



## ANATOMÍA FOLIAR DE ESPECIES PREDOMINANTES EN BOSQUES Y PASTIZALES DEL IBERÁ

Leaf anatomy of predominant species in forests and grasslands of the Iberá

Norma E. Gómez<sup>1</sup>, María B. Angulo<sup>2,3</sup> & Ana M. Gonzalez<sup>1,2\*</sup>

**Resumen:** El macrosistema Iberá presenta diversos tipos de vegetación, donde además de las acuáticas y palustres hay bosques hidrófilos, sabanas con predominio de gramíneas y praderas con especies arbustivas intercaladas entre las herbáceas. Estudios previos de anatomía foliar solo fueron realizados en plantas acuáticas y palustres. En este trabajo se estudió la anatomía foliar en especies predominantes o frecuentes que crecen en pastizales y bosques del macrosistema Iberá, con el objetivo de detectar caracteres estructurales de las hojas que puedan representar valor adaptativo a estos ambientes. Se analizaron hojas de 42 especies correspondientes a 26 familias, con microscopía óptica y electrónica de barrido. Se realizó un análisis estadístico en base a una matriz de datos, compuesta por los caracteres anatómicos y el ambiente en que crecen las especies estudiadas. Los caracteres analizados de la epidermis fueron: diseño de la cutícula, estomas, tricomas, diseño de células epidérmicas de ambas epidermis, donde se observa un predominio de idéntica morfología en ambas caras. En el mesofilo se evaluó su tipo, presencia y forma de cristales de calcio e inulina, y distribución de estructuras glandulares como laticíferos, cavidades y células secretoras. Los datos reportados son discutidos en relación a la bibliografía disponible. El análisis de agrupamiento (UPGMA) muestra que las especies que habitan en los mismos ambientes no presentan características anatómicas similares.

**Palabras clave:** Cristales, epidermis, estomas, histología, hoja, mesofilo, tricomas.

**Summary:** The Iberá macrosystem has several types of vegetation, where in addition to aquatic and marsh vegetation are found hydrophilic forests, savannahs with a predominance of grasses and grasslands with shrub species interspersed among the herbaceous species. Previous studies of leaf anatomy were only carried out on aquatic and marsh plants. In this work, leaf anatomy was studied in predominant or frequent species growing in grasslands and forests of the Iberá macrosystem, with the aim of detecting leaf structural characters that may represent adaptive value to these environments. Leaves of 42 species corresponding to 26 families were analyzed with optical and scanning electron microscopy. Statistical analysis was performed based on a data matrix of the anatomical characters analyzed, also including the environment types in which the species studied grow. The analyzed characters of the epidermis were: cuticle design, stomata, trichomes, design of epidermal cells of both epidermis, where a predominance of identical morphology on both sides was observed. In the mesophyll, the type, presence and form of calcium and inulin crystals, and distribution of glandular structures such as laticifers, cavities and secretory cells were evaluated. The data reported are discussed in relation to the available literature. No constant characters associated with a particular vegetation type are found. Species living in the same environment do not have similar anatomical features, as shown by clustering analysis (UPGMA).

**Key words:** Crystals, epidermis, stomata, histology, leaf, mesophyll, trichomes.

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Agrarias (UNNE). Sarg. Cabral 2131. Corrientes. Argentina.

<sup>2</sup> Instituto de Botánica del Nordeste (CONICET-UNNE). Sarg. Cabral 2131. Corrientes. Argentina.

<sup>3</sup> Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (UNNE). Av. Libertad 5470. Corrientes. Argentina.

\*E-mail: [anagonzalez.ibone@gmail.com](mailto:anagonzalez.ibone@gmail.com)

## Introducción

La provincia de Corrientes se caracteriza por la existencia de seis ecorregiones: Esteros del Iberá, los Campos y malezales, Espinal, Chaco húmedo, Delta e islas del Paraná, y Selva en galería del Paraná y del Uruguay (Carnevali, 1994; Oyarzabal *et al.*, 2018). En esta diversidad de paisajes se destacan los Esteros del Iberá, ubicados en el centro-oeste de la provincia de Corrientes y se extienden en dirección noreste-sudoeste, ocupando 12300 kilómetros cuadrados (Orfeo & Neiff, 2008). Según el esquema fitogeográfico propuesto por Arana *et al.* (2021) la provincia Esteros del Iberá está constituida por tres distritos: Delta del Paraná, Río Uruguay y Sabanas Inundables del Paraná. El macrosistema Iberá presenta diversos tipos de vegetación, donde además de las acuáticas y palustres se incluyen los bosques hidrófilos, que incluyen tanto las denominadas isletas de monte como los bosques en galería y bosques con *Prosopis*. En el Iberá también aparecen sabanas con predominio de gramíneas y praderas con especies arbustivas intercaladas entre las herbáceas. Arbo & Tressens (2002) registraron 1700 especies de plantas en el Iberá, lo que representa casi el 60% de la flora existente en la provincia; de ese número, las plantas terrestres suman casi 900 especies, siendo eudicotiledóneas un 70% de las mismas.

En estudios anatómicos previos realizados en la Flora del Iberá se analizaron la estructura de tallos y hojas de 28 especies acuáticas y palustres, con el objetivo de ofrecer una visión al mundo microscópico a través de la observación de la anatomía del vástago (Gonzalez, 2002).

En la presente contribución se estudió la anatomía foliar en especies predominantes o frecuentes que crecen en pastizales y bosques del macrosistema Iberá, con el objetivo de detectar caracteres estructurales de las hojas que puedan representar valor adaptativo a estos ambientes.

## Materiales y Métodos

Para el estudio se seleccionaron hojas de 42 especies correspondientes a 26 familias. La lista

de las especies estudiadas, su procedencia se indica en Anexo 1 y los ambientes donde crecen están en la Tabla 1. En viajes de colecta, las hojas fueron fijadas en FAA (alcohol 70°, ac. acético y formol, 90:5:5). Para las observaciones con microscopía óptica (MO) el material fue incluido en parafina según técnica de Johansen (1940) modificada por Gonzalez & Cristóbal (1997). Se realizaron cortes seriados transversales (CT) y paradermales (CP) con micrótopo rotativo, de 10-12  $\mu\text{m}$  de espesor. Se empleó doble tinción safranina-Astra blue (Luque *et al.*, 1996). Las observaciones y fotografías fueron realizadas con microscopio Leica DM LB2 equipado con cámara fotográfica LEICA ICC50HD y filtros para análisis con luz polarizada.

Para las observaciones con microscopio electrónico de barrido (MEB) se utilizó material fijado en FAA, secado a punto crítico y metalizado con oro-paladio. Se utilizó MEB Jeol LV 5800 del Servicio de Microscopía Electrónica de la UNNE, Corrientes.

Las mediciones fueron realizadas sobre las fotografías usando el programa ImageJ (Rasband, 1997-2022) según metodología de Gonzalez (2018). Los caracteres se describen siguiendo a Dilcher (1974), Werker (2000) y Wilkinson (1979).

Con el fin de evaluar la similitud de las características anatómicas de las especies en diferentes ambientes del Iberá se realizó un análisis de agrupamiento. Se construyó una matriz de datos con 26 unidades taxonómicas operacionales (OTUs) por 18 variables (Anexo 2, Tabla 2), para la cual no fueron considerados los taxones con información incompleta y se incorporó la variable tipo de ambiente al análisis. La matriz de distancia se construyó a partir de la matriz de datos y del coeficiente de distancia Jaccard (Jaccard, 1908). Para agrupar las OTUs se utilizó el método de pares no ponderados usando las medias aritméticas (UPGMA), además se calculó el coeficiente de correlación cofenético como una medida de la distorsión introducida durante el agrupamiento. El procesamiento de los datos fue realizado mediante el programa Infostat versión 2016 (Di Rienzo *et al.*, 2016).

**Tabla 1.** Lista de especies analizadas y ambiente en el que crecen.**Table 1.** List of species analyzed and environment in which they grow.

Familia	Especie	Ambiente
Asteraceae	<i>Lithrea molleoides</i> (Vell.) Engl.	Bosques de <i>Prosopis</i> . Bosque higrófilo.
Asteraceae	<i>Verbesina sordescens</i> DC.	Isleta de sabana arbolada (espinillar).
Asteraceae	<i>Lessingianthus plantaginodes</i> (Less.) H. Rob.	Lomada con rocas aflorantes.
Cyperaceae	<i>Fimbristylis complanata</i> (Retz.) Link	Estero. Bajo. Malezal. Embalsado. Pradera.
Ebenaceae	<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	Bosque higrófilo.
Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon magnum</i> Abbiatti	Embalsado. Bajo.
Euphorbiaceae	<i>Croton gnaphalii</i> Baill.	Sabana.
Euphorbiaceae	<i>Croton urucurana</i> Baill.	Bajo. Embalsado. Bosque higrófilo.
Euphorbiaceae	<i>Sapium haematospermum</i> Muell. Arg.	Bajo. Embalsado. Bosque higrófilo. Bosque con <i>Prosopis</i> . Sabana con y sin <i>Butia paraguayensis</i> .
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Bosque higrófilo. Bosque con <i>Prosopis</i> . Pradera. Bajo.
Fabaceae	<i>Aeschynomene sensitiva</i> Sw.	Embalsado Estero. Laguna.
Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Bosque higrófilo.
Hydrophyllaceae	<i>Hydrolea spinosa</i> L. var. <i>paraguayensis</i> (Chodat) L. J. Davenp.	Embalsado. Estero. Bajo.
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Bosque higrófilo.
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl subsp. <i>spiciflora</i> (A. Juss.) T. D. Penn.	Bosque higrófilo.
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	Bosque higrófilo.
Moraceae	<i>Sorocea sprucei</i> (Baill.) J. F. Macbr.	Bosque higrófilo.
Myrsinaceae	<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav.	Bosque higrófilo y bosque de <i>Prosopis</i>
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Bosque higrófilo. Bosque con <i>Prosopis</i> .
Myrtaceae	<i>Hexachlamys edulis</i> (O. Berg) Kausel & D. Legrand	Bosque higrófilo. Sabana.
Onagraceae	<i>Ludwigia peruviana</i> (L.) H. Hara	Bajo. Embalsado. Estero. Bosque higrófilo.
Passifloraceae	<i>Passiflora misera</i> Kunth	Embalsado arbóreo.
Poaceae	<i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.	Bordes de arroyo. Malezal.
Poaceae	<i>Axonopus compressus</i> (Sw.) P. Beauv.	Sabana.
Poaceae	<i>Eragrostis bahiensis</i> Schrad. ex Schult.	Bosque de <i>Prosopis</i> . Bosque higrófilo. Bajo. Sabana con y sin <i>Butia paraguayensis</i> .
Poaceae	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	Bajo. Embalsado. Estero. Pradera hidrófila.
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i> Flügge	Sabana.

Familia	Especie	Ambiente
Polygonaceae	<i>Coccoloba paraguariensis</i> Lindau	Bosque higrófilo.
Pontederiaceae	<i>Pontederia cordata</i> L.	Embalsado.
Rubiaceae	<i>Borreria schumannii</i> (Standl. ex Bacigalupo) E. L. Cabral & Sobrado	Bajo.
Rubiaceae	<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schltld.	Bosque higrófilo.
Rubiaceae	<i>Guettarda uruguensis</i> Cham. & Schltld.	Bosque higrófilo. Bosque con <i>Prosopis</i> .
Rubiaceae	<i>Machaonia brasiliensis</i> (Hoffmanns. ex Humb.) Cham. & Schltld.	Bosque higrófilo.
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Bosque alto, isleta borde de estero.
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Interior de isleta de selva. Pradera.
Salicaceae	<i>Xylosma venosa</i> N. E. Br.	Sabana. Pradera. Bosques con <i>Prosopis</i> . Bosque higrófilo.
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Bosque higrófilo.
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	Bosque higrófilo.
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Bosque higrófilo. Bosque de <i>Prosopis</i> . Pradera.
Solanaceae	<i>Brunfelsia australis</i> Benth.	Bosque higrófilo.
Solanaceae	<i>Solanum sublobatum</i> Willd. ex Roem. & Schult.	Campo bajo a orillas de arroyo.
Tiliaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Borde de selva marginal.

## Resultados

Los caracteres anatómicos estudiados correspondientes a las especies analizadas se encuentran en la Tabla 3.

### Epidermis

Las especies estudiadas, en su gran mayoría, tienen epidermis uniseriada (Fig. 1A-B). Entre las excepciones se encuentran especies con epidermis y 1-2 capas hipodérmicas en cara adaxial: *Hexachlamys edulis* y *Xylosma venosa* tienen hipodermis uniestrada (Fig. 1C-D) y *Solanum sublobatum* tiene 2-3 capas (Fig. 1E). Entre las Monocotiledóneas, solo *Fimbristylis complanata* presenta epidermis adaxial formada por 1-2 capas completamente constituidas por células buliformes, este estrato ocupa 30-40% del espesor de la hoja (Fig. 1F).

En general, el espesor de pared tangencial externa de la epidermis (incluida la cutícula) varía entre 0,8  $\mu\text{m}$  a 12  $\mu\text{m}$ , siendo lo más

común paredes delgadas de 1  $\mu\text{m}$  de espesor en promedio. En la cara abaxial de la hoja, el espesor varía entre 0,8  $\mu\text{m}$  y 7  $\mu\text{m}$ , siendo lo más común 1  $\mu\text{m}$  (Fig. 1A-F).

Analizadas en vista superficial, las células epidérmicas propiamente dichas (CEPD) muestran diferentes diseños en sus paredes anticlinales (Fig. 1G-R). La mayoría de las especies presentan idéntico diseño en la epidermis superior (ES) y epidermis inferior (EI):

ES/EI de paredes rectas: *Aeschynomene sensitiva*, *Andropogon selleanus*, *Axonopus compressus*, *Coccoloba paraguariensis*, *Cupania vernalis*, *Ocotea puberula* (Fig. 1G-H) y *Paspalum notatum*.

ES/EI de paredes levemente curvas: *Croton gnaphalii*, *Diospyros inconstans* (Fig. 1I-J), *Eragrostis bahiensis*, *Eriocaulon magnum*, *Eugenia uniflora*, *Guarea macrophylla* subsp. *spicaeflora*, *Hexachlamys edulis*, *Holocalyx balansae*, *Hymenachne*

**Tabla 2.** Caracteres y sus estados codificados usados para el análisis estadístico UPGMA.

Referencias= E: epidermis adaxial, I: epidermis abaxial.

**Table 2.** Characters and their coded states used for UPGMA statistical analysis. References= E: adaxial epidermis, I: abaxial epidermis.

Carácter	Descripción del carácter y sus estados
1	E (espesor de pared + cutícula): 0-3µm (0); 3,1-5µm (1); 5,1-12µm (2).
2	E (diseño cutícula): lisa (0); granulada (1); estriada (2).
3	E (diseño paredes radiales): recto (0); curva (1); omega (2).
4	I (espesor de pared + cutícula): 0-3µm (0); 3,1-5µm (1); 5,1-12µm (2).
5	I (paredes radiales): recto (0); curva (1); omega (2).
6	I (cutícula): lisa (0); granulosa (1); estriada (2).
7	Tricomas tectores: ausencia (0); microtricos en agujón (1); pluricelular formado por dos brazos (2); pluricelular malpighiáceos (3); pluricelular uniseriado (4); multicelular estrellado (5); porrecto-estrellado (6); unicelulares y pluricelulares uniseriados (7); unicelular (8).
8	Tricomas glandulares: ausencia (0); corto con apículo (1); largo (2); corto (3).
9	Estomas, tipos: anomocítico (0); paracítico (1); ciclocítico (2); tetracítico (3); gramínea (4); paracítico/anisocítico (5).
10	Estomas, posición: hipostomático (0); anfiestomático (1).
11	Mesofilo: dorsiventral (0); homogéneo (1); C4 (2); paraveinal (3).
12	Vena media: doble arco amplio (0); arco amplio (1); haces (2); anillo (3).
13	Vaina vena media: vaina parenquimática (0); vaina esclerificada (1); fibras/cristales prismáticos (2); vaina esclerificada y vaina parenquimática (3); vaina esclerificada y vaina cristalífera (4).
14	Vaina haces menores: vaina parenquimática (0); vaina esclerificada (1); vaina parenquimática y vaina cristalífera (2); vaina esclerificada y vaina parenquimática (3); vaina esclerificada y vaina cristalífera (4); vaina esclerificada y cristales prismáticos (5).
15	Haces trabados: ausencia (0); presencia (1).
16	Estructuras glandulares: ausencia (0); laticíferos (1); células secretoras (2); cavidades esquizógenas (3); células secretoras en mesofilo y vaina (4); cavidades lisígenas (5); células secretoras en epidermis superior (6).
17	Cristales: ausencia (0); presencia (1).
18	Ambientes: embalsado, estero, bajo (0); bosque higrófilo (1); sabana/pradera (2); bosque y sabana/pradera (3); bosque higrófilo y estero (4); estero y pradera (5); malezal (6); lomada con suelo rocoso aflorante (7); bajo, embalsado, bosque higrófilo, bosque con <i>Prosopis</i> y sabana (8).

*amplexicaulis*, *Lithrea molleoides*, *Luehea divaricata*, *Ludwigia peruviana*, *Machaonia brasiliensis*, *Sorocea sprucei*, *Pontederia cordata*, *Trichilia catigua*, *Zanthoxylum fagara*.

ES/EI de paredes onduladas: *Guettarda uruguensis* (Fig. 1K-L), *Myrsine laetevirens*, *Passiflora misera*.

Sin embargo, algunas especies tienen distintos diseños en las paredes de CEPD de

ambas caras de la lámina foliar:

ES: rectas - EI: curvas: *Croton urucurana*.

