

Ecoanatomía de la madera de *Allenrolfea vaginata* (Griseb.) Kuntze (Chenopodiaceae) en ambientes salinos de Santiago del Estero

MARÍA E. FIGUEROA, ANA M. GIMÉNEZ, PATRICIA HERNÁNDEZ, CELIA GAILLARD DE BENÍTEZ & GUIDO LORENZ

Instituto de Silvicultura y Manejo de Bosques (INSIMA), Facultad de Ciencias Forestales (FCF) de la Universidad Nacional de Santiago del Estero (UNSE). Santiago del Estero, República Argentina.

RESUMEN. El objetivo de este estudio fue analizar la variabilidad en las características anatómicas de la madera de *Allenrolfea vaginata* asociada a tipos de vegetación de sitios con diferentes condiciones de salinidad. Colectamos muestras de madera de 15 individuos provenientes de tres sitios: I) vegetación halófila y suelo Haplic Epi Hypersalic Fluvisol (Endohyposodic, Siltic) sobre un bajo salitroso, II) vegetación xerófila arbustiva y suelo Haplic Endo Hypersalic Fluvisol (Siltic) sobre una paleollanura, y III) vegetación xerófila arbórea y suelo Haplic Endo Hypersalic Solonchak (Endohyposodic, Siltic) sobre una dorsal. Comparamos el diámetro tangencial de lumen de vaso, longitud de elemento de vaso, frecuencia de poros, altura de radio, diámetro y longitud de fibrotraqueida. Además, en cada sitio tomamos muestras del suelo para su caracterización. La estructura anatómica del xilema presenta rasgos xeromórficos que permiten tolerar la escasa disponibilidad de agua, acentuada por la salinidad elevada del suelo. Las variables que variaron significativamente entre sitios fueron el diámetro tangencial del lumen y la longitud de elemento de vaso, el diámetro de fibrotraqueida y la altura de radio. Las principales variables anatómicas de conducción, diámetro y longitud de elemento de vasos, contribuyeron fuertemente a la explicación de la variabilidad total entre sitios; son las variables de mayor significado ecológico. De esta manera, los individuos estudiados presentaron diferencias en la capacidad de conducción y respondieron a la variabilidad en la disponibilidad de agua del suelo entre los sitios, dada por la conductividad eléctrica y la profundidad del horizonte hipersalino, y expresada en los distintos tipos de vegetación. Los vasos más pequeños y cortos que presentaron los individuos de la vegetación halófila con mayor conductividad eléctrica y menor disponibilidad de agua del suelo, confieren mayor seguridad en la conducción de agua que los vasos más largos y grades encontrados en los individuos de la vegetación xerófila arbustiva, con menor conductividad eléctrica que en el sitio anterior. Estos resultados contribuyen al conocimiento de los mecanismos de la estructura anatómica de la madera de una halófila del Chaco Semiárido, que aseguran su supervivencia en diferentes condiciones de salinidad del suelo.

[Palabras clave: anatomía, xilema, adaptación, salinidad]

ABSTRACT. Ecological wood anatomy of *Allenrolfea vaginata* (Griseb.) Kuntze (Chenopodiaceae) in saline environments in Santiago del Estero: This paper aimed to analyze the variability of wood anatomical features of *Allenrolfea vaginata* (Griseb.) Kuntze (Chenopodiaceae) under different salinity conditions in three vegetation types. Wood samples from 15 individuals in total were collected from three different sites, namely halophyte vegetation and Haplic Epi Hypersalic Fluvisol (Endohyposodic, Siltic) soil over a low brine (site I), xerophytic shrub vegetation and Haplic Endo Hypersalic Fluvisol (Siltic) soil over a paleoplain (site II), and tree xerophyte vegetation and Haplic

✉ Instituto de Silvicultura y Manejo de Bosques (INSIMA), Facultad de Ciencias Forestales (FCF) de la Universidad Nacional de Santiago del Estero (UNSE). Av. Belgrano (S) 1912, (G4200ABT) Santiago del Estero, República Argentina. info-fcf@unse.edu.ar.

Recibido: 28 de diciembre de 2010; Fin de arbitraje: 2 de marzo de 2011; Segunda versión recibida: 13 de abril de 2011; Tercera versión recibida: 30 de junio de 2011; Aceptado: 23 de agosto de 2011

Endo Hypersalic Solonchak (Endohyposodic, Siltic) soil over a dorsal (site III). The quantitative parameters compared among individuals were: vessel diameter, vessel element length, and vessel frequency, ray height, fiber-tracheid diameter and length. Soil samples were taken from each site for their characterization. Wood anatomy of *A. vaginata* shows xeromorphic features that allow for its adaptation to water stress which is worsened because of the high soil salinity. The variables with significative differences were: diameter and length of vessel element, fiber-tracheid diameter, and ray height. The main anatomical variables of conduction (i.e., vessel elements diameter and length) help more in explaining the total variability among sites being those with major ecological significance. Thus the individuals under study showed differences in their conducting capacity as a response to the variability in soil water availability of the sites given by the electric conductivity and the hypersaline horizon depth realized in the different types of vegetation. The smaller and shorter vessels of the halophyte vegetation with higher soil electric conductivity and less soil water availability provide higher security for water conduction than those bigger and longer of the xerophytic shrub vegetation with lower electric conductivity. This eco-anatomical study allowed for the completion of an exploratory analysis on the behavior of a set of quantitative anatomical variables and contributes to the understanding of the wood anatomical-structural mechanisms of a halophyte from the Semiarid Chaco assuring its survival under different soil salinity conditions.

