foliares*, en *A. filamentosa* y *A. ameghinoi* (Fig. 4,C y F). En este último tipo, los márgenes involutos determinan un *surco adaxial*. La presencia de surcos o cámaras, donde se desarrollan protegidos los estomas, son frecuentes entre las xerófitas. Son más comunes los surcos abaxiales pero también se conocen numerosos casos de surcos foliares adaxiales. Hojas de este tipo, a las que Böcher (*op. cit.*) denomina «inversamente ericoides», fueron estudiadas por este autor en *Chuquiraga erinacea*, *Ch. rosulata* y *Anarthrophillum rigidum*.

Algunas especies presentan *ceras epicuticulares* (Lám. 1,A-F) y muchas, *cutícula gruesa* (Fig. 2,B; 3,F-G; 4,D-E y G) y *estriada*, mecanismos efectivos para reducir la transpiración cuticular (Haberlandt, 1965: 104). Las *paredes celulares epidérmicas gruesas* son frecuentes, presentando alto contenido de pectatos y, en algunos casos mucílago (Fig. 2,B-C y E; 4,G). Por sus propiedades fisicoquímicas estas sustancias retienen agua (Haberlandt, *op. cit.*) que puede ser cedida al citoplasma epidérmico o a células vecinas del mesofilo en caso de estrés hídrico (Böcher, 1979: 64). Es probable que en las especies con hojas sin otro tejido mecánico, esta epidermis con gruesas paredes celulares, cumpla también una importante función de sostén (Haberlandt, 1965: 119), reduciendo el riesgo de colapso por marchitamiento.

Los *estomas* en la mayor parte de los casos se encuentran a igual nivel que las células vecinas, pero están protegidos por rebordes externos gruesos y protuberantes de apertura angosta (Lám. 1). Son en general abundantes en ambas caras, como

en muchas xerófitas (Shields, 1950: 400), pero en algunas especies se limitan a la cara superior. Böcher (1979: 7) sostiene que en las hojas epistomáticas se produce un efecto de calentamiento mayor que en las anfigomáticas (por reducción de la ventilación) y esto permitiría un aumento del ritmo fotosintético y una mayor resistencia al congelamiento nocturno en especies sometidas a bajas temperaturas. Coincidentemente, en *Azorella* este tipo de distribución estomática se presenta en especies que crecen a las más altas latitudes (sur de Patagonia e islas subantárticas) donde podemos considerar a las bajas temperaturas como un factor limitante de importancia.

El *indumento* está representado en el género por emergencias en forma de cerdas lisas (Fig. 1,B-C; 3,B-C) o plumosas (Fig. 4,B) o escamas plumosas (Fig. 4,H-I), y está presente en aproximadamente la mitad de las especies. Posiblemente estas emergencias se comporten como los pelos en otras xerófitas, controlando la transpiración por reducción del movimiento del aire en la capa límite del limbo y moderando los efectos de la radiación, pero es probable que además, por lo menos en algunas especies, cumplan funciones de absorción. En muchas xerófitas y también mesófitas se conoce la existencia de pelos absorbentes (Shields, 1950: 430; Ancibor, 1978; Böcher, 1979: 16); las emergencias en *Azorella* son morfológicamente análogas a estos pelos (Haberlandt, 1965: 238); se componen de una porción distal, de células muertas con paredes gruesas, débilmente cutinizada que se moja con facilidad y de una zona basal con células epidérmicas fuertemente cutinizadas que rodean a las células hipodérmicas vivas, de paredes delgadas. Estas últimas, probablemente, son las que controlan el flujo de agua entre el apoplasto, en la emergencia, y el simplasto, en el mesofilo (Böcher *op. cit.*: 64).

Por lo menos la mitad de las especies presentan *esclerénquima* en sus hojas, ya sea en posición central, asociado a los haces, o periférica, epidérmico y subepidérmico. Este tejido, abundante en muchas xerófitas, se considera preventivo del colapso por marchitamiento (Metcalf y Chalk, 1979: 58). En *A. cryptantha*, *A. spinosa* y *A. lycopodioides* el esclerénquima es abundante en relación al volumen foliar (Fig. 2,A y D; fig. 3,E); en casos similares, Böcher (1979: 64) atribuye a este tejido funciones de acumulación y transporte apoplástico de agua, contribuyendo a la vez a conservar el calor diurno al funcionar como «termostanque», debido al calor específico del agua retenida.

