

Anatomía foliar de cuatro especies halófilas del noroeste argentino

Foliar anatomy of four halophiles species of the northwestern Argentina

Fernández, Romina D.¹; Patricia L. Albornoz^{2,3*}

¹ Instituto de Ecología Regional (CONICET-UNT). Yerba Buena, Horco Molle cc 34, Tucumán, Argentina.

² Instituto de Morfología Vegetal, Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251, (T4000JEF) San Miguel de Tucumán, Argentina.

³ Cátedra de Anatomía Vegetal, Facultad de Ciencias Naturales e IML, UNT. Miguel Lillo 205, (T4000JEF) San Miguel de Tucumán, Argentina.

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

RESUMEN

Las hojas de las plantas halófilas desarrollan estrategias para afrontar las condiciones adversas de los ambientes salinos. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la anatomía foliar de *Atriplex argentina*, *Alternanthera nodifera*, *Ehretia cortesia* y *Trianthema argentina*, especies halófilas del noroeste argentino. Hojas de las especies mencionadas fueron colectadas en las Salinas Grandes (provincia de Catamarca) y Aimogasta (provincia de La Rioja). Se aplicaron técnicas histológicas convencionales. *E. cortesia*, *A. argentina* y *T. argentina* presentaron tricomas glandulares y *A. nodifera* eglandulares. Los estomas de *E. cortesia* y *A. nodifera* se encontraron hundidos. Se observó mesofilo isolateral en *E. cortesia* y mesofilo con estructura Kranz en *A. argentina*, *A. nodifera* y *T. argentina*. *A. argentina*, *A. nodifera* y *E. cortesia* presentaron parénquima acuífero. Todas las especies evidenciaron abundantes y diversos tipos de cristales de oxalato de calcio en mesofilo y en caso de *E. cortesia* presentó además cristales de carbonato de calcio en glándulas de sal. El trabajo describe por primera vez la anatomía foliar de estas especies y contribuye al conocimiento de las adaptaciones anatómicas de la vegetación halófila del noroeste de Argentina.

Palabras clave — *Alternanthera*, anatomía foliar, *Atriplex*, *Ehretia*, *Trianthema*.

➤ Ref. bibliográfica: Fernández, R. D.; Albornoz, P. L. 2019. "Anatomía foliar de cuatro especies halófilas del Noroeste argentino". *Lilloa* 56 (1): 14–23. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. D.O.I.: doi.org/10.30550/j.lil/2019.56.1/2

➤ Recibido: 18/03/19 – Aceptado: 23/05/19

➤ URL de la revista: <http://lilloa.lillo.org.ar>



➤ Algunos derechos reservados. Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

ABSTRACT

The leaves of the halophytes plants develop strategies to confront adverse conditions of the saline environments. The objective of this work was to characterize the foliar anatomy of *Atriplex argentina*, *Alternanthera nodifera*, *Ehretia cortesia* y *Trianthema argentina*, halophytes from northwestern Argentina. The material was collected in the Salinas Grandes (Catamarca Province) and Aimogasta (La Rioja Province). Conventional histological techniques were applied. *E. cortesia*, *A. argentina* and *T. argentina* presented glandular trichomes and *A. nodifera* eglandular. The stomata of *E. cortesia* and *A. nodifera* were found sunken. Isolateral mesophyll was observed in *E. cortesia* and mesophyll with Kranz structure was observed in *A. Argentina*, *A. nodifera* and *T. argentina*. *A. Argentina*, *A. nodifera* and *E. cortesia* presented acuíferous parenchyma. All species showed abundant and diverse types of calcium oxalate crystals in mesophyll and in case of *E. cortesia* also presented calcium carbonate crystals in salt glands. The work describes for the first time the foliar anatomy of these species and contributes to the knowledge of the anatomical adaptations of halophilic vegetation from northwestern Argentina.

Keywords — *Alternanthera*, foliar anatomy, *Atriplex*, *Ehretia*, *Trianthema*.

INTRODUCCIÓN

La salinidad del suelo es un factor que estructura las comunidades vegetales y determina la identidad y la abundancia de las especies que habitan en un ambiente determinado (Krüger y Peinemann, 1996; Rodríguez-Iturbe, Porporato, Laio, Ridolfi, 2001). La elevada salinidad en el suelo, en ambientes áridos y semiáridos, produce estrés salino y para tolerar esta condición la vegetación halófila desarrolla diferentes adaptaciones fisiológicas y anatómicas (Poljakoff-Mayber, 1975; Flowers, Galal, Bromham, 2010).