ES: rectas - EI: onduladas: *Brunfelsia australis* (Fig. 1M-N), *Borreria schumannii*.

ES: curvas - EI: onduladas: *Hydrolea spinosa*, *Lessingianthus plantaginodes*, *Solanum sublobatum*, *Verbesina sordescens*.

Un caso particular es *Sorocea sprucei*, presenta ES uniestratificada formada por células muy grandes, que ocupan hasta el

Tabla 3. Caracteres anatómicos foliares.

Table 3. Leaf anatomical characters.

Familia	Especie	Nº estratos E	Epidermis							Estomas			Mesofilo					Cristales tipo (tejido)	
			E (espesor de pared + cutícula)	E (diseño paredes radiales)	E (diseño cutícula)	I (espesor pared + cutícula)	I (paredes radiales)	I (cutícula)	Tricomas	Tipo	Posición	Tipo	Nº capas emp.	Vena media	Vaina vena media	Vaina haces menores	Haces trabados		Estr. gland.
Asteraceae	<i>Lithrea molleoides</i>	1	12-6 um	lisa	curv	4-7	curv	lisa	-	cicl 4-5	hi	dors	1	2amp	fib/cris	escl/par	-	lis	dr/pris (emp)
Asteraceae	<i>Lessingianthus plantaginodes</i>	1	3,8-4,2	lisa	curv	2,5-3,2	ome	lisa	gla/tec	anom	anf	dors	1	aamp	par	par	-	-	dr (emp)
Asteraceae	<i>Verbesina sordescens</i>	1	1,8-2,4	s/d	curv	3,1-4,2	ome	s/d	gla/tec	anom	anf	dors	1	hac	par	par	-	-	cin
Cyperaceae	<i>Fimbristylis complanata</i>	1	4,5-5,1	lisa	rec	3,5-4,1	curv	gran	-	gram	hi	C4	-	hac	escl	escl/par	-	-	-
Ebenaceae	<i>Diospyros inconstans</i>	1	9,75-8,3	gran	curv	2,5-3,2	curv	gran	-	anom	hi	dors	1	aamp	escl	par	-	-	prig (mes)/romp (vai)
Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon magnum</i>	1	s/d	lisa	curv	s/d	curv	lisa	tec	parac	hi	hom	-	hac	par	par	-	-	-
Euphorbiaceae	<i>Croton gnaphalii</i>	1	1,5-2,3	s/d	curv	1,3-1,9	curv	s/d	tec	parac	anf	dors	1	hac	par	par	-	lat	dr (emp)
Euphorbiaceae	<i>Croton urucurana</i>	1	2	lisa	rec	1,5-1,8	curv	estr	tec	parac	anf	dors	1	ani	par	par	x	lat	dr (emp)/dru (lag)
Euphorbiaceae	<i>Sapium haematospermum</i>	1	1,8-2	lisa	s/d	2,2-3,5	rec	estr	tec	parac	anf	dors	1	aamp	par	par	-	c.sec	-
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	1	0,8-1	s/d	curv	0,8-1	s/d	s/d	-	s/d	anf	dors	1-2	2amp	par	par	-	lat	-
Fabaceae	<i>Aeschynomene sensitiva</i>	1	7-8,2	gran	rec	3-4,2	rec	gran	tec	parac/anisoc	hi	hom	-	2amp	escl	escl/par	x	-	dru
Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i>	1	2,1-3,2	lisa	curv	1,8-2,4	curv	lisa	-	anom	hi	dors	1	aamp	escl	par	-	esqz	pri (epid, vai)
Hydrophyllaceae	<i>Hydrolea spinosa</i> var. <i>paraguayensis</i>	1	1-1,5	lisa	curv	1-1,5	curv	lisa	gla/tec	anom	anf	hom	-	aamp	par	par	-	-	dru
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i>	1	5-5,6	gran	rec	1,2-1,5	rec	gran	-	anom	hi	dors	2	hac	escl	escl	x	secr (mes/vai)	estc (vai)
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> subsp. <i>spicaeflora</i>	1	5,8-6,7	lisa	curv	2,8-3,3	curv	estr	tec	cicl 5-6	hi	parav	2	2amp	escl	par/cris	-	-	-
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i>	1	4,8-5,1	lisa	curv	3,8-4,3	curv	lisa	tec	cicl	anf	dors	1	2amp	par	par	-	-	dru ##
Moraceae	<i>Sorocea sprucei</i>	1	5-6,4	lisa	curv	1,2-1,4	curv	lisa	tec	anom	hi	dors	1	aamp	par	par	-	-	dru/rom (vai)

Familia	Especie	N° estratos E	Epidermis							Estomas		Mesofilo					Estr. gland.	Cristales tipo (tejido)	
			E (espesor de pared + cutícula)	E (diseño cutícula)	E (diseño paredes radiales)	I (espesor pared + cutícula)	I (paredes radiales)	I (cutícula)	Tricommas	Tipo	Posición	Tipo	N° capas emp.	Vena media	Vaina vena media	Vaina haces menores			Haces trabados
Myrsinaceae	<i>Myrsine laetevirens</i>	1	2,1-6	gran	ome	3,6-5,7	ome	estr	-	anom	hi	dors	1	aamp	par	par	-	-	dru
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i>	1(tan)	2,4-1,8	lisa	curv	1,6-1,4	curv	lisa	-	anom	hi	dors	1	aamp	escl	escl	x	lis	dru (emp)
Myrtaceae	<i>Hexachlamys edulis</i>	2	2,6-2,8	s/d	curv	2,6-2	curv	s/d	gla	cicl 6-8	hi	hom	4-6	aamp	escl	escl/cris	x	lis	rom (vai)
Onagraceae	<i>Ludwigia peruviana</i>	1	1,9-3,1	lisa	curv	1,4-2,1	curv	lisa	tec	cicl 2-4	anf	dors	1	hac	par	par	-	-	dru/raf
Passifloraceae	<i>Passiflora misera</i>	1	2,2-3,2	lisa	ome	1,8-2,2	ome	lisa	-	tetrac	anf	dors	1	aamp	escl	par	x	-	dru
Poaceae	<i>Andropogon selloanus</i>	1	1,6-1,4	gran	rec	1,4-1,6	rec	gran	tec	gram	hi	C4	-	hac	escl	escl	x	-	-
Poaceae	<i>Axonopus compressus</i>	1	1,4-1,6	lisa	rec	1,2-1,5	rec	lisa	tec	gram	hi	C4	-	hac	escl	escl	x	-	-
Poaceae	<i>Eragrostis bahiensis</i>	1	5,8-6,5	gran	curv	4,5-5,7	curv	gran	tec	gram	anf	C4	-	hac	escl	escl	x	-	-
Poaceae	<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	1	5,2-4,8	lisa	curv	4,1-5,7	curv	lisa	-	gram	hi	hom	-	hac	escl/par	par	-	-	-
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i>	1	1,4-1,2	lisa	rec	1,2-1,4	rec	lisa	-	gram	anf	C4	-	hac	escl	par	x	-	-
Polygonaceae	<i>Coccoloba paraguayensis</i>	1	1,9-1,6	s/d	rec	1,7-1,4	rec	s/d	-	parac	hi	hom	5-7	2amp	escl	escl/cris	-	-	rom (E/l,vai)
Pontederiaceae	<i>Pontederia cordata</i>	1	1,9-3,2	lisa	curv	2,9-5,8	curv	lisa	-	parac	anf	dors	3-4	hac	par	par	-	-	raf
Rubiaceae	<i>Borreria schumannii</i>	1	1,8-1,5	s/d	rec	1,4-1,6	ome	s/d	-	parac	hi	dors	1	aamp	par	par	-	-	dru/raf
Rubiaceae	<i>Chomelia obtusa</i>	1	5,8-4,5	s/d	s/d	1,2-0,8	S/D	s/d	-	s/d	hi	dors	1	aamp	par	par	-	-	dru (lag)
Rubiaceae	<i>Guettarda uruguensis</i>	1	1,2-1,4	s/d	ome	1,2-1,5	ome	s/d	tec	parac	hi	dors	1	hac	par	par	-	-	dru (emp/vai)
Rubiaceae	<i>Machaonia brasiliensis</i>	1	1,2-2,2	s/d	curv	1,7-2,7	curv	s/d	-	parac	hi	dors	2	aamp	par	par	-	-	are (vai)
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i>	1	3,3-4,3	estr	curv	1,3-3,9	curv	estr	-	anom	hi	dors	1	aamp	par	par	-	esqz	dru
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	1	3,4-3,6	gran	curv	2,5-2,7	curv	gran	-	parac	hi	dors	1	aamp	escl	par	-	esqz	dru
Salicaceae	<i>Xylosma venosa</i>	2	3,2-3,9	s/d	s/d	1,1-1,4	S/D	s/d	-	S/D	hi	dors	1	2amp	escl/cris	escl	x	-	dru (mes) rom (epid/vai)
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i>	1	6,4-7,3	lisa	rec	2,1-2,4	rec	lisa	tec	anom	hi	dors	2	2amp	escl	escl/pris	x	secr	pri (vai)

Familia	Especie	N° estratos E	E (espesor de pared + cutícula)	Epidermis						Estomas		Mesofilo						Estr. gland.	Cristales tipo (tejido)
				E (diseño paredes radiales)	E (diseño cutícula)	I (espesor pared + cutícula)	I (paredes radiales)	I (cutícula)	Tricomas	Tipo	Posición	Tipo	N° capas emp.	Vena media	Vaina vena media	Vaina haces menores	Haces trabados		
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	1	3,5-4	s/d	s/d	2,1-3,8	s/d	s/d	-	s/d	hi	dors	1	2amp	par	par	-	lat	are, rom, dru
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	1	2,8-2,4	estr	ome	1,1-1,3	ome/ anex curv	estr	-	anom	hi	dors	3	2amp	par	par	-	lat	are, pri
Solanaceae	<i>Brunfelsia australis</i>	1	1,7-1,3	estr	rec	1,2-1,4	ome/ anex curv	lisa	-	parac	hi	dors	2	aamp	par	par	x	-	dru (mes)
Solanaceae	<i>Solanum sublobatum</i>	3(ep+ 2hip)	3,3-2,8	s/d	rec	2,5-2,7	ome	s/d	-	s/d	hi	hom	-	aamp	escl	escl	-	lis	rom (vai)
Tiliaceae	<i>Luehea divaricata</i>	1	1,2-1,4	lisa	curv	1,2-1,4	curv	lisa	gla/tec	anom	anf	hom	-	aamp	par	par	-	secr E	prig #

8

**Referencias=** 2amp: doble arco amplio; aamp: arco amplio; anf: anfiestomática; ani: anillo; anisoc: anisocítico; anom: anomocítico; are: arenilla; cescl: casquetes esclerénquima; cicl: ciclocítico; cin: cristales amorfos de inulina; cris: vaina cristalífera; dors: dorsiventral; drd: drusas diminutas; drg: drusas gigantes; dru: drusas; elev: elevado; epid: epidermis; escl: vaina esclerificada; esqz: cavidad esquizógena; estc: estiloides cortos; estr: estriada; fib: fibras/cristales prismáticos; gla: tricomas glandulares; gram: gramíneas; gran: granuloso; hac: haces; hi: hipostomática; hom: homogéneo; iso: isobilateral; lag: parénquima lagunoso; lat: laticíferos; lig. elev: ligeramente elevado; lis: cavidades lisígenas; mes: mesófilo; niv: a nivel; emp: parénquima en empalizada; par: vaina parenquimática; parac: paracítico; parav: paraveinal; pri: cristales prismáticos; prig: prismas gigantes; raf: rafidios; rom: rombos; romp: rombos pequeños; secr: células secretoras; s/d: sin dato; vai: vainas; tan: células taníferas; tec: tricomas tectores; tetrac: tetracítico; vai: vainas; -: no presenta; x: presenta; #: en idioblastos muy dispersos y vainas de haces; ##: pares en parénquima en empalizada y en líneas en parénquima lagunoso. Los valores de E e I se expresan en µm.

**References=** 2amp: double broad arch; aamp: broad arch; amph: amphistomatic; ani: ring; anisoc: anisocytic; anom: anomocytic; are: grit; cescl: sclerenchyma caps; cycl: cyclocytic; cin: amorphous inulin crystals; cris: crystalliferous sheath; dors: dorsiventral; drd: minute drusen; drg: giant drusen; dru: drusen; elevated; elev: elevated; epid: epidermis; escl: sclerified sheath; esqz: schizogenous cavity; estc: short styloid; str: striate; fib: prismatic fibers/crystals; gla: glandular trichomes; gram: gramineae; gran: granular; hac: bundles; hi: hypostomatic; hi: hypostomatic; hom: homogeneous; iso: isobilateral; lag: lacunar parenchyma; lat: laticifers; lig. elev: slightly elevated; lis: lysigenous cavities; mes: mesophyll; niv: level; emp: palisade parenchyma; par: parenchyma sheath; parac: paracytic; parav: paraveinal; pri: prismatic crystals; prig: giant prisms; raf: raphide; rom: rhombi; romp: small rhombi; secr: secretory cells; s/d: no data; vai: sheaths; tan: tanniferous cells; tec: tector trichomes; tetrac: tetracytic; vai: sheaths; -: not present; x: present; #: in widely scattered idioblasts and bundle sheaths; ##: pairs in palisade parenchyma and in lines in lacunar parenchyma. E and I values are expressed in µm.



20% del espesor de la lámina foliar (Fig. 1O). Al observar estas células en cortes paradormales se aprecia que hacia el exterior estas paredes radiales son rectas a suavemente curvas (Fig. 1P) y hacia la zona interna (en contacto con clorénquima) estas paredes son onduladas, similares a las de la cara adaxial (Fig. 1Q-R).

#### Estomas

Las hojas de las especies estudiadas son hipostomáticas o anfiestomáticas, representadas con 66,66% y 33,33% respectivamente (Figs. 1-2). En la mayor parte de las especies los estomas se encuentran al mismo nivel de las células epidérmicas propiamente dichas, salvo en *Croton gnaphalii* e *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis* (Fig. 2A).

Poseen diversos tipos de aparatos estomáticos, se observaron estomas anomocíticos, rodeados por 2-5 células epidérmicas (Figs. 1J, R; 2A-D), paracíticos (Figs. 1M; 2G-H), ciclocíticos (Fig. 2E-F) y tipo gramínea (Fig. 2M). De 42 especies estudiadas, aproximadamente 31% tiene estomas tipo anomocíticos; 26% estomas tipo paracíticos y con los porcentajes más bajos, un 17% tienen estomas ciclocíticos y un 14% tienen estomas tipo gramínea.

#### Cutícula

En la cara adaxial los diseños más comunes son lisos y granulados (Fig. 2). Algunas pocas especies presentan un diseño estriado como *Chrysophyllum marginatum* (Fig. 2I) y *Zanthoxylum fagara*. *Pontederia cordata* tiene una cutícula lisa con estrías en el centro de las células. En la cara abaxial se repiten los diseños comunes lisos y granulados, con excepción de algunas especies que presentan un diseño estriado como: *Chrysophyllum marginatum* (Fig. 2I), *Croton urucurana*, *Guarea macrophylla* subsp. *spicaeflora*, *Sapium haematospermum* y *Zanthoxylum fagara*. *Brunfelsia australis* tiene una cutícula lisa y estrías en las células que rodean al estoma.

#### Idioblastos epidérmicos

Las especies de Poaceae y Cyperaceae presentan células silíceas con su característica forma de pesa (Fig. 2P).

#### Tricomas

Existen especies totalmente glabras (Tabla 3), pero varias se destacan por indumento formado por tricomas glandulares y eglandulares (Fig. 3).

Los tricomas eglandulares encontrados son de diversos tipos:

Unicelulares: *Cupania vernalis*, *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis*, *Ludwigia peruviana*, *Sapium haematospermum*, *Trichilia catigua* (Fig. 3B).

Micrótricos en aguijón: *Andropogon selloanus* (Fig. 3C), *Eragrostis bahiensis* (Fig. 3D), *Axonopus compressus*.

Pluricelulares, varían en el número y disposición de sus células:

Formados por dos brazos: *Aeschynomene sensitiva* (Fig. 1B); *Verbesina sordescens* (Fig. 3E).

Malpighiáceos: con un pedúnculo corto y unicelular, ramificados de forma bifida (en "T") *Chrysophyllum gonocarpum* (Fig. 3F),

Uniseriados: *Lessingianthus plantaginodes* (Fig. 3A), *Brunfelsia australis* (Fig. 3G), *Guettarda uruguensis*, *Ludwigia peruviana*, *Sorocea sprucei*, *Trichilia catigua*.

Estrellados, donde se distinguen:

Multicelulares estrellados: *Luehea divaricata* (Fig. 3H).

Porrecto-estrellados: con una rama central prominente, *Croton urucurana* (Fig. 3I-J), *Croton gnaphalii* (Fig. 3K-L), en ambas especies el tricoma posee un pedúnculo que lo eleva de la superficie, en *C. gnaphalii* dicho pedúnculo está formado por células esclerificadas que penetran profundamente en el mesofilo.

