



Ciencia, Docencia y Tecnología

ISSN: 0327-5566

cdyt@uner.edu.ar

Universidad Nacional de Entre Ríos
Argentina

Lallana, María del C.; Billard, Cristina E.; Elizalde, José H.; Lallana, Víctor H.
Breve revisión sobre características de la cutícula vegetal y penetración de herbicidas
Ciencia, Docencia y Tecnología, vol. XVII, núm. 33, noviembre, 2006, pp. 229-241
Universidad Nacional de Entre Ríos
Concepción del Uruguay, Argentina

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=14503310>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Breve revisión sobre características de la cutícula vegetal y penetración de herbicidas *

María del C. Lallana**; Cristina E. Billard, José H. Elizalde, Víctor H. Lallana

Se presenta una breve revisión sobre las características de la cutícula de las plantas y su relación con la penetración de los herbicidas, así como los factores que afectan dicha penetración. Se tienen en cuenta aspectos estructurales, como características de las ceras de la cutícula, y ambientales que determinan la correcta absorción de los herbicidas. Se hace referencia a los estudios realizados sobre *Eryngium horridum*, la presencia de estomas y la penetración diferencial de los herbicidas en el haz y en el envés de las hojas.

Palabras clave: cutícula - absorción - herbicidas

*) Este artículo forma parte del Informe Final del PID-UNER 2076. 2000-2005. Director: Ing. Agr. Dr. Víctor H. Lallana, Cátedra *Fisiología Vegetal*, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Entre Ríos -UNER; manuscrito recibido en setiembre de 2005; texto modificado en setiembre 2006 y aceptado en igual mes.

**) Jefe de Trabajos Prácticos en *Fisiología Vegetal*, Fac. Ciencias Agropecuarias, UNER. Integrante del referido Proyecto de Investigación. E-mail: maryl@fca.uner.edu.ar; malalla@arnet.com.ar.

Brief Revision About Plants Cuticle Characteristics and Herbicide Penetration*

María del C. Lallana**; Cristina E. Billard**; José H. Elizalde** y Víctor H. Lallana***

This paper presents a brief review about the characteristics of the plants cuticle and its relationship with herbicide penetration as well as about the factors affecting that penetration. Structural aspects like waxes cuticle and environmental characteristics that determine the correct absorption of the herbicide were taken into account. References to a study carried out on *Eryngium horridum*, the presence of stomata and the differential penetration of the herbicides in sheaf and back of the leaves were done.

Key words: cuticle - absorption - herbicide

*) This paper was part of the Final Report of the Research Project # 2076, under the direction of Dr. Víctor H. Lallana, Regular Professor of *Plant Physiology*, Faculty of Agricultural Sciences, National University of Entre Ríos (UNER); manuscript submitted in September 2005; modified text in September 2006, admitted in the same month.

**) Assistant Professor in *Plant Physiology*, Faculty of Agricultural Sciences, UNER; member of the referred research team. E-mail: maryl@fca.uner.edu.ar; malalla@arnet.com.ar.

I. Introducción

Las partes aéreas de las plantas superiores, hojas y estructuras especializadas como tallo, flores, frutos, están cubiertas, con excepción de la abertura estomática, de una membrana continua lipídica extracelular denominada cutícula.

El principal constituyente de la cutícula es la cutina, una estructura multicapas secretada, que cubre las paredes celulares de la epidermis de las partes aéreas de todas las plantas. Está compuesta por una cubierta superior de ceras, una gruesa capa intermedia que contiene cutinas embebidas en ceras (cutícula propiamente dicha) y la capa más baja formada por cutina y cera mezcladas con sustancias de la pared celular pectinas, celulosa y otros carbohidratos constituyendo la capa cuticular (**Taiz y Zeiger**, 1998). Recientes investigaciones sugieren que además de cutina la cutícula puede contener polímeros lipídicos secundarios constituidos por largas cadenas hidrocarbonadas, denominados cutanos (**Jeffree**, 1996 citado por **Taiz y Zeiger**, 1998).

