

**MORFOLOGIA FOLIAR EN POBLACIONES SIMPATRICAS DE
BERBERIS EMPETRIFOLIA, *B. COPAHUENSIS*
(*BERBERIDACEAE*) Y UN POSIBLE HIBRIDO**

Por ALICIA R. CORTELLA DE CASTELLS¹⁻² y
M. C. ORSI DE HERRERO DUCLOUX¹

SUMMARY

Morphologic studies in sympatric populations of *Berberis empetrifolia* Lam., *B. copahuensis* Job (*Berberidaceae*) and a possible hybrid from Copahue, Department Norquín, Province of Neuquén, Argentina, were made.

The three populations show the following adaptations to xeric environment: a thick cuticle, papillae, strong cell walls, a high number of stomata per unit area, a great development of palisade mesophyll, revolute margins and hipodermis. The stout lignification of the latter might be caused by the hard winds that blow in the region.

B. empetrifolia, of widespread area, and *B. copahuensis*, of a restricted one, have quite different leaf characteristics. The third sympatric population, although more alike *B. empetrifolia*, shows an intermediate leaf structure.

The fact that the plants with intermediate morphology are found in Copahue, only place where the two species grow together, adds strength to the hypothesis that the third population represents a hybrid.

INTRODUCCION

El género *Berberis* posee unas 500 especies distribuidas por Eurasia, Africa y América. En Sudamérica habita a lo largo de la cordillera y precordillera de los Andes, llegando a veces hasta la costa atlántica, generalmente acompañando cursos de agua. Llega a los 56° S, en Tierra del Fuego.

En la Argentina está representado por unas 26 especies, estudiadas casi siempre a través de la exomorfología (Job, 1942, 1953a, 1953b; Orsi, 1974, 1976).

En otras especies de *Berberis* y otros géneros de *Berberidaceae*, Singh *et al.* estudiaron la epidermis foliar (1974) y la arquitectura foliar (1978); y, por otra parte, Oganezova (1975) estudió su endomorfología foliar con fines taxonómicos.

Toma *et al.* (1981) destacaron el valor diagnóstico de la disposición de los haces vasculares en el pecíolo; posición, tamaño y número de los haces laterales del mesófilo y la presencia de hipodermis

¹ Facultad de Ciencias Naturales. U. N. L. P. Paseo del Bosque s/n (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina.

² Miembro de la Carrera de Investigador del CONICET.

esclerenquimática. Antes, Schneider (1905) había señalado a esta última como una característica importante en el género. Luego Metcalfe (1979) reiteró que la hipodermis posee valor diagnóstico en las Berberidáceas.

Se estudió aquí la morfología foliar de poblaciones simpátricas de *B. empetrifolia* Lam., de *B. copahuensis* Job y de una tercera población, posiblemente un híbrido, con caracteres intermedios entre las mencionadas, aunque más parecida a la primera, oriundas de Copahue, dpto. Ñorquín, prov. del Neuquén, Argentina. Se consignaron semejanzas y diferencias entre las tres, como también se relacionó su morfología con las exigentes condiciones ambientales.

MATERIAL Y METODOS

El material fue coleccionado por uno de los autores especialmente para la realización de este trabajo al sudeste de la laguna Las Mellizas, en la región de Copahue. Depositado en el Herbario del Museo de La Plata (LP), parte de éste se conservó en solución de glicerina-etanol 70°/formol. Los cortes y diafanizados se efectuaron en hojas del tercer nivel en ramas de un año. Para la observación de la arquitectura foliar se siguió la técnica de Tanai (1978). Se usó un microscopio Bausch y Lomb KHS y ocular de dibujo Ernst Leitz x 9. Se realizaron reacciones histoquímicas para caracterizar paredes celulares, según la técnica de Mariti (1980). El Índice de Estomas y Número de Estomas por mm² se hallaron según la técnica de Trease y Evans (1976). Las paredes anticlinales de las células epidérmicas se clasificaron de acuerdo con Wilkinson (1979).

El Índice Epidermis-Hipodermis (Ep./Hip.) se ideó en la presente investigación para identificar la hipodermis esclerenquimática (ver DISCUSION). Se midieron los diámetros mayores de las células epidérmicas e hipodérmicas comprendidas en 10 campos de microscopio (x 400). Se halló el promedio y se obtuvieron los valores del mencionado índice, correspondientes al diámetro de las células epidérmicas, dividido el diámetro de las células de la hipodermis.

En los diagramas se usaron los signos convencionales de Metcalfe y Chalk (1950).