[Keywords: Anatomy, xylem, adaptation, salinity]

INTRODUCCIÓN

En la provincia de Santiago del Estero existen ambientes naturales de salinización producto de la acción combinada de factores geomorfológicos y climáticos (Lorenz 2009). La acumulación de sales en el ambiente limita el desarrollo de la vida, pero aun así existen organismos especializados capaces de sobrevivir. Dentro de la vegetación halófila típica que se desarrolla en estos ambientes se destacan algunas especies de la familia Chenopodiaceae adaptadas a condiciones xéricas o salinosas (Burkart 1979). La composición de especies varía en función de las condiciones particulares de cada suelo: *Allenrolfea patagonica* y *Heterostachys ritteriana* son las más tolerantes y se encuentran en las áreas más salinas (Ragonese 1951).

A. vaginata (Griseb.) Kuntze es especialmente abundante en los suelos salinos de Santiago del Estero, donde forma comunidades extensas denominadas jumeales junto a *Prosopis ruscifolia*: en el Sub-Distrito Halófilo del Salado (Ragonese & Castiglione 1970) y *Salicornia ambigua*: en el Matorral Halófilo Bajo (Cabido & Zak 1999; Agencia Córdoba Ambiente 2004). Pertenece a la categoría tres de la Lista Roja Preliminar de las Plantas Endémicas de Argentina (Bol. Of. Arg. N° 31.867, Sec. de Amb. y Des. Sust., Res. 84/2010). Este arbusto

halófito presenta succulencia en sus hojas (i.e., acumula y aísla sales para evitar toxicidad y compensar diferencias presión osmótica con el suelo) con presencia de un parénquima acuífero como adaptación morfológica para tolerar la salinidad (Alcaraz Ariza 2011; Larcher 1977; Seaman 2011).

En cuanto a la estructura anatómica del tallo, la especie posee un sistema conductor que le garantiza seguridad en la conducción ya que la salinidad induce procesos de sequía fisiológica por el bajo potencial hídrico del suelo (Baas et al. 1983; León 2001; Giménez 2008). El problema principal que debe enfrentar el tejido conductor en estas condiciones de estrés hídrico es la elevada presión negativa y el alto riesgo de embolia o de cavitación que bloquean la conducción (Lindorf 1994). En muchos estudios eco-anatómicos de la madera de especies de áreas con marcado estrés hídrico se ha encontrado un predominio de caracteres que contribuyen a la seguridad en la conducción. Los más citados son: vasos numerosos con elementos cortos y pequeños que los hacen más fuertes y evitan mejor los embolismos, aumento en el agrupamiento de los vasos (lo que permite continuar la conducción si algún vaso se daña), puntuaciones intervascuales pequeñas, presencia de engrosamientos espiralados, sistema de conducción subsidiario formado por traqueidas (Lindorf

1994). Este comportamiento xeromórfico también se ha observado en la estructura anatómica de la madera de las principales especies de la Región Chaqueña argentina (Giménez 1993; Moglia & Giménez 1998; Giménez 1998; Moglia & López 2001a; Moglia & López 2001b). Del mismo modo, algunas quenopodiáceas y halófitas leñosas presentan una madera marcadamente xeromórfica (Baas et al. 1983; Carlquist & Hockman 1985; Baas & Carlquist 1985).

Los estudios eco-anatómicos analizan la estructura de la madera de diferentes ambientes para conocer su variación frente a los cambios del medio y encontrar relaciones que pueden ser consideradas estrategias adaptativas (Grigore & Toma 2005; Araque & León 2006). Se ha analizado el efecto de los parámetros ecológicos disponibilidad de agua, temperatura, estacionalidad, altitud y distribución geográfica sobre caracteres anatómicos cuantitativos del xilema como diámetro de poros, frecuencia de vasos, grado de agrupamiento, longitud de elemento de vaso y puntuaciones intervascuales (Lindorf 1994). Estos estudios muestran que las plantas poseen plasticidad en la organización anatómica del leño que les permite sobrevivir en ambientes contrastantes, sobre todo en especies de amplia distribución (Jono 2009). Pero las variaciones ambientales pueden ocurrir a escalas mucho menores e influenciar el crecimiento y la anatomía del leño de las plantas (Luchi 1998). En este sentido, Araque & León (2006) señalan que pocas veces se realizan comparaciones entre individuos de una misma especie ubicados en una misma localidad geográfica, pero sometidos a condiciones de desarrollo diferentes. Para determinar si las variaciones de microclima ejercen influencia en las características del leño de la especie ambos autores desarrollaron un estudio comparativo a nivel de la zona tropical entre individuos que crecen en posiciones fisiográficas diferentes. Así mismo, Jono (2009) propone el estudio de la anatomía del leño de una especie de Proteaceae con un abordaje microambiental en tres fitofisonomías próximas para comparar pequeñas variaciones climáticas en microescala.