El espesor de la cutícula varía entre 0,5 y 15 micrones y su grosor es variable según las especies vegetales, la zona de la planta y su edad o estado de desarrollo. El rol de la cutícula como barrera para la pérdida de agua parece ser su función primaria y más importante. La cutícula y, en particular la cera cuticular impide o dificulta la vaporización del agua así como la entrada de sustancias solubles en agua. No obstante en forma lenta el agua traspasa la cutícula y se evapora y del mismo modo la atraviesan en sentido contrario las sustancias solubles que en ella se depositan (**García Torres y Fernández Quintanilla**, 1991).

Las ceras cuticulares son una mezcla de compuestos hidrofóbicos que están compuestos predominantemente de lípidos alifáticos, tales como largas cadenas de ácidos grasos y sus derivados. Además las ceras podrían contener otros compuestos tales como triterpenoides y fenilpropanoides (**Nawrath**, 2006). La cera epicuticular puede ser depositada como una capa o como cristales. Las ceras intracuticulares, en contraste, están embebidas en el polímero de la cutícula principalmente formando subdominantes bien empaquetados. Según dicho autor, el transporte de moléculas de cera altamente hidrofóbicas a través de las paredes celulares hidrofílicas permanece como el más grande enigma de la biosíntesis de la cutícula. Por otra parte la cantidad de ceras no cambia

con la elongación del tallo, indicando que el flujo de biosíntesis de ceras debería estar estrechamente coordinado con la expansión del área.

Pocas cutículas de malezas han sido caracterizadas morfológica y químicamente. En hojas de *Eryngium horridum* Malme (caraguatá) se observó una capa cuticular bien definida en la cara adaxial de hojas jóvenes así como en hojas de más edad, y aparentemente de mayor espesor que la de la cara abaxial. A continuación se observó un sólo estrato de células epidérmicas, por debajo del mismo tres o cuatro estratos de células colenquimáticas y luego dos a tres capas de células parenquimáticas en empalizada. Los haces vasculares aparecieron unidos a ambas epidermis por tejido mecánico o también libres. Rodeando a cada haz vascular se observaron una o dos capas de células grandes, y se la reconoce como una especie con estructura de tipo metabólico C3.

La permeabilidad al agua no está correlacionada con el espesor de la cutícula o la cobertura de ceras (**Riederer y Schreiber**, 2001). La mojabilidad y retención de lo pulverizado foliarmente depende en gran medida de la morfología de la superficie y la naturaleza de los grupos químicos expuestos en ella (**Chamel**, 1986).

La cutícula representa la primera barrera que debería sortear cualquier herbicida aplicado sobre la parte aérea de una planta, antes que el compuesto pueda ejercer su actividad biológica. Así la eficiencia de retención y penetración de la cutícula es el primer factor que determina la actividad y selectividad (**Chamel**, 1986).

La penetración del herbicida a través de la cutícula de las hojas puede ocurrir de una o más de las siguientes formas: a) siendo parcialmente absorbido en la zona cérea o lipófila de ésta; b) atravesando totalmente la cutícula y alcanzando las paredes celulares del protoplasma pero sin llegar a penetrar en éste (vía apoplástica) y c) atravesando totalmente la cutícula y las paredes celulares y alcanzando el interior del protoplasma de las células (vía simplástica).

Las vías de absorción foliares más importantes son: vía hidrofílica o polar, que es la que siguen principalmente los herbicidas polares o hidrofílicos y que está representada por los grupos polares de la cutina, la pectina, la pared celular, el plasmalema y los plasmodesmos. La vía lipofílica o apolar, que es la vía que siguen los herbicidas no polares o lipofílicos, que está representada por las ceras de la cutícula, los grupos no polares de la cutina, el plasmalema y los plasmodesmos (**Papa y**

Leguizamón, 2004).

