

Anatomía de hoja, tallo y raíz de *Halophytum ameghinoi* (Halophytaceae), especie endémica de Argentina

Fernandez, Romina D.¹⁻²; Omar Varela³⁻⁴; Patricia L. Albornoz^{1-5*}

¹ Instituto de Morfología Vegetal, Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251, (4000) Tucumán, Argentina.

² Instituto de Ecología Regional (IER), UNT-CONICET. Yerba Buena, Horco Molle cc 34.

³ Instituto de Ecología, Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251, (4000) Tucumán, Argentina.

⁴ Instituto de Ambientes de Montaña y Regiones Áridas, Universidad Nacional de Chilecito. Ruta los Peregrinos s/n, Chilecito, (5360) La Rioja, Argentina.

⁵ Cátedra de Anatomía Vegetal, Facultad de Ciencias Naturales e IML-UNT. Miguel Lillo 205, (4000) Tucumán, Argentina.

* Autor correposnal: albornoz@csnat.unt.edu.ar

► **Resumen** — Fernandez, Romina D.; Omar Varela; Patricia L. Albornoz. 2016. "Anatomía de hoja, tallo y raíz de *Halophytum ameghinoi* (Halophytaceae), especie endémica de Argentina". *Lilloa* 53 (1). Las plantas halófitas presentan diversos mecanismos de tolerancia a la salinidad, que pueden involucrar modificaciones morfoanatómicas. El presente estudio caracteriza la anatomía de hoja, tallo y raíz de *Halophytum ameghinoi* y discute los rasgos anatómicos con potencial valor adaptativo a los suelos salinos. El material de estudio procede de dos sitios de la provincia de La Rioja, Argentina (Los Colorados y Alpasinche). Se trabajó con material fresco y fijado en FAA al que se aplicó técnicas histológicas convencionales. Estructuralmente, la hoja es subcircular, equilateral y anfistomática; los estomas son de tipo paracíticos, anfibraquiparacíticos y con 3 a 5 células subsidiarias, además presenta un parénquima central acuífero cuyas células producen mucílago. El tallo muestra diferentes estadios de crecimiento. El crecimiento primario posee abundante parénquima cortical y medular y los haces vasculares son colaterales; el crecimiento secundario típico presenta radios floemáticos ensanchados y esclerénquima perivascular, al igual que en raíces con crecimiento secundario. Tanto las hojas, como la raíz y el tallo contienen numerosos cristales de oxalato de calcio. El número de cristales en el parénquima cortical de tallo fue mayor en los individuos de Los Colorados, en correspondencia con la mayor concentración de sales del suelo. El desarrollo del parénquima acuífero y la formación de cristales de oxalato de calcio serían los rasgos más evidentes que presenta *H. ameghinoi* en la hoja en respuesta de la salinidad del suelo. Mientras que, en tallo y raíz además de los cristales, la presencia de un cilindro de esclerénquima perivascular, formado por fibras con paredes lignificadas, también contribuiría a la tolerancia de esta especie al ambiente salino.

Palabras clave: Anatomía; halófitas; *Halophytum ameghinoi*; planta suculenta.

► **Abstract** — Fernandez, Romina D.; Omar Varela; Patricia L. Albornoz. 2016. "Anatomy of the leaf, stem and root of *Halophytum ameghinoi* (Halophytaceae), endemic species of Argentina". *Lilloa* 53 (1). Halophytes plants have developed different salinity tolerance mechanisms, which may involve changes morphoanatomical. This study describes the anatomy of the leaf, stem and root of *Halophytum ameghinoi* and discusses the anatomical features with adaptive potential value to saline soils. The study material comes from two sites in the province of La Rioja, Argentina (Los Colorados and Alpasinche). We worked with fresh material and fixed in FAA and we applied conventional histological techniques. Structurally, the leaf is subcircular, equilateral and amphistomatic; with stomata paracytic, anfibraquiparacytic, and have 3-5 subsidiary cells, also it has a central parenchyma aquifer whose cells produce mucilage. The stem shows different stages of growth. The primary growth has abundant cortical and medullary parenchyma and the vascular bundles are collateral; the stem with typical secondary growth has width phloematic radios and perivascular sclerenchyma; the

same is observed in secondary growth roots. The leaf as the stem and root contains numerous crystals of calcium oxalate. The number of crystals in the cortical parenchyma of the stem is higher in the plots of Los Colorados in correspondence with the highest concentration of salts in the soil. The development the aquifer parenchyma and the formation of calcium oxalate crystals would be the most obvious features that presents *H. ameghinoi* on the leaf in response to soil salinity. While in stem and root, in addition to the crystals, the presence of cylinder of perivascular sclerenchyma formed by fibers with lignified walls, also contribute to the tolerance of this species to environment saline.