En el trabajo desarrollado por Novaes et al. (2010) se caracteriza la estructura anatómica de

Mollinedia glabra que crece en dos formaciones vegetales contiguas de la restinga de Brasil bajo distinta iluminación y régimen de perturbación. A su vez, Bosio et al. (2010) compararon el xilema secundario de *Miconia sellowiana* en tres formaciones vegetales al sudeste de Brasil. En la mayoría de estos trabajos se encontraron diferencias en las respuestas de las variables anatómicas. Existen muy pocas citas sobre estudios comparativos de variables anatómicas cuantitativas del leño de Chenopodiaceae en particular, y de halófitas, en general.

Si bien *A. vaginata* es una halófito capaz de tolerar fuertes concentraciones salinas en el sustrato y formar los extensos jumeales, también se la puede encontrar asociada a distintas comunidades vegetales indicando problemas halomórficos en los suelos, desde formaciones típicamente halófitas hasta comunidades más complejas y estratificadas como los bosques xerófitos típicos de la Región Chaqueña seca (Ragonese 1951; Ragonese & Castiglione 1970; Ministerio de Defensa 1978; Dirección General de Catastro 1987; Cabido & Zak 1999; Roic & Villaverde 2007; Giménez & Hernández 2008). En este marco se desarrolló el presente estudio para analizar la variabilidad en las características anatómicas de la madera de *A. vaginata* asociada a estas comunidades vegetales con diferentes condiciones de salinidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio corresponde a muestras de madera de *A. vaginata* colectadas en tres sitios ubicados al suroeste de la provincia de Santiago del Estero, en los departamentos Loreto y Atamisqui. La distancia promedio entre los sitios es de 24 km. Cada uno presenta diferente asociación vegetal, geomorfología y características edáficas (Tabla 1). El clima de la región es semiárido. La precipitación media anual se concentra en el verano, y para esta área es de 571 mm. La evapotranspiración potencial es de 1060 mm, con una deficiencia de 489 mm. La temperatura media anual es de 20.8 °C (Boletta et al. 1992). Según resultados de Saavedra (2004) esta área presenta elevado número de meses con déficit de agua (siete meses), elevado índice de intensidad de sequía

Tabla 1. Descripción de los sitios de estudio. Datos analíticos de las muestras de suelo. Conductividad eléctrica (CE) en estrato de saturación 1:2.5. T=textura. FL=franco limoso. FLA=franco limoso arenoso. FA=franco arenoso.

Table 1. Description of study sites. Analytical data from soil samples. EC in saturation stratum 1: 2.5. T=texture. FL=silty loam. FLA=sandy silt loam. FA=sandy loam.

Características	Sitio											
	I				II				III			
Latitud S	28° 39' 0.63"				28° 30' 7.74"				28° 38' 48"			
Longitud W	64° 6' 40.66"				64° 2' 59.89"				63° 49' 59"			
Altitud (msnm)*	120				125				125			
Localidad	Isla Verde (Dpto. Atamisqui)				La Noria (Dpto. Loreto)				Medellín (Dpto. Atamisqui)			
Comunidad vegetal**	Vegetación halófila				Vegetación xerófila arbustiva sin árboles o con muy pocos				Vegetación xerófila arbórea, quebrachales con cobertura discontinua			
Unidad geomorfológica***	Paleollanura de albardones-Bajo salitroso				Paleollanura aluvial del río Pinto Seco				Dorsal Atamisqui-Los Telares			
Suelo	Haplic Epi Hypersalic Fluvisol (Endohyposodic, Siltic)				Haplic Endo Hypersalic Fluvisol (Siltic)				Haplic Endo Hypersalic Solonchak (Endohyposodic, Siltic)			
Espesor (cm.)	pH (CaCl ₂)	pH (agua)	CE (dS/m)	T	pH (CaCl ₂)	pH (agua)	CE (dS/m)	T	pH (CaCl ₂)	pH (agua)	CE (dS/m)	T
0-10cm	5.73	6.22	18.90	FLA	6.81	7.88	2.05	FL	5.75	6.03	16.08	FA
10-20cm	6.52	6.96	26.32		7.13	8.01	4.49		6.07	6.49	12.83	
20-30cm	6.75	7.3	27.87		7.42	8.15	9.87		6.95	7.65	18.83	
30-50cm	7.47	8.29	30.37		7.49	7.97	18.21		7.58	8.31	22.5	
50-75cm	7.75	8.61	31.62		7.41	7.86	31.28		8	8.53	27.67	
75-100cm	8.21	9.11	42.13		7.41	7.82	28.58	FAcL	8.18	8.73	34.92	

*Dirección Nacional de Geología y Minería, 1967a, 1967b; **Zerda, 2006, com.pers; ***Consejo Federal de Inversiones, 1986.

(ISQ: seis a siete), índice hídrico entre -30 y -35 y para la mayor parte de las especies del área la duración del período vegetativo es de cinco a seis meses.

Los suelos se caracterizaron a nivel de sitio mediante muestras tomadas con barreno de 1 m de profundidad en cuatro puntos al azar, donde se encontraban los individuos (Tabla 1). Los análisis fueron realizados en el laboratorio de suelos del Instituto de Silvicultura y Manejo de Bosques de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Santiago del Estero. Los parámetros edáficos se midieron siguiendo el procedimiento indicado en Lorenz (2005) y la clasificación de World Reference Base for Soil Resources 2006, first update, FAO (IUSS WRB 2007). Para medir la conductividad eléctrica (CE) fue empleado el

método rápido en suspensión suelo:agua de 1:2.5 (Lorenz 2005); como referencia se usó el volumen de agua en capacidad de campo. El mismo se fue estimado en función de la textura y la densidad aparente, según los valores citados en Lorenz (2004). Para ello se determinó la clase textural para cada sitio, considerando una densidad aparente baja para estos suelos.