El coeficiente de partición del herbicida ($K_{(ow)}$) es una medida de la afinidad del mismo por los compuestos orgánicos o la liposolubilidad del herbicida (**Papa y Leguizamón, 2004**). La penetración de los compuestos hidrofílicos (bajo $\log K_{(ow)}$) puede ser mejorada por la hidratación de la cutícula, mientras que el transporte transcuticular de solutos no polares (alto $\log K_{(ow)}$), es aumentado por factores que reducen la viscosidad de las ceras (**Kirkwood, 1999**).

La actividad de los herbicidas sistémicos depende además de otros factores que determinan la cantidad de sustancia activa que alcanza los sitios de acción, la corta distancia de transporte, la carga del floema, la larga distancia de transporte, la descarga del floema y por supuesto el metabolismo de la molécula (**Chamel, 1986**).

La cinética de la absorción y desabsorción, planteada por **Schreiber y Schönherr (1992)** es que los compuestos son primero absorbidos en la superficie de los agregados cerosos epicuticulares, donde están en contacto con la solución donante. Los solutos luego difunden a través de los agregados cerosos superficiales al interior de la cutícula. El equilibrio entre soluciones donantes, ceras superficiales y cutícula se establece aproximadamente en 30 minutos. Después de este tiempo la cantidad de solutos en estos compartimientos no aumenta mucho. La absorción después de este tiempo representa la penetración en el interior de las células de las hojas.

II. Factores que afectan la penetración cuticular

Hay una gran variación en la permeabilidad de las cutículas a diferentes compuestos; de acuerdo a **Goodman y Addy (1963)**, el tamaño molecular y la configuración espacial no parecen influenciar la penetración. Sin embargo, **Whitecross y Mercer (1972)** observaron que la permeabilidad de la cutícula a cadenas de alcoholes y amidas es directamente proporcional al tamaño de la molécula, con excepción del primer miembro de cada serie. La permeabilidad se relacionó directamente con el coeficiente de partición aceite-agua de los alcoholes y amidas.

García Torres y Fernández Quintanilla (1991) expresan que la cutícula se podría comparar a una esponja. En condiciones de alta humedad sus poros pueden estar abiertos y permiten el paso del agua y conforme

la humedad desciende los poros se cierran. **Schreiber y col.** (2001) encontraron que la permeabilidad al agua de la cutícula aumentó significativamente dos a tres veces, cuando la humedad del aire aumentó de 2 a 100 %, tanto en membranas aisladas como en discos de hojas de *Citrus aurantium* L., *Vinca major* L., *Prunus laurocerasus* L., *Hedera helix* L. y *Forsythia intermedia* (Thunb.) Vahl.

Davies y col. (1979 citado por **Chamel**, 1986) han observado una relación inversa entre la solubilidad al agua y los valores del coeficiente de permeabilidad cuando compararon la penetración de dos compuestos altamente solubles en agua, como el TCA (ácido tricloroacético) y 2-6 dicloro 4-nitroanilina (dicloran) entre otros. Modificaciones de la estructura molecular resultan en un incremento de la solubilidad en lípidos y generalmente mejoran la penetración cuticular.

La absorción y la penetración están generalmente relacionadas con la concentración externa del herbicida de acuerdo a lo hallado por **Chamel** (1986). El pH juega un importante rol con moléculas del tipo de ácidos orgánicos débiles. La absorción y/o penetración de 2,4 D, Dicamba, 2,4 DB aumenta a medida que desciende el pH. El grado de disociación influye las propiedades hidrofílicas/lipofílicas y da una tendencia de la molécula a permanecer en una fase polar o a partirse en una fase no polar (**Chamel**, 1986).

Un estudio comparativo con cutículas aisladas de hojas de diferente edad de *Vicia faba* reveló que la retención cuticular de MCPA y MCPB aumentó con la edad (**Kirkwood y col.**, 1982), lo cual podría deberse tanto a los cambios cualitativos como cuantitativos en los componentes cuticulares. Esto difiere de lo expresado por **García Torres y Fernández Quintanilla** (1991), quienes afirman que en muchas especies, los depósitos de cera de la cutícula foliar de plantas jóvenes son menos profundos que los de plantas de más edad, de ahí que absorben más fácilmente determinados herbicidas.