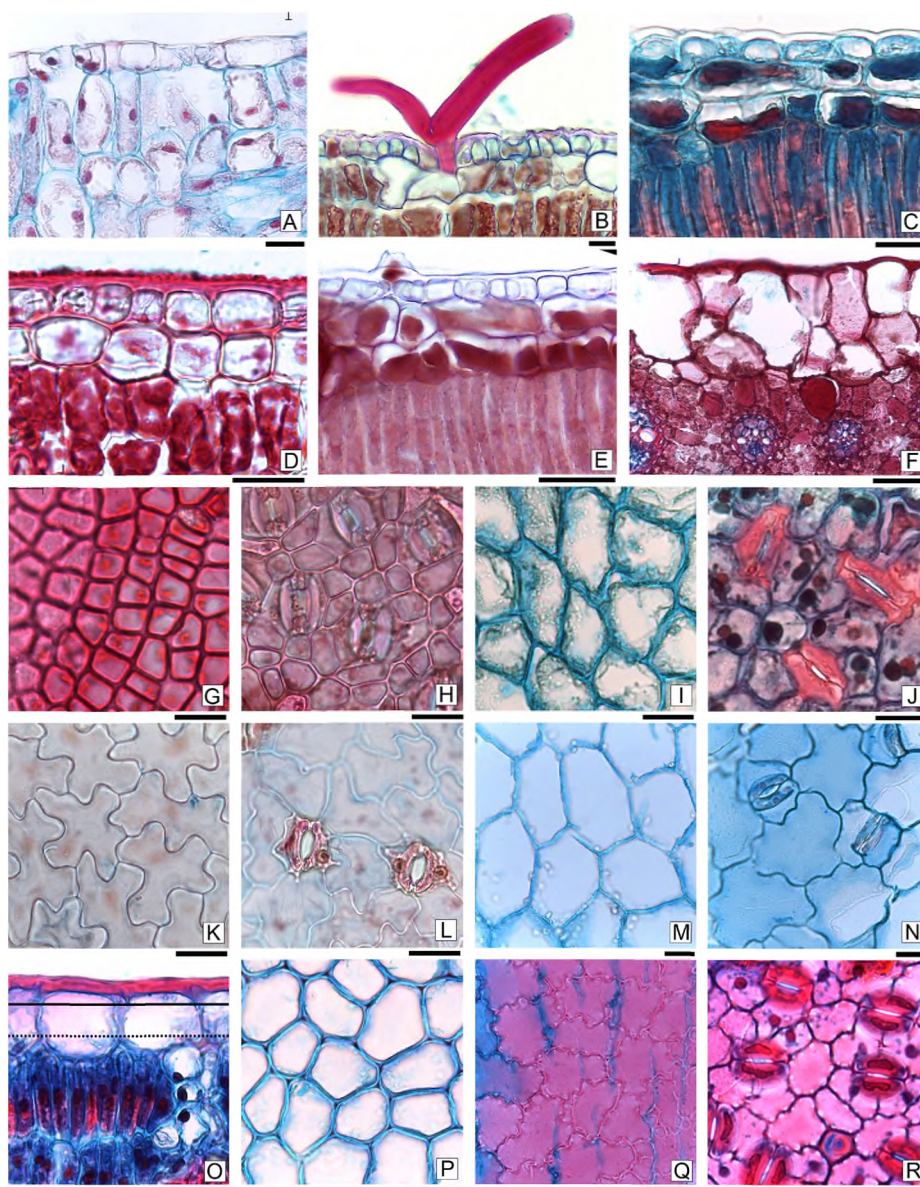
Se reconocen tres tipos de pelos glandulares, que difieren principalmente en la longitud del pedúnculo:

Cortos: *Cupania* (Fig. 3M), *Luehea divaricata*, *Sorocea sprucei*, *Verbesina sordescens*.

Cortos con apículo: *Lessingianthus plantaginodes* (Fig. 3N), la cabezuela presenta contenido denso y un apículo prominente.

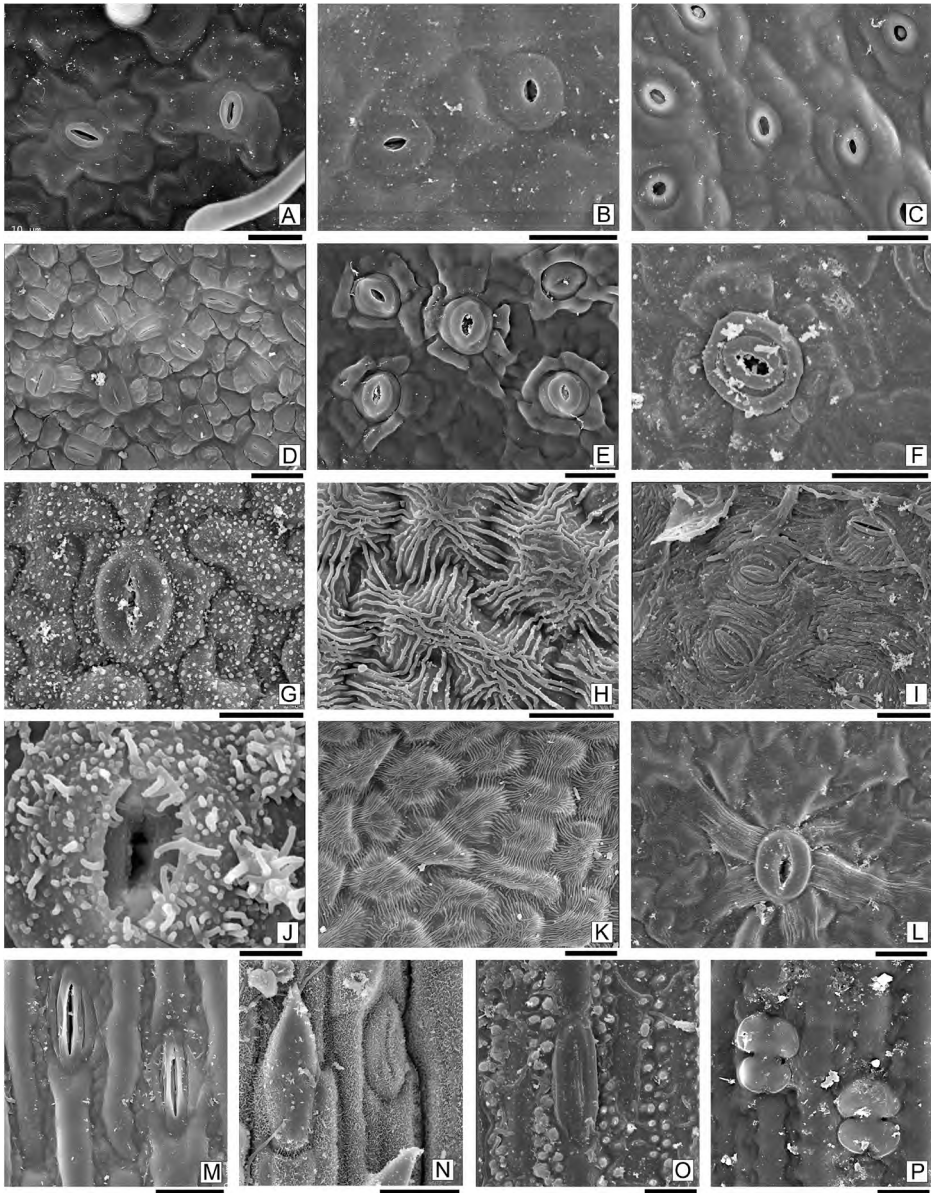
Largos: *Brunfelsia australis* (Fig. 3G), *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis* (Fig. 3O).

En *Trichilia catigua* se observa hipofilo con domacios en criptas, las aberturas externas del



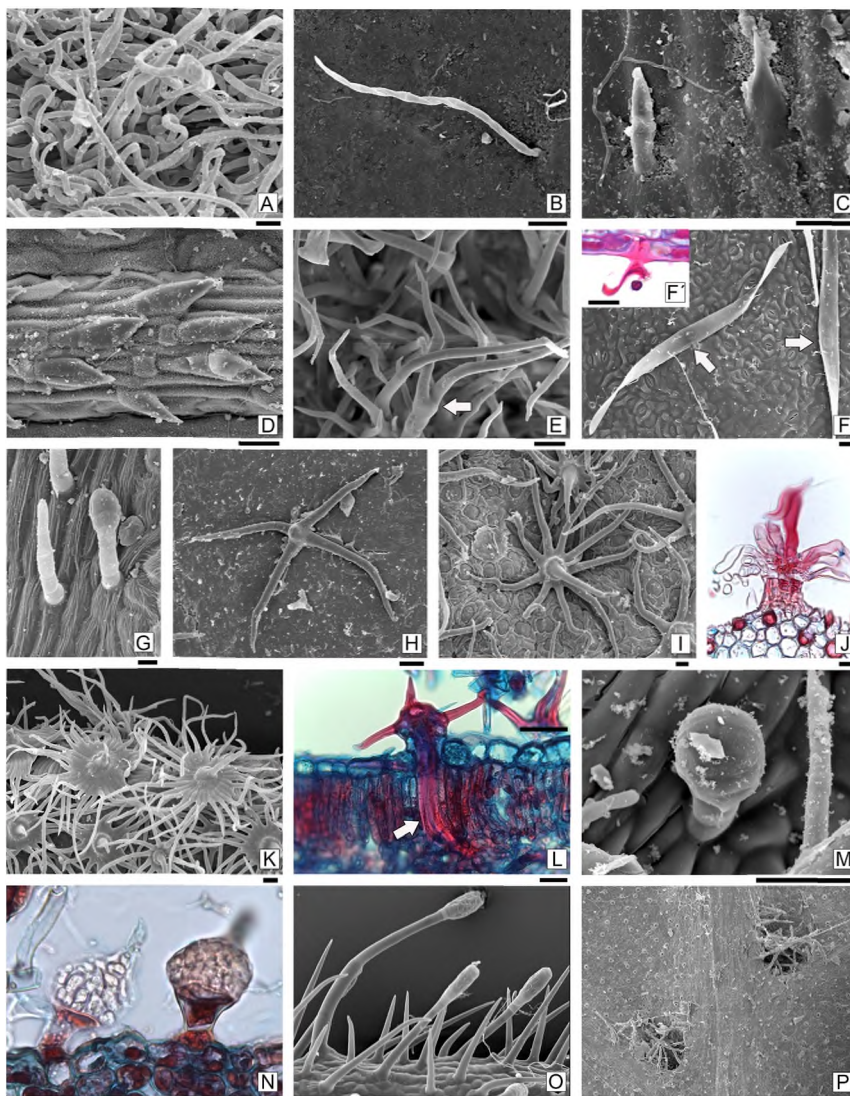
**Fig. 1.** Epidermis (MO). A-F: Corte transversal (CT) hoja. A-B: Epidermis uniestratificada. C-F: Epidermis pluriestratificada. G-N: Corte paradermal (CP). O: CT. P-R: CP. A: *Sebastiania brasiliensis*. B: *Aeschynomene sensitiva*. C: *Hexachlamys edulis*. D: *Xylosma venosa*. E: *Solanum sublobatum*. F: *Fimbristylis complanata*. G-H: *Ocotea puberula*, G: Epidermis superior, H: Epidermis inferior. I-J: *Diospyros inconstans*, I: Epidermis superior, J: Epidermis inferior. K-L: *Guettarda uruguensis*, K: Epidermis superior, L: Epidermis inferior. M-N: *Brunfelsia australis*, M: Epidermis superior, N: Epidermis inferior. O-R: *Sorocea sprucei*, O: Corte transversal indicando planos de cortes paradermales, línea entera corresponde a foto P, línea punteada foto Q. R: Epidermis inferior. Escalas: A-R: 20  $\mu$ m.

**Fig. 1.** Epidermis (light microscopy). A-F: Cross section (CS) of leaf. A-B: Unilayered epidermis. C-F: Multilayered epidermis. G-N: Paradermal section (PS). O: CS. P-R: PS. A: *Sebastiania brasiliensis*. B: *Aeschynomene sensitiva*. C: *Hexachlamys edulis*. D: *Xylosma venosa*. E: *Solanum sublobatum*. F: *Fimbristylis complanata*. G-H: *Ocotea puberula*, G: Upper epidermis (UE), H: Lower epidermis (LE). I-J: *Diospyros inconstans*, I: Upper epidermis, J: Lower epidermis. K-L: *Guettarda uruguensis*, K: Upper epidermis, L: Lower epidermis. M-N: *Brunfelsia australis*, M: Upper epidermis, N: Lower epidermis. O-R: *Sorocea sprucei*, O: Cross section indicating planes of paradermal sections, black line corresponds to photo P, dotted line corresponds to photo Q. R: Lower epidermis. Scales: A-R: 20  $\mu$ m.



**Fig. 2.** Epidermis (MEB). A, H, K, P: Epidermis superior (ES), B-G, I-J, L-N: Epidermis inferior (EI). A-D: Estomas anomocíticos. E-F: Estomas cicloclíticos. G: Estomas paracíticos. I-J: Estomas anomocíticos. L: Estomas paracíticos. M-O: Estomas tipo gramínea. N: Tricomas en aguijón. P: Células silícicas. A: *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis*. B: *Eugenia uniflora*. C: *Holocalyx balansae*. D: *Cupania vernalis*. E: *Trichilia catigua*. F: *Lithrea molleoides*. G-H: *Casearia sylvestris*. I: *Chrysophyllum marginatum*. J: *Diospyros inconstans*. K-L: *Brunfelsia australis*, K: Epidermis superior, L: Epidermis inferior. M: *Axonopus compressus*. N: *Eragrostis bahiensis*. O: *Fimbristylis complanata*. P: *Paspalum notatum*. Escalas: A-I, K-O: 20 µm, J, P: 10 µm.

**Fig. 2.** Epidermis (SEM). A, H, K, P: Upper epidermis (UE), B-G, I-J, L-N: Lower epidermis (LE). A-D: Anomocytic stomata. E-F: Cyclocytic stomata. G: Paracytic stomata. I-J: Anomocytic stomata. L: Paracytic stomata. M-O: Graminoid stomata. N: Stinging trichomes. P: Silicic cells. A: *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis*. B: *Eugenia uniflora*. C: *Holocalyx balansae*. D: *Cupania vernalis*. E: *Trichilia catigua*. F: *Lithrea molleoides*. G-H: *Casearia sylvestris*. I: *Chrysophyllum marginatum*. J: *Diospyros inconstans*. K-L: *Brunfelsia australis*, K: Upper epidermis, L: Lower epidermis. M: *Axonopus compressus*. N: *Eragrostis bahiensis*. O: *Fimbristylis complanata*. P: *Paspalum notatum*. Scales: A-I, K-O: 20 µm, J, P: 10 µm.



**Fig. 3.** Tricomas (MEB y MO). A: *Lessingianthus plantaginodes*. B: *Sapium haemospermum*. C: *Andropogon selloanus*. D: *Eragrostis bahiensis*. A-D: Tricomas simples. E: *Verbesina sordescens*, flecha indica base de un tricoma mostrando bifurcación. F: *Chrysophyllum gonocarpum*, tricoma malpighiáceo, las flechas indican zona de inserción (pedúnculo no visible). F': Transcorte de hoja mostrando base de tricoma malpighiáceo. G: *Brufelsia australis*, tricoma uniseriado y glandular. H: *Luehea divaricata*, tricoma multicelular estrellado. I-J: *Croton urucurana*. K-L: *Croton gnaphalii*. L: CT de hoja mostrando la inserción del tricoma, flecha señala células esclerosadas basales. I-L: Tricoma porrecto-estrellado. M: *Cupania vernalis*, tricoma glandular corto. N: *Lessingianthus plantaginodes*, pelo glandular con apículo. O: *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis*, tricoma glandular largo. P: *Trichilia catigua*, hipofilo con par de domacios en criptas con tricomas simples unicelulares. Escalas: A-O: 20  $\mu$ m, P: 0,2 mm.

**Fig. 3.** Trichomes (SEM and light microscopy). A: *Lessingianthus plantaginodes*. B: *Sapium haemospermum*. C: *Andropogon selloanus*. D: *Eragrostis bahiensis*. A-D: Single trichomes E: *Verbesina sordescens*, arrow indicates base of trichome showing bifurcation. F: *Chrysophyllum gonocarpum*, malpighiaceus trichome, arrows indicate insertion zone (peduncle not visible). F': Leaf transection showing base of malpighiaceus trichome. G: *Brufelsia australis*, uniseriate and glandular trichome. H: *Luehea divaricata*, stellate multicellular trichome. I-J: *Croton urucurana*. K-L: *Croton gnaphalii*. L: CS of leaf showing trichome insertion, arrow points to basal sclerosed cells. I-L: Porrecto-stellate trichome. M: *Cupania vernalis*, short glandular trichome. N: *Lessingianthus plantaginodes*, glandular hair with apiculum. O: *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis*, long glandular trichome. P: *Trichilia catigua*, underside of leaves showing pair of domatia in crypts, with simple unicellular trichomes. Scales: A-O: 20  $\mu$ m, P: 0.2 mm.

domacio están rodeadas de tricomas simples unicelulares (Fig. 3P).

#### Mesofilo

Entre las especies estudiadas el mesofilo varía de homogéneo (Fig. 4A-B) a dorsiventral (Fig. 4C-F), en el cual predomina la presencia de una sola capa de parénquima en empalizada (Fig. 4G-I), aunque hay especies con 2-3 y hasta 5-7 capas de parénquima en empalizada (Tabla 3). Solo *Sebastiania brasiliensis* presenta mesofilo isobilateral.

*Guarea macrophylla* subsp. *spicaeflora* fue la única especie en la que se encontró mesofilo paraveinal, con un estrato de parénquima clorofiliano paralelo a la epidermis, que se encuentra conectando los haces menores (Fig. 4F-I). Otra especie con un carácter distintivo en el mesofilo es *Chomelia obtusa*, que presenta esclereidas filiformes intercaladas entre las células del clorénquima (Fig. 4E).

En las Poaceae estudiadas se encontró mesofilo C4, con vaina Kranz en *Andropogon selloanus*, *Axonopus compressus*, *Eragrostis bahiensis*, y *Paspalum notatum* y en la Cyperaceae *Fimbristylis complanata* (Fig. 4 J-L); solo *Hymenachne amplexicaulis* tienen mesofilo homogéneo.