Material estudiado

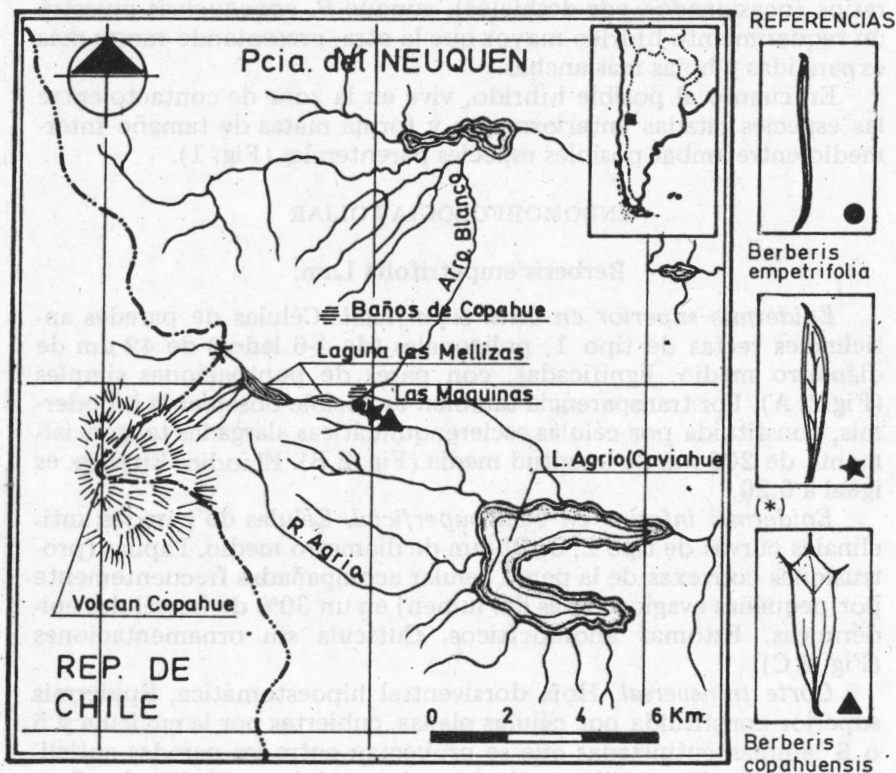
Berberis empetrifolia: ARGENTINA. Prov. Neuquén, Dpto. Ñorquín, Copahue, SE de la laguna Las Mellizas, 20-II-1982, M. C. Orsi de Herrero Ducloux 10 (LP); *B. copahuensis*: *Idem*. 11 (LP); *B. empetrifolia* X *B. copahuensis*?: *Idem*. 12 (LP); *B. mutabilis*: CHILE. Cordillera de Chillán, leg. (?), enero de 1878 (W) (*Vidi* Schneider, 1904).

OBSERVACIONES

UBICACION GEOGRAFICA Y HABITO

La región oriental del volcán Copahue, entre Los Baños y Caviahue, es una zona volcánica elevada, cubierta durante el Pleistoceno por un manto de hielo, cuya acción abrasiva sobre las coladas lávicas labró un característico paisaje glacial interrumpido por algunos centros eruptivos. La pendiente regional es grande, descendiendo desde los 1900 m s.m. en Los Baños hasta los 1600 m s.m. en Caviahue. Los vientos, provenientes del oeste, alcanzan 80 km

UBICACION DE LAS TRES POBLACIONES ESTUDIADAS



(*) *B. empetrifolia* x *B. copahuensis* ?

Fig. 1. — Ubicación geográfica de las tres poblaciones.

por hora. Abundan las olletas y fumarolas y el aire está cargado de gases, especialmente sulfurosos (Groeber, 1920).

B. empetrifolia es un subarbusto rastrero de amplia distribución cordillerana. Achaparrado y con hojas reducidas y revolutas, se adapta a las zonas más expuestas a la acción del viento. Sus raíces, robustas y retorcidas, penetran profundamente entre los guijarros o en las grietas o diaclasas de las rocas volcánicas. Crece desde La Rioja, a 3500 m s.m., hasta Tierra del Fuego, entre 20-200 m s.m. (Orsi, 1976), compensando notablemente los factores latitud-altitud.

B. copahuensis es un subarbusto de unos 50 cm de altura y es, en cambio, endémico del lugar (Job, 1953 a; Orsi, 1976). Vive al reparo de los fuertes vientos: sobre el arroyo Blanco, en Las Maquinatas, sobre la laguna Las Mellizas, en Los Baños, Caviahue y junto al río Agrio.

Ambas están asociadas a cursos de agua permanentes o temporarios (ocasionados por deshielos), aunque *B. copahuensis* muestra un requerimiento hídrico mayor que la otra, presentando ramas más expandidas y hojas más anchas.

En cuanto al posible híbrido, vive en la zona de contacto entre las especies citadas anteriormente y forma matas de tamaño intermedio entre ambas posibles especies parenterales (Fig. 1).

ENDOMORFOLOGIA FOLIAR

Berberis empetrifolia Lam.

Epidermis superior en vista superficial. Células de paredes anticlinales rectas de tipo 1, poligonales (de 4-6 lados) de 42 μm de diámetro medio, lignificadas, con pares de puntuaciones simples (Fig. 2 A). Por transparencia también es posible observar la hipodermis, constituida por células esclerenquimáticas alargadas tangencialmente de 200 μm de longitud media (Fig. 2 B). El índice Ep./Hip. es igual a 0,20.

Epidermis inferior en vista superficial. Células de paredes anticlinales curvas de tipo 2, de 25 μm de diámetro medio. Papilas (protrusiones convexas de la pared celular acompañadas frecuentemente por pequeñas evaginaciones del lumen) en un 30% de las células epidérmicas. Estomas anomocíticos. Cutícula sin ornamentaciones (Fig. 2 C).