En muchas de las especies encontramos en las hojas *espacios lisígenos aeríferos* que se desarrollan entre la hipodermis abaxial y el mesofilo. Estos ya

habían sido observados en algunas especies de *Azorella* por Espinosa quien los ilustra para *A. filamentosa* (1933:149, fig. 7) y *A. lycopodioides* (1933: 153, fig. 8). Böcher (1979: 11 y 42) menciona espacios semejantes en *Verbena uniflora* y *Mulinum spinosum* y considera que el aire estancado en ellos funciona como aislante térmico.

Por último, un carácter notable, se observó en *A. selago*. En todas las células del mesofilo incoloro de las vainas foliares, se observan engrosamientos de pared secundaria, espiralados o anillados. Estos engrosamientos se encuentran también en las células del mesofilo de la lámina foliar (Fig. 3,C), en hojas persistentes tomadas aproximadamente a 5-6 cm del ápice de la rama, que se suponen no funcionales (Huntley, 1972). Este tejido recuerda el tejido capilar de *Sphagnum* (Parihar, 1972: 173). También en *Salicornia* se han descrito «células espiraladas» con características semejantes (De Fraine, 1912), en el tejido en empalizada de algunas especies, aunque en ese caso no forman un tejido sino que se encuentran, con mayor o menor frecuencia, diferenciadas entre las restantes células del mesofilo. En la interpretación de la función del tejido capilar de *Sphagnum*, tanto como de las células espiraladas de *Salicornia* los autores coinciden en atribuir a estas estructuras un importante papel en la absorción y retención de agua, constituyendo los engrosamientos, un soporte mecánico que impide el colapso de las células cuando éstas se vacían (Warming, 1925; Parihar, 1972).

#### *Algunas consideraciones taxonómicas y filogenéticas*

En la literatura que se refiere a entidades xerófilas con caracteres xeromorfos, se da por sentado que éstas derivan de formas mesomorfas. Esta suposición no siempre está explícita pero subyace en el lenguaje utilizado. Se ha aplicado este criterio para interpretar la aparición de formas xerófilas en varias familias de plantas (Stebbins 1974: 46). Para las especies del género *Dionisia* (*Primulaceae*) Wendelbo (1961 y 1971), propone una serie semofilética reduccional, que comienza con especies mesófilas, laxamente cespitosas, con numerosas flores y culmina con especies xeromorfas, pulvinadas, de hojas imbricadas y unifloras. En *Oenothera*, (Subg. *Oenothera*) también se consideran primitivas las especies mesófilas y derivadas las adaptadas a ambientes más exigentes; en este caso es interesante que la condición primitiva o derivada de las especies se establece independientemente mediante caracteres citogenéticos (Grant, 1989: 411).

La suposición de que las formas xeromorfas son derivadas es razonable, principalmente para aque-

llas especies en que el xeromorfismo se manifiesta en un síndrome complejo, altamente especializado, integrado por numerosos caracteres cooperantes. Estos casos son interpretados por Böcher (1979: 67) como productos terminales en la evolución adaptativa a ambientes xéricos, y los considera ejemplos de canalización evolutiva en el sentido de Stebbins (1974: 22-23), a partir de los cuales es difícil imaginar la derivación de formas mesófilas. En el caso particular de *Azorella* el hecho de que las especies de *Schizeilema* y *Huanaca* —los taxones más afines— sean mesomorfas o débilmente xeromorfas, señala también al mesomorfismo como condición primitiva en el género.

Teniendo en cuenta las consideraciones precedentes, podemos relacionar el grado y tipo de especialización xeromórfica vegetativa observados en las secciones de *Azorella*, desde un punto de vista evolutivo.