Las distintas posiciones topográficas en las que encuentran los sitios, modifican la dinámica de sales y de agua del suelo (Lorenz 2009). De manera general, estos suelos pertenecen a la clase Solonchak (Ragonese 1951; Lorenz 2009) y al orden Salortides (típicos de zonas áridas que han acumulado cantidades significativas de sales) (Agencia Córdoba Ambiente 2004; Dirección General de

Catastro 1986). Sin embargo, para los dos sitios (I y II) que están sobre la paleollanura aluvial del río Pinto Seco, el factor fluvial prima sobre el de salinidad, (IUSS WRB 2007) y por lo tanto se los clasifica como Fluvisols. Los suelos de los tres sitios presentaron una elevada CE superando, en promedio por sitio, los 12 dS/m, lo cual, según cita Coirini et al. (2010), corresponde a suelos extremadamente salinos (Richards 1973) y sólo permite que las especies adaptadas crezcan bien (Velasco Molina 1983). Los valores de CE elevados hacen que el agua se fije más fuertemente y esté cada vez menos disponible para las plantas (Larcher 1977). El suelo del sitio con vegetación halófito (I) presentó las condiciones más desfavorables para la mayor parte de las especies vegetales en el espacio de enraizamiento (horizonte epi hipersalino). El suelo del sitio con vegetación xerófito arbustivo (II) presentó los valores de CE más bajos y un horizonte hipersalino a partir de los 50 cm (endo hipersalino), dejando el espacio de enraizamiento despejado de sales. El suelo del sitio con quebrachales (III) derivado de sedimentos loésicos, si bien presentó elevados valores de CE en los primeros horizontes, presentó el horizonte hipersalino a mayor profundidad que en los anteriores (a partir de 75 cm). A pesar de los valores de CE medidos, este último sitio

sostiene una comunidad vegetal importante con mayor número de estratos y riqueza de especies.

Obtención y preparación de las muestras de madera

Se seleccionó un total de 15 individuos, cinco en cada sitio. El número de muestras se determinó teniendo como referencia otros estudios (Araque & León 2006; Bosio et al. 2010; Denardi & Marchiori 2005; Novaes et al. 2010). Las muestras de madera se extrajeron de ramas de aproximadamente 10 cm de diámetro a una sección de 0.10 m, a partir de las cuales se realizaron los preparados microscópicos siguiendo las normas tradicionales de anatomía de madera. Las muestras fueron ablandadas mediante tratamiento en agua hirviendo, cortadas en sección transversal, tangencial y radial a 12-20 μ de espesor, con micrótopo de carro móvil Leitz y teñidas con coloración de acridina roja y azul de astra (Freund 1970). Posteriormente fueron deshidratadas en serie alcohólica ascendente, colocadas en xilol y montadas con Entellán. Los macerados fueron preparados a partir de

Tabla 2. Valores medios de las variables anatómicas de la madera por individuo.

Table 2. Mean values of wood anatomical variables for individuals

Individuo	Diámetro tangencial de lumen de vaso (μ m)	Frecuencia de poros	Longitud de elemento de vaso (μ m)	Diámetro de fibrotraqueida (μ m)	Longitud de fibrotraqueida (μ m)	Altura de radio (μ m)
1 (sitio I)	26.00	65.60	47.14	256.80	13.60	504.00
2 (" I)	28.80	76.00	37.97	276.00	14.10	467.20
3 (" I)	26.20	57.60	35.16	262.00	11.30	551.60
4 (" I)	26.40	55.20	45.35	249.20	10.00	513.60
5 (" I)	23.00	52.80	64.21	256.80	12.70	424.00
6 (" II)	32.48	64.80	54.53	260.00	12.40	412.00
7 (" II)	24.50	58.40	78.73	244.40	11.40	390.00
8 (" II)	30.10	71.20	62.68	212.80	11.90	331.60
9 (" II)	26.50	53.20	49.94	210.00	12.20	334.00
10 (" II)	30.60	48.40	55.63	250.40	11.30	405.20
11 (" III)	30.60	82.80	40.77	270.40	15.40	366.80
12 (" III)	33.30	82.00	49.43	306.80	15.60	383.20
13 (" III)	27.80	97.20	50.45	291.20	14.10	435.60
14 (" III)	31.10	69.20	59.37	214.80	13.20	296.40
15 (" III)	32.70	92.40	83.83	283.20	15.30	397.20