Keywords: Anatomy; halophyte; *Halophytum ameghinoi*; succulent plant.

INTRODUCCIÓN

Las halófitas son plantas que crecen en suelos con concentraciones de sales solubles iguales o mayores al 0,5% (Wickens, 1998), en regiones de climas áridos y secos donde la evaporación es mayor que la precipitación (Ferreira *et al.*, 2001). La salinidad es uno de los factores de estrés abiótico más limitante para el establecimiento, crecimiento y supervivencia de las plantas (Mantri *et al.*, 2012). Las plantas halófitas desarrollan diversos mecanismos de tolerancia a la salinidad que involucran procesos bioquímicos y moleculares (Parida y Das, 2005; Barkla *et al.*, 2007; Chávez y Gonzales, 2009; Patakas, 2012), además de modificaciones morfológicas y anatómicas (Waisel, 1972; Poljakoff-Mayber, 1975; Flowers, 1985; Flowers y Colmer, 2008).

Las modificaciones morfológicas y anatómicas más comunes ante el estrés salino incluyen la suculencia, la modificación de la densidad estomática (Salas *et al.*, 2001; Benavides *et al.*, 2004), el desarrollo de parénquima acuífero y la presencia de cristales en los tejidos (Huang y Redmann, 1995; Poblete *et al.*, 1991; Salas *et al.*, 2001; Apóstolo, 2005; Céccoli *et al.*, 2011), cambios en la pared celular (Ramos *et al.*, 2004) y en el grosor de la cutícula (Poblete *et al.*, 1991).

Aproximadamente, un tercio del total de fanerógamas muestran adaptación a la salinidad, y sólo 20 familias contienen la mayoría de los géneros halófitos. Una de estas es la familia Halophytaceae, con la especie *Halophytum ameghinoi* (Speg.) Speg. como única representante (Soriano, 1946, 1984). *H. ameghinoi* es una hierba anual, rastrera

de hasta 40 cm de altura, monoica suculenta y glabra, conocida vulgarmente como «verdolaga», «siempre verde» y «yerba del guanaco». Es una especie endémica de zonas áridas de Argentina, por lo que es considerada un xerófito con tolerancia a la salinidad (Aronson, 1989). Se distribuye fitogeográficamente por las regiones del Monte y Patagónica, abarcando las provincias de Catamarca, Chubut, La Rioja, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz, San Juan y San Luis (Kiesling, 1994).

Halophytum ameghinoi fue descrita por primera vez por Soriano en 1946, a la fecha los antecedentes anatómicos son escasos y se refieren a la estomatogénesis, el xilema secundario de tallo y raíz y la estructura floral (Di Fulvio, 1975; Gibson, 1978; Pozner y Cocucci, 2006).

El presente estudio caracteriza la anatomía de hoja, tallo y raíz de *H. ameghinoi* y discute los rasgos anatómicos de la especie que podrían estar relacionados con la tolerancia a la salinidad edáfica.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO Y RECOLECCIÓN DE MATERIAL

Se recolectó material vegetativo de *H. ameghinoi* (hojas, tallos y raíces) en dos sitios de la Provincia de La Rioja, Argentina: 1) Los Colorados, Dpto. Independencia (29° 56'21,9"S, 67°07'14,9"O – 688 m snm), 2) Alpasinche, Dpto. Arauco (28°19'09"S, 67° 02'16,4"O – 949 m snm) (Fig. 1A, 1B). De cada población se seleccionaron al azar 5 plantas maduras y se fijaron en FAA (1:1:8, v/v/v formol, ácido acético glacial, etanol