Se hallaron correlaciones no significativas entre el grosor de la cutícula y la penetración de 2,4 D y algunos otros componentes como cutículas bajo ceras o después de la extracción de ceras con cloroformo. Estos resultados sugieren que el arreglo o disposición de esta composición química y/o física puede ser más importante que el espesor, en controlar la permeabilidad relativa entre especies (**Chamel**, 1986). Las ceras representan una barrera a la difusión de moléculas orgánicas a través de

la cutícula de la planta. No hubo relación entre la cantidad relativa de lípidos de la cutícula y el aumento de permeabilidad al 2,4 D siguiente a la extracción (**Norris**, 1974; **Riederer y Schönherr**, 1985). La permeabilidad parece estar más determinada por la composición cualitativa o estado físico de las ceras cuticulares que por su cantidad total.

Darlington y Cirulis (1963), entre otros, han reportado que la penetración a través de cutículas aisladas aumentó con la temperatura de 5 a 35 °C. En adición a estos efectos directos, las condiciones ambientales bajo las cuales las plantas se desarrollan pueden afectar marcadamente la cantidad, estructura fina y química de ceras epicuticulares e indirectamente afectar la penetración foliar (**Bukovac**, 1976; **Fletcher y Kirkwood**, 1982).

Koch y col. (2006) estudiando los cambios en las ceras cuticulares, morfología, química y mojabilidad de *Brassica oleracea*, *Eucalyptus dunnii* y *Tropaeolum majus*, con diferentes tipos de ceras superficiales cultivados a niveles distintos de humedad relativa, encontraron que creciendo a 98% de humedad relativa todas mostraron un descenso en la masa total de cera y densidad de cristales de cera y aumentó significativamente la mojabilidad de la superficie foliar, contrastando con lo que sucedió a 20-30% de humedad relativa. Solamente en *Brassica* luego del cultivo al 98% de humedad relativa, hubo una alteración de la morfología de los cristales de cera y de la composición química.

Se debe enfatizar que la cutícula actúa no solamente como una barrera para los compuestos no volátiles que alcanzan la superficie de la planta desde la atmósfera sino también es un importante compartimento de absorción lipofílica en el ambiente, especialmente por los problemas de residuos (**Riederer y Schönherr**, 1984).

La importancia del ambiente sobre el desarrollo de la cutícula está bien establecida, sin embargo la influencia de cada factor ambiental no está claramente entendida. Algunos autores hallaron que a bajas intensidades de luz la estructura cuticular fue marcadamente alterada, especialmente el contenido de ceras (**Hull y col.**, 1975). **Hawthorn y Stewart** (1970 citado por **Hull y col.**, 1975) pudieron detectar pequeñas diferencias entre la estructura de las ceras epicuticulares de plantas creciendo bajo condiciones de luz continua y aquellas que recibieron cortos fotoperíodos. La composición química de las ceras epicuticulares, sin embargo, puede ser más una función del fotoperíodo que de su estructura física. Pero la

temperatura es el factor que se supone que influye más en el desarrollo cuticular; probablemente tenga mayor efecto sobre la cantidad y calidad de ceras que sobre la cutina.

Una de las más inesperadas conclusiones halladas (**Hull y col.**, 1975) fue la presencia de significativas cantidades de estructuras cerosas superficiales en la parte superior de las hojitas más jóvenes que pudieron ser examinadas. Aquéllas de árboles maduros tuvieron ceras que fueron casi siempre bastante cristalinas. Sin embargo, las plantitas que crecieron en invernadero o en cámaras, bajo variadas condiciones ambientales, tuvieron ceras que fueron semi-cristalinas o más amorfas. Por supuesto, la cantidad de ceras aumentó con la maduración de las hojas, pero fue suficiente como para hacer que aun las más jóvenes fueran muy difíciles de mojar. Con la presencia de un surfactante, sin embargo, las hojas pudieron ser adecuadamente humedecidas (**Hull y col.**, 1975). El desarrollo cuticular de plantas al aire libre es considerablemente mayor que las crecidas en invernadero o en cámaras, esto fue verificado por Templeton y See (1973 citado por **Hull y col.**, 1975) para porotos, rábano y dondiego de día. **Beattie y Marcell** (2002) caracterizaron las ceras cuticulares de la superficie foliar de 11 mutantes de maíz comparadas con un maíz tipo silvestre. Con excepción de un mutante, el peso de ceras cuticulares producidas por los demás mutantes fue positivamente correlacionada con el número de ceras cristalinas epicuticulares por unidad de área de hoja. Diferencias lineales en la hidrofobia de la superficie foliar fueron asociadas con diferencias exponenciales en la masa de las ceras cuticulares producidas. Estos autores reafirman que el conocimiento cualitativo de estas propiedades de las superficies de las hojas es altamente relevante en las interacciones de éstas con los factores ambientales como microbios, insectos, químicos agrícolas y polucionantes.