Corte transversal. Hoja dorsiventral hipoestomática. Epidermis superior constituida por células planas, cubiertas por la cutícula y 5 ó 6 láminas cutinizadas que se proyectan entre las paredes anticlinales formando costillas cuticulares intercelulares ("cuticular flanges" según Stace, 1965). Por debajo de la epidermis aparece una capa de células esclerenquimáticas fuertemente lignificadas consti-

tuyendo la hipodermis, la cual se prolonga hasta el margen foliar. Allí, tanto como en la zona supra-adyacente a la vena media, la hipodermis presenta 2 a 4 capas. Clorénquima constituido por 2 capas homogéneas de células en empalizada, una capa intermedia de células más cortas y 4 a 6 capas irregulares de parénquima lagunoso. Epidermis inferior con papilas de 30 μm de altura media, con

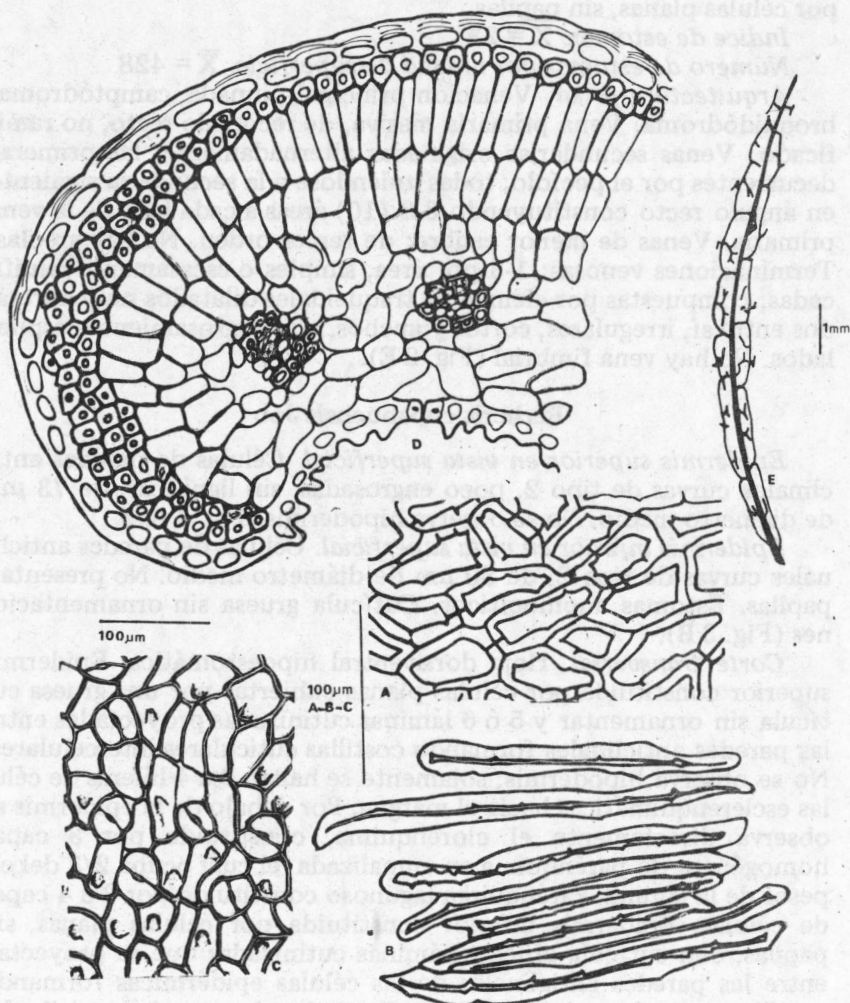


Fig. 2.— *Berberis empetrifolia*. A: epidermis superior; B: hipodermis; C: epidermis inferior; D: corte transversal; E: venación, aspecto general.

cutícula y láminas cutinizadas muy evidentes en las papilas. Haces líbero-leñosos colaterales. Vena media con vaina esclerenquimática lignificada extendida hacia ambas epidermis. Venas secundarias situadas en la zona limítrofe entre ambos tipos de clorénquima (Figs. 2 D y 5 A).

Pecíolo. De sección ovalada con 3 haces líbero-leñosos colaterales rodeados por vaina esclerenquimática y con parénquima clo-rofiliano constituido por células isodiamétricas. Epidermis formada por células planas, sin papilas.

Índice de estomas. $\bar{X} = 23$

Número de estomas por unidad de superficie. $\bar{X} = 428$

Arquitectura foliar. Venación principal pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria masiva, de recorrido recto, no ramificado. Venas secundarias originadas alternadamente; las primeras decurrentes por el pecíolo; todas uniéndose a la secundaria siguiente en ángulo recto constituyendo 6-8 (10) áreas a cada lado de la vena primaria. Venas de menor calibre: de tercer orden. No hay areolas. Terminaciones venosas: 1-3 por área, simples o escasamente ramificadas, compuestas por elementos tráqueidales dilatados muy apretados entre sí, irregulares, cortos y anchos, con engrosamientos espiralados. No hay vena fimbrial (Fig. 2 E).