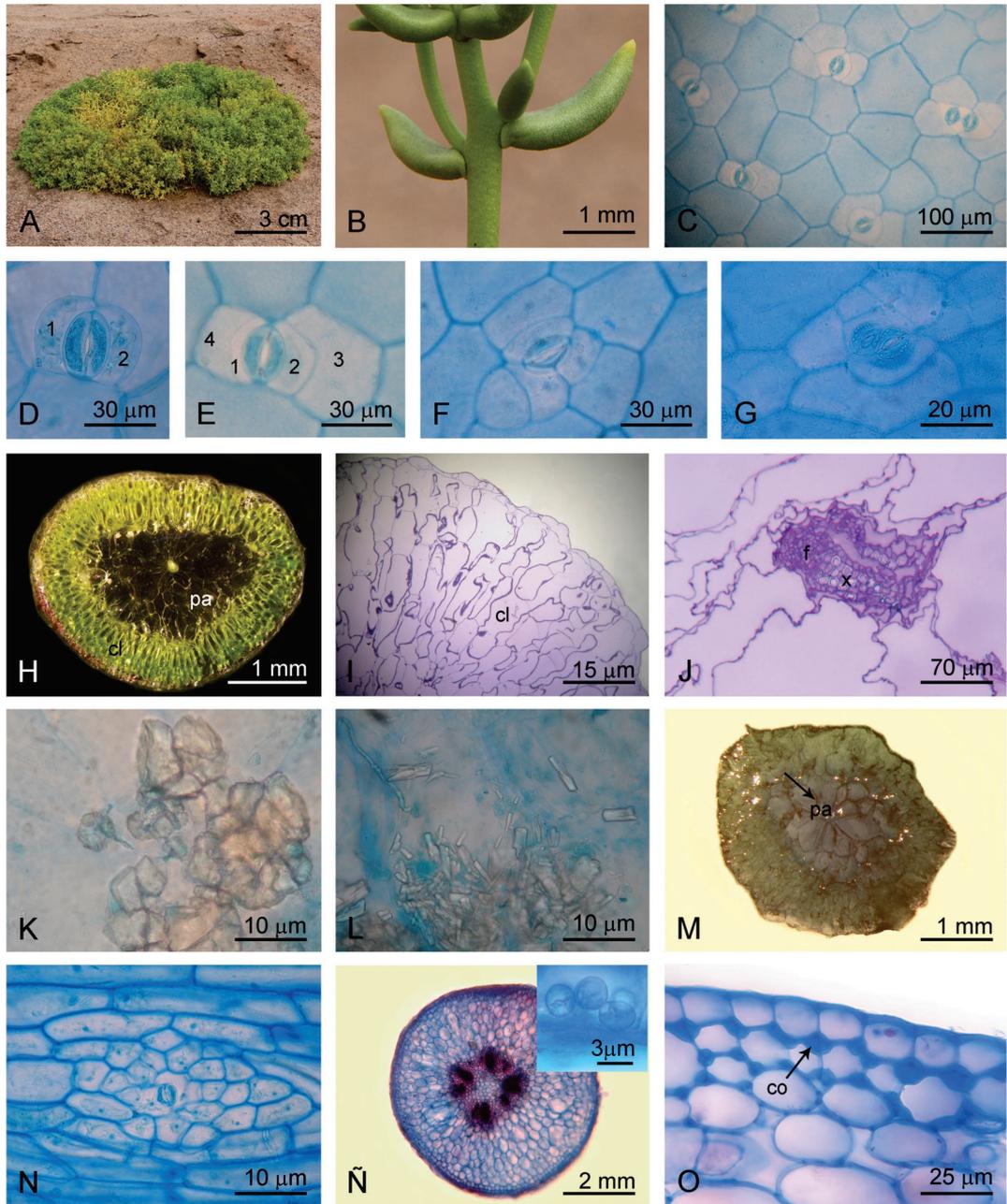


Fig. 1. *Halophytum ameghinoi*. A) Aspecto de la planta a campo. B-M) Hoja. B) Detalle de la hoja. C) Vista superficial de la epidermis adaxial. D) Estoma paracítico. E) Estoma anfibraqui-paracítico. F) Estoma con 3 a 5 células subsidiarias. G) estomas gemelos. H) Corte transversal de hoja. I) Detalle de epidermis y clorénquima. J) Detalle de haz vascular colateral. K y L) Detalle de cristales prismáticos. M) test de mucilago positivo. N-O) Tallo. N) Epidermis y estomas con numeras células subsidiarias. Ñ) Corte transversal de tallo con crecimiento primario. En imagen incluida granos de almidón. O) Detalle de epidermis y colénquima. Referencias: cl, clorénquima; co, colénquima; f, floema; pa, parénquima acuífero; x, xilema. *Varela* 253, 254 (LIL).

80%). Muestras de material fresco fueron conservadas para su estudio.

TRATAMIENTO DEL MATERIAL DE ESTUDIO

Las epidermis foliares fueron tomadas de la porción media de las hojas utilizando la técnica de «peeling».