Una vía de penetración complementaria son los ectodesmos. No son una vía específica de paso sino una región o zona de la cutícula en donde la densidad o abundancia de los materiales cuticulares es menor. Los ectodesmos puede considerarse como “capilares dinámicos” funcionales solo en condiciones de alta hidratación (**Papa y Leguizamón**, 2004).

Debido a la diversidad de efectos observados en aplicaciones de un herbicida hormonal en plantas de *Eryngium horridum* («caraguatá») se planteó como hipótesis que el espesor de la cutícula y la cantidad de estomas presentes en el haz y el envés de las hojas afectaban la penetración de

los herbicidas. En razón de ello se realizó un estudio sobre densidad estomática de *E. horridum* y su variabilidad a lo largo del eje longitudinal de la hoja y entre hojas en distintos estadios de desarrollo. En esta especie, los estomas se encontraron solo en el envés, en un número de 389 ± 181 , que aumentó con el crecimiento de la hoja hasta la máxima expansión de ésta (40 cm), a partir de la cual pareció estabilizarse (**Lallana y Lallana**, 2004).

Posteriormente se realizó un ensayo a campo para determinar la absorción diferencial de un herbicida hormonal en aplicaciones realizadas en el haz y el envés de hojas de *E. horridum*. Se registró que en plantas de diámetro menor a 40 cm no hubo diferencias, siendo ambas igualmente efectivas. Pero en plantas de diámetro mayor a 40 cm se observó una absorción diferencial del herbicida, mejorando significativamente el control, en las láminas pulverizadas en el envés (**Billard y col.**, 2005). Si bien se demuestra la importancia de la edad de las hojas en la penetración del herbicida, atribuida probablemente a las variaciones en la composición de las ceras de la cutícula, no se descartaría cierta relevancia de la penetración por estomas en esta especie.

Aunque las evidencias sobre el rol de los estomas en la absorción de herbicidas son contradictorias, la mayoría de los investigadores observaron que rara vez ocurre. Los argumentos a favor de la penetración por esta vía se basan en el hecho que la mayoría de las especies presentan estomas casi exclusivamente en la cara abaxial de las hojas siendo ésta el área de mayor absorción de herbicidas. Sin embargo debe tenerse presente que los factores ambientales modifican la estructura de la cutícula siendo diferente en ambas caras de la hoja (**Gutiérrez y Arregui**, 2000). Para que ocurra penetración estomática se requieren tensiones menores de 30 mN/m^2 y en una pulverización las gotas poseen entre 30 y 35 mN/m^2 de tensión superficial. Si se tiene en cuenta que los estomas cubren entre el 0,1 y 0,5 % de la superficie foliar (**Gutiérrez y Arregui**, 2000), se requeriría una excelente cobertura para que los estomas sean alcanzados. Si bien otros autores estiman que la superficie foliar ocupada por estomas no supera el 4 % (**Barceló Coll y col.**, 1992) o puede llegar hasta un 5% con estomas abiertos (**Willmer**, 1986).