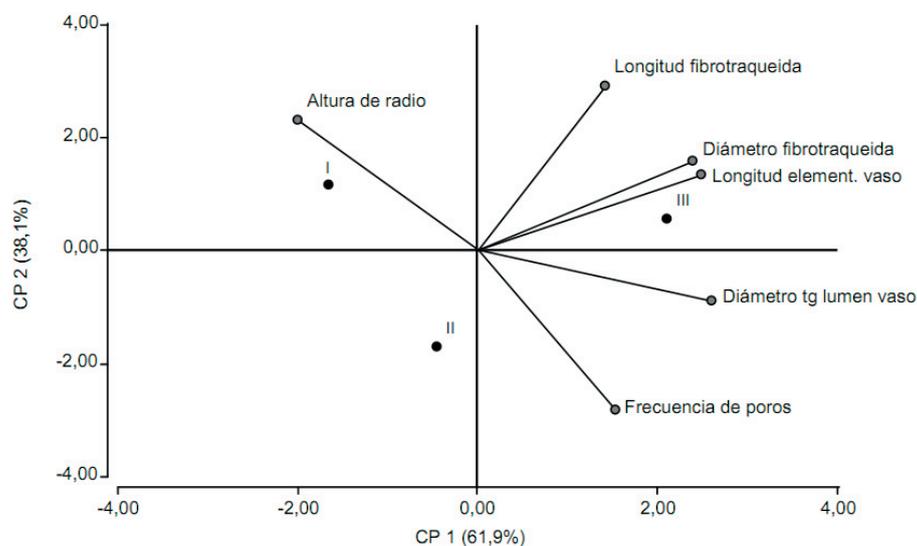


Figura 1. Biplot-Análisis de componentes principales en función de los sitios.

Figure 1. Biplot-Principal components analysis based on the sites.

las muestras tratadas con una solución de una parte de ácido acético glacial y dos partes de peróxido de hidrógeno (Berlyn & Miskische 1976).

Medición y análisis de las variables anatómicas

En las mediciones de los caracteres anatómicos y en la toma de las microfotografías se empleó el equipo Zeiss y video cámara digital color Sony Model No.SSC-DC50A, Exwave HAD. La terminología empleada para las descripciones fue la recomendada por IAWA Committee (1989). En los análisis estadísticos se emplearon los programas InfoStat Profesional (InfoStat/P 2008) y Microsoft Office Excel 2003.

El análisis comparativo se realizó sobre las características cuantitativas de los elementos anatómicos elementos de vaso, fibrotraqueidas y radios. Las variables fueron diámetro tangencial de lumen de vaso (sin incluir la pared celular), longitud de elemento de vaso (incluyendo los apéndices), frecuencia de poros, diámetro y longitud de fibrotraqueida y altura de radio. Las mediciones se efectuaron siguiendo las recomendaciones de Muñiz (1986) y Muñiz & Coradin (1991), con la medición de 25 elementos por variable e

individuo. Se obtuvieron los estadísticos descriptivos media aritmética (\bar{X}), desviación estándar (DE) y coeficiente de variación (CV%) para cada variable, según IAWA Committee (1989). Se realizó un análisis exploratorio de los datos con los valores de media aritmética por variable e individuo, examinando simultáneamente todas las variables anatómicas, mediante la herramienta de análisis multivariado. Se aplicó la técnica de componentes principales (ACP), para evaluar diferencias entre los tres sitios e identificar las variables con mayor contribución en la

Tabla 3. Análisis de componentes principales: auto vectores.

Table 3. Principal components analysis: auto vectors.

Variables	Componentes Principales	
	e1 (61.9%)	e2 (38.1%)
Diámetro tangencial de lumen de vaso	0.50	-0.17
Longitud de elemento de vaso	0.48	0.26
Frecuencia de poros	0.29	-0.54
Longitud de fibrotraqueida	0.27	0.56
Diámetro de fibrotraqueida	0.46	0.31
Altura de radio	-0.38	0.45

Tabla 4. ANOVA¹ para cada variable anatómica en función de los sitios. S=diferencia estadísticamente significativa a un nivel de probabilidad de 0.95. NS=diferencia no significativa. Las letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha=0.05$). ¹Análisis de la variancia no paramétrica Kruskal-Wallis.

Table 4. ANOVA¹ for each anatomical variable according to sites. S=statistically significant at the 0.95 probability. NS=not significant. The different letters indicate significant differences ($\alpha=0.05$). ¹Analysis non-parametric variance Kruskal-Wallis.

Variables Anatómicas	Fuente de variación (sitios)	Normali- dad	Residuos	Sitios								
				I			II			III		
				Vegetación halófila			Vegetación xerófila arbustiva			Vegetación xerófila arbórea		
				X	DE	CV %	X	DE	CV %	X	DE	CV %
Diámetro tangencial de vaso (μm)	S (p 0.02)	P 0.4	P 0.26	26.0 a	2.0	7.9	28.8 ab	3.2	11.2	31 b	2.15	6.9
Frecuencia de poros	NS (p 0.24)	P 0.06	P 0.6	45.9 a	11.3	24.6	60.3 a	11.2	18.6	56 a	16.5	29.0
Longitud de elemento de vaso (μm)	S (p 0.002)	P 0.5	P 0.9	61.4 a	9.4	15.3	59.2 a	9.0	15.3	84 b	10.8	12.7
Diámetro de fibrotraqueida (μm)		S ¹ (p 0.01)		12.3 a	3.5	28.3	11.8 a	2.23	18.8	14 b	2.95	20.0
Longitud de fibrotraqueida (μm)	NS (p 0.08)	P 0.5	P 0.16	260 ab	9.9	3.83	235.5 a	22.7	9.6	273 b	35.25	12.9
Altura de radio (μm)	S (p 0.002)	P 0.3	P 0.9	492 b	48.4	9.85	374.5 a	38.9	10.4	375 a	51.17	13.6

explicación de la variabilidad total entre ellos, y de conglomerados para comparar similitudes entre sitios e individuos con el objetivo de identificar el agrupamiento natural de las observaciones (Manual de Infostat 2008). Todas las variables fueron tratadas con ANOVA para determinar si existen diferencias significativas entre sitios, y se aplicó la prueba de Duncan (α 0.05) para establecer entre qué sitios hay diferencias.