Se realizaron cortes transversales, con la técnica de «mano libre», de la porción media de la hoja, mientras que para tallo y raíz se obtuvieron cortes seriados. Los preparados se tiñeron con azul astral/safranina y se montaron en agua glicerina (1:1) (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). La caracterización anatómica foliar se basó en la observación de 3 campos ópticos (40 x) de 5 hojas por individuo para cada población (n=75). Se calculó la densidad estomática (estomas por mm²) y el valor promedio del tamaño de los mismos (longitud y latitud en μm). En la clasificación de los tipos de estomas se utilizó la terminología propuesta por Dilcher (1974). Se aplicó el test histoquímico de azul de cresilo, en hojas, para la detección de mucílago y lugol para almidón en tallos (D'Ambrogio de Argüeso, 1986).

La caracterización de tallo y raíz se basó en observaciones ópticas de cortes transversales de 5 secciones por individuos en cada población (n=25). Se aplicó la prueba *t* de

Student para comparar el número de cristales presentes en tallo de individuos de los dos sitios. Previo a ello se verificaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Los resultados se expresan como promedios y su error estándar. Los análisis estadísticos se efectuaron con el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2013).

Las observaciones se realizaron con microscopio óptico (Zeiss, Axiostar Plus, Alemania) y lupa (Olympus, Japón). Las fotografías fueron tomadas con cámara digital (Canon A620, Power Shot 7,1 MP y Olympus Sp-350 d 8 MP). La composición de cristales se determinó utilizando el microscopio de luz polarizada (Zeiss, Modelo Axio, Lab A1).

ANÁLISIS FÍSICO QUÍMICO DEL SUELO

Con el propósito de evaluar las características edáficas de los sitios de muestreo, se obtuvieron muestras de suelo de los primeros 10 cm de profundidad, con un barreno cilíndrico de 3 cm de diámetro. Se obtuvieron 5 submuestras por cada sitio, las cuales fueron homogeneizadas conformando una única muestra y almacenadas en bolsas plásticas, herméticamente selladas y rotuladas. Se analizaron 12 variables físico-químicas del suelo: contenido de agua en % (técnica gravi-

Tabla 1. Características físico-químicas de los suelos de la localidad de Los Colorados y Alpasinche, La Rioja, Argentina.

Variables físico-químicas	Los Colorados	Alpasinche
Humedad (%)	8,9	0,5
pH	7,8	9,0
Salinidad (dS/m)	4,3	1,9
Materia orgánica (%)	0,5	0,3
Fósforo disponible	17,0	6,5
Nitrógeno total (%)	0,1	0,0
Sodio intercambiable (Cmolc/Kg)	1,5	1,2
Potasio intercambiable (Cmolc/Kg)	0,2	0,1
Calcio intercambiable (Cmolc/Kg)	116,6	8,9
Magnesio intercambiable (Cmolc/Kg)	13,1	2,5
C.I.C (pH=8,2 Cmolc/Kg)	9,1	5,2
Arcilla (%)	22,3	2,3
Limo (%)	52,5	0,0
Arena (%)	52,2	97,7
Clase textural	Franco Limoso	Arenoso

métrica), pH (agua 1:2,5), salinidad (C.E. 25°C en extracto de suelo), materia orgánica oxidable en % (Walkley- Black), Fósforo disponible ppm (Bray- Kurtz I), Nitrógeno Total en % (Kjeldhal), Sodio, Potasio, Calcio y Magnesio intercambiable (Acetato de amonio pH=7), C.I.C. (Acetato de sodio pH=8.2), % de Arena, Arcilla y Limo (Hidrómetro de Bouyucos) y clase textural. El análisis se realizó en el laboratorio de suelos de la Estación Experimental Agroindustrial Obispo Colombres (E.E.A.O.C) (Tabla 1).

MATERIAL ESTUDIADO

ARGENTINA. Prov. La Rioja, Dpto. Arauco, 28°19'09,05"S - 67°02'16,4"O, 688 m snm, 05-XI-2015, *Varela 253* (LIL); Dpto. Independencia, 29°56'21,9"S - 67°07'14,9"O, 688 m snm, 27-I-2014, *Varela 254* (LIL).

RESULTADOS

ANATOMÍA DE LA LÁMINA

En vista superficial ambas epidermis presentan células poligonales de paredes rectas a curvas y cutícula lisa (Fig. 1C). Los estomas se encuentran en la superficie adaxial y abaxial y son de tipo: anfibraquiparacítico, paracítico y con 3 a 5 células subsidiarias. El paracítico es el tipo más frecuente, mientras que los estomas gemelos son escasos (Fig. 1D-G). El tamaño promedio de los estomas es de $62 \mu\text{m} \pm 0,6$ de longitud x $25 \mu\text{m} \pm 0,9$ de latitud para plantas de Los Colorados y de $38,4 \mu\text{m} \pm 0,8$ de longitud x $32,9 \mu\text{m} \pm 0,9$ de latitud, para plantas de Alpasinche. La densidad estomática fue similar entre plantas de Los Colorados (29 estomas/mm²) y Alpasinche (28 estomas/mm²).

