

# Anatomía foliar en plantas de saladares mediterráneos costeros : Dicotiledóneas

Autor(en): **Andrés, Isabel Mateu**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany**

Band (Jahr): **44 (1989)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-879620>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Anatomía foliar en plantas de saladares mediterráneos costeros. Dicotiledóneas.

ISABEL MATEU ANDRÉS

## RESUMEN

MATEU ANDRÉS, I. (1989). Anatomía foliar en plantas de saladares mediterráneos costeros. Dicotiledóneas. *Candollea* 44: 435-452. En español, resúmenes en español e inglés.

Se estudia la estructura anatómica de las hojas de 18 táxones de Dicotiledóneas de saladares mediterráneos costeros, de las que once se describen por primera vez. Se analizan los diferentes mecanismos de adaptación al medio, resultando que estas plantas se caracterizan por poseer un número de estomas muy bajo, que además carecen de estructuras protectoras, elevado número de capas de células de clorénquima, escasez de tejidos mecánicos y tricomas. Otras adaptaciones se combinan de distintas formas. Según esto, se pueden distinguir dos grupos principales de plantas, uno de hojas crasas, con P.A. asociado a clorénquimas indiferenciados y células epidérmicas grandes de cutícula gruesa, mientras el segundo presenta glándulas excretoras de sal y epidermis con pared celular externa gruesa y cutícula delgada. Otras adaptaciones como la disposición equifacial del P.E. o la estructura Kranz, son poco frecuentes, y se combinan de diversas formas.

## ABSTRACT

MATEU ANDRÉS, I. (1989). Leaf anatomy of plants from costal mediterranean salt-marshes. Dicotyledons. *Candollea* 44: 435-452. In Spanish, Spanish and English abstracts.

Different anatomical aspects are studied on 18 taxa from mediterranean salt marshes. Eleven of them are studied for the first time. Distinct adaptative mechanisms to environment are analyzed, and as a result, the reduced stomatal number without protective structures, and chlorenchymas with two or more cell layers, are constant; trichoms and mechanical tissues are also very scarce. Adaptations forming two different groups are presented: the first one characterized by succulence, with indifferntiated chlorenchymas and enlarged epidermal cells with gross cuticles; the second one with salt secretion glands, epidermal cells with gross external walls and thin cuticle. There are occasionally foliar structures or different combinations as adaptations.

## Introducción

Las condiciones ecológicas tan particularmente duras en que viven las plantas de saladares, debido al fuerte déficit hídrico producido por las elevadas concentraciones de sales en el suelo, a la sequedad atmosférica y la gran irradiación solar directa, unido a la enorme capacidad de reflexión de estos suelos y la deficiencia de nitrógeno, hace que estas plantas hayan de proveerse de mecanismos fisiológicos y anatómicos que les permitan vivir en estos medios. Dichos mecanismos fueron explicados por SCHIMPER (1898) en su teoría de la "sequedad fisiológica", que más recientemente ha modificado VIEIRA DA SILVA (1977) en su teoría de la "salinidad fisiológica". El resultado es un xerofitismo similar, tanto anatómica como fisiológicamente, al de las plantas sometidas a los efectos de la sequedad o el hielo (HAMZA, 1980), si bien más acentuado en las plantas de saladares. Los mecanismos fisiológicos de las plantas halófitas, han sido descritos con detalle por autores

como HAMZA (1980) y FLOWERS & al. (1977). En los últimos años se han descubierto aspectos bioquímicos de plantas halófitas asociados con su resistencia a la elevada concentración de sales del medio (HARBORNE, 1982).

Aunque es bien sabido que las plantas halófitas, al igual que muchas xerófitas, presentan parénquimas reservantes de agua y glándulas excretoras de sal (FAHN, 1978; POLYAKOFF-MAYBER & GALE, 1975; SHIELDS, 1951; WAISEL, 1972) no existen trabajos en los que se comparen las adaptaciones anatómicas de plantas halófitas, similares a los que se han realizado sobre plantas que viven en otros medios (KUMMEROW, 1973; PYYKÖ, 1979; SHIELDS, 1951), exceptuando trabajos que tratan de establecer la relación que existe entre la anatomía de una planta y el contenido en sales del suelo, pero aún en éste aspecto los resultados son fragmentarios dada la multiplicidad de respuestas que pueden dar las plantas (POLYAKOFF-MAYBER & GALE, 1975).

Por otra parte, en los saladares podemos encontrar diferentes grados de salinidad que se reflejan en comunidades vegetales distintas, y plantas muy diversas en cuanto a su tolerancia o apetencia por las sales del suelo. Así, junto a halófitas verdaderas, existen plantas que simplemente toleran la presencia de sales (RANWELL, 1972; WAISEL, 1972), por lo que, de acuerdo con ST. OMER & SCHLESINGER (1980a), "no es posible dar generalizaciones definitivas sobre las respuestas anatómicas a la sobrecarga de salinidad".

En este trabajo nos proponemos el estudio comparativo de la estructura anatómica de las hojas de Dicotiledóneas que viven en saladares mediterráneos costeros, a fin de conocer y comparar dichas adaptaciones. Para ello, se han tomado 18 táxones, y se ha escogido la hoja, por ser el órgano más plástico de la planta y, por tanto, el que mejor refleja los cambios producidos por adaptación al medio; en aquellos casos en que por reducción de las hojas, los tallos han adoptado su función, se estudiarán éstos. Por otra parte, este trabajo se propone incluir plantas con diferentes grados de preferencia por la sal, a fin de conocer si existen diferencias cualitativas o cuantitativas en las adaptaciones de que se proveen las plantas que habitan los saladares. Por todo ello, se ha tomado un número de táxones representativo a fin de realizar un muestreo estadístico sobre las adaptaciones que se pueden encontrar.

### Material y métodos

La recolección de ejemplares de los distintos táxones estudiados, se ha realizado prospectando saladares situados en la costa mediterránea valenciana, a una distancia máxima de 75 Km., desde la Dehesa del Saler (Valencia), zona más meridional, hasta el Aeroclub de Castellón (Castellón), zona más septentrional. En ellas la pluviosidad media anual es de 424 mm., las temperaturas medias oscilan entre los 3°C de mínima y los 24.5°C de máxima (ELIAS CASTILLO & RUIZ BELTRAN, 1977). Los suelos son arenosos en su zona superficial y limosos en el subsuelo, con pequeñas cantidades de arcillas en ambos; los valores de pH varían entre 7.9 y 8.6, el contenido en nitrógeno de 0.009-0.03%, el contenido en sodio es de hasta 20.75 meq./100 gr. en la zona superficial y de 63, 56 meq./100 gr. en el subsuelo, en las dos zonas señaladas, respectivamente (COSTA & BOIRA, 1981; SANCHIS, 1983).

El estudio anatómico se realizó sobre material fresco, para lo cual se tomaron varias hojas maduras de cada taxon; cuando la lámina era muy extensa se tomó una parte que comprendía el nervio medio. Los cortes se obtuvieron con microtomo de congelación Reichert, y fueron teñidos con Safranina según la técnica habitual (JOHANSEN, 1940). Las preparaciones se conservan en el Departamento de Biología Vegetal (Botánica, Fac. C. Biológicas) de la Universidad de Valencia.

El recuento de estomas se hizo extrayendo la epidermis de haz y envés por separado, de cinco hojas igualmente maduras tomadas al azar con distinta situación en la planta. En el caso de hojas cuyo tamaño lo permitía, los recuentos se hicieron sobre diferentes zonas de la lámina. Las cifras, que se dan en la Tabla 1, corresponden al valor medio así obtenido.

Los dibujos se realizaron con ayuda de un microscopio Zeiss II con cámara clara incorporada, y las medidas se tomaron en el mismo microscopio con ocular micrométrico.