En la vena media de las especies estudiadas se pudo observar diferentes tipos de sistemas vasculares: arco amplio, simple o doble, varios haces vasculares en arco o un anillo de hacecillos vasculares. En cuanto a la vaina que rodea a la vena media y vaina de haces menores, están conformadas por células parenquimáticas o esclerificadas; a excepción de la especie *Lithrea molleoides* que en la vaina de la vena media tiene fibras y células con cristales prismáticos.

#### Cristales

Están presentes en varias especies de eudicotiledóneas, sólo están ausentes en las Poaceae y Cyperaceae (Tabla 3). En el mesofilo los cristales más frecuentes son drusas. Varían en relación al tamaño, pudiendo ser regulares (24,44- 36,52  $\mu\text{m}$ ) como en *Aeschynomene sensitiva*, *Eugenia uniflora*, *Trichilia catigua*; gigantes (61,52-

93,59  $\mu\text{m}$ ) como en *Croton gnaphalii* o *Croton urucurana*, o diminutas (5,55-6,39  $\mu\text{m}$ ) como en *Chomelia obtusa* o *Lessingianthus plantaginodes* (Fig. 5D-E) y están restringidas al parénquima lagunoso. En *Croton urucurana* hay drusas de tamaño regular en el parénquima lagunoso, y drusas gigantes en el parénquima en empalizada (Fig. 5A-B). En *Trichilia catigua* las drusas están en idioblastos de a pares (Fig. 5C).

Los cristales prismáticos en general están asociados a las vainas de los haces vasculares, como en *Diospyros inconstans*, especie en la que se pueden observar cristales gigantes en el mesofilo (Fig. 5F-H). En especies como *Coccoloba paraguariensis* (Fig. 5I-J), *Hexachlamys edulis* (Fig. 5K), *Holocalyx balansae* (Fig. 5L-M), y *Xylosma venosa* los cristales prismáticos están tanto en las células de la epidermis como en las de las vainas del haz.

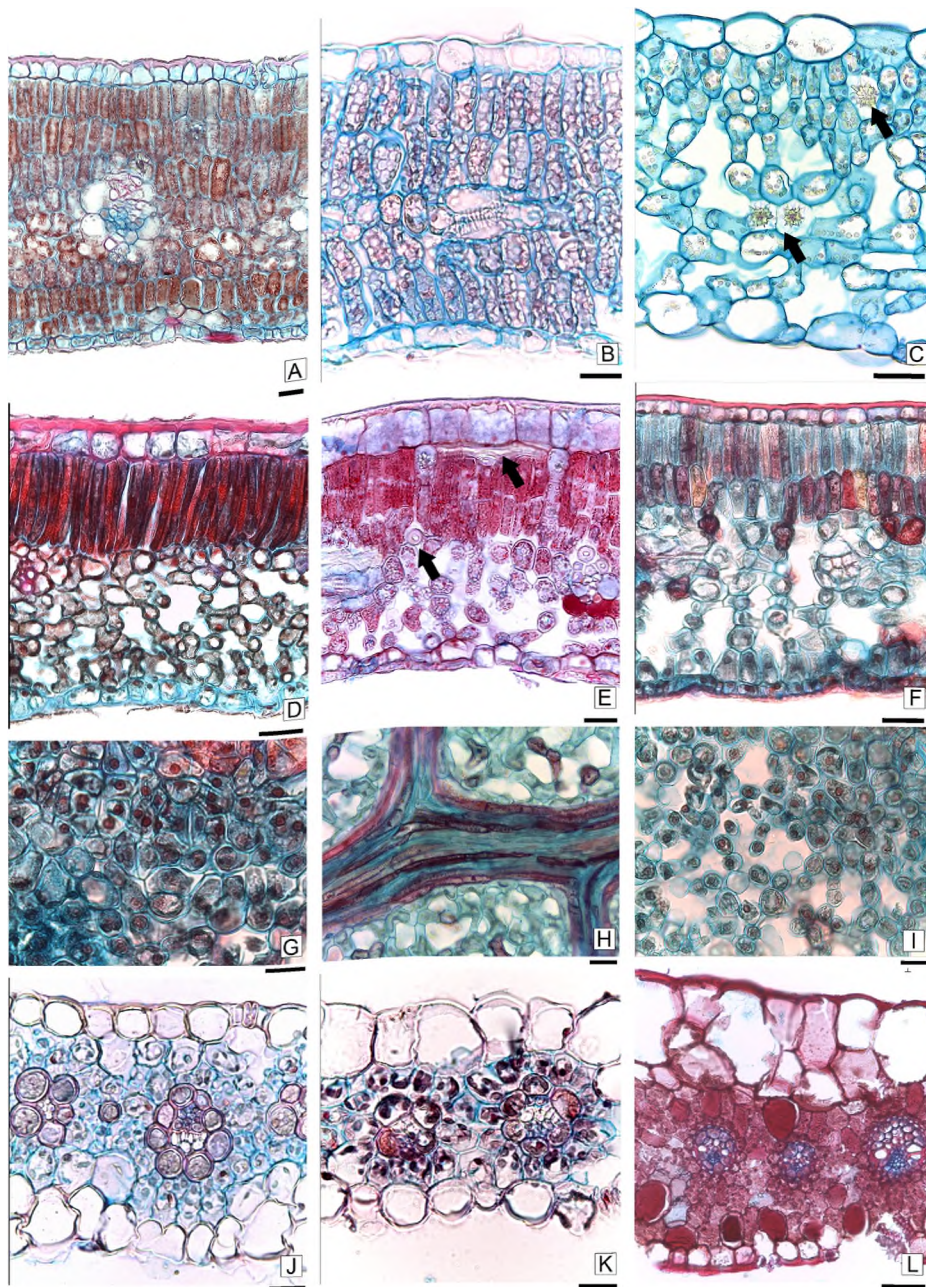
La arena cristalina está presente en los laticíferos de *Chrysophyllum marginatum* y en mesofilo de *Machaonia brasiliensis* (Fig. 5N-O). Los rafidios están en mesofilo de *Borreria schumannii* (Fig. 5P-Q), *Pontederia cordata* y *Syagrus romanzoffiana*. En *Ludwigia peruviana* además de drusas esféricas (sin puntas discernibles) hay idioblastos con rafidios de gran tamaño, orientados horizontalmente en el mesofilo, por lo que se aprecian mejor en cortes paradermales (Fig. 5R).

Otra especie destacada es *Verbesina sordescens*, se reconoce por presentar cristales de inulina, son cristales esféricos compuestos como las drusas, pero sin las puntas típicas de las mismas; estos cristales se sitúan en el parénquima y colénquima de la región de la vena media (Fig. 5S-T).

#### Estructuras glandulares

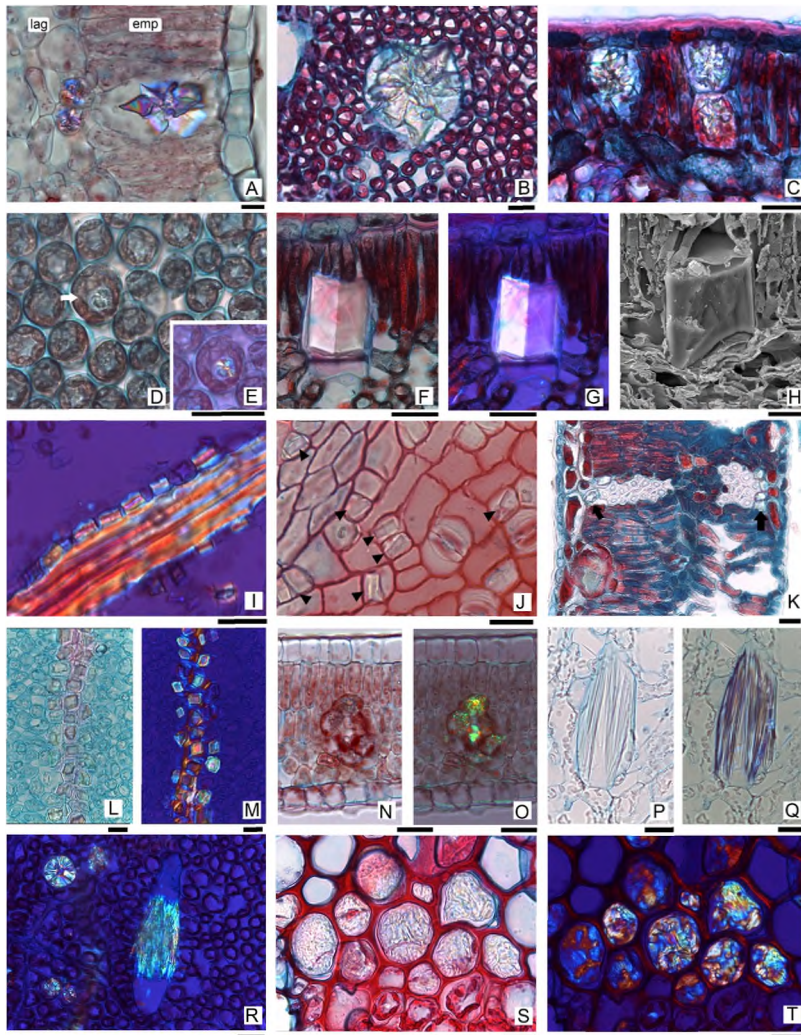
Se pudieron observar canales y cavidades, además de células secretoras aisladas en el mesofilo de diversas especies.

Canales lisígenos aparecen en *Lithraea molleoides*, limitados por células taníferas, fibras y células con cristales prismáticos (Fig. 6A-B). Cavidades lisígenas se observaron en *Eugenia uniflora*, *Hexachlamys edulis* y *Solanum sublobatum*.



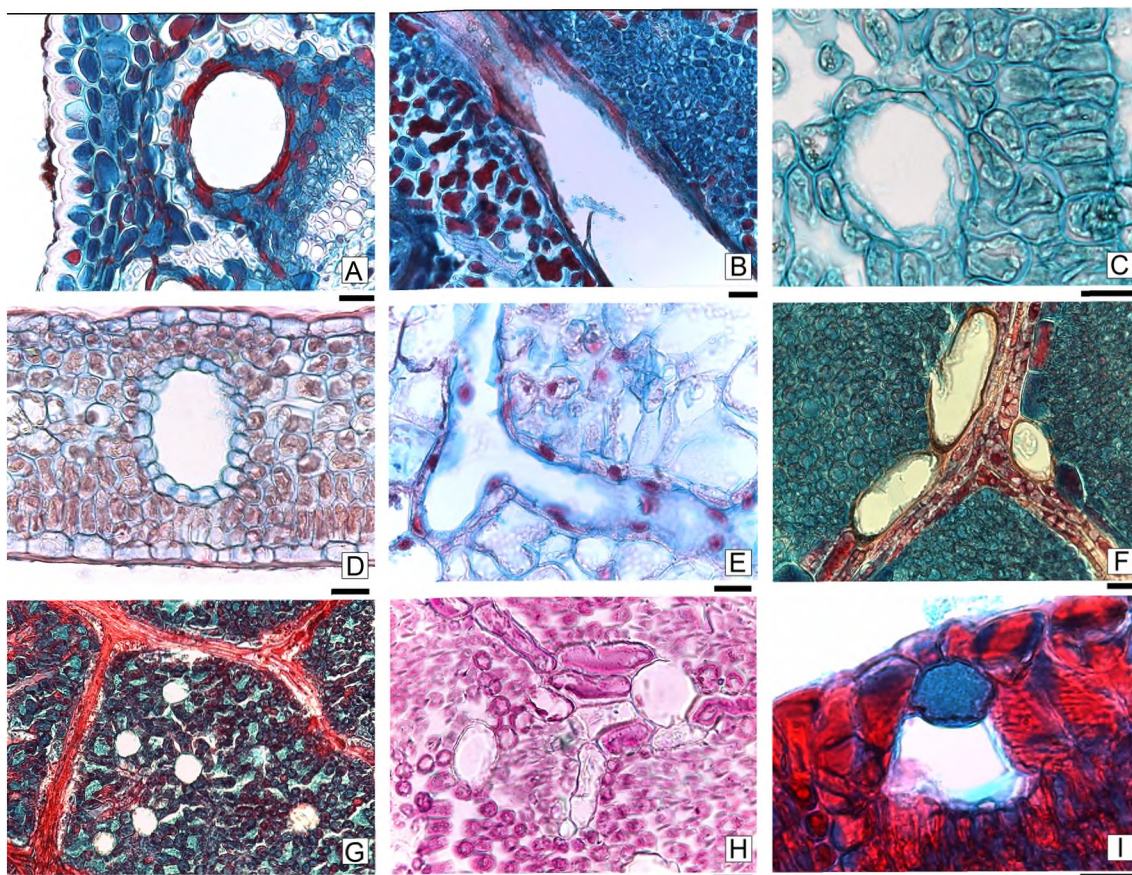
**Fig. 4.** Mesofilo. A: *Aeschynomene sensitiva*. B: *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis*. C: *Brunfelsia australis*. D: *Diospyros inconstans*. E: *Chomelia obtusa*. F-I: *Guarea macrophylla* subsp. *spicaeflora*. J-F: *Axonopus compressus*. K: *Paspalum notatum*. L: *Fimbristylis complanata*. A-F, J-L: Corte transversal (CT). A-B: CT mesofilo homogéneo. C-E: CT mesofilo dorsiventral. F-I: Mesofilo paraveinal. F: CT. G: Corte paradermal (CP) a nivel de parénquima en empalizada. H: CP a nivel de las venas y parénquima paraveinal. I: CP a nivel de parénquima lagunoso. J-L: CT mesofilo tipo C4. Escalas A-L: 20  $\mu$ m.

**Fig. 4.** Mesophyll. A: *Aeschynomene sensitiva*. B: *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis*. C: *Brunfelsia australis*. D: *Diospyros inconstans*. E: *Chomelia obtusa*. F-I: *Guarea macrophylla* subsp. *spicaeflora*. J-F: *Axonopus compressus*. K: *Paspalum notatum*. L: *Fimbristylis complanata*. A-F, J-L: Transverse section (TS). A-B: Homogeneous mesophyll. C-E: Dorsiventral mesophyll. F-I: Paraveinal mesophyll. F: TS. G: Paradermal section (PS) at palisade parenchyma level. H: PS at the level of veins and paraveinal parenchyma. I: PS at lacunar parenchyma level. J-L: TS of mesophyll type C4. Scales A-L: 20  $\mu$ m.



**Fig. 5.** A-B: *Croton urucurana*. A: Corte transversal (CT), luz polarizada, drusas pequeñas en parénquima lagunoso (lag), drusas grandes en parénquima en empalizada (emp). B: CP drusas grandes. C: *Trichilia catigua*, CT, pares de drusas en parénquima en empalizada. D-E: *Lessingianthus plantaginodes*, corte paradermal (CP), drusas pequeñas. D: MO. E: Luz polarizada. F-H: *Diospyros inconstans*, CT, F: MO, G: Luz polarizada, H: MEB. I-J: *Coccoloba paraguayensis*, I: Cristales prismáticos en la vaina del haz vascular, J: CP de epidermis, las puntas de las flechas indican cristales prismáticos. K: *Hexachlamys edulis*. CT, cristales prismáticos en la vaina del haz vascular. L-M: *Holocalyx balansae*, cristales prismáticos en la vaina del haz vascular. N-O: *Machaonia brasiliensis*, CT, arena cristalina alrededor del haz vascular, N: MO, O: Luz polarizada. P-Q: *Borreria schumannii*, CT, rafidios, P: MO, Q: Luz polarizada. R: *Ludwigia peruviana*, CP, rafidios y drusas esféricas. S-T: *Verbesina sordescens*, CP, cristales amorfos de inulina, S: MO, T: Luz polarizada. Escalas A-T: 20  $\mu$ m.

**Fig. 5.** A-B: *Croton urucurana*. A: Transverse section (TS), polarized light, small druses in spongy mesophyll (lag), large druses in palisade parenchyma (emp). B: Paradermal section (PS) large druses. C: *Trichilia catigua*, TS, pairs of druses in palisade parenchyma. D-E: *Lessingianthus plantaginodes*. PS, small druses. D: Light microscope (LM). E: Polarized light. F-H: *Diospyros inconstans*, TS, F: LM, G: Polarized light, H: SEM. I-J: *Coccoloba paraguayensis*, I: Prismatic crystals in vascular bundle sheath, J: PS of epidermis, arrowheads indicate prismatic crystals. K: *Hexachlamys edulis*, TS of prismatic crystals in the bundle sheath. L-M: *Holocalyx balansae*, prismatic crystals in the sheath of the vascular bundle. N-W: *Machaonia brasiliensis*, TS, crystalline sand around the vascular bundle, N: LM, O: Polarized light. P-Q: *Borreria schumannii*, TS, raphides, P: LM, Q: Polarized light. R: *Ludwigia peruviana*, PS, raphides and spherical druses. S-T: *Verbesina sordescens*, PS, amorphous inulin crystals, S: LM, T: Polarized light. Scales A-T: 20  $\mu$ m.



**Fig. 6.** A-B: *Lithrea molleoides*, canal lisígeno, A: Corte transversal (CT), B: Corte paradermal (CP). C: *Holocalyx balansae*, cavidad esquizógena, CT. D: *Casearia sylvestris*, canales esquizógenos, CT. E: *Sebastiania brasiliensis*, laticífero, CP. F: *Cupania vernalis*, células secretoras, CP. G: *Sapium haemospermum*, células oleíferas, CP. H: *Ocotea puberula*, células secretoras, CP. I: *Luehea divaricata*, células oleíferas en epidermis superior, CT. Escalas A-I: 20µm.