En sección transversal la lámina es sub-circular, equilateral y anfiestomática (Fig. 1H). Ambas epidermis son uniestratificadas con un grosor promedio de $40,24 \mu\text{m}$ en los individuos de ambas poblaciones. Los estomas se encuentran levemente hundidos o al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas y la cutícula es delgada (Fig. 1I). El parénquima clorofiliano presenta 4 capas de células compactas con escasos espacios

intercelulares hacia ambas superficies. Internamente al clorénquima se observa un parénquima acuífero formado por células de gran tamaño y paredes delgadas. En posición central a este último se encuentra un haz vascular colateral (Fig. 1J). Entre el clorénquima y el parénquima acuífero se presentan haces vasculares colaterales más pequeños y numerosos cristales prismáticos de oxalato de calcio que se agrupan de diferentes formas (Fig. 1K, 1L). El parénquima acuífero evidencia la producción de mucílago (Fig. 1M).

ANATOMÍA DEL TALLO

La epidermis en vista superficial de los individuos de ambas poblaciones presenta células alargadas de paredes delgadas, cutícula lisa y glabra. Los estomas están rodeados por numerosas células subsidiarias (Fig. 1N).

En sección transversal, el tallo con crecimiento primario es circular (Fig. 1Ñ). La epidermis es uniestratificada con cutícula delgada. El tejido cortical presenta 2 (3) estratos de colénquima de tipo angular y menos frecuentemente laminar. Se continua con 8 a 11 estratos de células parenquimáticas (Fig. 1O). Internamente se observa una vaina amilífera de amiloplastos simples con hilo en rajadura. La vascularización corresponde a una eustela con 9 haces vasculares colaterales (Fig. 1Ñ).

En tallos con crecimiento secundario temprano se observa una reducción del número de estratos de células parenquimáticas corticales encontrándose de 6 a 7 capas (Fig. 2A). Además, comienza a desarrollarse esclerenquima discontinuo a la altura del floema y el cámbium se observa continuo (Fig. 2B).

En tallos con crecimiento secundario típico los cambios son significativos. La peridermis (súber, felógeno y felodermis) reemplaza a la epidermis. El súber presenta lenticelas bien desarrolladas y el felógeno origina internamente 5 capas de felodermis. El parénquima cortical se reduce entre 5 a 6 estratos, el esclerenquima forma un anillo casi continuo en la proximidad del floema