La relación de los táxones estudiados sigue siempre el orden de Flora Europaea (TUTIN & al., 1964) que es el siguiente:

<i>Sarcocornia fruticosa</i> (L.) Scott .....	<i>Chenopodiaceae</i>
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (Moris.) Moris .....	<i>Chenopodiaceae</i>
<i>Salicornia ramosissima</i> Wodds. ....	<i>Chenopodiaceae</i>
<i>Halimione portulacoides</i> (L.) Aellen .....	<i>Chenopodiaceae</i>
<i>Atriplex halimus</i> L. ....	<i>Chenopodiaceae</i>
<i>Suaeda vera</i> Gruelin in L. ....	<i>Chenopodiaceae</i>
<i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort .....	<i>Chenopodiaceae</i>
<i>Spergularia media</i> (L.) Presl. ....	<i>Caryophyllaceae</i>
<i>Spergularia bocconii</i> (Scheele) Ascherson & Graebner .....	<i>Caryophyllaceae</i>
<i>Coronopus didymus</i> (L.) Sm. ....	<i>Cruciferae</i>
<i>Frankenia laevis</i> L. ....	<i>Frankeniaceae</i>
<i>Frankenia pulverulenta</i> L. ....	<i>Frankeniaceae</i>
<i>Limonium vulgare</i> Miller .....	<i>Plumbaginaceae</i>
<i>Limonium oleifolium</i> Miller .....	<i>Plumbaginaceae</i>
<i>Plantago crassifolia</i> Forsskål .....	<i>Plantaginaceae</i>
<i>Plantago coronopus</i> L. ....	<i>Plantaginaceae</i>
<i>Inula crithmoides</i> L. ....	<i>Compositae</i>
<i>Sonchus maritimus</i> L. ....	<i>Compositae</i>

Los resultados se resumen en la Tabla 2. Para interpretarlos mejor se ha construido una tabla de datos (Tabla 3) en la que se disponen en columnas las que pueden considerarse como adaptaciones al medio salino. Para elaborar la relación de adaptaciones, se han tenido en cuenta los datos obtenidos por otros autores (KUMMEROW, 1973; PYYKÖ, 1979; SHIELDS, 1951) en plantas de medios distintos. En lo que se refiere a los estomas, solamente se ha considerado su situación hundida o superficial puesto que los datos cuantitativos son incompletos ya que no han sido recontados en todos los táxones.

Para establecer una comparación cuantitativa relativa al número de adaptaciones que presenta cada taxon estudiado, se ha dado el valor 2 a aquellos caracteres que en la Tabla 3 se representan con ++ y G (cutícula > 5 µm), 1 a +, H (estomas hundidos), T o E (tricomas), M (cutícula de 3-5 µm), P, P.V. o E (disposición de los parénquimas), y E., Escl. o C (tejidos mecánicos), y 0 a los que se representan con —, D (cutícula < 2.5 µm) y D.V. (parénquimas clorofílicos en disposición dorsiventral). Puesto que el número de estomas es siempre bajo, aquellos táxones en que no se recontaron se les ha dado el valor 1, y no se tiene en cuenta la diferencia numérica entre haz y envés, porque no hay datos comparativos.

Posteriormente, se elaboró una matriz lógica (Tabla 4), en la que las especies ocupan las filas (18) en el mismo orden en que se han relacionado más arriba, y los caracteres estudiados ocupan las columnas (18) en el siguiente orden:

1. estomas hundidos.
2. células epidérmicas > 15 µm.
3. cutícula < 2.5 µm.
4. cutícula de 3-5 µm.
5. cutícula > 5 µm.
6. pared celular externa > 3µm.
7. presencia de glándulas.
8. recubrimiento denso de tricomas en haz y envés.
9. idem, solo en envés.
10. grosor de la lámina > 500µm.
11. hoja revoluta.
12. parénquima acuífero.
13. parénquima clorofílico perivascular (Kranz).
14. parénquima en empalizada adaxial y abaxial.
15. parénquima en empalizada y lagunar en disposición dorsiventral.



	Haz	Envés
<i>Sarcocornia fruticosa</i> .....	32.6	
<i>Arthrocnemum glaucum</i> .....	98.2	
<i>Salicornia ramosissima</i> .....	51	
<i>Suaeda vera</i> .....	58	46
<i>Suaeda maritima</i> .....	32.4	46
<i>Spergularia media</i> .....	55	43.5
<i>Spergularia bocconii</i> .....	92	64.5
<i>Limonium vulgare</i> .....	81	48
<i>Limonium oleifolium</i> .....	43	49
<i>Plantago crassifolia</i> .....	72	81.5
<i>Inula crithmoides</i> .....	46	37
<i>Sonchus maritimus</i> .....	0	170

Tabla 1. — Número de estomas/mm<sup>2</sup>.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
3	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
4	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
5	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
6	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
7	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
8	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
9	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
10	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
11	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0
12	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
13	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
14	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
15	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
16	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
17	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
18	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0

Tabla 4. — Matriz lógica de los datos.

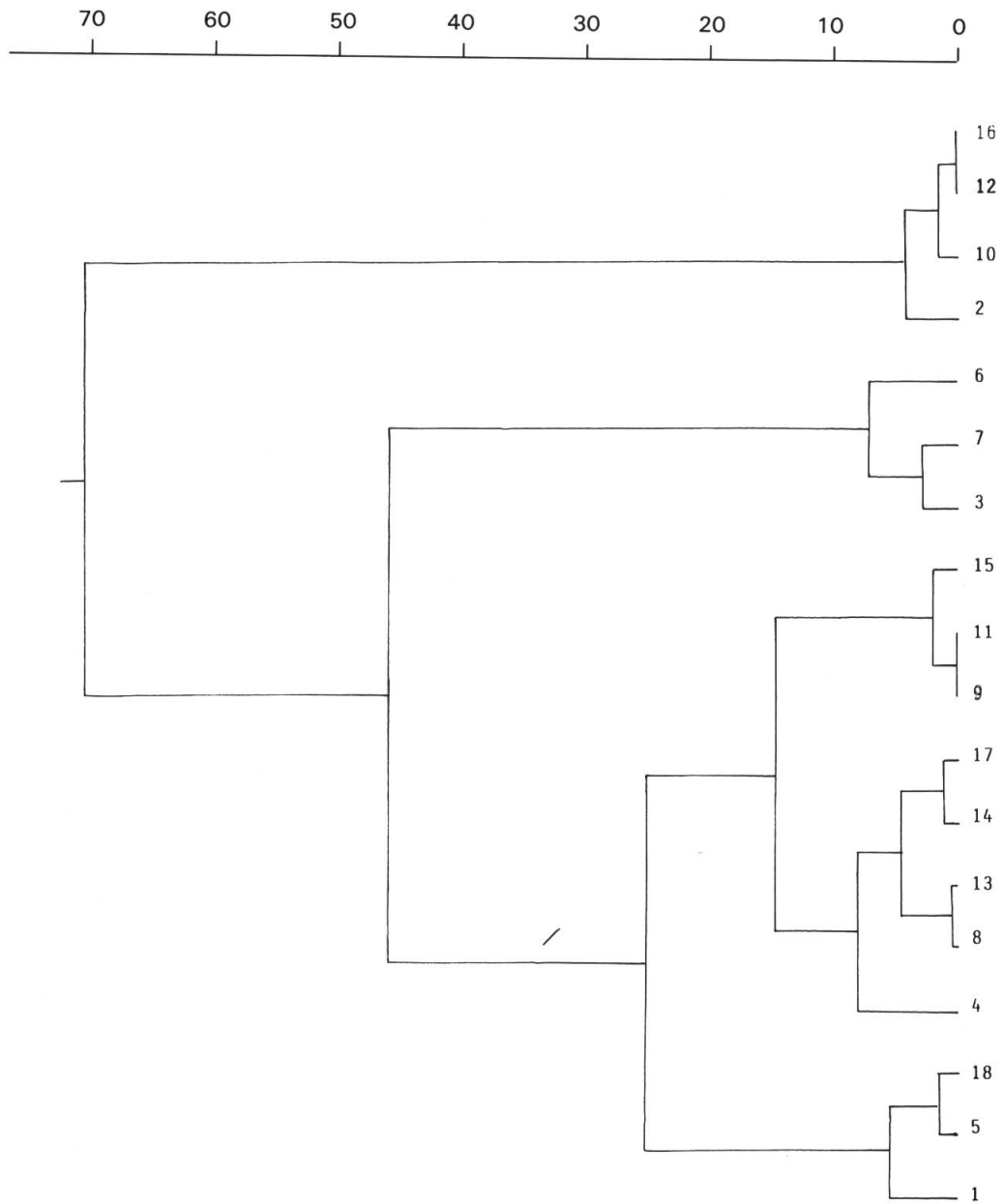
	Grosor de la lámina	Epidermis										Potencia del parénquima clorofítico indiferenciado	Número de capas de clorénquima	Potencia del parénquima en empalizada	Potencia del parénquima lagunar	Potencia del parénquima acuífero
		Células		Cutícula	Paredes		Tricomas									
		Haz	Envés		Externa	Interna	Tipo de tricomas	Haz	Envés							
<i>Sarcocornia fruticosa</i> .....	2300	40	40	5	6.5	2	—	32.6	—	—	2-3	300-400	—	500-600		
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	2500	35	35	7-8	2.5	1.5	—	98.2	—	—	2-3	170-230	—	700-870		
<i>Salicornia ramosissima</i> .....	1800	30	30	3	5	2.5	—	51	—	—	2-3	200-300	—	500-550		
<i>Halimione portulacoides</i> .....	600	13	13	.	3.5	3	T.V.	—	—	—	2	—	—	350-400		
<i>Atriplex halimus</i> .....	300	15	20	2.5	3	2.5	T.V.	—	—	—	2	—	—	80-180		
<i>Suaeda vera</i> .....	1100	40	40	3	7-8	3.5	—	58	46	—	1-v.	—	—	500-800		
<i>Suaeda maritima</i> .....	900	40	40	3	5-6	2.5	—	32.4	21	—	2	—	—	400-500		
<i>Spergularia media</i> .....	1150	25	40	1.3	4-5	2.5	—	55	43.5	—	2	—	—	700-800		
<i>Spergularia bocconii</i> .....	600	35	40	2	5-9	2.5	Gl.	92	64.5	—	v.	—	—	300-400		
<i>Coronopus didymus</i> .....	370	30	30	2	3-5	1.5	Gl.	—	—	—	1-3	80-100	—	—		
<i>Frankenia laevis</i> .....	180	27	27	2.5	5-7	2.5	Ps-Gl.	—	—	—	1-2	50-70	—	—		
<i>Frankenia pulverulenta</i> .....	250	20	20	2	5	2.5	Ps-Gl.	—	—	—	2	80	—	—		
<i>Limonium vulgare</i> .....	400	25	25	2	3-4	1.5-2	Gl.	81	48	—	2-3	130-150	—	—		
<i>Limonium oleifolium</i> .....	300	25	30	3	4-5	2.5	Gl.	43	49	—	2-3	50	—	—		
<i>Plantago crassifolia</i> .....	1000	40	40	3	7	3-4	Gl.	72	81.5	—	1-2	—	—	500		
<i>Plantago coronopus</i> .....	950	28	28	2	5-7	3	Gl.	—	—	—	2-3	200	—	—		
<i>Inula crithmoides</i> .....	1700	20	20	3	2-3	1.5	—	46	37	—	2	—	—	650		
<i>Sonchus maritimus</i> .....	150	30	30	2	2	1.5	—	0	170	—	3-6	60-70	—	—		