Se han descrito diferentes adaptaciones de las plantas halófilas para regular y mantener la concentración interna de iones (Parida y Das, 2005). Esas adaptaciones ocurren en los distintos niveles de organización de la planta (Munns y Tester, 2008). Dado que la hoja es el órgano más variable morfológica y anatómicamente, desempeña un papel importante en la regulación de los niveles de sal en la planta (Fahn, 1985; Poblete, Campos, Gonzalez, Montenegro, 1991).

Entre las adaptaciones morfológicas y anatómicas citadas para la hoja se encuentran la succulencia, el desarrollo de tricomas y glándulas secretoras de sal, la modificación de la densidad estomática (Salas, Sanabria, Pire, 2001; Benavides, Dávila, Rincón, Ramírez, Fuentes, 2004), el desarrollo de parénquima acuífero y la presencia de cristales en los tejidos (Poblete *et al.*, 1991; Salas *et al.*, 2001; Apóstolo, 2005; Perez Cuadra y Cambi, 2014; Fernández, Varela, Albornoz, 2016).

Los tricomas glandulares secretores de sal son muy frecuentes en *Atriplex* L. spp. (Chenopodiaceae) y en algunos representantes de la familia Poaceae mientras que las glándulas de sal se presentan en algunos géneros de Aveniaceae, Acanthaceae,

Frankeniaceae, Plumbaginaceae, Poaceae y Tamaricaceae (Metcalfé y Chalk, 1950; Salama, El-Naggar y Ramadan, 1999; Wahid, 2003). Parénquima acuífero fue observado en representantes de las familias Aizoaceae, Chenopodiaceae, Amarantaceae, Asteraceae y Halophytaceae (Metcalfé y Chalk, 1950; Pérez Cuadra y Cambi, 2014; Fernández *et al.*, 2016). Cristales de diferente composición química se encuentran en numerosas familias (Metcalfé y Chalk, 1950)

En Argentina, aproximadamente unas 2,5 millones de hectáreas presentan suelos salinos (Cantero, León, Cisneros, Cantero, 1998). Las Salinas Grandes en la provincia de Catamarca y Aimogasta en la provincia de La Rioja (Argentina) presentan zonas con diferentes propiedades edáficas las cuales determinan la composición de distintas comunidades vegetales adaptadas a esos suelos (Karlin *et al.*, 2012; Fernández *et al.*, 2016).

Con el propósito de contribuir al conocimiento sobre la anatomía de las especies halófilas del noroeste argentino, el objetivo de este estudio fue caracterizar la anatomía foliar de *Alternanthera nodifera* (Moq.) Griseb. (Amaranthaceae), *Atriplex argentina* Speg. (Chenopodiaceae), *Ehretia cortesia* Gottschling (Boraginaceae) y *Trianthema argentina* Hunz. & Cocucci (Aizoaceae).

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección y preparación de las muestras

Los muestreos fueron realizados en un sector de las Salinas Grandes, departamento La Paz, provincia de Catamarca (29°31'15,7"S - 64°54'48,7"O); y a 10 km de Aimogasta, en la Ruta 60, provincia de La Rioja (28°40'16,6"S - 66°30'20"O). Se recolectaron 5 individuos de *A. nodifera*, *A. argentina*, *E. cortesia* y *T. argentina*, especies arbustivas, con hojas simples, pequeñas y sésiles excepto *T. argentina* que presenta pecíolo. De cada especie se analizaron 5 muestras de la lámina y en el caso de *T. argentina* se analizaron además 5 muestras de pecíolo. El material fue fijado y conservado en FAA (1:1:8, v/v/v formol, ácido acético glacial, etanol 80%).

Para el análisis de las epidermis se empleó la técnica de diafanizado, propuesta por Dizeo de Strittmatter (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). Para el estudio estructural de la hoja de todas las especies se realizaron cortes transversales a mano libre de la parte media de la lámina y el pecíolo (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). Las tinciones utilizadas fueron azul astra-safranina y los preparados fueron montados en agua glicerina (1:1) (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). Adicionalmente se efectuaron pruebas histoquímicas en cortes frescos para detectar taninos (SO₄Fe, formalina y agua), mucílagos (azul de cresil), resinas y aceites esenciales (Sudán IV) (D'Ambrogio de Argüeso, 1986).