**Fig. 6** A-B: *Lithrea molleoides*, lysigenous duct, A: CT, B: CP. C: *Holocalyx balansae*, schizogenous cavity, CT. D: *Casearia sylvestris*, schizogenous duct, TS, E: *Sebastiania brasiliensis*, laticifer PS. F: *Cupania vernalis*, secretory cells, PS. G: *Sapium haemospermum*, oleiferous cells, CP. H: *Ocotea puberula*, secretory cells, PS. I: *Luehea divaricata*, oleiferous cells in upper epidermis, CT. Scales A-I: 20µm.

Varias especies se destacan por la presencia de cavidades esquizógenas como: *Holocalyx balansae* (Fig. 6C), *Casearia sylvestris* (Fig. 6D) y *Zanthoxylum fagara*.

Algunas especies presentan laticíferos: son articulados no ramificados en las especies de *Chrysophyllum*, *Croton gnaphalii* y *C. urucurana*; y no articulados ramificados en *Sebastiania brasiliensis* (Fig. 6E).

Células secretoras oleíferas se aprecian en *Cupania vernalis* (Fig. 6F), *Sapium haemospermum* (Fig. 6G) y *Ocotea puberula* (Fig. 6H), se destacan por su gran

tamaño y citoplasma muy claro, con aceites. En *Luehea divaricata* las células secretoras están en la epidermis superior (Fig. 6I).

#### *Análisis estadístico*

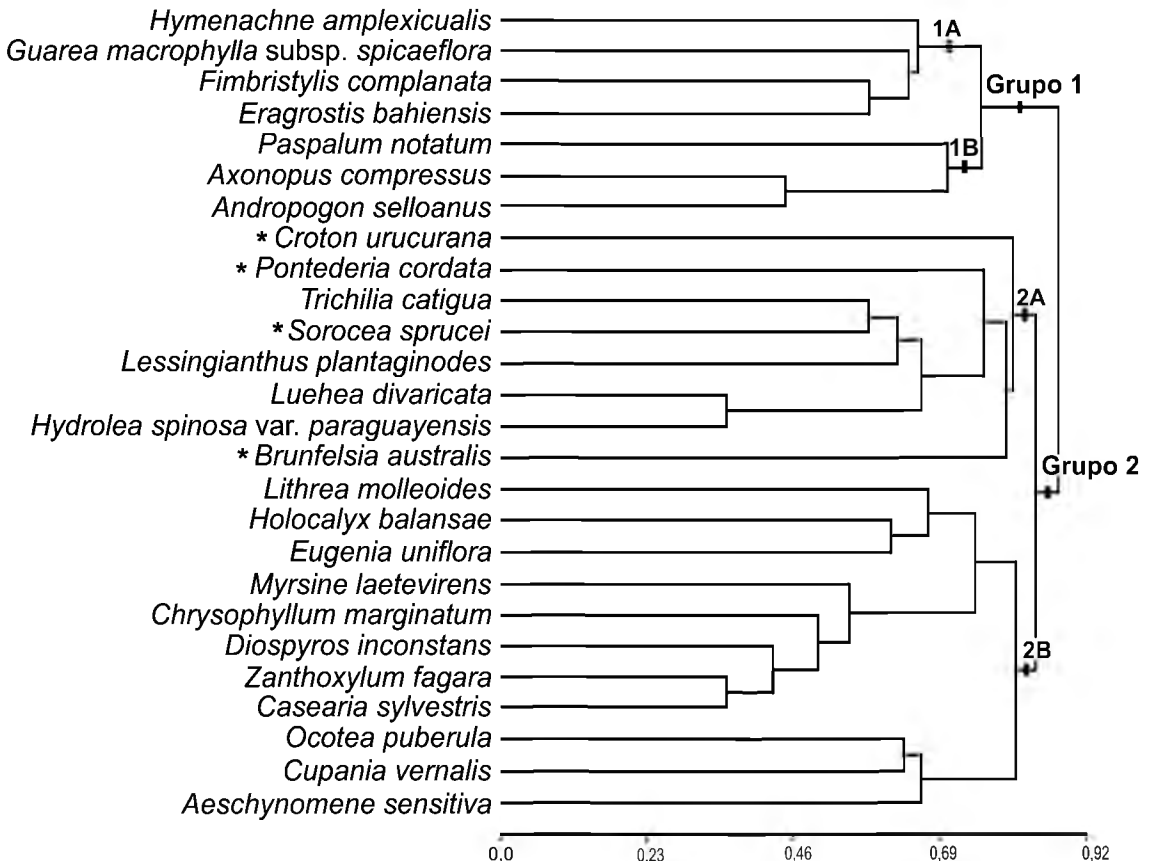
El fenograma UPGMA obtenido a partir del análisis de similitudes muestra un coeficiente de correlación cofenética de  $r=0,83$  e indica que la técnica utilizada es un buen estimador de la relación entre los caracteres analizados. El análisis separó a las 26 OTUs en dos grupos en base a la presencia de cristales (Fig. 7). El Grupo 1 reúne a las especies que



no presentan cristales en las hojas, mientras que en el Grupo 2 se encuentran todas las especies con cristales. A su vez el Grupo 1 se subdivide en 2 subgrupos: el grupo 1A con los taxones que tienen la epidermis superior delgada y la epidermis inferior con células de paredes rectas en vista superficial, mientras que el grupo 1B agrupa a las especies con epidermis superior de mayor espesor y epidermis inferior con paredes curvas.

Por otro lado, el Grupo 2 también se divide en dos subgrupos, en base a la posición de estomas y la presencia de tricomas glandulares. En el grupo 2A quedaron incluidas las especies con hojas anfiestomáticas

y tricomas glandulares. Dentro de este subgrupo hubo excepciones (indicadas con asterisco (\*) en el fenograma, Fig. 7), por un lado *Brunfelsia australis* y *Sorocea sprucei* cuyas hojas son hipostomáticas pero tienen tricomas glandulares, y *Croton urucurana* y *Pontederia cordata* con hojas anfiestomáticas pero sin tricomas glandulares. En el subgrupo 2B quedaron agrupadas todas las especies con hojas hipostomáticas y sin tricomas glandulares. Los resultados del UPGMA muestran que las especies no pueden agruparse según los ambientes en que habitan (Fig. 7), ni tampoco de acuerdo a sus grupos taxonómicos.



**Fig. 7.** Fenograma obtenido del análisis de agrupamiento (UPGMA) basado en los caracteres anatómicos foliares y los ambientes donde habitan las 26 OTUs. El asterisco (\*) indica las excepciones dentro del cluster 2A (ver explicación en el texto).

**Fig. 7.** Phenogram obtained from the clustering analysis (UPGMA) based on leaf anatomical characters and the environments inhabited by the 26 OTUs. The asterisk (\*) indicates exceptions within cluster 2A (see explanation in the text).

## Discusión

Los resultados aquí encontrados permiten la caracterización de varias de las especies analizadas. Algunos caracteres o combinación de los mismos tienen alto valor diagnóstico lo cual se evidencia en la Tabla 3.

### *Epidermis*

El estudio de este estrato se realizó tanto en corte transversal como en vista superficial. En el primer caso los resultados mostraron que predominan hojas con epidermis uniseriada, con cutícula delgada, con un espesor promedio de 1  $\mu\text{m}$ . La presencia de cutícula delgada se corresponde a hojas típicamente higromórficas o mesomórficas (Roth, 1984). Estas características ya fueron descritas para varias especies que crecen en ambientes con elevada humedad ambiente como ser la selva misionera (Arambarri *et al.*, 2008).

Solo cuatro especies tienen 2-3 capas epidérmicas: *Hexachlamys edulis*, *Xylosma venosa*, *Solanum sublobatum* y *Fimbristylis complanata*. En este estudio no se realizó el análisis ontogenético que permita identificar si se trata de epidermis múltiple o combinación de epidermis uniestratificada e hipodermis. Sin embargo, existen referencias bibliográficas a los géneros mencionados. *Hexachlamys* pertenece a la familia Myrtaceae, Cardoso *et al.* (2009) estudiaron la anatomía de 44 especies de esta familia, y encontraron que la presencia de hipodermis en la cara adaxial de la hoja es un carácter que se presenta en varias especies. La única especie del género *Hexachlamys* incluida en Cardoso *et al.* (2009) fue *H. itatiaiensis* Mattos, que no presenta hipodermis. Por lo que la presencia de hipodermis en *Hexachlamys edulis* es una novedad.

*Xylosma venosa* pertenece a la familia Salicaceae, en esta especie solo fue analizada la anatomía de las glándulas presentes en los dientes de la hoja (nectarios extraflorales según Cortadi *et al.*, 2014; dientes tipo salicoides según Rios *et al.*, 2020), pero no hay referencias a la estructura de la lámina foliar ni su epidermis. Thadeo *et al.* (2014) incluyó a *Xylosma prockia* (Turcz.) Turcz. en un análisis de las características anatómicas de varias especies de la familia, y no menciona

la epidermis biestrata o hipodermis, tal como se la encontró en el presente estudio. El único estudio que incluye la anatomía foliar de *Solanum sublobatum* fue realizado por Stenglein (2001), pero sólo analizó las especies en vista superficial, de modo que no se registró la presencia de epidermis múltiple. En estas dos especies deberá realizarse el estudio del desarrollo correspondiente, para determinar si se trata de epidermis biestrata o hipodermis.

La cuarta especie con epidermis múltiple es *Fimbristylis complanata*, cuya epidermis está enteramente formada por un par de capas de células. Martins *et al.* (2012) ya se preguntan si las hojas de Cyperoideae (Cyperaceae) tienen hipodermis o epidermis múltiple, confirmando mediante estudios ontogenéticos esta última opción, incluyendo en dicho estudio a *F. complanata*.

Otra característica de la epidermis foliar de las especies estudiadas es la forma de las células epidérmicas propiamente dichas en vista superficial, característica determinada por el diseño de sus paredes anticlinales. La importancia de este carácter ha sido destacada en innumerables publicaciones (Korn, 1976; Ahmad *et al.*, 2010; Gonzalez, 2013; Jacques, 2014; Javelle, 2011; Vőfély, 2019). En las especies analizadas en el presente trabajo, predomina el mismo diseño en ambas caras de la lámina foliar, siendo la combinación más abundante paredes curvas en ambas caras. Algunas especies, sin embargo, permiten reconocerse por el diferente diseño de ambas epidermis, en estos casos siempre la epidermis inferior tiene paredes con ondulaciones en forma de letra griega omega.

En la epidermis también se presentó variación en los tipos de estomas presentes. Se registró predominio de estomas anomocíticos y paracíticos y el resto lo constituyen estomas ciclocíticos y tipo gramínea. Una característica común es la presencia de estomas al mismo nivel de las células epidérmicas, o ligeramente elevados, lo que se asocia a ambientes mesomórficos o con humedad ambiente normal (Stace, 1965; Metcalfe & Chalk, 1979, 1983; Roth, 1984).

Un carácter que muestra escasa variabilidad es el diseño de la cutícula, que puede ser lisa o granulosa. Este carácter permite identificar unas

pocas especies, tales como *Chrysophyllum* spp., *Pontederia cordata* y *Zanthoxylum fagara*, que tienen estrías cuticulares restringidas a algunas células.

Uno de los caracteres que mayor variabilidad otorga es la diversidad de tricomas (Theobald *et al.*, 1980; Werker, 2000). Entre los tricomas no glandulares se encontraron los siguientes tipos: unicelulares, micrótricos en aguijón (Poaceae) y pluricelulares: que a su vez pueden variar entre formados por dos brazos, malpighiáceos, uniseriados, estrellados y porrecto-estrellados. Los tricomas glandulares encontrados difieren en la longitud de pedículo: cortos y largos.

La presencia de la mayoría de estos tricomas fue citada por autores que estudiaron algunas de estas especies previamente (Metcalf & Chalk, 1979). Se discuten algunos casos particulares donde hay diferencias entre las observaciones realizadas y las citas de la bibliografía.

En órganos vegetativos de Asteraceae se describen 11 tipos de tricomas, tres glandulares y ocho no glandulares (Ramayya, 1962; Wagner, 1991; Wagner *et al.*, 2004; Redonda-Martínez *et al.*, 2016). Liesenfeld *et al.* (2019) los clasificó asignando numeración G1 a G3 para glandulares y N1 a N8 para eglandulares, describe e ilustra cada tipo. Entre las especies de *Lessingianthus* estudiadas se cita con tricomas glandulares denominados tipo G2 a *L. macrocephalus* (Less.) H. Rob. y *L. buddleiifolius* (Mart. ex DC.) H. Rob. (Liesenfeld *et al.*, 2019 y Santos, 2013). Los tricomas G2 tienen cabezuela unicelular oblongo-ovata y a pesar que su forma coincide con la encontrada aquí en *L. plantaginodes*, no se destaca la presencia del apículo, a pesar que se ilustra con fotografías. Entre los tricomas no glandulares, Liesenfeld *et al.* (2019) cita a *L. brevifolius* (Less.) H. Rob. con el tipo N6, ramificado con un brazo, uniseriado de 1-3 células, y a *L. macrocephalus* con tricoma N2 flagelado-filiforme, este último es el tipo de tricoma encontrado en *L. plantaginodes*.

Otra Asteraceae aquí estudiada es *Verbesina sordescens*, en sus descripciones taxonómicas solo se cita la presencia de tricomas en las hojas, sin especificar su tipo (Moreira & Cavalcanti, 2020). *Verbesina* pertenece a la tribu Heliantheae, tribu en la que hay numerosos estudios que incluyen

tricomas, pero ninguno en este género en particular. Usando la clasificación propuesta por Liesenfeld *et al.* (2019) los tricomas glandulares corresponden al tipo G2 con cabezuela unicelular oblongo-ovata con apículo. Por el contrario, ninguno de los siete tipos de tricomas eglandulares propuestos por Liesenfeld *et al.* (2019) corresponden al tipo encontrado en *V. sordescens*, si bien tiene dos brazos, los mismos no están dispuestos en forma de "T" como el tipo N7 (ramificado con brazos en "T"). La familia Asteraceae es una de las más grandes de eudicotiledóneas y evidentemente resta mucho que estudiar en este carácter que es de suma importancia en muchos géneros (Wagner 1991; Wagner *et al.*, 2004).

*Ludwigia peruviana* fue analizada previamente por algunos autores (Keating, 1982; Pesamosca, 2015), quienes describieron la presencia de tricomas simples, uni o pluricelulares.

La presencia de tricomas malpighiáceos, con un pedúnculo corto y unicelular, ramificados de forma bífida o en "T", descrita en *Chrysophyllum gonocarpum* corresponde a la citada por Almeida *et al.* (2013); lo mismo que los tricomas en "T" de *Aeschynomene sensitiva*, descritos previamente por Gonzalez & Gonzalez (2011).

En algunas especies como *Cupania vernalis*, que fue extensamente estudiada previamente por varios autores, se observa variación en el análisis de este carácter, p.ej. Mundo & Duarte (2009) mencionan la presencia de tricomas simples, pero no la existencia de glandulares como los observados; en cambio Suárez *et al.* (2004) sí mencionan la presencia de tricomas simples y glandulares.

En la publicación de Novais *et al.* (2010) se describe a *Hydrolea spinosa* var. *paraguayensis* y solo se menciona la presencia de tricomas glandulares, en cambio en este trabajo nosotros logramos distinguir tricomas simples unicelulares, además de los glandulares antes mencionados. Darsono (2021) menciona la presencia de tricomas sin aclarar su tipo, pese a que en las fotografías se aprecian que son tricomas no glandulares simples.

En especies de la familia Poaceae, distintos autores consultados concuerdan con lo visto y

planteado sobre la presencia de micrótricos en aguijón en *Andropogon* (Zanin *et al.*, 2006), *Eragrostis* (Peterson *et al.*, 2012) y *Axonopus* (Costa *et al.*, 2010).

*Guettarda uruguensis* es una especie de Rubiaceae estudiada por Romero *et al.* (2015) donde describe la presencia de tricomas pluricelulares uniseriados.

En Walker *et al.* (2008) se describen los tricomas glandulares y tectores de *Luehea divaricata*, siendo estos últimos uni o multiseriados y presentan forma de estrella, forma de aguja de brújula o son muy largos.

En las especies de *Croton urucurana* y *C. gnaphalii* se describen los tricomas llamados aquí porrecto-estrellados, por la presencia de una rama central predominante y en pedúnculo que eleva al tricoma de la superficie (Wilkinson, 1979). Si bien estos se mencionan en la bibliografía (Guimarães & Secco, 2010; Soares, 2013), en las mismas no se hace referencia al pedúnculo esclerificado que penetra profundamente en el mesofilo en *Croton gnaphalii*.

En algunas especies como *Sapium haematospermum* o *Sorocea sprucei* no se encontró información específica sobre tricomas. En otras especies la presencia de tricomas parece ser un carácter variable. Según Tavares (2012) y Soares *et al.* (2007) las hojas de *Brunfelsia australis* son glabras o con escasos tricomas simples o glandulares; el material aquí estudiado presentó hojas glabras.

En una de las especies analizadas se observó la presencia de domacios, los cuales son elaboraciones de hojas o tallos que sirven de abrigo o refugio para insectos (Wilkinson, 1979). Fueron observados en hojas de *Trichilia catigua*, en forma de criptas con bordes cubiertos de tricomas simples. Si bien su presencia ha sido citada en varias especies de este género por Flores *et al.* (2019), es la primera cita para esta especie en particular. Los tricomas tectores simples, unicelulares o pluricelulares y uniseriados, largos y erectos de *T. catigua* observados fueron mencionados en el estudio de Lagos *et al.* (2007), sin embargo, no se los describe la presencia de estos tricomas asociados a los domacios.