Tabla 2. — Resumen de los datos. Tipo de tricomas: Gl. glándula; Ps pelo simple; T.V. tricoma vesiculoso. Número de capas de células de clorénquima: vienen indicadas con número, v. significa varias. Las medidas se expresan siempre en µm; — significa falta de caracter, . ausencia de dato.

	Nº de estomas	Situación de los estomas	Nº estomas en haz/envés	Glándulas	Recubrimiento de tricomas	Células epidérmicas (mayores de 15 µm)	Cutícula	Pared celular externa (mayor de 3 µm)	Lamina gruesa (mayor de 500µm)	Hoja revoluta	Parénquima acuifero	Disposición P.E.	Nº de capas de colénquima (mayor de 2)	Tejidos mecánicos	Abundancia de tejidos mecánicos	Total de adaptaciones
<i>Sarcocornia fruticosa</i> .....	+	H	=	—	—	+	G	+	+	—	+	P	+	E./Escl.	+	13
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	+	H	=	—	—	+	G	—	+	—	+	P	+	Escl.	+	11
<i>Salicornia ramosissima</i> .....	+	S	=	—	—	—	M	+	+	—	+	P	+	—	—	9
<i>Halimione portulacoides</i> .....	—	S	—	+	T	—	D	—	—	—	+	P	+	—	—	6
<i>Atriplex halimus</i> .....	—	H	—	+	T	—	D	—	—	—	+	P.V.	+	—	—	6
<i>Suaeda vera</i> .....	+	S	=	—	—	+	M	+	+	—	+	P	+	—	—	9
<i>Suaeda maritima</i> .....	+	H	>	—	—	+	M	+	+	—	+	P	+	—	—	10
<i>Spergularia media</i> .....	+	S	>	—	—	+	D	+	+	—	+	P	+	—	—	8
<i>Spergularia boconii</i> .....	+	S	>	—	—	+	D	+	+	—	+	P	+	—	—	8
<i>Coronopus didymus</i> .....	—	H	—	+	—	+	D	+	+	—	—	E	+	—	—	7
<i>Frankenia laevis</i> .....	—	S	—	+	E	—	D	—	—	+	—	D.V.	+	C	+	7
<i>Frankenia pulverulenta</i> .....	—	H	—	+	E	—	D	—	—	+	—	D.V.	+	—	—	6
<i>Limonium vulgare</i> .....	+	S	>	+	—	—	D	+	—	—	—	D.V.	+	—	—	4
<i>Limonium oleifolium</i> .....	+	S	=	+	—	—	M	+	—	—	—	D.V.	+	E./Escl.	+	8
<i>Plantago coronopus</i> .....	—	S	—	+	—	—	D	+	+	—	—	D.V.	+	C	+	6
<i>Plantago crassifolia</i> .....	+	S	=	+	—	—	M	+	+	—	+	P	+	—	—	9
<i>Inula crithmoides</i> .....	+	S	>	—	—	—	M	+	+	—	+	P	+	—	—	7
<i>Sonchus maritimus</i> .....	+	H	>	—	—	—	D	—	+	—	—	E	+	—	—	4

Tabla 3. — Adaptaciones al medio salino.

Número de estomas: — ausencia de datos; + número bajo; + + número muy bajo; > mayor en haz; < menor en haz; = igual en haz que en envés. Situación de estomas: H hundidos; S superficiales. Recubrimiento de tricomas: — ausencia de carácter; E recubrimiento en envés; T recubrimiento total. Cutícula: D ≤ 2.5 µm; M 3-5 µm; G > 5 µm. Disposición: P.E. parénquima en empalizada; D.V. dorsiventral; E. equilateral; P periférico; P.V. Kranz. Tejidos mecánicos: C colénquima; E esclerenquima; Escl. esclereidas. En el resto de las columnas donde aparecen los signos +, ó, —, indican presencia o ausencia del carácter, respectivamente.



16. parénquima clorofílico indiferenciado.
17. presencia de colénquima.
18. presencia de esclerénquima.

A esta matriz le fue aplicado un análisis de agrupamiento (clustering) (ORLOCI, 1978; ROUX, 1985; SNEATH & SOKAL, 1973) de construcción ascendente jerárquica a partir de la suma de distancias euclídeas, por encadenamiento de suma de cuadrados, realizado mediante los programas DISTANZE y CLUSSA (LAGONEGRO & FEOLI, 1985), para observar como se agrupan los caracteres estudiados.

### Resultados. I. Descripciones anatómicas

#### **Sarcocornia fruticosa** (L.) Scott. (fig. 1)

Tallo articulado, cilíndrico, de sección circular. Epidermis monostrata de 40  $\mu\text{m}$  y cutícula de 5  $\mu\text{m}$ , con pared tangencial externa notablemente más gruesa (6.5  $\mu\text{m}$ ) que la interna (2  $\mu\text{m}$ ); carece de tricomas; estomas (32.6  $\text{mm}^2$ ) hundidos. Mesófilo radial, de parénquima asimilable al tipo en empalizada de 300-400  $\mu\text{m}$ , compuesto por 2-3 capas de células alargadas en sentido radial y gran contenido en clorofila, sin espacios intercelulares; interiormente a él hay un parénquima con menor contenido clorofílico, de células redondeadas y abundantes espacios intercelulares, de 500-600  $\mu\text{m}$  de radio, ambos almacenadores de agua (FAHN & ARZEE, 1959). Cilindro central rodeado por endodermis y periciclo, con abundante parénquima de transfusión; en el parénquima se encuentran otros haces colaterales abiertos y traqueidas (FAHN & ARZEE, 1959). Alrededor de los haces vasculares (h.v.) centrales y exteriormente a la endodermis, hay esclerénquima de fibras y esclereidas.

#### **Arthrocnemum macrostachyum** (Moric.) Moris (fig. 2)

Tallo articulado cilíndrico, de sección circular. Células epidérmicas de 35  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 7-8  $\mu\text{m}$  y paredes celulares de espesor similar, 2.5  $\mu\text{m}$  la externa y 1.5  $\mu\text{m}$  la interna; estomas hundidos (98.2 / $\text{mm}^2$ ). Mesófilo radial, de parénquima asimilador en empalizada (170-230  $\mu\text{m}$ ), situado periféricamente, compuesto por 2-4 capas de células radialmente alargadas, de forma irregular y sin espacios entre ellas; el resto del mesófilo lo ocupa un parénquima de bajo contenido clorofílico, con células grandes, redondeadas o rectangulares, que disminuyen su tamaño hacia el centro, ambos son reservantes de agua. Cilindro central rodeado de endodermis y periciclo, que contiene varios haces vasculares colaterales abiertos y parénquima medular; en el cortex se encuentran otros h.v. menores. Esclereidas muy abundantes en el parénquima asimilador.

#### **Salicornia ramosissima** Woods (fig. 3)

Tallo de sección circular. Células epidérmicas de 35  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 3  $\mu\text{m}$  y paredes celulares de 5  $\mu\text{m}$  la exterior y 2.5  $\mu\text{m}$  la interior; estomas superficiales. Al igual que en los anteriores, mesófilo radial con parénquima en empalizada (200-250  $\mu\text{m}$ ) periférico, de 2-3 capas de células alargadas en sentido radial; el parénquima central (500-550  $\mu\text{m}$ ) está constituido por células más o menos rectangulares o redondeadas, que disminuyen en tamaño hacia el interior. El cilindro central carece de endodermis; haces vasculares externos situados preferentemente en la zona limítrofe entre los dos parénquimas corticales.