Berberis copahuensis Job

Epidermis superior en vista superficial. Células de paredes anticlinales curvas de tipo 2, poco engrosadas, sin lignificar, de 73 μm de diámetro medio. No se observa hipodermis (Fig. 3 A).

Epidermis inferior en vista superficial. Células de paredes anticlinales curvas de tipo 2, de 30 μm de diámetro medio. No presentan papilas. Estomas anomocíticos. Cutícula gruesa sin ornamentaciones (Fig. 3 B).

Corte transversal. Hoja dorsiventral hipoestomática. Epidermis superior constituida por células planas cubiertas por una gruesa cutícula sin ornamentar y 5 ó 6 láminas cutinizadas proyectadas entre las paredes anticlinales formando costillas cuticulares intercelulares. No se observa hipodermis; solamente se hallan 3 a 4 hileras de células esclerenquimáticas hacia el margen. Por debajo de la epidermis se observa directamente el clorénquima, constituido por 3 capas homogéneas de parénquima en empalizada, el cual ocupa 2/3 del espesor de la lámina. Parénquima lagunoso constituido por 3 a 4 capas de células. Epidermis inferior constituida por células planas, sin papilas, con cutícula gruesa. Láminas cutinizadas que se proyectan entre las paredes anticlinales de las células epidérmicas formando costillas cuticulares intercelulares, llegando a las paredes periclinales internas. Haces líbero-leñosos colaterales. Vena principal con vaina

esclerenquimática lignificada proyectada hacia ambas epidermis y dilatándose notablemente al alcanzarlas. Venas secundarias asentadas en el parénquima lagunoso. Algunas venas secundarias presentan, en forma semejante a la vena media, una vaina esclerificada extendida hacia ambas epidermis (Figs. 3 C y 5 B).

Pecíolo. De sección ovalada con 3 haces líbero-leñosos colaterales, dispuestos en arco, rodeados de esclerénquima. Parénquima clorofiliano constituido por células isodiamétrica. Epidermis formada por células con papilas.

Índice de estomas. $\bar{X} = 20,6$

Número de estomas por unidad de superficie. $\bar{X} = 287$

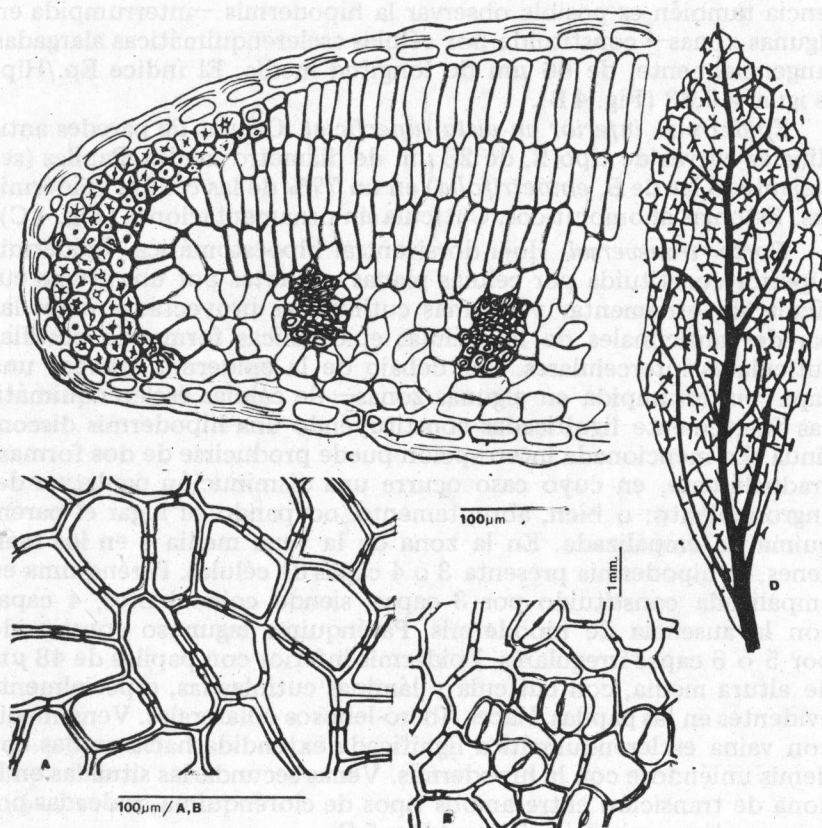


Fig. 3. — *Berberis copahuensis*. A: epidermis superior; B: epidermis inferior; C: corte transversal; D: venación, aspecto general.

Arquitectura foliar. Venación principal pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria masiva, de recorrido levemente sinuoso, no ramificado. Venas secundarias originadas alternadamente; las dos primeras decurrentes por el pecíolo; todas uniéndose a la secundaria siguiente en ángulo anchamente agudo, constituyendo 3-4 áreas a cada lado de la vena primaria. Venas de menor calibre: de cuarto orden. Areolas ortogonales. Terminaciones venosas: semejantes a las de *B. empetrifolia*. No hay vena fimbrial (Fig. 3 D).

Berberis empetrifolia X *B. copahuensis*?