### Mesofilo

En el presente análisis se observó variación de la estructura del mismo que está de acuerdo a las descripciones existentes en la bibliografía (Metcalf & Chalk, 1979; Keating, 1982; Bolhár-Nordenkampf & Draxler 1993; Arambarri *et al.*, 2006; Oguchi *et al.*, 2018). Entre las eudicotiledóneas se observó predominancia de mesofilo homogéneo y dorsiventral. Solo *Guarea macrophylla* presentó mesofilo paraveinal, a pesar de ser descrita como dorsiventral por Arambarri *et al.* (2006). Este particular tipo de anatomía foliar se caracteriza por la presencia de una capa especializada de parénquima clorofiliano situada entre el parénquima empalizada y el esponjoso, y que esta capa interconecta los haces vasculares (Lansing & Franceschi, 2000). Este tipo de mesofilo es común en Leguminosae y Bignoniaceae, entre otras especies (Brubaker & Lersten, 1995; Gonzalez, 2013), siendo esta la primera cita para el género *Guarea* y para la familia *Meliaceae*.

La anatomía foliar también está relacionada con el tipo de fotosíntesis que poseen las plantas, pudiendo ser fotosíntesis C3, C4 o CAM (Taniguchi & Cousins, 2018). En las Poaceae, las Panicoideae pertenecen al grupo de plantas con fotosíntesis C4, mientras que C3 se encuentran en las tribus Pooideae y Festucoideae. La mayoría de las plantas C4 tienen anatomía de tipo Kranz, que divide el ciclo C4 en las células del mesofilo que tiene una disposición radiada alrededor de los haces vasculares, lo que se lo denomina “estructura Kranz (corona)” y completa el ciclo C3 en las células de la vaina del haz formada por células parenquimáticas con poco desarrollo de granas en sus cloroplastos (Dengler & Nelson, 1999). Entre las especies estudiadas se encontró anatomía C4 en cuatro especies, lo cual está de acuerdo a la bibliografía correspondiente (*Axonopus compressus*: Lundgren *et al.*, 2014; *Andropogon selloanus* y *Eragrostis bahiensis*: Klink & Joly, 1989; *Paspalum notatum*: Hattersley, 1984, Soares-Cordeiro *et al.*, 2009). Solo tiene anatomía C3 la lámina de *Hymenachne amplexicaulis*, como ya fue citado por Arellano-Cueto *et al.* (2017). En Cyperaceae, *Fimbristylis complanata* también presenta fotosíntesis C4, sin embargo su

anatomía corresponde al subtipo denominado fimbrystiloide, con las células del mesofilo organizadas radialmente alrededor del haces vascular y tres vainas del haz. Esta estructura ya fue descrita en ésta y otras especies del género (Bruhl & Wilson, 2007; Martins & Scatena, 2011; Martins *et al.*, 2015).

En el mesofilo una característica que ofrece variabilidad y a la vez caracteres diagnósticos para algunas especies es la presencia de cristales, citados en numerosos artículos. Si bien su presencia está registrada en más de 215 familias, su función aún es sujeto de estudios (Franceschi & Horner, 1980; Prychid & Rudall, 1999; Nakata 2003; Franceschi & Nakata, 2005; Paiva, 2021).

Si bien las drusas son un tipo de cristal muy común, en algunas especies aquí estudiadas se encontraron drusas particularmente grandes como en *Croton urucurana* y *C. gnaphalii* (61,52-93,59  $\mu\text{m}$ ) o diminutas como en *Lessingianthus plantaginodes* y *Chomelia obtusa* (5,55-6,39  $\mu\text{m}$ ). En otras especies de *Croton*, la presencia de cristales fue citada por varios autores, tanto en mesofilo como vaina de los haces, pero no realizaron mediciones para comparar su tamaño (Rosa *et al.*, 2021). Idioblastos particulares por su organización son los de *Trichilia catigua*, ya que los cristales están siempre en pares de idioblastos.

En el género *Lessingianthus* la presencia de diversos tipos de cristales ya fue estudiada y citada previamente en frutos, Angulo *et al.* (2015) encontraron estiloides y cristales prismáticos (rectangulares y hexagonales), sin embargo, es notable la ausencia de estudios de anatomía foliar en el género. Además de la presencia de muy diversos tipos de cristales, la familia Asteraceae cuenta con más de 23.000 especies (Funk *et al.*, 2009) por lo que no existe a la fecha suficiente información, siquiera a nivel de tribus. En la familia Asteraceae también se destaca la presencia de inulina, este carbohidrato puede observarse en forma de esferocristales en muy diversos géneros (Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro, 1993; Hayashi & Appezzato-da-Glória 2007; Vilhalva *et al.*, 2011). Si bien se describió la presencia de cristales de inulina en órganos subterráneos de diversas especies de *Lessingianthus*, como *L. floccosus*, *L.*

*bardanoides*, *L. glabratus* (Appezzato-da-Glória *et al.*, 2008; Appezzato-da-Glória & Cury, 2011; Joaquim *et al.*, 2014), estos cristales no fueron observados en las hojas de *L. plantaginodes*. Cristales de inulina se encontraron en *Verbesina sordescens*, género que pertenece a la tribu Heliantheae, a la cual pertenece el género *Helianthus* donde estos cristales han sido extensamente estudiados (Meric & Dane, 2004), sin embargo, esta es la primera cita de inulina para el género *Verbesina*.

Otros cristales presentes son los prismáticos, que en general se ubican en las células de las vainas de los haces. De las especies estudiadas se destaca *Diospyros inconstans*, con presencia de cristales prismáticos gigantes en el mesofilo. Estos cristales son frecuentes en las células de los radios del leño de este género, e inclusive se destaca su tamaño de hasta 85  $\mu\text{m}$ , característica utilizada para diferenciar especies (Wickremasinghe & Herat, 2006; Sandratriniana *et al.*, 2021). Kumar *et al.* (2011) menciona su presencia en hojas, pero de otras especies del género.

Una característica particular fue la presencia de cristales prismáticos en la epidermis de *Coccoloba paraguariensis*, esta especie fue estudiada por Guerra & Scremin-Dias (2014) quienes mencionan la presencia de cristales, sin especificar su posición en los tejidos de la lámina foliar.

También se encontraron rafidios y arena cristalina en varias especies, donde su presencia es un dato destacado. Algunas especies presentan más de un tipo de cristal, ejemplo *Ludwigia peruviana*. Keating (1982) ya describió la presencia de drusas y rafidios en el género *Ludwigia*, incluyendo esta especie en su análisis, donde además se destaca la presencia de rafidios en células dispuestas horizontalmente en el mesofilo. Altamirano *et al.* (2018) reconocen que en general en las especies terrestres el tamaño promedio de los cristales es menor que en especies que habitan ambientes acuáticos o anegados (12 y 80  $\mu\text{m}$ , respectivamente). Este autor menciona en *L. peploides* que el tamaño promedio de las drusas es 45  $\mu\text{m}$  y los rafidios 210  $\mu\text{m}$ , siendo similar a los tamaños encontrados en la especie *L. peruviana* aquí estudiada.

*Estructuras secretoras*

La existencia de estructuras secretoras como células secretoras, cavidades, canales y laticíferos aquí encontrados concuerdan con las descritas en la bibliografía para las distintas familias. Las células secretoras, de contenido oleífero o también denominadas “glandular spot”, son estructuras glandulares comunes en varias especies de Lauraceae. Metcalfe & Chalk (1979, 1983) las menciona en al menos 20 géneros de la familia. Farago *et al.* (2005) las describió en el mesofilo de *Ocotea puberula* (Rich.) Nees.

La familia Asteraceae tiene representantes que crecen en un amplio espectro de ambientes por lo que presentan una gran diversidad de estructuras anatómicas (Metcalfe & Chalk, 1979), algunas de las cuales son especializaciones ecológicas. Varias estructuras secretoras como la presencia de canales secretores o tricomas glandulares son comunes a varias especies de Asteraceae (Milán *et al.*, 2006; Bezerra *et al.*, 2018). Castro *et al.* (1997) identificaron y clasificaron varios géneros de Asteraceae del Cerrado según sus estructuras secretoras; citan a *Verbesina sordescens* con conductos localizados cerca del xilema de los haces vasculares en las hojas y tricomas glandulares, características que se observaron en este análisis. Estos autores no mencionan la presencia de cristales de inulina.

Las cavidades o canales secretores son característicos de unas 50 familias, destacándose entre las Angiospermas las Anacardiaceae, Asteraceae, Burseraceae, Fabaceae y Simaroubaceae, entre otras (Fahn, 1979, 1988). En la familia Anacardiaceae la presencia de canales secretores es una característica destacada (Lacchia & Guerreiro, 2009; Gonzalez & Vesprini, 2010; Pell *et al.*, 2011). Se caracterizan por su forma alargada, pueden tener origen lisígeno, esquizógeno o una combinación de ambos (Fahn, 1979; Metcalfe & Chalk, 1983; Evert, 2006; Tölke *et al.*, 2021). En las especies aquí estudiadas que presentan cavidades o canales secretores, su presencia y constitución fue citada en la bibliografía (*Holocalyx balansae*: Gonzalez & Gonzalez, 2011; *Lithraea molleoides*: Carmello *et al.*, 1995 y Tölke *et al.*, 2022).

También es una característica general a niveles de familia o género la presencia de

laticíferos, como los articulados encontrados en Sapotaceae (*Chrysophyllum*) ampliamente citados en la bibliografía (Pennington, 2004; Teixeira *et al.*, 2020). También son una de las estructuras secretoras más características de las Euphorbiaceae (Metcalfe & Chalk 1983; Rudall, 1994, Salatino *et al.*, 2007) donde se describen comúnmente laticíferos no articulados ramificados como los de *Croton urucurana* (Feio *et al.*, 2016), o laticíferos articulados no ramificados como en *Croton gnaphalii* (Vitarelli *et al.*, 2015). Similar variedad fue descrita para laticíferos de *Sapium*, articulados anastomosados en *S. haematospermum* (Demarco *et al.*, 2013) y no articulados ramificados en *S. glandulosum* (Andrade *et al.*, 2017).

Una especie en la que se confunde la tipificación de su estructura secretora es *Cupania vernalis* (Sapindaceae). En este trabajo describimos la presencia de células secretoras en sus hojas. Similar resultado fue obtenido por Suárez *et al.* (2004) quienes identificaron además saponinas en las células secretoras. Sin embargo, Medina *et al.* (2021) han descrito la presencia de laticíferos articulados no anastomosados en el tallo de *C. vernalis*, lo notable es que estos llamados laticíferos sólo están formados por hileras de dos células, en médula y cortex. Estos autores no estudiaron las hojas, y basan la distinción de idioblastos secretores y laticíferos solo por la presencia de lípidos en los últimos (con Sudan black). De acuerdo a Fahn (1979, 1988), Esau (1965), Evert (2006) y otros autores los laticíferos e idioblastos secretores tienen en común que mantienen los compuestos excretados dentro de las células. Sin embargo, según los mencionados autores, los idioblastos secretores se distinguen fácilmente por ser células solitarias o en grupos pequeños, independientemente del contenido, mientras que los laticíferos se destacan por ser filas de células alargadas que se extienden por distancias considerables, pudiendo o no anastomosarse entre sí (articulados) o por ser una única célula alargada que por crecimiento intrusivo, puede llegar a decenas de centímetros de longitud (laticíferos no articulados). Al final la pregunta que queda pendiente es ¿en *Cupania* alcanzan dos células para constituir un laticífero?

## Conclusiones

En general, las especies analizadas presentan uno o varios caracteres, que combinados, permiten su identificación. La epidermis es uno de los tejidos que mayor cantidad de caracteres diagnósticos proporciona, coincidiendo con la opinión de Javelle *et al.* (2011) y Crang *et al.* (2018). Si bien los datos relevados no permiten establecer generalizaciones en función del hábitat, algunas características como el grado de ondulación de las CEPD pueden asociarse a la filogenia como lo destaca Vófély *et al.* (2019), quienes muestran que en las monocotiledóneas las paredes anticlinales de las células epidérmicas tendían a ser débilmente onduladas y las células de las eudicotiledóneas no mostraban ningún grado particular de ondulación.

Los resultados de este análisis, sumariados en la Tabla 3, representan una contribución al conocimiento general de la anatomía de las plantas que crecen en el macrosistema Iberá. Diversos estudios han considerado a los caracteres anatómicos foliares como indicadores de las condiciones ambientales particulares en las cuales crece una especie (Roth, 1984; Strauss-Debenedetti & Berlyn, 1994; Dickinson, 2000; Poorter & Bongers, 2006). Sin embargo, también Roth (1984) aclara en uno de estos estudios, que no todas las plantas desarrollan las mismas adaptaciones foliares en un ambiente dado. Los resultados obtenidos en este estudio muestran que, si bien las especies que habitan en bosques y pastizales del Iberá no presentan características anatómicas uniformes, hay ciertos rasgos compartidos: epidermis uniestrada, delgada, mesófilo dorsiventral y una gran presencia y variación de formas cristalíferas. Una combinación así de rasgos mesomórficos e higromórficos ya fue encontrada en análisis similares de especies de diversas familias que crecen en la selva paranaense, como los realizados por Arambarri *et al.* (2006, 2008).

El análisis estadístico UPGMA mostró que ciertos caracteres anatómicos permitieron reunir las especies por su similitud en cuanto a características relacionadas a la presencia de cristales, espesor y forma de las paredes de la epidermis, posición de los estomas y

presencia de tricomas glandulares en las hojas. Sin embargo, estos grupos no se corresponden con los grupos taxonómicos de las especies analizadas.

Las especies analizadas en este estudio crecen tanto las praderas como los bosques del macrosistema Iberá, ambos ambientes tienen en común la buena disponibilidad de agua (Arbo & Tressens, 2002). El análisis del UPGMA no permitió agrupar las especies según los ambientes en que habitan. El presente estudio relevó que no existe un juego de caracteres que permita caracterizar a las especies en relación a los ambientes en que crecen.

Se concluye además que es necesaria la realización de más estudios de anatomía foliar, dado que en muchas familias que tienen gran número de especies existe poca o nula información.

## Agradecimientos

A María Gabriela López y Ricardo Vanni por la colecta del material que hizo posible este trabajo. A los revisores por su lectura crítica y comentarios. Este estudio recibió subsidios de varios proyectos de la Universidad Nacional del Nordeste para su realización.

## Bibliografía

- AHMAD, K., KHAN, M. A., AHMAD, M., SHAHEEN, N. & NAZIR, A. (2010). Taxonomic diversity in epidermal cells of some sub-tropical plant species. *International Journal of Agriculture and Biology* 12: 115-118.
- ALMEIDA, E. S., SANTOS, R. C. & CARNEIRO, C. E. (2013). Caracterização anatômica da folha de *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae) ocorrente na bahia, 64º Congresso Nacional de Botânica Belo Horizonte, disponible en <https://dtihost.sfo2.digitaloceanspaces.com/sbotanicab/64CNBot/resumo-ins18713-id3613.pdf>
- ALTAMIRANO, S. M., BORRELLI, N., BENVENUTO, M. L., HONAINE, M. F. & OSTERRIETH, M. (2018). Calcium oxalate crystals in plant communities of the southeast of the Pampean plain, Argentina. En ENDO, K., KOGURE, T. & H. NAGASAWA (eds.), *Biom mineralization*, pp. 303-311. Springer, Tokyo. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-1002-7\\_32](https://doi.org/10.1007/978-981-13-1002-7_32)