Para el estudio ultraestructural de la lámina el material fue fijado según Karnovsky (1965), luego fue deshidratado pasando por una serie de alcoholes y acetona, se secaron con punto crítico (DCP-1, Denton Vacuum, USA) y posteriormente se recubrieron con oro-paladio (Dorador Ion Sputter, JFC 1100 Joel, Japón). Las observaciones se realizaron con microscopio estereoscópico (Olympus SZX7, Olympus Co., Tokio, Japón), microscopio óptico (Zeiss, AxioStar Plus, Göttingen, Alemania)

y microscopio electrónico de barrido (Zeiss Supra 55VP, Carl Zeiss, Oberkochen, Alemania) del Centro Integral de Microscopía Electrónica (CIME) INSIBIO-UNT-CONICET. Las fotomicrografías fueron tomadas con cámara digital Canon, Power Shot A620, 7.1 M.P. Se utilizó el microscopio de luz polarizada (AXIO Lab. A1, Carl Zeiss, Göttingen, Alemania), para la identificación de cristales de oxalato de calcio.

De cada especie y muestra foliar se analizaron 10 campos ópticos y se calculó la densidad estomática promedio (estomas/mm²). En la clasificación de los tipos de estomas se utilizó la terminología propuesta por Dilcher (1974).

Material estudiado

Alternanthera nodifera (Moq.) Grises. ARGENTINA. Prov. Catamarca, Dpto. La Paz, Salinas Grandes a 500 m del control caminero de Catamarca y a 50 m de la Ruta Nacional 157, 29°31'15,7"S, 64°54'48,7"O, 170 m snm, 03-VIII-2014, Varela R.O. (LIL).

Atriplex argentina Speg. ARGENTINA. Prov. Catamarca, Dpto. La Paz, Salinas Grandes a 500 m del control caminero de Catamarca y a 50 m de la Ruta Nacional 157, 29°31'15,7"S, 64°54'48,7"O, 170 m snm, 03-VIII-2014, Varela R.O. (LIL).

Ehretia cortesia Gottschling. ARGENTINA. Prov. Catamarca, Dpto. La Paz, Salinas Grandes a 500 m del control caminero de Catamarca y a 50 m de la Ruta Nacional 157, 29°31'15,7"S, 64°54'48,7"O, 170 m snm, 03-VIII-2014, Varela R.O. (LIL).

Trianthema argentina Hunz. & Cocucci. ARGENTINA. Prov. La Rioja, Dpto. Aimogasta, Ruta 60, Frente plantación Nucete, a 10 km de Aimogasta, 28°40'16,6"S - 66°30'20"O, 691 m snm, 07-IV-2015, Varela R.O. (LIL).

RESULTADOS

En vista paradermal, la cutícula de *Atriplex argentina* es lisa mientras que en las demás especies, es estriada. En ambas superficies de la lámina, las células epidérmicas en *Alternanthera nodifera* y *Ehretia cortesia* son mayormente isodiamétricas con paredes engrosadas (Fig. 1A), siendo papilosas en la primera especie; mientras que *A. argentina* y *Trianthema argentina* presentan células rectangulares, con pared gruesa en la primera y delgada en la segunda (Fig. 1B). Todas las especies son anfiestomáticas y tienen estomas de tipo anomocíticos, en el caso de *E. cortesia* y *A. nodifera* los estomas están hundidos (Fig. 1C). Además, se observan estomas ciclocíticos en *E. cortesia* (Fig. 1D), hemiparacíticos en *A. nodifera* (Fig. 1A) y paracíticos en *T. argentina* (Fig. 1B). La densidad estomática varía entre epidermis adaxial y abaxial y entre especies. En *A. nodifera* la densidad estomática en la epidermis adaxial es de 167 estomas/mm² y en la abaxial de 117 estomas/mm²; en *E. cortesia* de 94 estomas/mm² en adaxial y 156 estomas/mm² en abaxial y en *Trianthema argentina* de 25 estomas/mm² en adaxial y 19 estomas/mm² en abaxial. Los tricomas están presentes en ambas superficies de todas las especies estudiadas. *E. cortesia* presenta tricomas simples uni y pluricelulares, uniseriados (Fig. 1E, F), tricomas glandulares con pie y cabeza unicelular (Fig. 1G)