#### **Halimione portulacoides** (L.) Allen (fig. 4)

Hoja de sección aplanada de unas 600  $\mu\text{m}$  de espesor. Células epidérmicas de 13  $\mu\text{m}$  cuyas paredes celulares externas e internas son similares en grosor (3.5 y 3  $\mu\text{m}$ , respectivamente); toda la superficie esta cubierta de pelos vesiculosos, excretores de sal (FAHN, 1978; METCALFE & CHALK, 1950); estomas superficiales. Mesófilo equilateral indiferenciado (100-150  $\mu\text{m}$ ), con células de situación periférica pequeñas e irregulares, de mayor contenido clorofílico que el resto del

mesófilo, el cual está ocupado por un parénquima reservante de agua (300-400  $\mu\text{m}$ ), de células rectangulares y bajo contenido en clorofila que presentan abundantes drusas. Haces vasculares colaterales abiertos.

**Atriplex halimus** L. (fig. 5)

Sección aplanada de unas 300  $\mu\text{m}$  de espesor. Células epidérmicas de 15-20  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 2.5  $\mu\text{m}$ , y paredes celulares externa e interna de grosor similar (3 y 2.5  $\mu\text{m}$ , respectivamente); estomas hundidos; superficie cubierta de pelos vesiculosos. Hipodermis reservante de agua (FAHN, 1978; METCALFE & CHALK, 1950) uniseriada en el haz, con células bien ordenadas, mientras que en el envés hay varias capas de células irregularmente dispuestas y con espacios intercelulares. Mesófilo equilateral, con parénquima asimilador constituido por la vaina del haz y una capa de células pequeñas que se sitúan rodeándola externamente, de 120-140  $\mu\text{m}$  de grosor. Drusas abundantes en el parénquima clorofílico. Haces vasculares colaterales abiertos.

**Suaeda vera** Gruelin in L. (fig. 6)

Sección elíptica de 1.100  $\mu\text{m}$  de grosor. Epidermis monostrata cuyas células (40  $\mu\text{m}$ ) presentan cutícula delgada de 3  $\mu\text{m}$  y paredes celulares externas (7-8  $\mu\text{m}$ ) aproximadamente doble gruesas que las internas (3.5  $\mu\text{m}$ ); estomas superficiales, ligeramente más abundantes en el haz (58/ $\text{mm}^2$ ) que en el envés (46/ $\text{mm}^2$ ). Mesófilo equilateral de parénquima asimilador indiferenciado, si bien junto a la epidermis hay una o varias capas de células pequeñas y cargadas de clorofila (80-100  $\mu\text{m}$ ), el resto del mesófilo está ocupado por un parénquima almacenador de agua (500-800  $\mu\text{m}$ ) de células grandes, rectangulares, alargadas en sentido radial. Haces vasculares colaterales abiertos.

**Suaeda maritima** (L.) Dumort (fig. 7)

Hoja de sección elíptica, de 900  $\mu\text{m}$  de grosor aproximado. Epidermis muy similar a la de la especie anterior en todos sus aspectos, con células de 40  $\mu\text{m}$ , cutícula de 3  $\mu\text{m}$ , y paredes celulares de 5-6  $\mu\text{m}$  la externa y 2.5  $\mu\text{m}$  la interna; estomas hundidos, más abundantes en el haz (32.4/ $\text{mm}^2$ ) que en el envés (21/ $\text{mm}^2$ ). Mesófilo equilateral, con parénquima clorofílico (120-150  $\mu\text{m}$ ) indiferenciado periférico, de células rectangulares irregulares en tamaño; en situación central un parénquima acuífero (400-500  $\mu\text{m}$ ) de células también rectangulares y mayores en tamaño que las del anterior.

**Spergularia media** (L.) Presl. (fig. 8)

Sección elíptica de 1.150  $\mu\text{m}$  de espesor. Epidermis de 25-40  $\mu\text{m}$ , cuyas células tienen cutícula delgada (1.3  $\mu\text{m}$ ) y paredes celulares de 4-5  $\mu\text{m}$  la externa, y 2.5  $\mu\text{m}$  la interna; estomas superficiales, más abundantes en el haz (55/ $\text{mm}^2$ ) que en el envés (43.5/ $\text{mm}^2$ ). Mesófilo equilateral, con parénquima asimilador (100  $\mu\text{m}$ ) periférico, constituido por células irregularmente dispuestas, aunque a veces dan la impresión de cierta compacidad; parénquima acuífero (700-800  $\mu\text{m}$ ) de situación central, con células mayores hacia el centro.

**Spergularia bocconii** (Scheele) Ascherson & Graebner (fig. 9)

Hoja de sección elíptica, de 600  $\mu\text{m}$  de grosor. Epidermis de 35-40  $\mu\text{m}$ , cuya cutícula mide 2  $\mu\text{m}$ , las paredes celulares son muy diferentes en tamaño, mayor la externa (5-7  $\mu\text{m}$ ) que la interna (2  $\mu\text{m}$ ); tricomas glandulares pluricelulares uniseriados (METCALFE & CHALK, 1950), muy escasos; estomas más abundantes en haz (92/ $\text{mm}^2$ ) que en envés (64.5/ $\text{mm}^2$ ). Mesófilo equilateral, con parénquima clorofílico (80-100  $\mu\text{m}$ ) periférico, compuesto por varias capas de células pequeñas e irregulares; parénquima acuífero central de 300-400  $\mu\text{m}$ , con células mayores cuanto más internas.

**Coronopus didymus** (L.) Sm (fig. 10)

Sección aplanada de 350  $\mu\text{m}$  de grosor. Epidermis de 30  $\mu\text{m}$ , con cutícula delgada de 2  $\mu\text{m}$  y paredes celulares externas de 3-5  $\mu\text{m}$ , mientras que las internas son aproximadamente la mitad