- ANDRADE, E. A. D., FOLQUITTO, D. G., LUZ, L. E. C., PALUDO, K. S., FARAGO, P. V. & BUDEL, J. M. (2017). Anatomy and histochemistry of leaves and stems of *Sapium glandulosum*. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 27: 282-289.
- ANGULO, M. B., SOSA, M. M. & DEMATTEIS, M. (2015). Systematic significance of cypsela morphology in *Lessingianthus* (Vernoniaeae, Asteraceae). *Australian Systematic Botany* 28: 173-189. <https://doi.org/10.1071/SB15022>
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. & CURY, G. (2011). Morpho-anatomical features of underground systems in six Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 981-992. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652011005000018>
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B., CURY, G., SOARES, M. K. M., ROCHA, R., & HAYASHI, A. H. (2008). Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135: 103-113. <https://doi.org/10.3159/07-RA-043.1>
- ARAMBARRI, A. M., FREIRE, S. E., COLARES, M. N., BAYÓN, N. D., NOVOA, M. C., MONTI, C. & STENGLEIN, S. A. (2006). Leaf anatomy of medicinal shrubs and trees from Gallery forests of the Paranaense Province (Argentina). Part 1. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 41: 233-268.
- ARAMBARRI, A. M., FREIRE, S. E., COLARES, M. N., BAYÓN, N. D., NOVOA, M. C., MONTI, C. & STENGLEIN, S. A. (2008). Leaf anatomy of medicinal shrubs and trees from Misiones forest of the Paranaense Province (Argentina). Part 2. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 43: 31-60.
- ARANA, M. D., NATALE, E. S., FERRETTI, N. E., ROMANO, G. M., OGGERO, A. J., MARTÍNEZ, G., POSADAS P. & MORRONE, J. J. (2021). Esquema biogeográfico de la República Argentina. *Opera Lilloana* 56: 1-238.
- ARBO, M. M. & TRESSENS, S. G. (eds.). (2002). *Flora del Iberá*. Eudene, Corrientes.
- ARELLANO-CUETO, A., QUERO-CARRILLO, A. R., ZAVALA-MANCERA, H. A., SILVA-LUNA, M., COBOS-PERALTA, M. A. & PÉREZ-RODRÍGUEZ, P. (2017). Caracterización anatómica de hoja de recursos genéticos de *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees. *Revista Fitotecnia Mexicana* 40: 65-72. <https://doi.org/10.35196/rfm.2017.1.65-72>
- BEZERRA, L. D., MANGABEIRA, P. A., DE OLIVEIRA, R. A., COSTA, L. & DA CUNHA, M. (2018). Leaf blade structure of *Verbesina macrophylla* (Cass.) F. S. Blake (Asteraceae): ontogeny, duct secretion mechanism and essential oil composition. *Plant Biol (Stuttg.)* 20: 433-443. <https://doi.org/10.1111/plb.12700>
- BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R. & DRAXLER, G. (1993). Functional leaf anatomy. En HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. & S. P. LONG (eds.), *Photosynthesis and Production in a Changing Environment*, pp. 91-112. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-1566-7\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-011-1566-7_7)
- BRUBAKER, C. L. & LERSTEN, N. R. (1995). Paraveinal mesophyll: review and survey of the subtribe Erythrinae (Phaseoleae, Papilionoideae, Leguminosae). *Plant Systematics and Evolution* 196: 31-62. <https://doi.org/10.1007/BF00985334>
- BRUHL, J. J. & WILSON, K. L. (2007). Towards a comprehensive survey of C3 and C4 photosynthetic pathways in Cyperaceae. *Aliso* 23: 99-148.
- CARDOSO, C. M. V., PROENÇA, S. L., & SAJO, M. G. (2009). Foliar anatomy of the subfamily Myrtoideae (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany* 57: 148-161.
- CARMELLO, S. M., MACHADO S. R., GREGÓRIO, E. A. (1995). Ultrastructural aspects of the secretory duct development in *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. Anacardiaceae. *Brazilian Journal of Botany* 18: 95-103.
- CARNEVALI, R. (1994). *Fitogeografía de la Provincia de Corrientes*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Corrientes, Argentina.
- CASTRO, M. M., LEITÃO-FILHO, H. F. & MONTEIRO, W. R. (1997). Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 163-174. <https://doi.org/10.1590/S0100-84041997000200007>
- CORTADI, A., GARCÍA, L. P., GATTUSO, M. A., & GATTUSO, S. J. (2014). Morfología y anatomía de nectarios extraflorales en tres especies de Flacourtiaceae (Salicaceae *sensu lato*). *Lilloa* 51: 158-167.
- COSTA, N. V., MARTINS, D., RODELLA, R. A., RODRIGUES, A. C. P. & CARDOSO, L. A. (2010). Efeito do trinexapac-ethyl na anatomia foliar de quatro espécies de grama. *Planta Daninha* 28: 551-560. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582010000300012>
- CRANG, R., LYONS-SOBASKI, S. & WISE, R. (2018). Epidermis. *Plant anatomy*. Springer, [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-77315-5\\_9](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-77315-5_9)
- DARSONO, P. V. (2021). Gambaran struktur anatomis dan uji aktivitas antioksidan daun serta batang *Hydrolea spinosa*. *Bioscientiae* 9: 63-73. <https://doi.org/10.20527/b.v9i2.3876>
- DEMARCO, D., CASTRO, M. M. & ASCENSÃO, L. (2013). Two laticifer systems in *Sapium haematospermum*



- new records for Euphorbiaceae. *Botany* 91: 545-554. <http://dx.doi.org/10.1139/cjb-2012-0277>
- DENGLER, N. & NELSON, T. (1999). Leaf structure and development in C4 plants. En R. F. SAGE & R. K. MONSO (eds.), *C4 Plant Biology*, pp. 133-172. Academic Press, San Diego. <https://doi.org/10.1016/B978-012614440-6/50004-5>
- DILCHER, D. L. (1974). Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Botanical Review* 40: 1-157. <https://doi.org/10.1007/BF02860067>
- DI RIENZO, J. A., CASANOVES, F., BALZARINI, M. G., GONZALEZ, L., TABLADA, M. & ROBLEDO, C. W. (2016). InfoStat software. Universidad Nacional de Córdoba: Córdoba, Argentina.
- ELLIS, R. P. (1979). A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12: 641-671.
- EVERT, R. F. (2006). *Esau's Plant Anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: Their structure, function, and development* (3rd ed.), John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- FAHN, A. (1979). *Secretory tissues in plants*. Academic Press, Londres.
- FAHN, A. (1988). Secretory tissues in vascular plants. *New phytologist* 108: 229-257. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb04159.x>
- FARAGO, P. V., BUDEL, J. M., DUARTE, M. R. & NAKASHIMA, T. (2005). Análise morfoanatómica de folhas de *Ocotea puberula* (Rich.) Nees, Lauraceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 15: 250-255.
- FEIO, A. C., RIINA, R., MEIRA, R. (2016). Secretory structures in leaves and flowers of two dragon's blood croton (Euphorbiaceae): new evidence and interpretations. *International Journal of Plant Sciences* 177: 511-522.
- FLORES, T. B., SOUZA, V. C. & COELHO, R. L. G. (2019). A new species of *Trichilia* (Meliaceae) from the Atlantic Forest of Brazil. *Rodriguésia* 70: e01312018. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201970074>
- FRANCESCHI, V. R., & HORNER, H. T. (1980). Calcium oxalate crystals in plants. *Botanical Review* 46: 361-427. <https://doi.org/10.1007/BF02860532>
- FRANCESCHI, V. R., & NAKATA, P. A. (2005). Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annual Review of Plant Biology* 56: 41. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144106>
- FUNK, V. A., SUSANNA, A., STEUSSY, T. F. & ROBINSON, H. E. (2009). Classification of Compositae. En FUNK, V. A., SUSANNA, A., STEUSSY, T. F. & R. J. BAYER (eds.), *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*, International Association for Plant Taxonomy (IAPT), pp. 171-192. Vienna, Austria.
- GONZALEZ, A. M. (2002). Anatomía del vástago en especies selectas de plantas hidrófilas. En ARBO, M. M. & S. G. TRESSSENS (eds.), *Flora del Iberá*, pp. 431-450. EUDENE, Corrientes.
- GONZALEZ, A. M. (2013). Indumento, nectarios extraflorales y anatomía foliar en Bignoniáceas de la Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48: 221-245. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v48.n2.6207>
- GONZALEZ, A. M. (2018). ImageJ: una herramienta indispensable para medir el mundo biológico. *FOLIUM, relatos botánicos* 1:6-17.
- GONZALEZ, A. M. & CRISTÓBAL C. L. (1997). Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres lhotzkyana* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 9: 287-294. <https://doi.org/10.30972/bon.93-41497>
- GONZALEZ, A. B. & GONZALEZ, A. M. (2011). Anatomía foliar de especies arbóreas del Chaco Húmedo. *Rojasiana* 10: 15-30.
- GONZALEZ, A. M. & VESPRINI, J. L. (2010). Anatomy and fruit development in *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 67:103-112.
- GUERRA, A. & SCREMIN-DIAS, E. (2018). Leaf traits, sclerophylly and growth habits in plant species of a semiarid environment. *Brazilian Journal of Botany* 41: 131-144. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0416-x>
- GUIMARÃES, L. A. C. & SECCO, R. D. S. (2010). As espécies de *Croton* L. sect. *Cyclostigma* Griseb. e *Croton* L. sect. *Luntia* (Raf.) G. L. Webster subsect. *Matourenses* G. L. Webster (Euphorbiaceae s. s.) ocorrentes na Amazônia brasileira. *Acta Amazonica* 40: 471-487. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672010000300006>
- HATTERSLEY, P. W. (1984). Characterization of C4 type leaf anatomy in grasses (Poaceae). *Mesophyll: bundle sheath area ratios*. *Annals of Botany* 53: 163-180. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086678>
- HAYASHI, A. H. & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. (2007). Anatomy of the underground system in *Vernonia grandiflora* Less. and *V. brevifolia* Less. (Asteraceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50: 979-988. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132007000700009>
- JACQUES, E., VERBELEN J. & VISSENBERG K. (2014). Review on shape formation in epidermal pavement

- cells of the *Arabidopsis* leaf. *Functional Plant Biology* 41: 914-921. <https://doi.org/10.1071/FP13338>
- JAVELLE, M., VERNOUD, V., ROGOWSKY, P. M. & INGRAM, G. C. (2011). Epidermis: the formation and functions of a fundamental plant tissue. *New Phytologist* 189: 17-39. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03514.x>
- JACCARD, P. (1908). Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 44: 223-270.
- JOAQUIM, E. D. O., FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. D. C. L., HAYASHI, A. H. & CARVALHO, M. A. M. D. (2014). Inulin contents and tissue distribution in underground storage organs of Asteraceae species from the Brazilian rocky fields. *Botany* 92: 827-836. <https://doi.org/10.1139/cjb-2014-0087>
- JOHANSEN, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York and London.
- KEATING, R. C. 1982. The evolution and systematics of Onagraceae: leaf anatomy. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 770-803.
- KLINK, C. A. & JOLY, C. A. (1989). Identification and distribution of C3 and C4 grasses in open and shaded habitats in São Paulo State, Brazil. *Biotropica* 21: 30-34. <https://doi.org/10.2307/2388438>
- KORN, R. W. (1976). Concerning the sinuous shape of leaf epidermal cells. *New Phytologist* 77: 153-161. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1976.tb01510.x>
- KUMAR, S., SEHGAL, S., AHMAD, H., GUPTA, R. & SARAF, S. A. (2011). Pharmacognostic and HPTLC studies on *Diospyros montana* R. (Ebenaceae). *Pharmacognosy Journal* 3: 52-62. <https://doi.org/10.5530/pj.2011.25.10>
- LACCHIA, A. P. S. & GUERREIRO, S. M. C. (2009). Aspectos ultra-estruturais dos canais secretores em órgãos vegetativos e reprodutivos de Anacardiaceae. *Acta Botanica Brasilica* 23: 376-388.
- LAGOS, J. B., MIGUEL, O. G. & DUARTE, M. D. R. (2007). Caracteres anatômicos de catuaba (*Trichilia catigua* A. Juss., Meliaceae). *Latin American Journal of Pharmacy* 26: 185.
- LANSING, A. J. & FRANCESCHI, V. R. (2000). The paraveinal mesophyll: a specialized path for intermediary transfer of assimilates in legume leaves. *Functional Plant Biology* 27: 757-767. <https://doi.org/10.1071/PP99167>
- LIESENFELD, V., GENTZ, P., FREITAS, E. M. & MARTINS, S. M. (2019). Morphological diversity of foliar trichomes in Asteraceae from Sand-fields of the Pampa biome, Rio Grande do Sul State, Brazil. *Hoehnea* 46: e752018. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-75/2018>
- LUNDGREN, M. R., OSBORNE, C. P. & CHRISTIN, P. A. (2014). Deconstructing Kranz anatomy to understand C4 evolution. *Journal of Experimental Botany* 65: 3357-3369. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru186>
- LUQUE, R., SOUSA, H. C. & KRAUS J. E. (1996). Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado - e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8 GX. *Acta Botanica Brasilica* 10: 199-212. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061996000200001>
- MARTINS, S., ALVES, M., & SCATENA, V. L. (2015). Occurrence and evolutionary inferences about Kranz anatomy in Cyperaceae (Poales). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 2177-2188. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201520150175>
- MARTINS, S., PILATTI, V., VEGETTI, A. & SCATENA, V. L. (2012). Do leaves in Cyperoideae (Cyperaceae) have a multiple epidermis or a hypodermis? *Flora* 207: 341-345. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.02.004>
- MARTINS, S. & SCATENA, V. L. (2011). Bundle sheath ontogeny in Kranz and non-Kranz species of Cyperaceae (Poales). *Australian Journal of Botany* 59: 554-562. <https://doi.org/10.1071/BT11108>
- MEDINA, M. C., SOUSA-BAENA, M. S., PRADO, E., ACEVEDO-RODRÍGUEZ, P., DIAS, P. & DEMARCO, D. (2021) Laticifers in Sapindaceae: structure, evolution and phylogenetic importance. *Frontiers in Plant Science* 11:612985. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.612985>
- MERIC, C. & DANE, F. (2004). Calcium oxalate crystals in floral organs of *Helianthus annuus* L. and *H. tuberosus* L. (Asteraceae). *Acta Biologica Szegediensis* 48: 19-23.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L. (1979). *Anatomy of the Dicotyledons*, 2 ed., vol. 1 y 2. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L. (1983). *Anatomy of the dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
- MILAN, P., HAYASHI, A. H. & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. (2006). Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 135-144.
- MOREIRA, G. L. & CAVALCANTI, T. B. (2020). *Verbesina* (Asteraceae: Heliantheae) do Brasil. *Rodriguésia* 71: e01092018. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202071108>
- MUNDO, S. R. & DUARTE, M. D. R. (2009). Caracteres morfoanatômicos de folha e caule de *Cupania vernalis* Cambess., Sapindaceae. *Revista Brasileira*

- de Farmacognosia 19: 599-606. <https://doi.org/10.1590/S0102-695X2009000400016>
- NAKATA, P. A. (2003). Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Science* 164: 901-909. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(03\)00120-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(03)00120-1)
- NOVAIS, J. S., DE OLIVEIRA, R. P. & GIULIETTI, A. M. (2010). Flora da Bahia: Hydroleaceae. *Sitientibus, série Ciências Biológicas* 10: 80-83. <https://doi.org/10.13102/scb7954>
- OGUCHI, R., ONODA, Y., TERASHIMA, I. & THOLEN, D. (2018). Leaf anatomy and function. En ADAMS, W. W. III & I. TERASHIMA (eds.), *The leaf: a platform for performing photosynthesis. Advances in photosynthesis and respiration*, vol 44. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-93594-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-93594-2_5)
- ORFEO, O., & NEIFF, J. J. (2008). Esteros del Iberá. Un enorme laboratorio a cielo abierto. CSIGA (Ed.) Instituto de Geología y Recursos Minerales. Servicio Geológico Minero Argentino, Anales 46, I.
- OYARZABAL, M., CLAVIJO, J., OAKLEY, L., BIGANZOLI, F., TOGNETTI, P., BARBERIS, I., MATURO, H. M., ARAGÓN, R., CAMPANELLO, P. I., PRADO, D., OESTERHELD, M. & LEÓN, R. J. C. (2018). Vegetation units of Argentina. *Ecología Austral* 28: 40-063.
- PAIVA, É. A. S. (2021). Do calcium oxalate crystals protect against herbivory. *The Science of Nature* 108: 1-7. <https://doi.org/10.1007/s00114-021-01735-z>
- PELL, S. K., MITCHELL, J. D., MILLER, A. J. & LOBOVA, T. A. (2011). Anacardiaceae. En Kubitzki K. (ed.), *The families and genera of vascular plants: flowering plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtales*, Vol. 10. Springer, Berlin/Heidelberg.
- PENNINGTON, T. D. (2004). Sapotaceae. En KUBITZKI, K. (ed.) *The families and genera of vascular plants*, pp. 390-421. Springer, Berlin, Heidelberg.
- PESAMOSCA, S. C. (2015). O gênero *Ludwigia* L. (Onagraceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. Tesis de Maestría, Universidad Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.
- PETERSON, P. M. & CAÑAS, D. G. (2012). *Eragrostis* Wolf. En ZULOAGA, F. O., Z. E. RÚGOLO DE AGRASAR & A. M. R. ANTON (eds.), *Flora Argentina Monocotyledoneae, Poaceae: Aristidoideae a Pharoideae* 3, tomo 1: 178-203.
- POORTER, L. & BONGERS, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733-1743. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1733:LTAGPJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPJ]2.0.CO;2)
- PRYCHID, C. J. & RUDALL, P. J. (1999). Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematics. *Annals of Botany* 84: 725-739. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0975>
- RAMAYYA, N. (1962). Studies on the trichomes of some Compositae I. General structure. *Bulletin of the Botanical Survey of India* 4: 177-188.
- RASBAND, W. S. (1997-2022). ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- REDONDA-MARTÍNEZ, R., VILLASEÑOR, J. L. & TERRAZAS, T. (2016). Trichome diversity in the subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae). *Journal of the Torrey Botanical Society* 143: 298-310. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00062.1>
- RIOS, A. B. M., MENINO, G. C. & DALVI, V. C. (2020). Leaf teeth in eudicots: what can anatomy elucidate? *Botanical Journal of the Linnean Society* 193: 504-522. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa028>
- ROMERO, M. F., SALAS, R. & GONZALEZ, A. M. 2015. Domacios foliares en Rubiáceas argentinas *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 50: 493-514. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v50.n4.12913>
- ROSA, A. C., FERRARO, A., DA SILVA, R. H., POTT, V. J., VICTÓRIO, C. P. & ARRUDA, R. (2021). Leaf anatomy of two medicinal *Croton* species: Contribution to plant recognition. *Microscopy Research and Technique* 84: 1685-1695. <https://doi.org/10.1002/jemt.23727>
- ROTH, I. (1984). Stratification of tropical forests as seen in leaf structure. *Junk Publ., The Hague, Boston Lancaster*. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-6569-0>
- RUDALL, P. (1994). Laticifers in Crotonoideae (Euphorbiaceae): Homology and Evolution. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 270-282. <http://dx.doi.org/10.2307/2992097>.
- SALATINO, A., SALATINO, M. L. F., & NEGRI, G. (2007). Traditional uses, chemistry and pharmacology of *Croton* species (Euphorbiaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society* 18: 11-33.
- SANDRATRINAINA, N. A., RAMANANTSIALONINA, R. N., RAKOUTH, B., LOWRY, P. P., WIEMANN, M. C., HERMANSON, J. C. & RAVAOMANALINA, B. H. (2021). Comparative wood anatomy of 15 Malagasy *Diospyros* species (Ebenaceae). *IAWA Journal* 43: 116-135. <https://doi.org/10.1163/22941932-bja10070>
- SANTOS, V. S. (2013). Morfoanatomia dos órgãos vegetativos de *Chrysolaena simplex* (Less) Dematt. e *Lessingianthus buddleiifolius* (Mart. ex DC.) H. Rob. (Asteraceae) em ambientes rupestres da