La penetración estomática de la solución pulverizada puede moverse a través del poro del estoma abierto y entrar a la cámara subestomática. Sin embargo, este proceso complejo depende de la tensión superficial del

líquido, del ángulo de contacto producido por el líquido sobre la superficie de la planta y la morfología y química de la pared del poro del estoma; no puede considerarse como una forma eficiente o digna de confianza para la absorción de herbicidas (**Bukovac**, 1976; **Dan Hess**, 1985).

Sin embargo, en algunos casos la penetración por estomas puede ser importante y es cuando se utilizan surfactantes siliconados que actúan sobre la penetración estomática reduciendo la tensión superficial a 20 mN/m². Recientemente se ha postulado que como consecuencia de la notable disminución de la tensión superficial que realizan los coadyuvantes organosiliconados, los estomas se “inundarían” de solución herbicida contribuyendo de este modo a la absorción del mismo (**Papa y Leguizamón**, 2004).

Los surfactantes pueden tener muchos efectos importantes sobre la absorción foliar de herbicidas, sobre la retención de la solución pulverizada dependiendo de la mojabilidad de la especie de planta, sobre la penetración por aumentar el área de contacto con la hoja, por actuar como humectante manteniendo las gotas de humedad pulverizadas por un largo período, por mejorar la penetración estomática, por disminuir la tensión superficial de la solución pulverizada, por facilitar el movimiento a lo largo de las paredes celulares después de entrar en el follaje y por disminuir la tensión interfacial (**Attwood y Florence**, 1983).

Algunos autores (**Attwood y Florence**, 1983; **Kirkwood**, 1999; **Hess y Foy**, 2000) sugieren que la mayor concentración de surfactante resulta en la formación de micelas con propiedades lipoicas que tienen la capacidad de solubilizar las cutinas y las ceras. Los surfactantes podrían influenciar la penetración cuticular por actuar como co-solventes o como agentes solubilizantes o por afectar la permeabilidad.

Generalmente los surfactantes hidrofílicos con un alto balance hidrófilo/lipófilo (HLB) son más efectivos para mejorar la penetración de herbicidas con alta solubilidad en agua, ya que son absorbidos hacia el interior de la cutícula y mejoran su estado de hidratación; mientras que los surfactantes lipofílicos con un bajo HLB son más efectivos para mejorar la absorción de herbicidas con baja solubilidad en agua, al aumentar la fluidez de las ceras, lo que se ha medido a través de una pequeña reducción en el punto de fusión (**Hess y Foy**, 2000).

Los tensioactivos más importantes son los no iónicos y los organosiliconados y son activos a concentraciones entre 0,1 y 0,2 % del

volumen de líquido aplicado. Los coadyuvantes del tipo de los aceites vegetales (aceites agrícolas, aceites minerales altamente refinados o aceites vegetales metilados con un 15 -20 % de un tensioactivo) favorecen la acción de algunos herbicidas de contacto y sistémicos, especialmente en condiciones de estrés por sequía. Se utilizan en dosis de 1 a 2 l/ha (**Papa y Leguizamón, 2004**).

Según **Schreiber** (2005), el conocimiento actual avala la conclusión que los iones penetran la cutícula por vía del llenado de agua de los poros. La cutícula que cubre los estomas y tricomas constituye el sitio preferencial de penetración de iones, lo cual indica que posee una marcada heterogeneidad lateral. Este autor expresa la caracterización de la naturaleza química de estos compuestos polares de la cutícula aguarda una caracterización más detallada y será de gran importancia en la agricultura y la biotecnología, ya que la vía polar de difusión representa la ruta más importante de transporte para los nutrientes aplicados foliarmente. Además muchos compuestos que actúan como inductores de la expresión génica en plantas transgénicas son iónicos y necesitan para penetrar la cutícula la vía polar para ser activos.

De la revisión surge que, para la penetración del herbicida en las hojas, es más relevante el conocimiento de la estructura de la cutícula y disposición de las ceras que el espesor de aquella. Los factores ambientales y en particular la temperatura afectan significativamente la calidad de los componentes cuticulares. Bajo condiciones adecuadas de temperatura y el uso de surfactantes apropiados se facilita un mayor contacto de la microgota con la hoja y se aumenta la posibilidad de una mejor penetración.