RESULTADOS

Los elementos anatómicos estudiados (elementos de vaso, fibrotraqueidas y radios) mostraron dimensiones muy pequeñas en los 15 individuos, según los valores medios obtenidos por variable e individuo (Tabla 2). En el análisis exploratorio de las variables en función de los sitios, realizado por el método

de ACP, los sitios se separaron en cuadrantes diferentes y se formaron dos CP que explicaron 100% de la variabilidad total. La CP1 explicó el 62% de la misma, según la cual las variables de mayor peso fueron (Tabla 3), en primer lugar, el diámetro tangencial de lumen de vaso (0.50), luego la longitud de elemento de vaso (0.48) y en tercer lugar el diámetro de fibrotraqueida (0.46). En el gráfico biplot (Figura 1) los vectores que representan a estas variables se encuentran en la dirección del sitio III, indicando que adquieren valores más altos en este sitio. Mientras que la CP2 explicó 38% y otorgó mayor peso a las variables longitud de fibrotraqueida (0.56), vasos por milímetro cuadrado (0.54) y altura de radio (0.45). Teniendo en cuenta la dirección de los vectores, las variables longitud de fibrotraqueida, vasos por milímetro cuadrado y altura de radio adquirieron valores más altos en los sitios III, II y I, respectivamente. El análisis

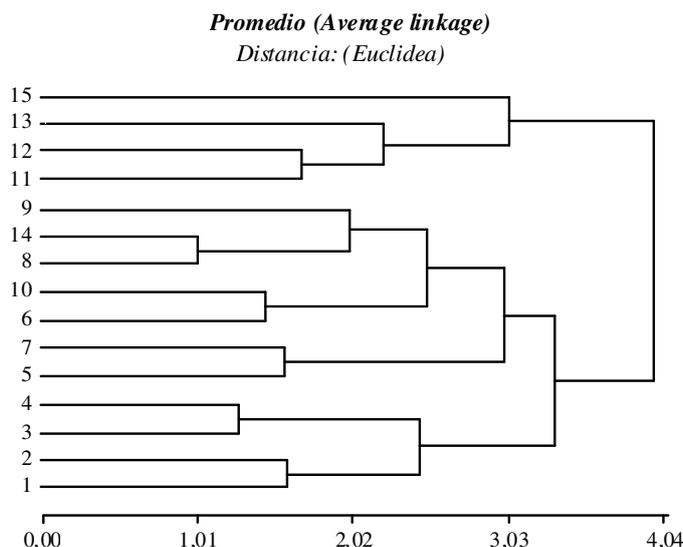


Figura 2. Análisis de conglomerados: individuos agrupados en función de las variables. Individuos 1-5=sitio I; individuos 6-10=sitio II; individuos 11-15=sitio III.

Figure 2. Cluster analysis: individuals grouped according to the variables. Individuals 1-5=site I; individuals 6-10=site II; individuals 11-15=site III.

de las variables e individuos según la técnica de conglomerados mostró similitud entre los individuos de los sitios con vegetación halófila y xerófila arbustiva (I y II), separándose de los individuos del sitio con quebrachales (III) (Figura 2).

Los valores medios de diámetro y longitud de elemento de vaso, diámetro de fibrotraqueida y altura de radio, difirieron significativamente entre los tres tipos de vegetación, según el análisis de la varianza (Tabla 4). El diámetro de elemento de vaso fue de 26.1 μm en la vegetación halófila (I), mientras que fue mayor en las otras comunidades (sitio II: 28.8 μm y sitio III: 31.1 μm) (Figura 3a y b). La longitud de elemento de vaso fue menor en la vegetación halófila (sitio I: 61.4 μm) y xerófila arbustiva (sitio II: 59.2 μm) y significativamente mayor en los quebrachales (sitio III: 84.7 μm). El diámetro de fibrotraqueida también fue menor en los individuos de las comunidades halófila (sitio I: 12.3 μm) y xerófila arbustiva (sitio II: 11.8 μm) y mayor en los quebrachales (sitio III: 14.7 μm). A diferencia de las otras variables, los radios fueron más altos en el sitio con vegetación halófila (sitio I: 492.1 μm) y más bajos en la vegetación xerófila arbustiva y quebrachales (sitio II: 374.6 μm y sitio III:

375.8 μm) (Figura 3c). La frecuencia de poros y longitud de fibrotraqueida no mostraron diferencias significativas entre los sitios.

Las variables relacionadas con la función de conducción de agua (diámetro y longitud de elemento de vaso) mostraron en todos los análisis una contribución importante en la explicación de la variabilidad total entre los sitios. Los elementos de vaso más grandes se observaron en la vegetación xerófila arbustiva (II) y en el quebrachal (III). En esta última también se encontraron los elementos de vaso más largos. En ambas comunidades la CE fue menor y el horizonte hipersalino más profundo. En cambio, en el sitio con vegetación halófila, donde la CE fue muy elevada desde la superficie aumentando en profundidad, los elementos de vasos fueron más pequeños.