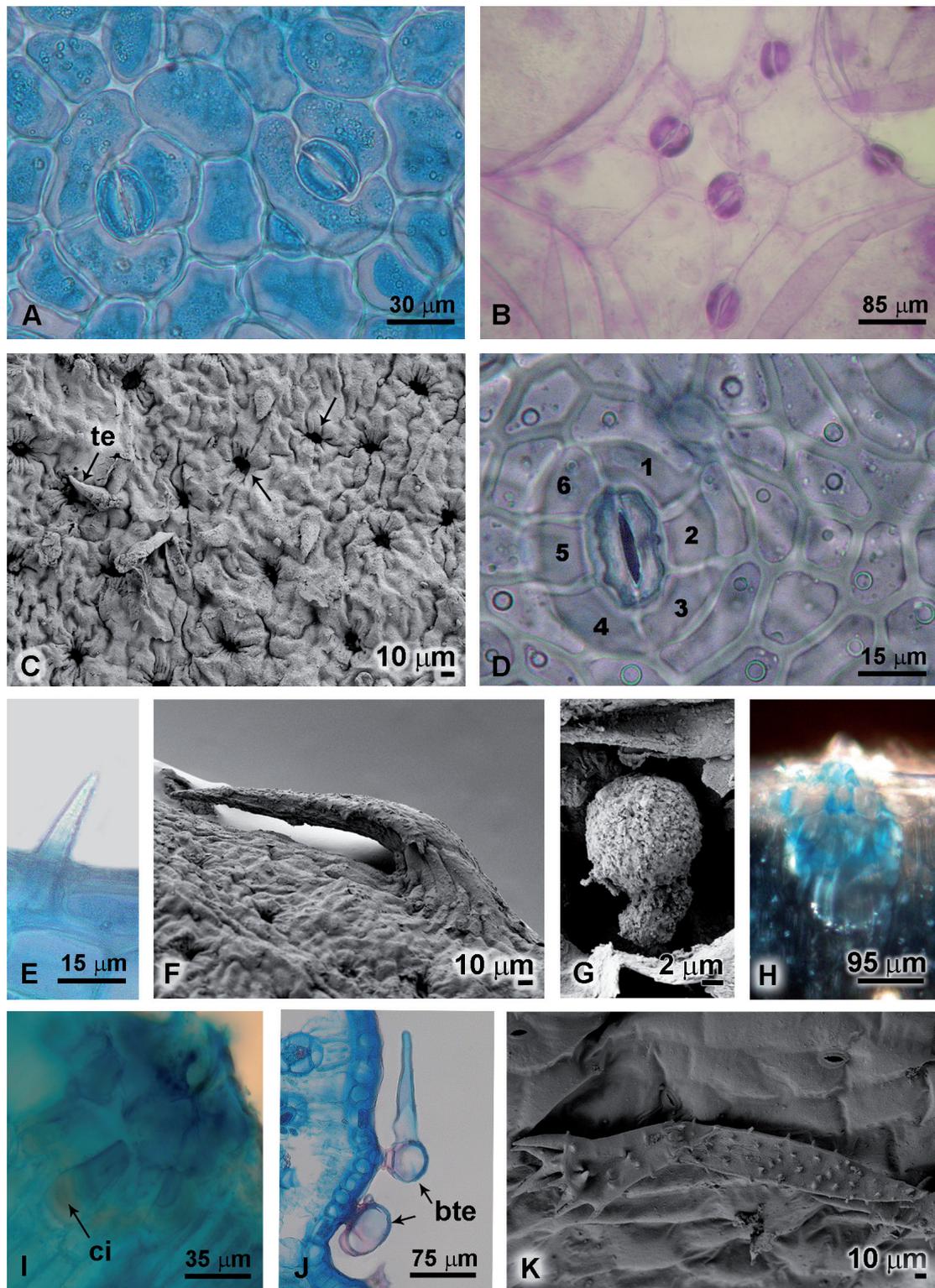


Fig. 1. A) *Alternanthera nodifera*, epidermis abaxial, estomas hemiparásiticos. B) *Trianthesma argentina*, epidermis abaxial, estomas parásiticos. C-I) *Ehretia cortesia*. C) Estomas hundidos y tricomas eglandulares, en vista superficial. D) Estoma ciclocítico. E) Tricoma eglandular unicelular. F) Tricoma eglandular pluricelular. G) Tricoma glandular con pie y cabeza unicelular. H) Aspecto de glándula secretora con microscopio de luz polarizada, I) Detalle de glándula secretora con cistolitos. J, K) *A. nodifera*, tricoma eglandular con pie bi-tricelular, seguido por ramificaciones unicelulares, con el extremo distal pluricelular uniseriado gloquidiado y ápice agudo. Referencias: bte, base tricoma eglandular; ci, cistolito; te, tricoma eglandular; 1-6, células subsidiarias; Varela S/N (LIL).