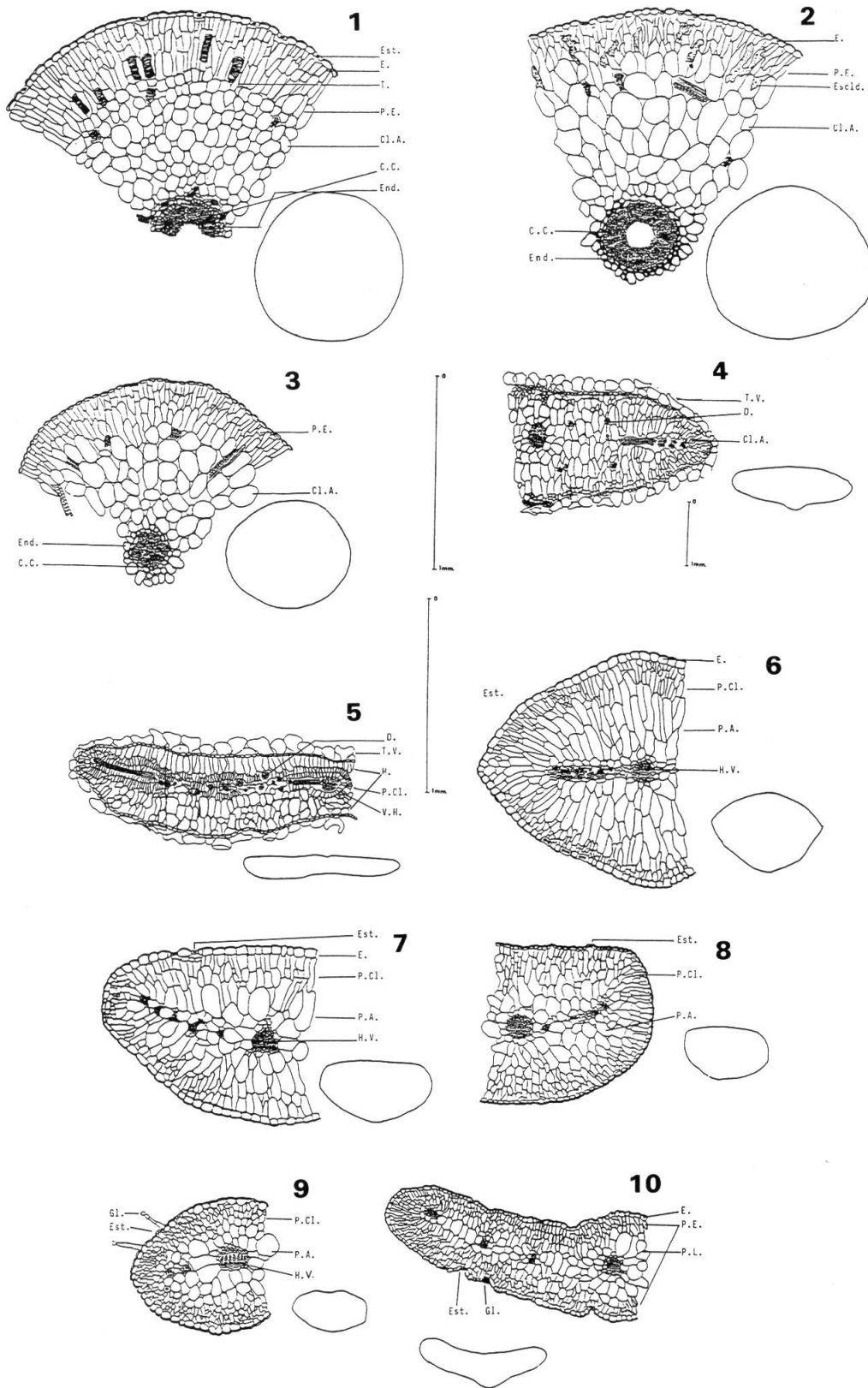


Fig. 1-10. — Estructura interna y esquema de la sección de los táxones estudiados. **1**, *Sarcocornia fruticosa*; **2**, *Arthrocnemum machrostachyum*; **3**, *Salicornia ramosissima*; **4**, *Halimione portulacoides*; **5**, *Atriplex halimus*; **6**, *Suaeda vera*; **7**, *S. maritima*; **8**, *Spergularia media*; **9**, *S. bocconii*; **10**, *Coronopus didymus*.

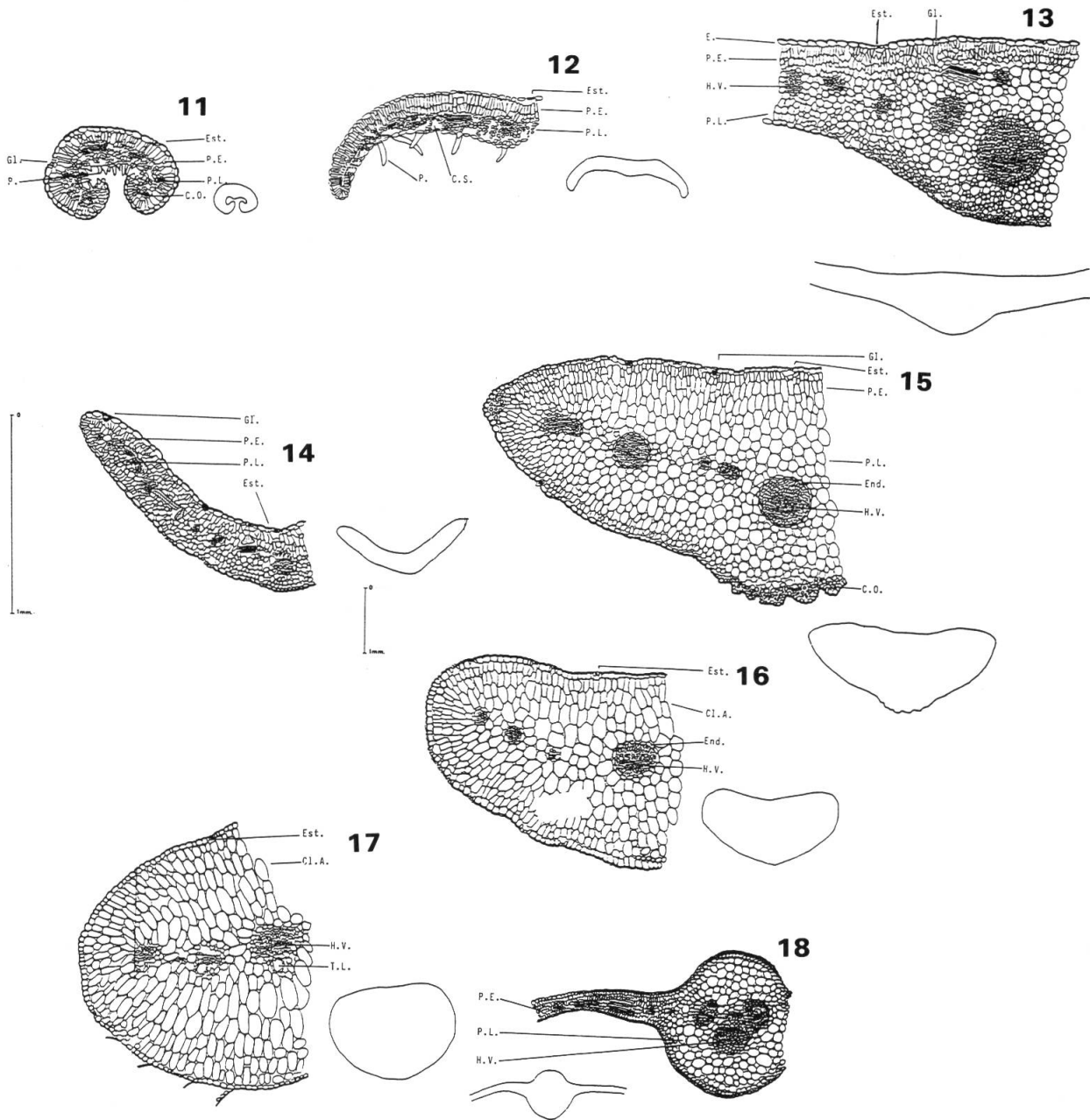


Fig. 11-18. Estructura interna y esquema de la sección de los táxones estudiados. 11, *Frankenia laevis*; 12, *F. pulverulenta*; 13, *Limonium vulgare*; 14, *L. oleifolium*; 15, *Plantago coronopus*; 16, *P. crassifolia*; 17, *Inula crithmoides*; 18, *Sonchus maritimus*.

La escala mayor se aplica a las secciones anatómicas, la pequeña a la forma de la sección.

Abreviaturas utilizadas.

**C.C.:** cilindro central; **Cl.A.:** clorénquima indiferenciado y reservante de agua; **CO.:** colénquima; **C.S.:** cámara subestomática; **D.:** drusas de oxalato; **E.:** epidermis; **End.:** endodermis; **Escl.:** esclereidas; **Est.:** estomas; **Gl.:** glándulas; **H.:** hipodermis; **M.:** mesófilo; **P.:** pelos simples; **P.A.:** parénquima acuífero; **P.E.:** parénquima en empalizada; **P.L.:** parénquima lagunar; **P.Cl.:** parénquima clorofílico; **T.:** traqueidas; **T.L.:** tubos laticíferos; **T.V.:** tricomas vesiculosos.

de gruesas (1.5-2  $\mu\text{m}$ ); con glándulas, poco abundantes. Mesófilo de simetría equifacial, con parénquima en empalizada bien estructurado, situado adaxial y abaxialmente, de una a tres capas de células según las zonas, que suponen 80-100  $\mu\text{m}$  de espesor; en el centro de la lamina parénquima lagunar de unas 200  $\mu\text{m}$ .

**Frankenia laevis** L. (fig. 11)

Sección aplanada de unas 180  $\mu\text{m}$ , con bordes revolutos. Epidermis de 27  $\mu\text{m}$ , con cutícula fina de 2.5  $\mu\text{m}$ , las paredes celulares externas tienen un grosor (5-9  $\mu\text{m}$ ) al menos doble que las internas (2.5  $\mu\text{m}$ ); glándulas pluricelulares hundidas en el haz, mientras que el envés está cubierto de pelos unicelulares; estomas superficiales. Mesófilo de simetría dorsiventral, en el que se encuentran los dos parénquimas típicos de la hoja bien diferenciados (METCALFE & CHALK, 1950; SHIELDS, 1951), el parénquima en empalizada, situado en el haz, con una o dos filas de células y un espesor de 50-70  $\mu\text{m}$ , hacia el envés el parénquima lagunar, de 60-80  $\mu\text{m}$ , con abundantes espacios intercelulares y cámaras subestomáticas; junto a los haces vasculares se sitúan pequeños haces de fibras colenquimáticas.

**Frankenia pulverulenta** L. (fig. 12)

Hoja de sección aplanada, con unas 250  $\mu\text{m}$  de grosor y bordes solo ligeramente curvados inferiormente. Epidermis de 20  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 2  $\mu\text{m}$ , y paredes celulares de 5  $\mu\text{m}$  la externa y 2.5  $\mu\text{m}$  la interna; pelos unicelulares abundantes en el envés; estomas hundidos. Mesófilo de simetría dorsiventral, con parénquima en empalizada (80  $\mu\text{m}$ ) adaxial, formado por dos filas de células rectangulares de eje mayor perpendicular a la superficie; abaxialmente se sitúa el parénquima esponjoso de pequeñas células redondeadas, con abundantes espacios intercelulares y grandes cámaras subestomáticas.