Epidermis superior en vista superficial. Células de paredes anticlinales curvas de tipo 2, de 42 μm de diámetro medio, lignificadas, con escasos pares de puntuaciones simples (Fig. 4 A). Por transparencia también es posible observar la hipodermis —interrumpida en algunas zonas— constituida por células esclerenquimáticas alargadas tangencialmente, de 66 μm de longitud media. El índice Ep./Hip. es igual a 0,63 (Fig. 4 B).

Epidermis inferior en vista superficial. Células de paredes anticlinales curvas de tipo 2, de 28 μm de diámetro medio. Papilas (semejantes a las de *B. empetrifolia*) en un 77% de las células epidérmicas. Estomas anomocíticos. Cutícula sin ornamentaciones (Fig. 4 C).

Corte transversal. Hoja dorsiventral hipoestomática. Epidermis superior constituida por células planas cubiertas por una gruesa cutícula sin ornamentar y láminas cutinizadas proyectadas entre las paredes anticlinales de las células epidérmicas formando costillas cuticulares intercelulares. Por debajo de la epidermis aparece una capa —interrumpida en algunas zonas— de células esclerenquimáticas fuertemente lignificadas constituyendo una hipodermis discontinua. La mencionada interrupción puede producirse de dos formas: gradualmente, en cuyo caso ocurre una disminución paulatina del engrosamiento; o bien, abruptamente, ocupando su lugar el parénquima en empalizada. En la zona de la vena media y en los márgenes, la hipodermis presenta 3 ó 4 capas de células. Parénquima en empalizada constituido por 3 capas, siendo coincidentes, 4 capas con la ausencia de hipodermis. Parénquima lagunoso constituido por 5 ó 6 capas irregulares. Epidermis inferior con papilas de 48 μm de altura media, con cutícula y láminas cutinizadas, especialmente evidentes en las papilas. Haces líbero-leñosos colaterales. Vena media con vaina esclerenquimática lignificada extendida hacia ambas epidermis uniéndose con la hipodermis. Venas secundarias situadas en la zona de transición entre ambos tipos de clorénquima, rodeadas por vaina esclerenquimática (Figs. 4 D y 5 C).

Arquitectura foliar. Venación principal pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria masiva, de recorrido casi recto, no

ramificado. Venas secundarias originadas alternadamente; las dos primeras decurrentes por el pecíolo; todas uniéndose a la secundaria siguiente en ángulo anchamente agudo a casi recto, constituyendo ± 7 áreas a cada lado de la vena primaria. Venas de menor calibre: de cuarto orden. No hay areolas. Terminaciones venosas semejantes a las de *B. empetrifolia*. No hay vena fimbrial.

Pecíolo. De sección ovalada con 3 haces líbero-leñosos colaterales dispuestos en arco, rodeados de esclerénquima. Parénquima clo-

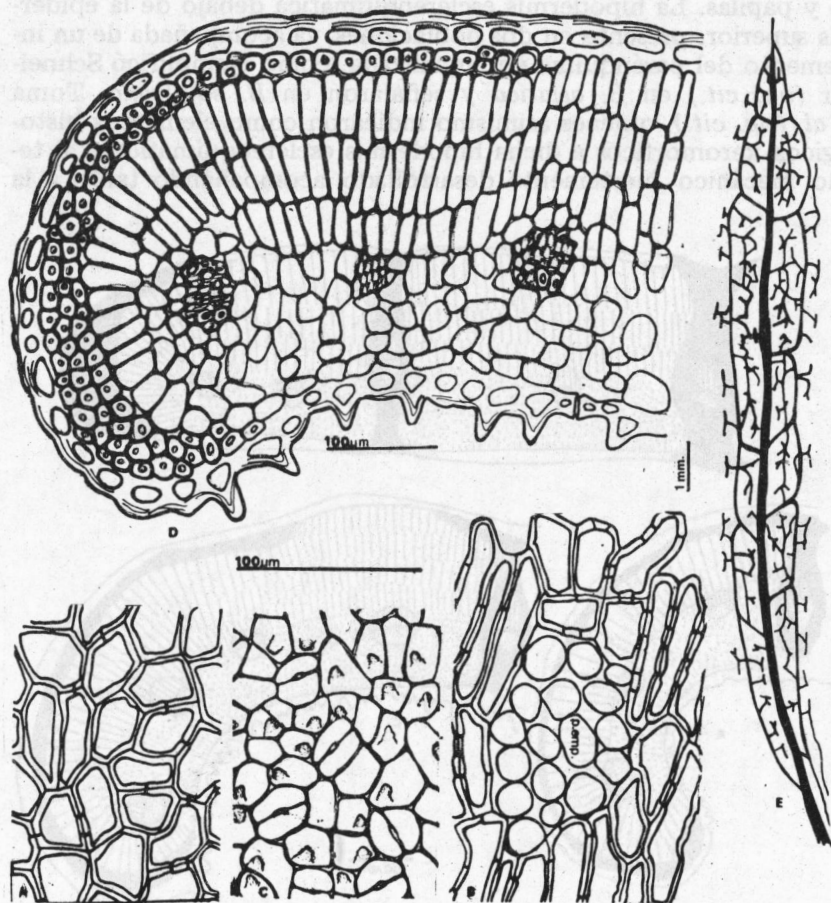


Fig. 4. — *Berberis empetrifolia* X *B. copahuensis*? A: epidermis superior; B: hipodermis interrumpida y parénquima en empalizada (p. emp.) en vista superficial; C: epidermis inferior; D: corte transversal; E: venación, aspecto general.

rofiliano constituido por células isodiamétricas. Epidermis formada por células planas sin papilas.