Agradecimiento

Al Ing. Agr. Dr. Abelardo Vegetti de la Cátedra de Botánica Morfológica de la Universidad Nacional del Litoral por facilitarnos parte del material bibliográfico y por sus valiosas opiniones acerca de las características morfoestructurales de la especie en estudio.

Referencias bibliográficas

- ATTWOOD, D.; FLORENCE, A. T. (1983). **Surfactant systems: their chemistry, pharmacology and biology**. London: Chapman and Hall.
- BARCELÓ COLL, J.; NICOLÁS RODRIGO, G; SABATER GARCÍA, B. Y SÁNCHEZ TAMÉS, R. (1992). **Fisiología Vegetal**. Madrid: Ediciones Pirámide S.A..
- BEATTIE, G.A.; MARCELL, L.M. (2002). Effect of alterations in cuticular wax biosynthesis on the physicochemical properties and topography of maize leaf surfaces, en: **Plant Cell and Environment**, 25, pág:1-16.
- BILLARD, C.; LALLANA, M. DEL C.; ELIZALDE, J.; FOTI, N.; LALLANA, V.H. (2005). Efecto de un herbicida hormonal en aplicaciones en el haz y el envés de hojas de *Eryngium horridum* Malme. **RCA Rev. cient. agropecu.** 9(1), pág.13-17.
- BUKOVAC, M.J. (1976). Herbicide entry into plants. En: Audus, L.J. (Editor), **Herbicides: physiology, biochemistry, ecology**. London: Academic Press, pág: 335-364.
- CHAMEL, A. (1986). Foliar absorption of herbicides: study of the cuticular penetration using isolated cuticles, en: **Physiol. Vég.**, 24(4), pág. 491-508.
- DAN HESS, F. (1985). Herbicide absorption and translocation and their relationship to plant tolerances and susceptibility. En: Duke, S.O. (Edit.). **Weed Physiology: herbicide physiology**. CRC, Boca Ratón, 2, pág.191-214.
- DARLINGTON, W.A.; CIRULIS, N. (1963). Permeability of apricot leaf cuticle, en: **Plant Physiol.**, 38, pág. 462-467.
- DAVIES, D.G. MULLINS, J.S. STOLZENBERG, G.E. AND BOOTH, G.D. (1979). Permeation of organic molecules of widely differing solubilities and of water through isolated cuticles of orange leaves, en: **Pestic. Sci.**, 10: 19-31.
- FLETCHER, W.W.; KIKWOOD, R.C. (1982). **Herbicides and plant growth regulators**. London: Granada.
- GARCÍA TORRES, L Y C. FERNÁNDEZ QUINTANILLA. (1991). **Fundamentos sobre malas hierbas y herbicidas**. Madrid: Ed. Mundi-Prensa, 348 p.
- GOODMAN, R.N.; ADDY, S.K.(1963). Penetration of excised apple cuticular membranes by radioactive pesticides and other model compounds, en: **Phytopath.** Z., 46, pág.1-10.
- GUTIÉRREZ, H.; ARREGUI, M.C. (2000). Comportamiento de herbicidas en suelos, agua y plantas", en: **Revista FAVE**, 14(1), pág. 73-89.
- HAWTHORN, W.R.; J.M. STEWART. (1970). Epicuticular wax forms on leaf surfaces of *Zizania aquatica*, en: **Can. J. Bot.**, 48, pág. 201-205.
- HESS, F.D.; FOY, C.L. (2000). Interaction of surfactants with plant cuticles, en: **Weed Technology**, 14(4), pág. 807-813.
- HULL, H.M.; MORTON H.L. AND WHARRIE, J.R. (1975). Environmental influences on cuticle development and resultant foliar penetration. **The Botanical Review**, 41(4): 421-452.
- JEFFREE, C.E. (1996). Structure and ontogeny of plant cuticles. En: Kerstiens, G. (Edit.), **Plant Cuticles: An integrated Functional Approach**. Oxford: BIOS Scientific, pág. 33-85.
- KIRKWOOD, R.C., MCKAY, I.; LIVINGSTONE, R. (1982) The use of model systems to study the cuticular penetration of ¹⁴C-MCPA and ¹⁴C-MCPB". En: Cutler, D.F.; Alvin, K.L.; Price, C.E. (Edit.). **The Plant Cuticle**. London: Academic Press, pág. 253-266.
- KIRKWOOD, R.C. (1999). Recent developments in our understanding of the plant cuticle