**Limonium vulgare** Miller (fig. 13)

Sección aplanada de una 400  $\mu\text{m}$  de espesor. Epidermis de 25  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 2  $\mu\text{m}$  y paredes celulares externas doble gruesas (3-4  $\mu\text{m}$ ) que las internas (1.5-2  $\mu\text{m}$ ); tanto en haz como en envés se encuentran glándulas excretoras de sal (METCALFE & CHALK, 1950); estomas superficiales, considerablemente más abundantes en la cara adaxial (81/ $\text{mm}^2$ ) que en la abaxial (48/ $\text{mm}^2$ ). Mesófilo de simetría dorsiventral, con parénquima en empalizada (130-150  $\mu\text{m}$ ) en el haz, constituido por 2-3 capas de células pequeñas, rectangulares de eje mayor perpendicular a la superficie, que se van haciendo progresivamente redondeadas hacia el interior; parénquima lagunar (200-250  $\mu\text{m}$ ) que ocupa la mayor parte del mesófilo, de células redondeadas, mayores cuanto más centralmente situadas, con abundantes espacios intercelulares.

**Limonium oleifolium** Miller (fig. 14)

Sección aplanada en forma de V abierta con 300  $\mu\text{m}$  de grosor. Epidermis de 25-30  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 3  $\mu\text{m}$  y paredes celulares externas de 4-5  $\mu\text{m}$  e internas de 2.5  $\mu\text{m}$ ; glándulas secretoras abundantes en el haz; estomas superficiales en número aproximadamente igual en haz (43/ $\text{mm}^2$ ) y envés (49/ $\text{mm}^2$ ). Mesófilo dorsiventral, con parénquima en empalizada adaxial, de unas 50  $\mu\text{m}$  de espesor, formado por 2-3 filas de células; parénquima esponjoso abaxial, de mayor tamaño (120-130  $\mu\text{m}$ ) con células pequeñas y redondeadas.

**Plantago coronopus** L. (fig. 15)

Hoja de sección plano-convexa, con 950  $\mu\text{m}$  de espesor. Epidermis de 28  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 2  $\mu\text{m}$  y paredes celulares de 5-7  $\mu\text{m}$  la exterior y 3  $\mu\text{m}$  la interior; tanto en haz como en envés, se encuentran glándulas secretoras; estomas superficiales. Mesófilo de simetría bifacial, con parénquima en empalizada adaxial de 2-3 capas de células (200  $\mu\text{m}$ ) alargadas perpendicularmente a la superficie; el resto del parénquima lo forma un parénquima lagunar (600  $\mu\text{m}$ ) de células redondeadas, con espacios intercelulares abundantes y reservante de agua. Haces vasculares rodeados

por endodermis, con parénquima vascular de paredes engrosadas. En los márgenes de la sección y en la zona abaxial central, junto a la epidermis, se encuentran sendos paquetes de fibras colenquimáticas.

### **Plantago crassifolia** Forskal (fig. 16)

Sección plano-convexa de 1000  $\mu\text{m}$  de espesor. Epidermis de 28  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 2  $\mu\text{m}$  y paredes externas (5-7  $\mu\text{m}$ ) doble gruesas que las internas (3  $\mu\text{m}$ ); epidermis con glándulas pluricelulares y estomas superficiales. Mesófilo de disposición equilateral, de unas 700  $\mu\text{m}$  de potencia, indiferenciado, con células rectangulares grandes, almacenadoras de agua, y abundantes espacios intercelulares; hacia la periferia hay 1-2 capas de células de menor tamaño y mayor contenido en clorofila, dispuestas apretadamente, también con espacios intercelulares, algunas de las cuales, situadas lateral o inferiormente, engruesan sus paredes más que el resto. Haces vasculares rodeados de endodermis, y con parénquima vascular de paredes gruesas.

### **Inula crithmoides** L. (fig. 17)

Hoja de sección elíptica, de 1700  $\mu\text{m}$  de grosor. Epidermis de 20  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 3  $\mu\text{m}$  y paredes celulares de 2-3  $\mu\text{m}$  las externas y 1.5  $\mu\text{m}$  las internas; estomas superficiales, en número ligeramente mayor en haz (46/ $\text{mm}^2$ ) que en envés (37/ $\text{mm}^2$ ). Mesófilo equifacial, constituido por un parénquima indiferenciado (700-800  $\mu\text{m}$ ) de células rectangulares, con eje mayor en disposición radial, que disminuyen de tamaño hacia la periferia, donde adquieren mayor contenido en clorofila; los espacios intercelulares son abundantes en todo el mesófilo. Junto a los haces vasculares y situados inferiormente a ellos, hay sendos tubos laticíferos (METCALFE & CHALK, 1950).

### **Sonchus maritimus** Lam (fig. 18)

Sección plana de unas 300  $\mu\text{m}$  de espesor en la lámina. Epidermis de 30  $\mu\text{m}$ , con cutícula de 2  $\mu\text{m}$  y paredes externas e internas aproximadamente iguales (2 y 1.5  $\mu\text{m}$ , respectivamente); estomas hundidos en la superficie del envés, donde son abundantes (170/ $\text{mm}^2$ ), mientras faltan completamente en el haz. Mesófilo equilateral, en que el parénquima en empalizada se sitúa adaxial y abaxialmente (60-70  $\mu\text{m}$ ), con 3-6 capas de células pequeñas y aproximadamente cuadrangulares; sólo en la zona del nervio medio se aprecia parénquima esponjoso bien constituido, mientras que en la lámina esta muy reducido o no existe.

## II. Correlación de los datos (Tabla 2)

### *Grosor de la hoja*

En las hojas y tallos que se estudian, el grosor varía ampliamente, entre 180-2.500  $\mu\text{m}$ , pudiéndose distinguir dos grupos, uno de hojas relativamente delgadas, con espesores entre 180-400  $\mu\text{m}$ , y otro que podríamos llamar gruesas, que varían entre 600-2.500  $\mu\text{m}$ . Estas están provistas de tejidos reservantes de agua (SHIELDS, 1951), mientras que en el primer grupo se incluyen los táxones carentes de ellos a excepción de *Atriplex halimus* que sí tiene parénquima acuífero. Dos de éstos táxones (*Frankenia laevis* y *F. pulverulenta*) presentan hojas que pueden hacerse revolutas en grado variable según el déficit de agua (O'TOOLE & CRUZ, 1980).

### *Epidermis*

Coincidiendo con los resultados de SHIELDS (1951), el recubrimiento de tricomas es escaso, solamente dos táxones (*Halimione portulacoides* y *Atriplex halimus*) presentan su superficie totalmente cubierta de pelos vesiculosos y otros dos (*Frankenia laevis* y *F. pulverulenta*) tienen el envés tapizado de tricomas simples. Los restantes táxones carecen de tricomas en sus hojas. Otro pequeño

grupo de plantas presenta glándulas, generalmente hundidas en la epidermis (*Frankenia laevis*, *F. pulverulenta*, *Limonium vulgare*, *L. oleifolium*, *Plantago crassifolia* y *P. coronopus*) mientras que en *Spergularia bocconii* son pelos uniseriados con cabeza glandular terminal y en *Halimione portulacoides* y *Atriplex halimus* son pelos vesiculosos.

La epidermis es monoestrata en todos los casos, y solamente *Atriplex halimus* desarrolla una hipodermis reservante de agua. Las células epidérmicas son grandes en general, aunque con una amplia variación entre 12 y 140  $\mu\text{m}$  (KUMMEROW, 1973), si bien la mayoría superan las 15  $\mu\text{m}$ ; su tamaño es similar en haz y envés, aunque en algunos casos (*Atriplex halimus*, *Spergularia media*, *S. bocconii* y *Limonium oleifolium*) son menores las células del haz que las del envés.

Aunque la cutícula presenta una gran amplitud de espesores entre 1.3-8  $\mu\text{m}$ , los valores más altos corresponden a *Arthrocnemum macrostachyum* y *Sarcocornia fruticosa*, con 8 y 5  $\mu\text{m}$ , respectivamente. Los restantes táxones presentan valores similares (2-3  $\mu\text{m}$ ) con cutículas relativamente gruesas (KUMMEROW, 1973; SHIELDS, 1951; ST. OMER & SCHLESINGER, 1980b), siendo la de *Spergularia media* la más delgada con 1.3  $\mu\text{m}$ .

Las paredes celulares laterales son siempre delgadas, de hasta 2  $\mu\text{m}$ , y no hay diferencias entre táxones. Por el contrario sí las hay en el grosor de las paredes externas e internas cuyo tamaño varía entre 1.5-12  $\mu\text{m}$ , presentando espesores equivalentes en cuatro casos, mientras en los restantes la pared externa es al menos doble de gruesa que la interna. El grosor es elevado respecto a plantas que colonizan otros habitats, siendo mayor de 3  $\mu\text{m}$  en cinco casos (*Arthrocnemum macrostachyum*, *Halimione portulacoides*, *Atriplex halimus*, *Inula crithmoides* y *Sonchus maritimus*). No se observan diferencias en esos valores entre células del haz y del envés de una misma hoja en ningún caso.