Índice de estomas. $\bar{X} = 19$

Número de estomas por unidad de superficie. $\bar{X} = 377$

DISCUSION

Las tres poblaciones muestran adaptaciones por las cuales pueden ser consideradas, según Shields (1950) y Fahn (1978), como xeromórficas: cutícula conspicua; paredes celulares gruesas; número elevado de estomas por mm^2 ; parénquima en empalizada desarrollado y papilas. La hipodermis esclerenquimática debajo de la epidermis superior, presente en dos poblaciones, va acompañada de un incremento del parénquima en empalizada, como ejemplificó Schneider (*op. cit.*) en *B. asiatica* y señalaron en *B. soulieana* Toma *et al.* (*op. cit.*), quienes asimismo indicaron como elementos histológicos xeromórficos a dicha hipodermis esclerenquimática y al tejido mecánico fuertemente desarrollado acompañando tanto a la

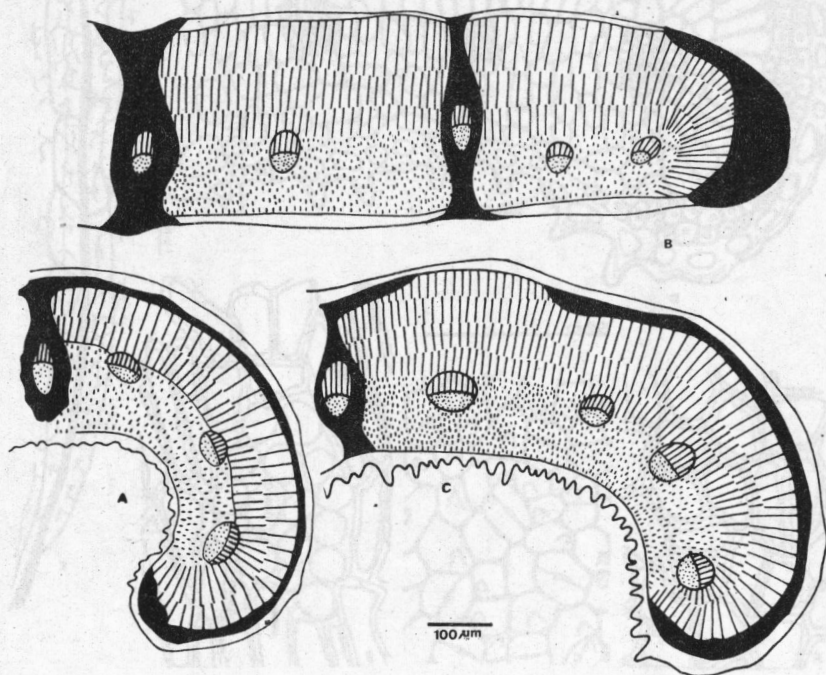


Fig. 5. — Esquema de los tres tipos de hoja. A: *Berberis empetrifolia*; B: *B. copahuensis*; C: *B. empetrifolia* X *B. copahuensis*?

vena media como a los márgenes del limbo, tal como sucede en las poblaciones de *Berberis* aquí estudiadas.

Schneider (*op. cit.*) distinguió en especies de *Berberis* una hipodermis esclerenquimática y otra, no engrosada, a la cual denominó "hipodermis pseudo-epidermal". Para diferenciar ambos tipos de hipodermis sería necesario efectuar estudios ontogenéticos, comprobando así el origen no protodérmico de esa capa de células engrosadas. Con el fin de inferir tal origen se ideó en la presente investigación el Índice Epidermis/Hipodermis, que en forma rápida aunque indirecta ayudaría a resolver este problema, ya que sólo valores unitarios o muy próximos a la unidad indicarían una epidermis pluriestratificada —"hipodermis pseudo-epidermal" o "epidermis múltiple" (Esau, 1977)— originada por división periclinal de la protodermis. Contrariamente, la hipodermis hallada en las poblaciones aquí tratadas sería de origen extra-protodérmico, pues los valores obtenidos están muy alejados de la unidad.

Respecto a la acción del viento como causante de la fuerte lignificación de vaina esclerenquimática, hipodermis y epidermis, fue estudiada en otros taxones (Venning, 1949; Duchaigne, 1954, 1955).

La vaina del haz formada por células esclerenquimáticas en todas las venas, observada en las tres poblaciones, de acuerdo a Fahn (*op. cit.*), sería excepcional en las dicotiledóneas; por ejemplo, fue citada en algunos géneros de *Winteraceae* (Bailey y Nast, 1944).

Mediante las reacciones histoquímicas, se pudo ver que en forma semejante a las células de la hipodermis de lámina y margen, las que forman la vaina esclerenquimática están fuertemente lignificadas, observándose, especialmente en *B. copahuensis*, mayor disposición de lignina en la parte externa de las paredes celulares de las fibras y en la lámina media.