DISCUSIÓN

Las características cuantitativas de los elementos de vasos y fibrotraqueidas de todos los individuos estudiados están citadas para la familia Chenopodiaceae: vasos pequeños a extremadamente pequeños y fibras y miembros

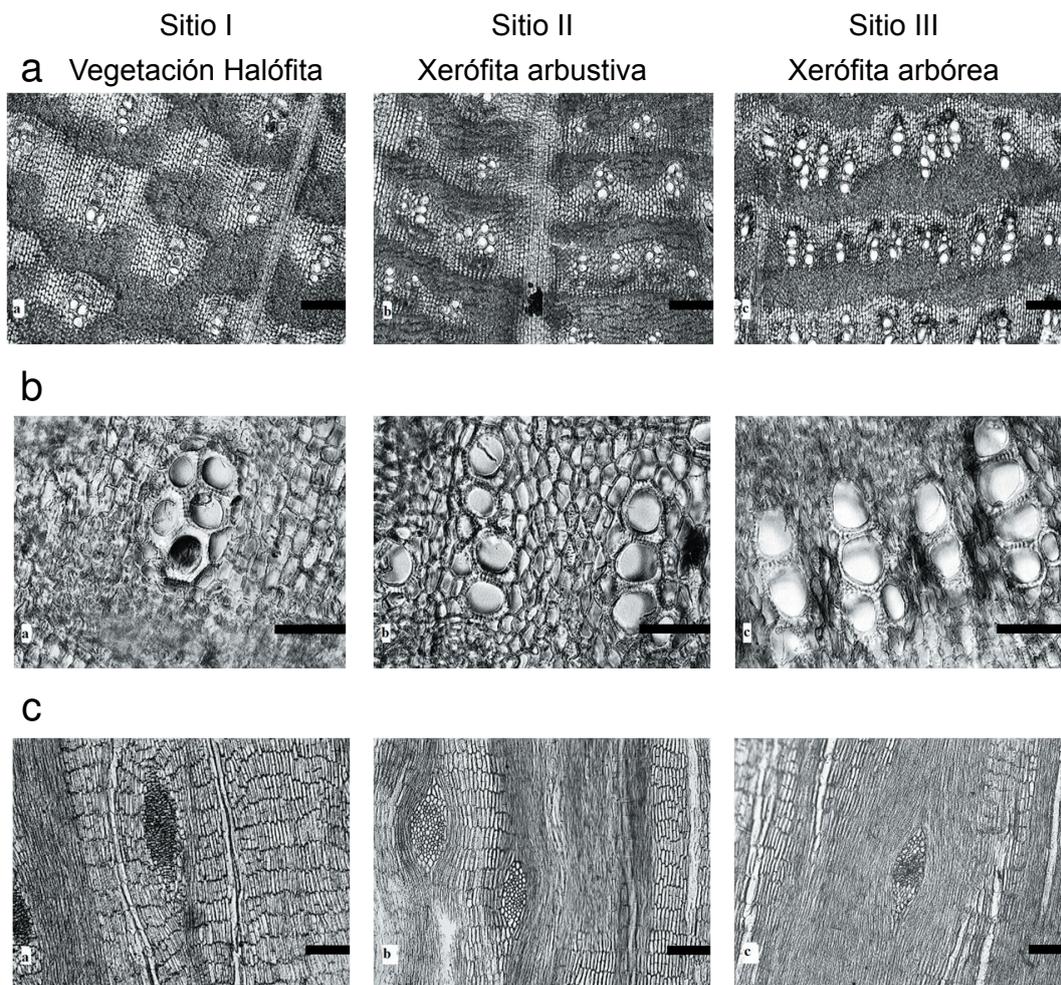


Figura 3. Estructura anatómica de *A. vaginata* correspondiente a tres ambientes distintos. Sección transversal del leño, barra= 100 µm (a), vasos en sección transversal, barra= 50 µm (b), sección tangencial, barra= 100 µm (c).

Figure 3. Anatomical structure of *A. vaginata* corresponding to three environments. Cross section of wood, bar=100 µm (a), vessels in cross section, bar= 50 µm (b), tangential section, bar= 100 µm (c).

de vasos muy cortos (Metcalf 1957; Baas et al. 1983; Baas & Carlquist 1985). La presencia de elementos de vaso cortos, pequeños y la frecuencia elevada de poros también ocurre en la madera de otras halófitas e indica xeromorfismo (Baas et al. 1983; Carlquist & Hockman 1985; Baas & Carlquist 1985). Tales características les permiten a las plantas garantizar la seguridad en la conducción frente a los procesos de sequía fisiológica inducidos por la salinidad del suelo (Baas et al. 1983; León 2001).

Si bien los tres tipos de vegetación se desarrollan bajo un clima semiárido, existen diferencias en la disponibilidad de agua

del suelo entre ellos debido a la posición topográfica en la que se encuentran, lo cual modifica la dinámica de sales y agua del suelo (Lorenz 2009). De este modo, en la vegetación halófito (I), ubicada en un área baja que actúa como sumidero de sales de las áreas circundantes, la concentración de sales es mayor. Esto reduce la disponibilidad de agua del suelo y genera estrés para las plantas (Larcher 1977). En la vegetación xerófita arbustiva (II), por estar en una posición más elevada pero con mayor influencia fluvial, la concentración de sales es menor y la disponibilidad de agua del suelo es más variable. En cambio, la vegetación xerófita arbórea (III) de la dorsal se encuentra bajo

condiciones más estables. Esto permite el desarrollo de un estrato arbóreo importante. Los suelos salinos se forman en pequeñas depresiones por el ascenso capilar de las sales dado por la evaporación intensa. La disponibilidad de agua es mayor con respecto al primer sitio (I) por estar en una posición más elevada y menos variable que en el segundo (II) ya que no presenta influencia fluvial (Boetto & Duffau, Dir. Gral. Minería Geol. Suelos, comunicación personal). Los individuos de este sitio III se diferenciaron de los otros, según el ACP y conglomerados, por poseer mayor diámetro y longitud de elemento de vaso y de fibrotraqueida. Estos rasgos indican mejores condiciones en la disponibilidad de agua (Lindorf 1994).