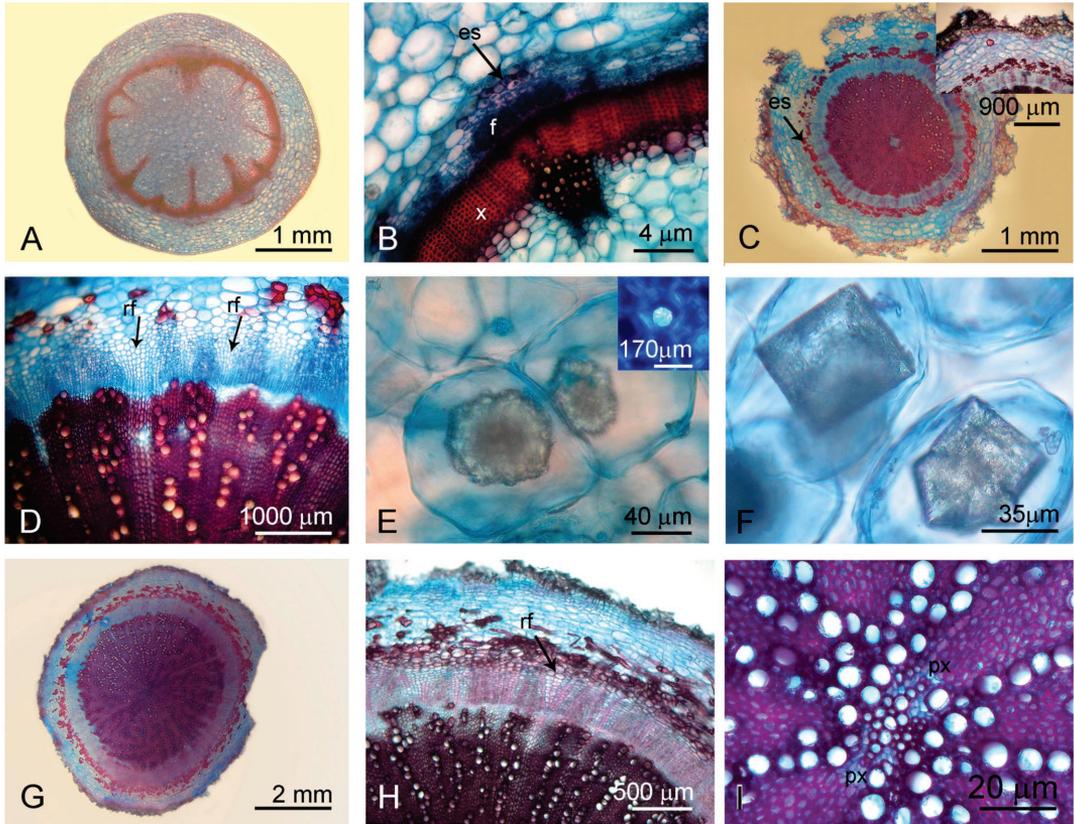


Fig. 2. *Halophytum ameghinoi*. A-F) Tallo. A) Corte transversal de tallo con crecimiento secundario temprano. B) Detalle de vascularización. C) Corte transversal de tallo con crecimiento secundario típico. En imagen incluida se observa una lenticela. D) Detalle de radios floemáticos ensanchados. E y F) Detalle de cristales prismáticos. En la imagen incluida en E) se observa el cristal con luz polarizada. G) Corte transversal de raíz con crecimiento secundario típico. H) Detalle de radios floemáticos ensanchados. I) Detalle de porción central de la raíz con dos puntos protoxilémicos. Referencias: es, esclerenquima; f, floema; px, protoxilema; rf, radio floemático; x, xilema. Varela 253, 254 (LIL).

(Fig. 2C). El disociado del esclerenquima permitió identificar diferentes tipos de esclereidas (braquiesclereidas, macroesclereidas y esclereidas con proyecciones). El xilema y el floema se observan continuos y la médula parenquimática se reduce significativamente. El xilema presenta radios parenquimáticos escasos y cortos. Los vasos son solitarios o múltiples radiales y se encuentran en menor proporción en relación al resto de los elementos xilemáticos (Fig. 2D). Las placas de perforación son simples y oblicuas. En floema los radios parenquimáticos se ensanchan (Fig. 2D).

En todos los estadios de crecimiento del tallo, se registraron cristales de oxalato de calcio asociados al parénquima cortical y medular, con forma de prismas solitarios y drusas, (Fig. 2E y 2F).

El número promedio de cristales del parénquima cortical de tallos con crecimiento secundario, entre individuos de distintos sitios ($21 \pm 2,2$ Los Colorados; $7 \pm 1,3$ Alpasinche) fue significativamente diferente ($t = -3,87$; $p = 0,02$). Sin embargo, las diferencias encontradas en el número de cristales del parénquima medular para individuos de distintos sitios ($12 \pm 1,3$ Los Colorados; $13 \pm 1,3$ Alpasinche), no fueron significativas ($p > 0,05$).

ANATOMÍA DE LA RAÍZ

El sistema radical presenta una raíz principal axonomorfa de la que surgen escasas ramificaciones laterales. Las zonas próxima al ápice, media y basal de la raíz presentan estructura secundaria típica (Fig. 2G). La peridermis se observa compacta sin lenticelas. La corteza presenta 5 a 6 estratos de células parenquimáticas en la cual se observa esclerenquima compuesto por fibras que forman una capa discontinua (Fig. 2H) y cristales de oxalato de calcio en forma de prismas y drusas. El cilindro vascular es similar a lo descrito para tallo con crecimiento secundario (Fig. 2H). En porción central la raíz evidencia 2 puntos protoxilemáticos los que sugieren que la estructura primaria presenta una estela de tipo diarca (Fig. 2I). No se encontraron raíces con crecimiento primario en las muestras analizadas.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

La morfoanatomía de *Halophytum ameghinoi* fue brevemente descrita por Soriano (1946, 1984). La información relacionada con la anatomía de esta especie es escasa por lo que este trabajo describe y completa la anatomía de hoja, tallo y raíz.