La fuerte cutinización de la epidermis, especialmente en la cara abaxial, es evidente en las tres poblaciones, llegando en *B. copahuensis* hasta las paredes periclinales internas. De acuerdo con Stace (*op. cit.*), la cutinización interna es característica de muchas plantas xeromórficas.

Las diferencias entre las tres poblaciones son expresadas por varios caracteres de endomorfología foliar. La arquitectura foliar, en cambio, no aportó datos importantes ya que "como regla general, las hojas pequeñas, coriáceas, de margen entero, de medio ambientes xerofíticos, árticos o alpinos muestran relativamente pocas de las características requeridas para identificación taxonómica" (Hickey, 1974, 1979).

TABLA I : COMPARACION DE LOS CARACTERES MORFOLOGICOS ESTUDIADOS

CARACTERES FOLIARES ESTUDIADOS		POBLACIONES SIMPATRICAS		
		(A) Berberis empetrifolia	(C) B. empetrifolia x B. copahuensis ?	(B) Berberis copahuensis
VISTA SUPERFICIAL	EPIDERMIS SUPERIOR	Células $\bar{\phi} = 41,8 \mu\text{m}$, con paredes rectas tipo 1, poligonales, lignificadas, con punteaduras.	Células $\bar{\phi} = 42 \mu\text{m}$, con paredes curvas tipo 2, lignificadas, con punteaduras escasas.	Células $\bar{\phi} = 73 \mu\text{m}$, con paredes curvas tipo 2 no lignificadas, con punteaduras escasas.
	HIPODERMIS	Capa continua de células esclerenquimáticas de long $\bar{X} = 200 \mu\text{m}$, lignificadas, muy engrosadas Ep / Hip. = 0,20	Capa discontinua de células esclerenquimáticas de longitud $\bar{X} = 66 \mu\text{m}$, lignificadas, poco engrosadas. Ep / Hip. = 0,63	Ausente
	EPIDERMIS INFERIOR	Células $\bar{\phi} = 25 \mu\text{m}$, paredes tipo 2, 30% con papilas, engrosadas, con lignina.	Células $\bar{\phi} = 30 \mu\text{m}$, paredes tipo 2, 77% con papilas, engrosadas, con lignina	Células $\bar{\phi} = 30 \mu\text{m}$, paredes tipo 2, sin papilas, no engrosadas, sin lignina.
	ESTOMAS	Anomocíticos	Anomocíticos	Anomocíticos
VISTA TRANSVERSAL	EPIDERMIS SUPERIOR	Planénquima, con cutícula, con lignina	Planénquima, con cutícula, con lignina	Planénquima, con gruesa cutícula, sin lignina
	HIPODERMIS	Continua, con lignina	Discontinua, con lignina y áreas de células sin lignificar.	Ausente
	PARENQUIMA EN EMPALIZADA	2 Capas homogéneas, 1 Capa intermedia, 1/2 del grosor de la lámina	3 Capas homogéneas, 2/3 del grosor de la lámina.	2-4 Capas heterogéneas; 1/2 del grosor de la lámina
	PARENQUIMA LAGUNOSO	4 (-5) Capas	(4 -) 5 Capas	4 Capas
	EPIDERMIS INFERIOR	Con papilas de $30 \mu\text{m}$	Con papilas de $48 \mu\text{m}$	Planénquima sin papilas
	VAINA DEL HAZ	Sólo la vena principal con extensiones de la vaina (que llega a ambas epidermis.)	Sólo la vena principal con extensiones de la vaina (que llega a ambas epidermis)	Vena principal y secundarias con extensiones de la vaina (que llega a ambas epidermis)
	PECIOLO	3 haces, sin papilas	3 haces, sin papilas	3 haces, con papilas
INDICE DE ESTOMAS	23	19	20,6	
Nº DE ESTOMAS / mm ² (Influenciado por el ambiente)	428	377	287	
PLAN DE VENACION	pinnado, camptódromo, broquidódromo	pinnado, camptódromo, broquidódromo	pinnado, camptódromo, broquidódromo	

Por otra parte, se efectuó cromatografía de flavonoides; técnica que, según Alston y Turner (1963), provee datos que no se obtienen mediante los caracteres morfológicos. En este caso, la cromatografía no contribuyó a resolver el problema³; por el contrario, la morfología interna aportó elementos definitorios.

El posible híbrido fue comparado con *B. mutabilis* Phil., externamente muy semejante, aunque carece de hipodermis y de papilas.

CONCLUSIONES

Las tres poblaciones desarrollaron caracteres xeromórficos externos e internos inducidos por el ambiente.

El hecho de que *B. empetrifolia* y *B. copahuensis* convivan sólo en esta localidad, fortalece la hipótesis de que la población de morfología intermedia representaría un híbrido entre ambas.