Los estomas son hundidos en siete casos, y superficiales en once, careciendo siempre de estructuras de protección. Su número es bajo (ST. OMER & SCHLESINGER, 1980b; WAISEL, 1972), variando entre 32.4-170/mm<sup>2</sup> (Tabla 1). Entre los táxones en que se recontaron estomas, cinco de ellos son tallos o bien hojas de sección circular, en las que haz y envés son iguales, presentan un reparto homogéneo en toda la superficie. En las hojas en que se distinguen haz y envés, los estomas se reparten por toda la superficie si bien en algunos casos el número de estomas es mayor en el haz que en el envés, al menos en un 20% (*Suaeda maritima*, *Spergularia media*, *S. bocconii*, *Limonium vulgare* e *Inula crithmoides*). En *Plantago crassifolia* y *Limonium oleifolium*, el número de estomas es menor en envés que en haz aunque con diferencias menores del 20%. En *Sonchus maritimus* no aparecen estomas en el haz, pero en ningún caso se da la posibilidad contraria.

### Mesófilo

En cuanto a la simetría, trece de los táxones estudiados tienen mesófilos radiales o equilaterales, solamente en cinco son dorsiventrales (*Frankenia laevis*, *F. pulverulenta*, *Limonium vulgare*, *L. oleifolium* y *Plantago coronopus*).

Se encuentran tejidos reservantes de agua en once táxones, con situación periférica en *Atriplex halimus* y central en los demás, correspondiéndose con tallos y hojas gruesos (SHIELDS, 1951).

La estructura del parénquima asimilador marca una progresión creciente de xerofitismo (SHIELDS, 1951), de tal manera que se diferencian los parénquimas en empalizada y esponjoso típicos en siete táxones, de los que en cinco el primero es adaxial y el segundo abaxial. En *Coronopus didymus* y *Sonchus maritimus*, el parénquima en empalizada es adaxial y abaxial, mientras que el esponjoso es central, muy escaso en el segundo taxon. En un nivel de mayor xeromorfismo, encontramos parénquimas asimiladores indiferenciados, con tejidos que no pueden asimilarse al tipo en empalizada ni al lagunar típicos; finalmente, en esta progresión hay otras con parénquima en empalizada bien estructurado, con un número variable de capas entre 1 y 6. *Atriplex halimus* presenta estructura Kranz típica, siendo el único caso entre las plantas estudiadas. Este aumento del parénquima en empalizada según POLYAKOFF-MAYBER & GALE (1975), está relacionado con la salinidad producida por ClNa, y supone un aumento en la capacidad fotosintética de la hoja, así como mayor facilidad en la circulación del agua por el mesófilo, particularmente en el caso de los de situación perivasculares (KEMP & al., 1983; ROBICHAUX & PEARCY, 1984).

Alrededor de los haces vasculares hay endodermis en cuatro casos (*Sarcocornia fruticosa*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Plantago crassifolia* y *P. coronopus*). Solamente se presenta



vaina del haz clorofílica en *Atriplex halimus*, como corresponde a una hoja de estructura Kranz. Todas estas estructuras contribuyen a facilitar el flujo de agua desde los haces vasculares hacia el mesófilo (CAROLIN & al., 1973; METCALFE & CHALK, 1950; WYLIE, 1943, 1949).

### *Tejidos mecánicos*

Los tejidos de sostén ejercen una función mecánica de mantenimiento de forma que, en caso de una desecación parcial, evitaría daños a la hoja. De acuerdo con WYLIE (1943), tanto los haces vasculares como el engrosamiento de las paredes de las células epidérmicas, ejercen una función similar, y se podrían contabilizar entre los tejidos mecánicos. Aquí incluiremos solamente los tejidos considerados típicamente como tales.

Entre los táxones estudiados, solamente seis presentan tejidos mecánicos, pero en ningún caso de forma muy abundante. De ellos dos (*Frankenia laevis* y *Plantago coronopus*) tienen colénquima y en los restantes hay esclerénquima que se presenta en fibras en todos ellos, salvo *Arthrocnemum machrostachyum* en que son esclereidas. En *Sarcocornia fruticosa* y *Limonium oleifolium* hay fibras y esclereidas.

### Discussion

Entre los caracteres anatómicos estudiados, hay dieciocho (Tabla 2) que pueden considerarse como adaptaciones al medio, bien a los suelos salinos o a medios deficitarios en agua en general. De ellos hay dos, clorénquimas pluriestratos y bajo número de estomas, que se presentan de forma general, mientras que los restantes se presentan con diversa frecuencia y en distintas combinaciones, pero no de forma constante.

Cuantitativamente, el número de adaptaciones que presentan los táxones estudiados varía ampliamente. En este sentido, es importante destacar que plantas como *Plantago coronopus* y *Coronopus didymus* cuya presencia en saladares es ocasional, presentan mayor número de adaptaciones que otras consideradas halófilas como es el caso de *Limonium vulgare* y *Sonchus maritimus*. De ello cabe deducir que no es el número sino el tipo de adaptaciones y la combinación en que se encuentren, lo que permite la supervivencia de las plantas en estos medios.

De acuerdo con la idea extendida de que las plantas halófilas son frecuentemente suculentas (FAHN, 1978; POLYAKOFF-MAYBER & GALE, 1975; SHIELDS, 1951; WAISEL, 1972), once de los táxones estudiados presentan parénquimas reservantes de agua. Experimentalmente se ha visto que el aumento de salinidad del suelo conlleva un aumento de la succulencia de la planta (LONGSTREETH & NOBEL, 1979; ST. OMER & SCHLESINGER, 1980a, b). Según HAMZA (1980), el parénquima acuífero desarrolla grandes vacuolas en sus células en las que acumula sustancias inofensivas para ésta que, en elevada concentración, permiten a la planta contrarrestar la presión osmótica a que está sometida el agua del suelo debido a la gran concentración de sales que en ella existe.

Aunque BLECKMAN & al. (1980) han observado que la cutícula se engruesa por efecto de la insolación, en las plantas estudiadas aquella es gruesa solamente en ocho casos, mientras que en los diez restantes tiene 2.5  $\mu\text{m}$ . o menos de espesor. Del mismo modo, las células epidérmicas son grandes en el 50% de los casos, mientras que las paredes celulares externas son gruesas en trece casos.

El recubrimiento de tricomas, que actúan protegiendo a la hoja de la desecación, es escaso en las plantas estudiadas. La explicación a este hecho podría ser que, como dice SHIELDS (1951), los tricomas vivos lejos de reducir la transpiración la elevan, puesto que ellos mismos evaporan agua. Por otra parte, es relativamente frecuente la presencia de glándulas. Asimismo, el desarrollo de tejidos mecánicos, y las hojas revolutas son poco frecuentes.

Contrariamente a lo que ocurre en xerófitos (GINDEL, 1969; KUMMEROW, 1973), tanto en las plantas halófilas como las halotolerantes estudiadas, el número de estomas es muy reducido, y carecen de cualquier estructura de protección, mientras tienen en común con aquellas su reparto prácticamente homogéneo en toda la superficie. En algunos casos, sin embargo, el número es mayor



en haz que en envés, fenómeno que, en principio, podría parecer contradictorio, por ser generalmente mayor la evapotranspiración en el haz foliar debido a la incidencia directa de la luz solar. La explicación a este hecho vendría dada sin duda por el elevado coeficiente de albedo de los suelos salinos.

El desarrollo de varias capas de células de clorénquima, es común asimismo con las plantas xerófitas, aumentando de esta forma la actividad fotosintética (FAHN, 1978). La aparición de parénquima en empalizada en haz y envés de una misma hoja, se interpreta como una adaptación, si bien en las plantas estudiadas, es poco frecuente.

La estructura Kranz que presenta *Atriplex halimus* es, en sí misma y con todas las variantes que puede presentar (BROWN, 1975), un mecanismo de adaptación de la planta a ambientes con déficit hídrico (KEMP & al., 1983).

En cuanto a la forma en que se asocian las adaptaciones entre sí, el dendrograma muestra varios grupos de caracteres. Un primer grupo que se separa claramente de los restantes, es el de las plantas crasas, con parénquima acuífero, clorénquima indiferenciado (con un solo tipo de células clorofilicas, mas o menos asimilables al tipo en empalizada o al lagunar), y células epidérmicas grandes. En un segundo grupo se encuentran reunidos la presencia de glándulas y las cutículas delgadas a las paredes gruesas en las células epidérmicas, que son caracteres que aunque no se encuentran simultáneamente en todos los casos, presentan un elevado nivel de correlación. Por otra parte, la situación hundida de los estomas, la presencia de esclerénquima o las cutículas gruesas, forman un grupo que puede asociarse a los restantes caracteres adaptativos, aunque a un nivel alto. Las hojas revolutas, con tricomas en el envés, se asocian fuertemente a los parénquimas clorofilicos en disposición dorsiventral que, a su vez, se unen a un nivel bajo con un grupo heterogéneo de caracteres como presencia de colénquima, parénquima en empalizada adaxial y abaxial, estructura Kranz, recubrimiento total de tricomas y cutícula de grosor medio, lo que significa que pueden encontrarse reunidos en algunos táxones, pero no es frecuente.