El estudio de la estomatogénesis en hoja y tallo de *H. ameghinoi* fue realizado por Di Fulvio (1975), quien menciona estomas de tipo paracíticos (con dos a cuatro células subsidiarias), cicloperíginos, ciclomesoperíginos y estomas gemelos. Las muestras analizadas en este trabajo evidenciaron la presencia de estomas paracíticos, anfibraquiparacíticos, estomas con 3 a 5 células subsidiarias y estomas gemelos en hoja; mientras que en tallo los estomas están rodeados por numerosas células subsidiarias. Los estomas paracíticos fueron los más frecuentes, en coincidencia con lo citado por Di Fulvio (1975). Los diferentes aparatos estomáticos de la especie estudiada podrían estar relacionados con los mecanismos de tolerancia a la salinidad, como propone Bercu *et al.* (2012) para *Aster tripolium*. La hoja de *H. ameghinoi* presenta en posición central un

parénquima acuífero que le otorga la succulencia. Esta característica es considerada una adaptación al ambiente salino ya que contribuye al ajuste osmótico protegiendo a las plantas de la salinidad (Waisel, 1972; Hagemeyer, 1997), principalmente en especies herbáceas que carecen de glándulas secretoras de sal (Poljakoff-Mayber, 1975; Popp, 1995), como ocurre en *H. ameghinoi*.

En relación al tallo y a la raíz, Soriano (1946) mencionó que ambos órganos presentan crecimiento secundario normal pero no realizó una descripción de los tejidos que lo conforman. Posteriormente, Gibson (1978) describió que el xilema secundario de tallo y raíz de esta especie carecen de radios parenquimáticos. En este trabajo se describen los diferentes estadios de crecimiento de tallo y el crecimiento secundario de raíz. En ambos órganos observamos la presencia de radios parenquimáticos reducidos en el xilema que se ensanchan a la altura del floema. Además, *H. ameghinoi* presenta, en tallo y raíz con crecimiento secundario, un anillo perivascular de esclerenquima con fibras lignificadas.

La presencia de fibras con paredes fuertemente lignificadas, en tallo y raíz de *Juncus gerardi* fue citada por Grigore y Toma (2008) como posible adaptación al ambiente salino; otorgándole resistencia a la presión osmótica a la que se encuentra sometida la planta. En *H. ameghinoi* la presencia de esclerenquima probablemente se relaciona con la adaptación a la salinidad.

La formación de cristales es otro mecanismo de osmo-regulación interna de sales (Poblete *et al.*, 1991; Grigore y Toma, 2008). Rains (1972) y Apóstolo (2005) mencionan una relación positiva entre la salinidad y los cristales de oxalato de calcio. Soriano (1946) observó en *H. ameghinoi* la presencia de conglomerados de cristales de forma estrellada en la médula del tallo. En este trabajo, tanto las hojas, como tallos y raíces de individuos de las dos poblaciones presentaron diferentes formas de cristales de oxalato de calcio. Los individuos de Los Colorados evidenciaron la mayor cantidad de cristales en el parénquima cortical del tallo. Esto se

relaciona directamente con la mayor concentración de sales encontradas en este sitio (4,3 dS/m) en comparación a la observada en Alpasinche (1,9 dS/m).