Las diferencias y similitudes entre las tres poblaciones están resumidas en la Tabla 1.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento al Dr. J. V. Crisci de la Universidad Nacional de La Plata; y a los Dres. D. J. Crawford y T. Stuessy de la Universidad Estatal de Ohio, E.E.U.U. por la lectura crítica del manuscrito y las sugerencias efectuadas. Agradecen asimismo a la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC) por el parcial financiamiento de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- ALSTON, R. E. and B. L. TURNER, 1963. Natural hybridization among four species of *Baptisia* (Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 50: 159-173.
- BAILEY, I. W. and C. G. NAST, 1944. The comparative morphology of the Winteraceae V. Foliar epidermis and sclerenchyma. *J. Arnold Arbor.* 25: 342-348.
- CUTTER, E. G., 1969. *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation* part I: Cells and Tissues; Part II: Organs. Addison - Wesley Publishing Co.
- DUCHAIGNE, A., 1954. La sclerification du collenchyme chez les Labiées. *Bull. Soc. Bot. France* 101: 235-237.
- , 1955. Les divers types de collenchymes chez les dicotyledons leur ontogénie et leur lignification. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 16: 455-479.

³ El trabajo de laboratorio fue realizado por el Dr. D. J. Crawford, de la Universidad Estatal de Ohio (E.E.U.U.), comunicando que "both species and the hybrid contain the same flavonoids in the leaves and fruits. Thus, it is not possible to use flavonoid chemistry to show the hybrid nature of the plants" (*in lit.*) (el subrayado es textual).

- ESAU, K., 1977. *Anatomy of Seed Plants*, John Wiley Sons. Inc. 550 pp.
- FAHN, A., 1978. *Anatomía Vegetal*, H. Blume Ediciones, Madrid, XI + 643 pp.
- GROEBER, P., 1920. Estudio geológico de las termas de Copahue. *Bol. Minist. Agric. (Buenos Aires)* 3, Serie F, 17 pp., 3 lams.
- HICKEY, L. J., 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de Dicotiledóneas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 16 (1-2): 1-26.
- , 1979. A revised classification of the architecture of Dicotyledons leaves, in Metcalfe and Chalk, *Anatomy of the Dicotyledons I*, 2° Ed., Clarendons Press, Oxford: 25-39.
- JOB, M. M., 1942. Los *Berberis* de la región de Nahuel Huapi. *Revista Mus. La Plata. Nva. Ser.*, 5, Bot., 41: 21-72.
- , 1953a. Una nueva especie de *Berberis* del Territorio Nacional del Neuquén. *Not. Prelim. Mus. La Plata* 16, Bot. 81: 145-150.
- , 1953b. Nueva contribución al estudio de los *Berberis* del noroeste argentino. *Revista Mus. La Plata. Nva. Ser.*, 8, Bot.: 169-178.
- MARITI, R. K., 1980. *Plant Fibres*, Bishen S. Mahendra. Pal. Singh Dehra Dun India, 350 pp.
- METCALFE, C. R. and L. CHALK, 1950. *Anatomy of the Dicotyledons I*, Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R., 1979. The leaf: general topography and ontogeny of the tissues, in Metcalfe and Chalk, *Anatomy of the Dicotyledons I*, 2° Ed., Clarendon Press, Oxford: 65-200.
- OGANEZOVA, G. G., 1975. Anatomic structure of the leaf in *Berberidaceae* sensu lato in connection with the taxonomy of the family. *Bot. Zurn. (Leningrad)* 59 (12): 1780-1794.
- ORSI, M. C., 1974. El género *Berberis* en la República Argentina. Fac. Cs. Naturales y Museo, U.N.L.P. (Tesis N° 334 inédita).
- , 1976. Sinopsis de las especies argentinas del género *Berberis* (*BERBERIDACEAE*). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 17 (1-2): 127-149.
- SCHNEIDER, C. K., 1905. Die Gattung *Berberis* (*Euberberis*). Vorarbeiten für eine Monographie. *Bull. Herb. Boissier* 2 (5): 40-42.
- SHIELDS, L. M., 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev. (Lancaster)* 16 (8): 399-447.
- SINGH, V., D. K. JAIN and M. SHARMA, 1974. Epidermal studies in *Berberidaceae* and their taxonomic significance. *J. Indian Bot. Soc.* 53: 271-276.
- , 1978. Leaf architecture in *Berberidaceae* and its bearing on the circumscription of the family. *J. Indian Bot. Soc.* 57: 272-281.
- STACE, C. A., 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 4 (1): 1-78.
- TANAI, T., 1978. Taxonomic investigation of the living species of the genus *Acer* L., based on vein architecture of leaves. *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ.*, Ser. IV 18 (3): 243-282.
- TOMA, C., R. RUGINA și V. PARASCA, 1981. Particularități histo-anatomice ale *Frunzei și tulpinii* de la unele specii de *Berberis* L., *Anal. Stiintifice ale Universitatii Al. I. Cuza din Iasi*, Tomu 27 s. II a Biologie: 27-34.
- TREASE, E. y W. C. EVANS, 1976. *Farmacognosia*, Comp. Edit. Continental S. A., 910 pp.: 792-793.
- VENNING, F. D., 1949. Stimulation by wind motion of collenchyma formation in celery petioles. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 110: 511-514.
- WILKINSON, H. P., 1979. The plant surface: mainly leaf, in Metcalfe and Chalk, *Anatomy of the Dicotyledons I*, 2° Ed., Clarendon Press, Oxford: 97-165.