De todo esto se deduce que en las plantas que viven en los saladares mediterráneos costeros, existen dos combinaciones principales de caracteres que podríamos denominar síndromes puesto que suelen presentarse asociados:

1. Plantas crasas, con parénquimas clorofilicos indiferenciados y epidermis de células grandes.
2. Plantas de hojas delgadas, caracterizadas por poseer glándulas excretoras de sal, con epidermis de paredes gruesas y cutículas delgadas.

Entre las plantas que presentan estos síndromes, pueden encontrarse tanto táxones propios de comunidades caracterizadas por diferentes niveles de salinidad como plantas ocasionales.

Las restantes adaptaciones pueden asociarse a éstas y entre sí de diversas formas, y aunque no forman combinaciones constantes, son suficientes para permitir la vida en estos medios a muchas plantas.

La estrecha correlación de la estructura Kranz al recubrimiento total de tricomas de la superficie foliar, se debe a que de las dos especies que presentan este caracter, una tiene estructura Kranz, por lo que dicha correlación no es significativa. Lo propio podría decirse de la asociación a nivel muy bajo entre colénquima y disposición adaxial y abaxial del parénquima en empalizada.

### Conclusiones

Se ha estudiado la anatomía foliar de dieciocho táxones de Dicotiledóneas tomados al azar entre las plantas que viven en saladares mediterráneos costeros, de los que once se describen anatómicamente por primera vez en este trabajo.

Como resultado de este estudio, se puede concluir que las adaptaciones que permiten a las plantas vivir en medios salinos son la presencia de clorénquimas compuestos por varias capas de células y el bajo número de estomas, ya que se encuentran de forma constante, incluso en plantas no propiamente halófitas. Es notable la falta de protección de los estomas, así como la escasez de tricomas y de tejidos mecánicos, lo que, junto a la escasez de estomas mencionada, diferencia a las plantas halófitas de las xerófitas, en cuanto a los mecanismos adaptativos que unas y otras presentan frente al medio.

Otras adaptaciones, se presentan con diversa frecuencia y en distintas combinaciones. Al estudiar la forma en que se agrupan estas adaptaciones podemos distinguir dos grupos principales. En uno se reúnen las plantas crasas, con parénquima reservante de agua, parénquima clorofílico indiferenciado, y células epidérmicas grandes. En otro grupo se incluyen las plantas provistas de glándulas excretoras de sal, epidermis con cutícula delgada y pared celular externa gruesa.

Se pueden encontrar otras estructuras como la disposición equifacial del parénquima en empalizada, la dorsiventral con parénquimas en empalizada y lagunar diferenciados, o la estructura Kranz, entre las que puede escoger la planta, si bien se encuentran con poca frecuencia entre las plantas estudiadas. Tanto aquellos grupos como estas estructuras, pueden asociarse a otras adaptaciones como la cutícula gruesa, estomas hundidos, tejidos mecánicos, o abundancia diferente de estomas en ambas páginas, de forma mas o menos ocasional.

#### AGRADECIMIENTOS

El mas sincero agradecimiento al Prof. Dr. M. Guara Requena por su ayuda en la confección e interpretación del dendrograma.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BLECKMAN, C. A., H. M. HULL, R. W. HOSHAW (1980). Cuticular ultrastructure of *Prosopis velutina* and *Acacia greggii* leaflets. *Bot. Gaz.* 141: 1-8.
- BROWN, W. V. (1975). Variations in anatomy, associations, and origin of Kranz tissue. *Amer. J. Bot.* 62(4): 395-402.
- CAROLIN, R. C., S. W. L. JACOBS & M. VESK (1973). The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. *Bot. J. Linn. Soc.* 66: 259-275.
- COSTA, M. & H. BOIRA (1981). La vegetación costera valenciana: los saladares. *Anal. Jard. Bot. Madrid* 38(1): 233-244.
- ELIAS CASTILLO, F. & F. RUIZ BELTRÁN (1977). *Agroclimatología de España*. Ministerio de Agricultura. I.N.I.A. cuad. n° 7. Madrid.
- FAHN, A. (1978). *Anatomía vegetal*. Blume. Madrid.
- FAHN, A. & T. ARZEE (1959). Vascularization of articulated Chenopodiaceae and the nature of their fleshy cortex. *Amer. J. Bot.* 46: 330-338.
- FLOWERS, T. J., P. F. TROKE & A. R. YEO (1977). The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 28: 89-121.
- GINDEL, I. (1969). Stomatal number and size as related to soil moisture in tree xerophytes in Israel. *Ecology* 50: 263-267.
- HAMZA, M. (1980). Réponses des végétaux à la salinité. *Physiol. Veg.* 18(1): 69-81.
- HARBORNE, J. B. (1982). *Introduction to biochemical ecology*. 2nd ed. Academic Press, London.
- JOHANSEN, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw Hill. New York.
- KEMP, P. R., G. L. CUNNINGHAM & H. P. ADAMS (1983). Specialization of mesophyll morphology in relation to C4 photosynthesis in the Poaceae. *Amer. J. Bot.* 70(3): 349-354.
- KUMMEROW, J. (1973). Comparative anatomy of sclerophylls of mediterranean climatic areas. In: DI CASTRI, F. & M. A. MOONEY (eds.), *Mediterranean type ecosystems. Origin and structure*. Springer-Verlag. Berlin.
- LAGONEGRO, M. & E. FEOLI (1985). *Analisi multivariata di dati. Manuale d'uso di programmi BASIC per personal computers*. Libreria Goliardica. Trieste.
- LONGSTREETH, D. J. & P. S. NOBEL (1979). Salinity effects on leaf anatomy. Consequences for photosynthesis. *Plant Physiol.* 63: 700-703.
- METCALFE, C. R. & L. CHALK (1950). *Anatomy of the Dicotyledons. I, II*. Clarendon Press. Oxford.
- ORLOCI, L. (1978). *Multivariate analysis in vegetation research*. Junk. La Haya.
- O'TOOLE, J. C. & R. T. CRUZ (1980). Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. *Pl. Physiol.* 65: 428-432.
- POLYAKOFF-MAYBER, A. & J. GALE (1975). *Plants in saline environments*. Springer-Verlag. Berlin.
- PYYKÖ, M. (1979). Morphology and anatomy of leaves of some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. *Acta Bot. Fenn.* 112: 1-41.
- RANWELL, D. S. (1972). *Ecology of salt marshes and sand dunes*. Chapman & Hall. London.
- ROBICHAUX, R. H. & R. W. PEARCY (1984). Evolution of C3 and C4 plants along an environmental moisture gradient: patterns of photosynthetic differentiation in hawaiian *Scaevola* and *Euphorbia* species. *Amer. J. Bot.* 71(1): 121-129.
- ROUX, M. (1985). *Algorithmes de classification*. Masson. Paris.
- SANCHIS, E. (1983). *Suelos y vegetación de la Dehesa de la Albufera*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Valencia. Valencia.
- SCHIMPER, A. F. W. (1898). *Pflanzengeographie und physiologischer Grundlage* Fischer. Jena.

- SHIELDS, L.M. (1951). Leaf xeromorphy in Dicotyledon species form in a gypsum sand deposit. *Amer. J. Bot.* 38: 175-189.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL (1973). *Numerical taxonomy*. Freeman & Co. San Francisco.
- ST. OMER, L. & W. H. SCHLESSINGER (1980a). Regulation of ClNa in *Jaumea carnosa* (Asteraceae) a salt marsh species, and its effect on leaf succulence. *Amer. J. Bot.* 67(10): 1448-1454.
- ST. OMER, L. & W. H. SCHLESSINGER (1980b). Field and greenhouse investigations of the effect of increasing salt stress on the anatomy of *Jaumea carnosa* (Asteraceae), a salt marsh species. *Amer. J. Bot.* 67(10): 1455-1465.
- TUTIN, T. G., V. H. HEYWOOD, N. A. BURGESS, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB (1964-77). *Flora Europaea*, vols. I-V. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- VIEIRA DA SILVA, J. (1977). Quelques similitudes entre les agressions provoquées par la salinité et celles causées par le gel. *Colloque Soc. Bot. France sur l'halophilie et la résistance au sel*.
- WASEL, Y. (1972). *Biology of halophytes*. Academic Press. London.
- WYLIE, R. B. (1943). The role of the epidermis in foliar organization and its relation to the minor venation. *Amer. J. Bot.* 30: 273-280.
- WYLIE, R. B. (1949). Differences in foliar organization among leaves of four locations in the crown of an isolated tree (*Acer platanoides*). *Proc. Iowa Acad. Sci.* 56: 189-198.