- Serra Dourada, Goiás. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil.
- SOARES, D. A. (2013). Morfoanatomia foliar de espécies de *Croton* sect. Luntia (Euphorbiaceae) como contribuição para a taxonomia do gênero. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Brasil.
- SOARES, E. L. DE C. & MENTZ, L. A. (2007). O gênero *Brunfelsia* (Solanaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas Botânicas* 58: 245-262.
- SOARES-CORDEIRO, A. S., DRISCOLL, S. P., PELLNY, T. K., OLMOS, E., ARRABACA, M. C. & FOYER, C. H. (2009). Variations in the dorso-ventral organization of leaf structure and Kranz anatomy coordinate the control of photosynthesis and associated signalling at the whole leaf level in monocotyledonous species. *Plant, Cell & Environment* 32: 1833-1844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02043.x>
- STACE, C. A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant anatomy. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany* 4: 1-78.
- STENGLEIN, S. A. (2001). Características epidérmicas de la hoja de las especies medicinales del género *Solanum* L. (Solanaceae) de la Provincia Biogeográfica Pampeana. *Acta Farmacéutica Bonaerense* 20: 265-74.
- SUÁREZ, G. M., RUFFINO, A. M., ARIAS, M. E. & ALBORNOZ, P. L. (2004). Anatomía de hoja, fruto y semilla de *Cupania vernalis* (Sapindaceae), especie de importancia en frugivoría. *Lilloa* 41: 57-69.
- TANGUCHI, M. & COUSINS, A. B. (2018). Significance of C4 leaf structure at the tissue and cellular levels. En Adams III W. W. & I. Terashima. *The leaf: a platform for performing photosynthesis*, pp. 255-279. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-93594-2\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-93594-2_9)
- TAVARES, R. D. P. (2012). Morfoanatomia foliar de espécies de *Brunfelsia* L. do Sul do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil. Disponible en <https://repositorio.ufsc.br/bitstream/handle/123456789/94395/287930.pdf?sequence=1>
- THEOBALD, W. L., KRAHULIK, J. L. & ROLLINS, R. C. (1980). Trichome description and classification. En METCALFE, C. R. & L. CHALK (eds.), *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. I, pp. 40-53. Clarendon Press, Oxford.
- TERTULIANO, M. F. & FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. (1993). Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. *New Phytologist* 123: 741-498. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03785.x>
- THADEO, M., AZEVEDO, A. A. & MEIRA, R. M. (2014). Foliar anatomy of neotropical Salicaceae: potentially useful characters for taxonomy. *Plant Systematics and Evolution*. 300: 2073-2089. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1037-5>
- TEIXEIRA, S. P., MARINHO, C. R., & LEME, F. M. (2020). Structural diversity and distribution of laticifers. *Advances in Botanical Research* 93: 27-54. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2019.09.003>
- TÖLKE, E. D., LACCHIA, A. P. S., LIMA, E. A., DEMARCO, D., ASCENSÃO, L., & CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (2021). Secretory ducts in Anacardiaceae revisited: Updated concepts and new findings based on histochemical evidence. *South African Journal of Botany* 138: 394-405. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2021.01.012>
- TÖLKE, E. D., MEDINA, M. C., SOUTO, A. L., MARQUES, J. P. R., ALVES, G. G. N., GAMA, R. L., ET AL. (2022). Diversity and evolution of secretory structures in Sapindales. *Brazilian Journal of Botany* 45: 251-279.
- VILHALVA, D. A. A., CORTELAZZO, A. L., CARVALHO, M. A. M. & FIGUEIREDO-RIBEIRO R. C. L. (2011). Histochemistry and ultrastructure of *Campuloclinium chlorolepis* (Asteraceae) tuberous roots accumulating fructan: evidence of functions other than reserve carbohydrate. *Australian Journal of Botany* 59: 46-52. <https://doi.org/10.1071/BT10126>
- VITARELLI, N. C., RIINA, R., CARUZO, M., CORDEIRO, I., FUERTES-AGUILAR, J. & MEIRA, R. (2015). Foliar secretory structures in Crotonaceae (Euphorbiaceae): diversity, anatomy, and evolutionary significance. *American Journal of Botany* 102: 1-15. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500017>
- VÖFÉLY, R. V., GALLAGHER, J., PISANO, G. D., BARTLETT, M. & BRAYBROOK, S. A. (2019). Of puzzles and pavements: a quantitative exploration of leaf epidermal cell shape. *New Phytologist* 221: 540-552. <https://doi.org/10.1111/nph.15461>
- WAGNER, G. J. (1991). Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiology* 96: 675-679. <https://doi.org/10.1104/pp.96.3.675>
- WAGNER, G. J., WANG, E. & SHEPHERD, R. W. (2004). New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annals of Botany* 93: 3-11. <https://doi.org/10.1093/aob/mch011>
- WALKER, C. I., ZANETTI, G. D., CERON, C. S. & MANFRON, M. P. (2008). Morfoanatomia e Histoquímica das folhas de *Luehea divaricata* Mart. *Latin American Journal of Pharmacy* 27: 203.
- WERKER, E. (2000). Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research* 3: 1-35.

- WILKINSON, H. P. (1979). The plant surface (mainly leaf). En METCALFE, C. R. & L. CHALK (eds.), *Anatomy of the Dicotyledons*, Vol. I, pp. 97-165. Clarendon Press, Oxford.
- WICKREMASINGHE, B. K. L. & HERAT, T. R. (2006). A comparative wood anatomical study of the genus *Diospyros* L. (Ebenaceae) in Sri Lanka. Ceylon Journal of Science (Biological Sciences) 35: 115-136.
- ZANIN, A. & LONGHI-WAGNER, H. M. (2006). Sinopse do gênero *Andropogon* L. (Poaceae-Andropogoneae) no Brasil. Brazilian Journal of Botany 29: 289-299. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000200010>

**Anexo 1: Lista de especies estudiadas**

**Anacardiaceae**

*Lithrea molleoides* (Vell.) Engl. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Martín, Paraje Tres Cerros, 28-X-2012, *Medina et al. 254* (CTES).

**Asteraceae**

*Lessingianthus plantaginodes* (Less.) H. Rob. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Martín, Paraje Tres Cerros, 28-X-2012, *Medina et al. 252* (CTES).

*Verbesina sordescens* DC. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Mercedes, Ea. Las Delicias, 28°51'2"S 58°1'39"W, 03-IV-2001, *Tressens et al. 6665* (CTES).

**Cyperaceae**

*Fimbristylis complanata* (Retz.) Link. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Empedrado, Camping de Empedrado, 27°50'26"S 58°40'32"W, 14-III-2006, *López et al. 375* (CTES).

**Ebenaceae**

*Diospyros inconstans* Jacq. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Mercedes, Paso Picada, Laguna Iberá, Reserva Natural Provincial del Iberá, 29°2'6"S 57°51'55"W, 24-II-1989, *Tressens et al. 3560* (CTES).

**Eriocaulaceae**

*Eriocaulon magnum* Abbiatti. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Mercedes, Laguna Iberá, nacientes del Miriñay, 29°2'6"S 57°51'55"W, 04-IX-1997, *Ferrucci et al. 1237* (CTES).

**Euphorbiaceae**

*Croton gnaphalii* Baill. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Ituzaingó, Ea. El Rosario, aprox. 14 km E de Ituzaingó sobre ruta 12, 27°43'25"S 56°44'W, 24-V-1982, *Carnevali 5357* (CTES).

*Croton urucurana* Baill. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Mercedes, Ea. Rincón del Diablo, Laguna Itatí, isla Ombuzal, ca. 28°42'S 58°6'W, 03-XII-1998, *Arbo et al. 8233* (CTES).

*Sapium haematospermum* Muell. Arg. **ARGENTINA. Corrientes:** Ituzaingó, Laguna Isipó, 27°52'S 56°49'W, 15-XI-1976, *Arbo et al. 1469* (CTES).

*Sebastiania brasiliensis* Spreng. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Martín, Cnia. C. Pellegrini, antes del puente, 28°45'34"S 56°56'47"W, 04-IX-1997, *Ferrucci et al. 1247* (CTES).

**Fabaceae**

*Aeschynomene sensitiva* Sw. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Santo Tomé, Laguna Galarza, ruta 41, 28°12'29"S 56°13'41"W, 22-I-1981, *Carnevali 4558* (CTES).

*Holocalyx balansae* Micheli. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Concepción, Carambola, 28°21'31"S 58°1'56"W, 10-IX-1971, *Pedersen 9834* (CTES).

**Hydrophyllaceae**

*Hydrolea spinosa* L. var. *paraguayensis* (Chodat) L. J. Davenp. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Ituzaingó, Laguna Naranjito, 28°00'08"S 56°48'14"W, 19-I-2000, *Arbo et al. 8552* (CTES).

**Lauraceae**

*Ocotea puberula* (Rich.) Nees. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Miguel, 16 km NE de Loreto, 27°47'56"S 57°27'21"W, 09-XII-1985, *Cáceres et al. 313* (CTES).

**Meliaceae**

*Guarea macrophylla* Vahl subsp. *spiciflora* (A. Juss.) T. D. Penn. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Concepción, Carambola, 28°21'31"S 58°1'56"W, 10-IX-1971, *Pedersen 14069* (CTES).

*Trichilia catigua* A. Juss. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Miguel, Ea. Curuzú Laurel, 12 km NE de San Miguel, 27°47'56"S 57°27'21"W, 14-VI-1974, *Schinini et al.* 9674 (CTES).

#### Moraceae

*Sorocea sprucei* (Baill.) J. F. Macbr. **ARGENTINA. Corrientes:** Ituzaingó, Ea. San Pedro, 27°43'25"S 56°44' W, 12-XI-1976, *Arbo* 1168 (CTES).

#### Myrsinaceae

*Myrsine laetevirens* (Mez) Arechav. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Mercedes, Ea. Las Delicias, cercanías del arroyo Itá Corá, 28°51'42"S 58°12'39"W, 03-IV-2001, *Tressens et al.* 6659 (CTES).

#### Myrtaceae

*Eugenia uniflora* L. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Santo Tomé, Ea. San Lorenzo, 4 km N de Galarza, ruta 41, 28°4'S 56°39'W, 15-XI-1994, *Arbo et al.* 6197 (CTES).

*Hexachlamys edulis* (O. Berg) Kausel & D. Legrand. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Mercedes, Destacamento de la Reserva Nacional Iberá, 29°2'6"S 57°51'55"W, 05-IX-1997, *Ferrucci et al.* 1279 (CTES).

#### Onagraceae

*Ludwigia peruviana* (L.) H. Hara. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Concepción, Arroyo Carambola, 28°21'31"S 58°1'56"W, 02-VI-1977, *Ahumada et al.* 962 (CTES).

#### Passifloraceae

*Passiflora misera* Kunth. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Ituzaingó, Paraje Galarza, Camping privado, próximo a laguna, 28°5'37"S 56°44'15"W, 22-X-2015, *Vanni et al.* 4727 (CTES).

#### Poaceae

*Andropogon selloanus* (Hack.) Hack. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Ituzaingó, Ruta 12, 32 km W de Ituzaingó, 27°43'25"S 56°44'W, 14-IV-1974, *Krapovickas et al.* 25382 (CTES).

*Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. San Martín, 5 km N de Colonia Pellegrini, 28°63'48"S 57°14'77"W, 20-II-2015, *Vanni et al.* 4676 (CTES).

*Eragrostis bahiensis* Schrad. ex Schult. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Mercedes, Ruta 14, 37 km SW de Cnia. C. Pellegrini, 29°02'06"S 57°57'55"W, 05-XI-1973, *Schinini et al.* 7772 (CTES).

*Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Santo Tomé, Laguna Galarza, costa occidental, 28°03'86"S 56°44'48"W, 20-I-2000, *Arbo et al.* 8615 (CTES).

*Paspalum notatum* Flüggé. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Mercedes, Ea. Rincón del Diablo, Laguna Itatí, isla Ombuzal, 28°42'S 58°6'W, 03-XII-1998, *Arbo et al.* 8229 (CTES).

#### Polygonaceae

*Coccoloba paraguariensis* Lindau. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Santo Tomé, 27°19'52"S 58°30'W, 04-VII-1980, *Tressens et al.* 1051 (CTES).

#### Pontederiaceae

*Pontederia cordata* L. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Martín, 10 km NE de Cnia. C. Pellegrini, arrocera Drews, 28°45'34"S 56°56'47"W, 18-II-1976, *Krapovickas et al.* 29338 (CTES).

#### Rubiaceae

*Borreria schumannii* (Standl. ex Bacigalupo) E. L. Cabral & Sobrado. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Ituzaingó, 27°43'25"S 56°44'W, 15-XI-1976, *Arbo et al.* 1473 (CTES).

*Chomelia obtusa* Cham. & Schltld. **ARGENTINA. Corrientes:** Santo Tomé, Ea. San Lorenzo, 4 km N de Galarza, ruta 41, 28°12'29"S 56°13'41"W, 15-XI-1994, *Arbo et al.* 6205 (CTES).

*Guettarda uruguensis* Cham. & Schltl. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Ituzaingó, Ea. San Pedro, 27°43'25"S 56°44'W, 12-XI-1976, *Arbo et al. 1173* (CTES).

*Machaonia brasiliensis* (Hoffmanns. ex Humb.) Cham. & Schltl. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Miguel, Loreto, 27°47'56"S 57°27'21"W, 07-V-1945, *Huidobro 2206* (CTES).

#### Rutaceae

*Zanthoxylum fagara* (L.) Sarg. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Concepción, Estero Carambola, ca. 25 km SE de Concepción, puesto Pedersen, 17-V-1974, *Schulz 18834* (CTES).

#### Salicaceae

*Casearia sylvestris* Sw. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Concepción, Ea. Yatay Cora, 50 km NE de Chavarría, aprox. 2 km NE del casco, 28°21'31"S 58°1'56"W, 23-X-1996, *Arbo et al. 6745* (CTES).

*Xylosma venosa* N. E. Br. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Ituzaingó, Ea. Santa Rita, 27°3'S 56°4'W, 16-II-1991, *Tressens et al. 3956* (CTES).

#### Sapindaceae

*Cupania vernalis* Cambess. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Ituzaingó, Ea. San Pedro, 27°45'S 56°52'W, 12-XI-1976, *Arbo et al. 1165* (CTES).

#### Sapotaceae

*Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Concepción, Ea. Yatay Cora, 50 km NE de Chavarría, aprox. 2 km NE del casco, 28°21'31S 58°1'56"W, 23-X-1996, *Arbo et al. 6761* (CTES).

*Chrysophyllum marginatum* (Hook. & Arn.) Radlk. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Miguel, Laguna Po, 27°47'56"S 57°27'21"W, 24-II-1976, *Neiff 292* (CTES).

#### Solanaceae

*Brunfelsia australis* Benth. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Miguel, Ea. Curupayty, 12 km NE de San Miguel, 27°47'56"S 57°27'21"W, 03-III-1990, *Vanni et al. 1660* (CTES).

*Solanum sublobatum* Willd. ex Roem. & Schult. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Roque, Ea. Caaguazú, 11 km NE de Chavarría, camino a Tacuaritas. Arroyo aprox. 2 km al SW del casco, 28°43'34"S 58°40'32"W, 24-X-1996, *Arbo et al. 6817* (CTES).

#### Tiliaceae

*Luehea divaricata* Mart. **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. Mercedes, Paso Picada, laguna Iberá, Reserva Natural Provincial del Iberá, 29°2'6"S 57°51'55"W, 24-II-1989, *Tressens et al. 3584* (CTES).



**Anexo 2: Matriz de datos empleada para el análisis de agrupamiento (UPGMA)**

Fabaceae	<i>Aeschynomene sensitiva</i>	2	1	0	0	0	1	2	0	5	0	2	0	1	3	1	0	1	0
Poaceae	<i>Andropogon selloanus</i>	0	1	0	0	0	1	1	3	4	0	1	2	1	1	1	0	0	6
Poaceae	<i>Axonopus compressus</i>	0	0	0	0	0	0	1	3	4	0	1	2	1	1	1	0	0	2
Solanaceae	<i>Brunfelsia australis</i>	0	2	0	0	2	0	4	2	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	3	1	2
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	0	2	2	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3
Euphorbiaceae	<i>Croton urucurana</i>	0	0	0	0	1	2	6	0	1	1	0	3	0	0	1	1	1	4
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i>	2	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	1	1	1	2	1	1
Ebenaceae	<i>Diospyros inconstans</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
Poaceae	<i>Eragrostis bahiensis</i>	2	1	1	2	1	1	1	3	4	1	1	2	1	1	1	0	0	8
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	4	1	3
Cyperaceae	<i>Fimbristylis complanata</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	4	0	1	2	1	3	0	0	0	5
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> subsp. <i>spicaeflora</i>	2	0	1	0	1	2	0	3	2	0	3	0	1	2	0	0	0	1
Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	3	1	1
Hydrophyllaceae	<i>Hydrolea spinosa</i> var. <i>paraguayensis</i>	0	0	1	0	1	0	8	2	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0
Poaceae	<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	4	0	2	2	3	0	0	0	0	2
Asteraceae	<i>Lessingianthus plantaginodes</i>	1	0	1	0	2	0	4	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	7
Asteraceae	<i>Lithrea molleoides</i>	2	0	1	2	1	0	0	0	2	0	0	0	2	3	0	4	1	2
Tiliaceae	<i>Luehea divaricata</i>	0	0	1	0	1	0	5	3	0	1	1	1	0	0	0	2	1	2
Myrsinaceae	<i>Myrsine laetevirens</i>	1	1	2	1	2	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i>	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	2	1	1
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	1	2	1	0	1	0	0	2
Pontederiaceae	<i>Pontederia cordata</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	1	0
Moraceae	<i>Sorocea sprucei</i>	2	0	1	0	1	0	4	3	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i>	1	0	1	1	1	0	7	3	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i>	1	2	1	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	1	0