y glándulas secretoras de sal formadas por 14 células aproximadamente, cada una con un cistolito (Fig. 1H, I); *A. nodifera* evidencia tricomas eglandulares, con pie bi-tricelular, seguido por ramificaciones unicelulares, con el extremo distal pluricelular uniseriado gloquidiado y ápice agudo (Fig. 1J, K). *A. argentina* y *T. argentina* presentan tricomas glandulares de tipo vesículas pediceladas que cubren completamente ambas superficies de la lámina (Fig. 2A, E-G). En el caso de *A. argentina* la alta densidad de estos tricomas sumado a la fragilidad de las células epidérmicas dificultó evaluar la densidad estomática, además esta especie presentó hidatodos en el margen de la hoja. El tejido subepidérmico varía entre las especies; en *E. cortesia* se observó esclerénquima no lignificado (Fig. 2B), en *A. nodifera* colénquima o esclerénquima a la altura del nervio medio (Fig. 2D), mientras que en *A. argentina* se observó colénquima en el margen de la lámina y a la altura del nervio medio, y un estrato de células correspondiente a un tejido acuoso (Fig. 2E). El mesofilo de *E. cortesia* es isolateral, con 4-7 estratos de células (Fig. 2B), mientras que *A. argentina*, *A. nodifera* y *T. argentina* tienen estructura Kranz (Fig. 2C-G). *A. nodifera* y *E. cortesia* presentaron parénquima acuífero (Fig. 2B, C). Todas las especies evidenciaron cristales de oxalato de calcio en forma de drusas y cristales prismáticos en el mesofilo; en *A. argentina* y *T. argentina* las drusas se encontraron en idioblastos (Fig. 2E, G). En todos los casos, los haces vasculares son colaterales con vaina parenquimática. En *E. cortesia* los haces tienen casquete de fibras por encima del floema y debajo del xilema, en *A. nodifera* el haz vascular principal posee colénquima hacia floema y en *A. argentina* el haz principal presenta casquete de esclerénquima no lignificado. El pecíolo de *T. argentina* tiene epidermis unistrata con células cuadrangulares y cutícula estriada. Al igual que la lámina, el pecíolo se encuentra cubierto por tricomas vesiculosos pedicelados (Fig. 2H). Los estomas se localizan en la superficie abaxial levemente hundidos y son de tipo anomocítico y paracítico. El sistema vascular del pecíolo consiste en un haz vascular central colateral con vaina parenquimática y casquete de colénquima hacia floema (Fig. 2I). Finalmente, en la superficie de las láminas de *A. argentina*, *E. cortesia* y *T. argentina* se evidencia que la sal excretada cristaliza de diferentes formas (Fig. 2J).

DISCUSIÓN

El presente trabajo es el primer registro referido a la anatomía foliar de las cuatro especies de halófitas estudiadas. Todas ellas presentan hojas de tipo anfiestomáticas, característica común entre las especies xerófilas (Roth, 1992). Una estrategia de protección de los estomas es en relación a las células epidérmicas circundantes (Ancibor, 1980). Los estomas hundidos o ubicados en criptas, son considerados un carácter altamente adaptativo a un ambiente seco (Ancibor, 1980). En nuestro estudio, los estomas de *E. cortesia* y *A. nodifera* se encontraron hundidos.

Todas las especies analizadas presentaron tricomas eglandulares y glandulares en ambas superficies de la lámina. Los tricomas glandulares que presentan *A. argentina* y la alta densidad de los mismos coincide con lo observado en otras especies de *Atriplex* (Jáuregui, Castro, Ruiz-Zapata, Lapp, 2014).