Las especies relativamente mesomorfas del género pertenecen a la sección *Ciliatae*, (19 sp.). En un estudio sobre las relaciones fenéticas entre las especies de *Azorella* (Martínez 1993 a) se ha reconocido dentro de esta sección un gradiente de xeromorfismo creciente que va desde formas cespitosas con rosetas laxas de hojas relativamente grandes, pecioladas; hasta especies notablemente xeromorfas, de hábito densamente pulvinado y hojas imbricadas, sésiles, muy pequeñas. Tal reducción se ve acompañada por la del largo de los pedúnculos y por una disminución en el número de umbelas y de flores por umbela. Respecto de los caracteres estudiados aquí, las formas mesomorfas corresponden al denominado Grupo I, mientras que aquellas más xeromorfas al Grupo III. En las especies de esta sección el xeromorfismo se manifiesta principalmente a través de la mencionada reducción del área foliar y la disminución de la relación superficie/volumen, sin mayores especializaciones.

En la sección *Spinosae* las especies son marcadamente esclerófilas. El esclerénquima muy abundante se ubica en posición central. De las dos especies de esta sección *A. spinosa* posee ramificación laxa y hojas planas de lámina bien desarrollada, con dorsiventralidad normal; esta forma podría derivar de aquellas relativamente mesomorfas de la sección *Ciliatae* (*A. monteroi* por ejemplo posee hojas semejantes, pero con esclerificación incipiente). En *A. cryptantha*, más especializada en sus caracteres foliares, encontramos hojas (o divisiones foliares) cilíndricas, unificiales céntricas, anfiestomáticas, que pudieron haberse desarrollado del tipo anterior por extrema reducción de la lámina.

En la sección *Cirrhosae* (2 sp.) también la esclerofilia es característica, pero en este caso el

esclerenquima es periférico, y está acompañado por una marcada reducción foliar. En *A. selago*, una forma que podría derivar de aquellas xeromorfas no especializadas de la sección *Ciliatae*, el esclerenquima es marginal y se inicia aquí una diversificación morfológica y funcional entre ambas caras de la lámina (estomas y emergencias predominantemente epifilos). En *A. lycopodioides* esta diversificación se acentúa: el esclerenquima forma una placa continua abaxial, y los estomas aparecen exclusivamente en la cara adaxial.

En la sección *Azorella* la estrategia adaptativa es diferente y resulta en la formación de hojas cilíndricas; el esclerenquima está ausente o pobremente representado. *A. fuegiana*, es de las tres especies de este grupo la menos especializada y muestra afinidad con las especies xeromorfas de la sección *Ciliatae* (Martínez 1993 a), presenta hojas de lámina planocóncava, con una incipiente diversificación funcional entre ambas caras (estomas y emergencias se localizan principalmente en la cara adaxial). Podemos suponer a partir de esta forma el desarrollo de hojas cilíndricas por involución de los márgenes foliares, con un surco adaxial donde se alojan estomas y emergencias, como las de *A. filamentosa*. En *A. ameghinoi* la lámina foliar es también cilíndrica con surco adaxial, pero en este caso los estomas no están confinados a él, sino que, protegidos por emergencias escuamiformes densamente imbricadas, se desarrollan en toda la lámina. En este caso el surco parece un carácter conservado, no funcional. La condición derivada de esta última especie se ve confirmada por su condición de tetraploide.

En síntesis, las especies más primitivas del género debemos buscarlas entre aquellas relativamente mesomorfas de la sección *Ciliatae*. Dentro de esta sección se puede trazar una línea semofilética reduccional que desemboca en especies marcadamente xerófilas pero sin síndromes xeromorfos complejos. A partir de las especies mesomorfas o xeromorfas no especializadas de la Sect. *Ciliatae* podemos suponer el desarrollo de tres líneas adaptativas diferentes que culminan, dentro de las tres secciones restantes, en especies con síndromes xeromorfos altamente especializados, como son *A. cryptantha* (Sect. *Spinosa*), *A. lycopodioides* (Sect. *Cirrhosae*) y *A. ameghinoi* (Sect. *Azorella*).

#### AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. Elena Ancibor por el constante estímulo brindado durante la realización de este trabajo y por la lectura crítica del manuscrito. También deseo manifestar mi reconocimiento a la Ing. Agr. Marta Collantes

quien me proporcionó gentilmente abundante material de las especies fueguinas, y a los Directores y Curadores de los herbarios citados por facilitar la consulta y préstamos de material.