- as a barrier to the foliar uptake of pesticides, en: **Pesticide Science**, 55(1), pág. 69-77.
- KOCH, K.; HARTMANN, K.D.; SHREIBER, L.; BARTHLOTT, W.; NEINHUIS, C. (2006). Influence of air humidity during the cultivation of plants on wax chemical composition, morphology and leaf surface wettability, en: **Experimental Botany**, 56(1), pág. 1-9.
- LALLANA, V.H.; LALLANA, M. del C. (2004). Densidad estomática en hojas de *Eryngium horridum* Malme y su relación con el estado de desarrollo de las hojas, en: **RCA Rev. cient. agropecu.**, 4 (5), pág. 81-86.
- NAWRATH, C. (2006). Unraveling the complex network of cuticular structure and function. **Current Opinion in Plant Biology**, 9: 281-287.
- NORRIS, R.F. (1974). Penetration of 2-4D in relation to cuticle thickness, en: **Amer. J. Bot.**, 61, pág. 74-79.
- PAPA, J.; LEGUIZAMÓN, E. (2004). Dinámica de los herbicidas en la planta. En: Vitta, J. (Editor), **Herbicidas características y fundamentos de su actividad**. Rosario: UNR Editora.
- RIEDERER, M.; SCHÖNHERR, J. (1984). Accumulation and transport of (2,4-dichlorophenoxy) acetic acid in plant cuticles. I. Sorption in the cuticular membrane and its components, en: **Ecotoxicol. Environ. Safety**, 8, pág. 236-247.
- (1985). Accumulation and transport of (2,4-dichlorophenoxy) acetic acid in plant cuticles. II. Permeability of the cuticular membrane, en: **Ecotoxicol. Environ. Safety**, 9, pág. 196-208.
- RIEDERER, M. ; SCHREIBER, L. (2001). Protecting against water loss: Analysis of the barrier properties of plant cuticles, en: **Journal of Experimental Botany**, 52(363), pág. 2023-2032.
- SHREIBER, L.; SCHÖNHERR J. (1992). Analysis of foliar uptake of pesticides in barley leaves: role of epicuticular waxes and compartmentation, en: **Pestic. Sci.**, 36, pág. 213-221.
- SCHREIBER, L.; SKRABS, M.; HARTMANN, K.D.; DIAMANTOPOULUS, P.; SIMANOVA, E.; SANTRUCEK, J.. (2001). Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks, en: **Planta**, 214, pág. 274-282.
- SCHREIBER, L. (2005). Polar paths of diffusion across plant cuticles: new evidence for and old hypothesis, en: **Annals of Botany**, 95(7), pág. 1069-1073.
- STRASBURGER, J. (1997). **Botánica**. Barcelona: Ed. Omega (8ª ed. castellana).
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.. (1998). Plant defenses: surface protectants and secondary metabolites. En: Sinauer Associates, Inc., Publishers. **Plant Physiology** (2nd Ed.). Sunderland.
- TEMPLETON, A.R.; SEE, R.M.. (1973). A comparative study of leaf structure as modified by three environments commonly used to grow plants for experimental use, en: **Edgewood Arsenal Tech. Rep. EC-TR-73021**. Department of the Army.
- WHITECROSS, M.I.; MERCER, F.B. (1986). Permeability of isolated *Eucalyptus gummiifera* cuticle towards alcohols and amides, en: **Aust. J. Bot.**, 20, pág.1-7.
- WILLMER, C.M. (1986). **Los estomas**. Buenos Aires: Librería Agropecuaria S.A.