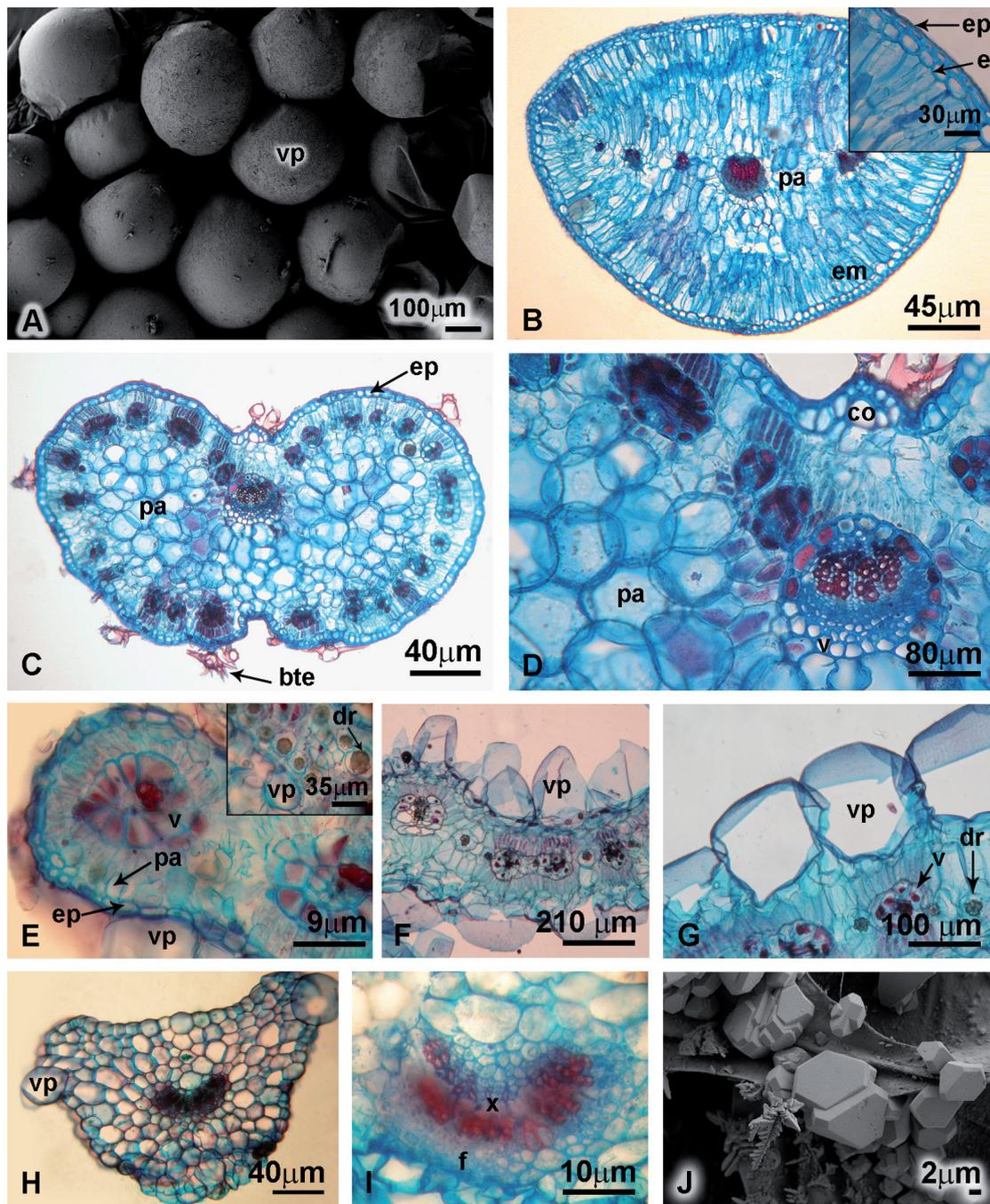


Fig. 2. A) *Trianthema argentinum*, tricomas glandulares de tipo vesículas pediceladas, en vista superficial. B) *Ehretia cortesia*, corte transversal de lámina, mesofilo isolateral, parénquima acuífero, detalle de esclerenquima subepidérmico en imagen incluida. C, D) *Alternanthera nodifera*, corte transversal de lámina. C) aspecto general. D) Detalle de mesofilo con estructura kranz, parénquima acuífero y haces vasculares con vaina. E) *Atriplex argentinum*, mesofilo con estructura Kranz, detalle de drusas en imagen incluida. F-I) *T. argentinum*, sección transversal de hoja. F) Aspecto general de la lámina. G) Detalle de la lámina. H, I) Pecíolo. H) Aspecto general. I) Detalle del haz vascular colateral. J) Sal cristalizada en *A. argentinum*. Referencias: bte, base tricoma eglandular; co, colénquima; dr, drusa; e, esclerenquima; em, empalizada; ep, epidermis; f, floema; pa, parénquima acuífero; v, vaina parenquimática; vp, vesícula pedicelada; x, xilema; Varela S/N (LIL).