#### BIBLIOGRAFIA

- ANCIBOR, E. 1978. Ontogenia y morfología de los pelos de *Lesquerella mendocina* (Phil.) Kurtz var. *microcarpa* Schulz (Cruciferae). *Physis* 38 (95): 63-67.
- 1980. Estudio anatómico de la vegetación de la puna de Jujuy. II. Anatomía de las plantas en cojin. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 157-202.
- ARMESTO, J. J., ARROYO, M. K. & VILLAGRAN C. 1980. Altitudinal distribution, cover and size structure of umbelliferous cushion plants in the high Andes of Central Chile. *Acta Oecológica/Oeol. Gener.*, 1 (4): 327-332.
- BÖCHER, T. W. 1979. Xeromorphic leaf types. *Biol. Skrift.* 22 (8): 1-71.
- BOKHARI, M. H. & WENDELBO, P. 1985. Anatomy of *Dionysia* II. Xeromorphic features. *Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 42: 327-345.
- CABRERA, A. L. & WILLINK, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, OEA. Wash. DC. Ser. Biol. Monografía 13. 120 pp.
- DE FRAINE, E. 1912. The anatomy of the genus *Salicornia*. *J. Linn. Soc. Bot.* 41: 317-348.
- DIZEO de STRITTMATTER, C. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15 (1): 126-129.
- ESPINOSA, R. 1933. Okologische Studien über Kordillerenpflanzen. *Bot. Jahrb. Syst.* 65:120-212.
- GRANT, V. 1989. *Especiación Vegetal*. Ed. Limusa. Méjico. 587 pp.
- HABERLANDT, G. 1965. *Physiological plant anatomy*. 4ta ed. Today & Tomorrow's Book Agency, New Delhi, 5.
- HAUMAN, L. 1919. Notes sur les espèces argentine des genres *Azorella* et *Bolax*. *Physis* 4: 468-500.
- HUNTLEY, B. J. 1972. Notes on the ecology of *Azorella selago* Hook. *J. South African Bot.* 38 (2): 103-113.
- MARTINEZ, S. 1989. El género *Azorella* (*Apiaceae*, *Hydrocotyloideae*) en la Argentina. *Darwiniana* 29 (1-4): 139-178.
- 1993 a. Relaciones fenéticas entre las especies del género *Azorella* (*Apiaceae*, *Hydrocotyloideae*). *Darwiniana* 32 (1-4): 159-170.
- 1993 b. Sinopsis del género *Azorella* (*Apiaceae*, *Hydrocotyloideae*). *Darwiniana* 32 (1-4): 170-184.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons I*. Oxford, Clarendon Press. 725 pp.
- 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. I. 2da ed. Oxford, Clarendon Press. 276 pp.
- PARIHAR, N. S. 1972. *An Introduction to Embryophyta*. Vol I: *Bryophyta*. Central Book Depot-Allahabad. India.
- PYYKKÖ, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-622.
- RALPH, C. 1978. Observations on *Azorella compacta* (*Umbelliferae*), a tropical Andean cushion plant. *Biotropica* 10 (1): 62-67.

- RUTHSATZ, B. 1978. Las plantas en cojín de los semidesiertos andinos del noroeste argentino. *Darwiniana* 21 (2-4): 491-539.
- SHIELDS, L. M. 1950. Leaf xeromorphic as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16(8): 399-447.
- STEBBINS, G. L. 1974. *Flowering Plants. Evolution above the species level*. Cambridge, Mass. 1-399.
- TERNETZ, CH. 1902. Morphologie und Anatomie der *Azorella selago* Hook. *Bot. Zeitung* 60: 1-20.
- WARMING, E. 1925. *Oecology of Plants*. Oxford University Press. London.
- WENDELBO, P. 1961. Studies in *Primulaceae*. I: A monograph of the genus *Dionysia*. *Acta Univ. Berg. Math. Nat.* 3: 1-83.
- 1971. On xeromorphic adaptations in the genus *Dionysia* (*Primulaceae*). *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 75: 249-254.