Las características relacionadas con la salinidad edáfica en hoja son los diferentes aparatos estomáticos, el parénquima acuífero y los cristales de oxalato de calcio. Mientras que en tallo y raíz, la presencia de fibras con paredes lignificadas en posición perivasculares y los cristales de oxalato de calcio serían los caracteres asociados a la salinidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Lic. Lelia Bordón de la sección Iconografía (FML), por la realización de las láminas de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Apóstolo N. M. 2005. Caracteres anatómicos de la vegetación costera del Río Salado (Noroeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 40 (3-4): 215-227.
- Aronson J. A. 1989. Haloph: A database of salt tolerant plants of the world. Tucson AZ: Arid Lands Studies. University of Arizona, Arizona, 77 pp.
- Barkla B. J., Vera-Estrella R., Balderas E., Pantoja O. 2007. Mecanismos de tolerancia a la salinidad en plantas. Biotecnología 14: 263-272.
- Benavides A., Dávila R., Rincón F., Ramírez H., Fuentes L. 2004. Respuesta de la densidad estomática y de células tabulares de maíces bajo estrés por NaCl. URL: <http://.uaaa.mx/DirInv/Result_Pio4/MEMORIA_2004/IngAgricola/ABenavides>. Mendoza 2.doc. 182-186 p>. Consulta: noviembre de 2015.
- Bercu R. M., Făgăra L. B. 2012. Anatomical features of *Aster tripolium* L. (Asteraceae) to saline environments. Annals of the Romanian Society for Cell Biology 17 (1): 271.
- Céccoli G., Ramos J. C., Ortega L. I., Acosta J. M., Perreta M. G. 2011. Salinity induced anatomical and morphological changes in *Chloris gayana* Kunth roots. Biocell 35 (1): 9-17.
- Chávez L., González L. M. 2009. Mecanismos moleculares involucrados en la tolerancia de las plantas a la salinidad. ITEA 105 (4): 231-256.
- D'Ambrogio de Argüeso A. 1986. Manual de Técnicas en Histología Vegetal. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, 83 pp.
- Di Fulvio T. E. 1975. Estomatogénesis en *Halophytum ameghinoi* (Halophytaceae). Kurtziana 8: 17- 29.
- Dilcher D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaves. The Botanical Review 40: 1-157.
- Di Rienzo J. A., Casanoves F., Balzarini M. G., González L., Tablada M., Robledo C. W. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: <<http://www.infostat.com.ar>>. Consulta: noviembre de 2015.
- Ferreira R., Tavora F., Ferreyra F. 2001. Dry matter partitioning and mineral composition of roots, stems and leaves of guava grown under salt stress conditions. Pesquisa Agropecuária Brasileira 36 (1): 79-88.
- Flowers T. J. 1985. Physiology of halophytes. Plant Soil 89: 41-56.
- Flowers T. J., Colmer T. D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. New Phytologist 179: 945-963.
- Gibson A. C. 1978. Rayless secondary xylem of *Halophytum*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 105 (1): 39-44.
- Grigore M. N., Toma C. 2008. Ecological anatomy investigations related to some halophyte species from Moldavia. Romanian Journal of Biology - Plant Biology 53 (1): 27-31.
- Hagemeyer J. 1997. Salinization a problem of global scale. En: Prasad, M (editor), Plant ecophysiology, John Wiley y Sons Inc., New York, pp. 173-205.
- Huang J., Redman R. E. 1995. Response of growth, morphology and anatomy to salinity and calcium supply in cultivated and wild barley. Canadian Journal of Botany 73: 1859-1866.
- Kiesling R. 1994. Flora de San Juan. República Argentina. Vol. I: Pteridófitas, Gymnospermas, Dicotiledóneas Dialipétalas (Salicáceas a Leguminosas). Vásquez y Mazzini (editores). Buenos Aires, pp. 111-136.
- Mantri N, Patade V., Penna S., Ford R., Pang E. 2012. Abiotic Stress Responses. In Plants: Present and Future. En: P. Ahmad, M.N.V. Prasad (editores), Abiotic Stress Responses in Plants - Metabolism, Productivity and Sustainability. Springer, New York, pp. 1-19.
- Parida A. K., Das A. B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. Ecotoxicology and Environmental Safety 60: 324-349.
- Patakas A. 2012. Abiotic Stress-Induced Morphological and Anatomical Changes. In Plants. En: P. Ahmad, M.N.V. Prasad (editores), Abiotic Stress Responses in Plants - Metabolism, Productivity and Sustainability. Springer, New York. pp 21-39.
- Poblete V., Campos V., Gonzalez I., Montenegro G. 1991. Anatomic leaf adaptations in vascular plants of a salt marsh in the Atacama desert (Chile). Revista Sociedad Chilena de Historia Natural 64: 65-75.
- Pojakoff-Mayber A. 1975. Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity

- stress. En: Poljakoff- Mayber, A. y J. Gale (editores), *Plant in saline environments* Springer Verlag, New York, pp. 97-117.
- Popp M. 1995. Salt resistance in herbaceous halophytes and mangroves. *Progress in Botany* 56: 416-429.
- Pozner R., Cocucci A. 2006. Floral structure, anther development, and pollen dispersal of *Halophytum ameghinoi* (Halophytaceae). *International Journal of Plant Sciences* 167 (6): 1091-1098.
- Rains D. W. 1972. Salt transport by plants in relation to salinity. *Annual Review of Plant Physiology* 23: 367-388.
- Ramos J., Perrata M., Tivano J., Vegetti A. 2004. Variaciones anatómicas en la raíz de *Pappophorum philippianum* inducidas por salinidad. *Phyton* 73: 103-109.
- Salas J., Sanabria M. E., Pire R. 2001. Variación en el índice y la densidad estomática de plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) sometidas a tratamientos salinos. *Bioagro* 13: 99-104.
- Soriano A. 1946. Halophytaceae nueva familia de orden Centrospermae. *Notas Museo La Plata* 11: 161-175.
- Soriano A. 1984. Halophytaceae. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 23: 161.
- Waisel Y. 1972. *Biology of halophytes*. Academic Press, New York and London, 379 pp.
- Wickens G. 1998. *Ecophysiology of economic plants in arid and semi-arid lands*. Springer Verlag, Berlin, Germany, 343 pp.