Los tricomas glandulares pueden estar involucrados en la excreción de sales, lo cual constituye un mecanismo eficiente para remover las sales y prevenir su acumulación en tejidos vasculares (Popp, 1995). Metcalfe y Chalk (1950) mencionan que las hojas de especies de la familia Aizoaceae presentan aspecto calcáreo por la deposición de cristales en la epidermis; y los restos de tricomas vesiculares pedicelados en especies del género *Atriplex* forman un polvo blanco en la superficie de la hoja. Debido a las observaciones mencionadas y a la función de excreción de sales que pueden tener los vesículas pediceladas y las glándulas de sal, es posible que estas estructuras encontradas en *A. argentina* y *T. argentina* y *E. cortesia* estén involucradas en este mecanismo, ya que se observó sal cristalizada de diferentes formas en la superficie de las láminas de estas especies.

La presencia de glándulas de sal es considerada una característica que define a las halófitas, sin embargo sólo pocos géneros las presentan (Grigore y Toma, 2007; Flowers y Colmer, 2008). Las glándulas de sal de *E. cortesia* no presentaron la estructura típica de las glándulas descritas por Salama *et al.* (1999) y Wahid (2003), y tienen la particularidad de contener cistolitos; los últimos fueron citados por Metcalfe y Chalk (1950) en la base de tricomas o en células epidérmicas vecinas para algunos integrantes de la familia.

La presencia de tejido esclerenquimático en las hojas es considerada como una característica de xeromorfismo (Ragonese, 1990). En las especies estudiadas solo *E. cortesia* presenta tejido esclerenquimático no lignificado, mientras que *A. argentina* y *A. nodifera* tienen colénquima como tejido de sostén subepidérmico. El escaso desarrollo de tejidos de sostén de las especies estudiadas podría vincularse con el reducido tamaño de las hojas (Fahn, 1985).

El mesofilo de *E. cortesia* y *A. nodifera* es isolateral, lo cual es típico de especies que se desarrollan en ambientes áridos (Roth, 1992). Por su parte *A. argentina* y *T. argentina* presentan estructura Kranz. Esta estructura ha sido señalada como característica que beneficia a las especies que crecen en ambientes áridos salinos, ya que permite utilizar de manera más eficiente el agua y los nutrientes disponibles en el suelo (Apóstolo, 2005). De las especies que se estudiaron, *A. argentina*, *A. nodifera* y *E. cortesia* presentaron parénquima acuífero, tejido que le confiere succulencia. Estudios previos sugieren que la succulencia constituye una respuesta adaptativa de las halófitas ya que al retener sales en las vacuolas evita la toxicidad de las mismas en el citoplasma, además de que preserva el contenido de agua en la planta (Waisel, 1972; Poblete *et al.*, 1991). La succulencia facilita la dilución de los iones (Sayed-Hussin, 2007), por lo que beneficia especialmente a las especies que no poseen estructuras excretoras de sales (Poljakoff-Mayber, 1975; Roth, 1992), como es el caso de *A. nodifera*.

Las cuatro especies presentaron numerosos y diferentes tipos de cristales de oxalato de calcio en el mesofilo. La presencia de estos cristales podría considerarse un mecanismo de osmo-regulación, al controlar la concentración interna de sales (Poblete *et al.*, 1991). Este mecanismo parece ser uno de los más comunes entre las halófitas ya que ha sido reportado para numerosas especies (Apóstolo, 2005; Grigore y Toma, 2007; Demelis *et al.*, 2014, Fernandez *et al.*, 2016). Los resultados aquí presentados muestran que la hoja de las cuatro especies estudiadas presenta caracteres anatómicos típicos de plantas halófilas y xerófilas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado en el marco del Proyecto Cup: B-0002-1 de la Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (T4000JFE) Tucumán, Argentina. Los autores agradecen al Dr. Rodolfo Omar Varela (Fund. M. Lillo y UNdeC), por el material colectado en las provincias de La Rioja y Catamarca y a la Lic. Lelia Bordón (Fund. M. Lillo), por la diagramación de las láminas. Agradecemos a los revisores que han mejorado el manuscrito con sus sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA

- Ancibor, E. (1980). Estudio anatómico de la vegetación de la Puna de Jujuy. II. Anatomía de las plantas en cojín. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 19: 157-202.
- 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: 215-227.
- Benavides, A., Dávila, R., Rincón, F., Ramírez, H. y Fuentes, L. (2004). Respuesta de la densidad estomática y de células tabulares de maíces bajo estrés por NaCl. URL: Recuperado de: http://www.uaaan.mx/DirInv/Resul_PI-04/MEMORIA_2004/.
- Cantero, J. J., León, R., Cisneros, J. M. y Cantero, A. (1998). Habitat structure and vegetation relationships in central Argentina salt marsh landscapes. *Plant Ecology*, 137: 79-100.
- D'Ambrogio De Argüeso, A. (1986). Manual de Técnicas en Histología Vegetal. Buenos Aires, Argentina: Editorial Hemisferio Sur S. A.
- Demelis, J., Castro, M., Ruiz-Zapata, T. y Lapp, M. (2014). Anatomía de los órganos vegetativos de dos especies de *Atriplex* (Chenopodiaceae) de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 62 (4): 1625-1636.
- Dilcher, D. L. (1974). Approaches to the identification of angiosperm leaves. *The Botanical Review* 40: 1-157.
- Fahn, A. 1985. Anatomía Vegetal. Madrid, España: Ediciones Pirámides, S.A.
- Fernandez, R. D.; Varela, O. y Albornoz, P. L. (2016). Anatomía de hoja, tallo y raíz de *Halophytum ameghinoi* (Halophytaceae), especie endémica de Argentina. *Lilloa* 53: 23-31.
- Flowers, T. J., Galal, H. K. y Bromham, L. (2010). Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology* 37: 604-612.
- Grigore, M. N. y Toma, C. (2007). Histo-anatomical strategies of Chenopodiaceae halophytes: adaptive, ecological and evolutionary implications. *Wseas Transactions on Biology and Biomedicine* 4: 207-218.
- Jáuregui, D., Castro, M., Ruiz-Zapata, T. y Lapp, M. (2014). Anatomía de los órganos vegetativos de dos especies de *Atriplex* (Chenopodiaceae) de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 62 (4): 1625-1636.

- Karnovsky, M. J. (1965). A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology* 27: 137-138.
- Krüger, H. R. y Peinemann, N. (1996). Coastal plain halophytes and their relation to soil ionic composition. *Plant Ecology* 122: 143-150.
- Metcalf, C. R. y Chalk, L. (1950). *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
- Munns, R. y Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651-681.
- Parida, A. K. y Das, A. B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotox Environ Safe* 60 (3): 324-349.
- Pérez Cuadra, V. y Cambi, V. N. (2014). Ocurrencia de caracteres anatómicos funcionales foliares y caulinares en 35 especies xero-halófilas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49: 347-359.
- Poblete, V., Campos, V., González, L. y Montenegro, G. (1991). Anatomic leaf adaptations in vascular plants of a salt marsh in the Atacama desert (Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 65-75.
- Poljakoff-Mayber, A. (1975). Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity stress. En: A. Poljakoff-Mayber, J. Gale (Eds.), *Plant in saline environments* (pp. 97-117). New York: Springer Verlag.
- Popp, M. (1995). Salt resistance in herbaceous halophytes and mangroves. *Progress in Botany* 56: 416-429.
- Karlin, M. S., Buffa, E. V., Karlin, U. O., Contreras, A. M., Coirini, R. O. y Ruiz Posse, E. J. (2012). Relaciones entre propiedades de suelo, comunidades vegetales y receptividad ganadera en ambientes salinos (Salinas Grandes, Catamarca, Argentina). *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales* 8 (1): 30-45.
- Ragonese, A. M. (1990). Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). *Darwiniana* 30: 1-10.
- Rodriguez-Iturbe, I., Porporato, A., Laio, F. y Ridolfi, L. (2001). Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and response to water stress: I. Scope and general outline. *Advances in Water Resources* 24: 695-705.
- Roth, I. (1992). *Leaf structure: coastal vegetation and mangroves of Venezuela*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Salama, F. M., El-Naggar, S. M. y Ramadan, T. (1999). Salt glands of some halophytes in Egypt. *Phyton* 39: 91-105.
- Salas, J., Sanabria, M.E y 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.
- Sayed-Hussin, S. A. E. (2007). Mechanisms of salt tolerance in the halophytes *Atriplex nummularia* Lindl. and *Atriplex leucoclada* Boiss. (Doctoral thesis). Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover, Niedersachsen, Germany.
- Wahid, A. (2003). Physiological significance of morpho-anatomical features of the halophytes with particular reference to cholistan flora. *International Journal of Agriculture and Biology* 5: 207-212.
- Waisel, Y. (1972). *Biology of halophytes*. New York, USA: Academic Press.