En la vegetación halófila (I) y xerófila arbustiva (II) las variables anatómicas presentaron mayor semejanza en sus características cuantitativas, asumiendo valores más bajos. Resultados comparables se encuentran en el estudio de la anatomía ecológica de la madera de *Miconia sellowiana* en tres tipos de vegetación. En dicho estudio, el ACP y cluster revela que en el sitio con baja capacidad de retención de agua del suelo los individuos poseen los elementos de vasos y fibras más cortos, apartándose de los individuos de las otras dos poblaciones (Bosio et al. 2010).

Las variables que mostraron diferencias significativas entre los tres tipos de vegetación fueron diámetro y longitud de elemento de vaso, diámetro de fibrotraqueida y altura de radio. Entre ellas, el diámetro y la longitud de elemento de vaso, en la mayoría de los estudios ecoanatómicos, son las que mejor responden a las variaciones ecológicas y generalmente están asociadas a cambios en la disponibilidad de agua (Carlquist 1988; Aguilar et al. 2001).

Con respecto al diámetro de elemento de vaso, los bajos valores encontrados en la vegetación halófila (I) probablemente se deban a la fuerte salinización del sustrato que induce a procesos de sequía fisiológica en las plantas (Baas et al. 1983; Ricklefs 1998; Degano 1999; León 2001). Como ya se mencionó, la disponibilidad de agua para las plantas es reducida en este sitio debido a que

la CE es muy elevada desde la superficie. En la mayoría de los estudios ecoanatómicos se ha observado que los elementos de vaso disminuyen su diámetro con una menor disponibilidad de agua (Carlquist 1966; Barajas-Morales 1985; Laskowski 2000; Moglia & López 2001a; Denari & Marchiori 2005). Este efecto se observa en *Tessaria absinthioides*, en la que el diámetro interno de los vasos se reduce al disminuir el potencial osmótico de -0.4 atm -0.8 MPa, tanto en las soluciones con Na_2SO_4 como en las con NaCl (Degano 1999). Por otra parte, los mayores diámetros encontrados en los individuos del sitio con mayor cobertura arbórea (III) pueden estar relacionados a una mayor disponibilidad de agua del suelo, asociada a una menor CE y una mayor profundidad del horizonte hipersalino (más de 75 cm).

En cuanto a las diferencias en la longitud de elementos de vaso entre sitios, el estrés hídrico impuesto a los individuos del sitio con mayor salinidad (I) probablemente afecta la actividad cambial que resulta en elementos de vaso más cortos (Levitt 1980; Carlquist 1988; Ceccantini 1996, citados en Bosio et al. 2011). Pero esta característica es una estrategia que les permite a los miembros de vaso más cortos resistir las deformaciones producidas por tensiones en las columnas de agua y detener mejor los embolismos de aire que los vasos largos (Carlquist 1988). Los individuos de *Prosopis kuntzei* que crecen en sitios con baja disponibilidad de agua presentan elementos de vaso más cortos comparados con los sitios de mayor disponibilidad (Giménez et al. 1993). Esta tendencia también se observó en otras especies de zonas áridas (Carlquist 1966; Baas et al. 1983; Barajas-Morales 1985).

En cuanto al diámetro de fibrotraqueidas, en la vegetación halófila (I) y xerófila arbustiva (II) se encontraron los menores diámetros. Por el contrario se observa una respuesta diferente en otros trabajos donde el diámetro de fibrotraqueidas incrementa en los individuos con mayores necesidades de agua: vegetación arbustiva abierta (Novaes et al. 2010), sabana (Denari & Marchiori 2005) y bosques montañosos (Bosio et al. 2010).

Con respecto a los radios, la mayor altura encontrada en los individuos de la vegetación

halófito (I) coincide con lo observado en otros estudios (Denari & Marchiori 2005; Bosio et al. 2010), en los que los radios más altos se presentaron en las especies de hábitats con menor disponibilidad de agua. Los radios más altos han sido interpretados como importantes para la eficiencia del transporte radial entre la médula y la corteza (Catesson 1990; Yáñez-Espinoza et al. 2001). Sin embargo, otros estudios (Carlquist 1966; Barajas-Morales 1985; Novaes et al. 2010) muestran que la altura de los radios disminuye en condiciones de baja disponibilidad de agua. De acuerdo con lo explicado por Kribs (1935), la disminución en la altura de los radios es manifestación de la especialización (Barajas-Morales 1985). Por otra parte, la altura de los radios es una característica microanatómica considerada de alta heredabilidad y baja afectación medio ambiental según Carlquist (2001), León (2001, 2002) citados en Tapia & Grande Pulido (2009).

La variable frecuencia de poros en general presenta una relación inversa con el diámetro de poros, donde los individuos adoptan como estrategia disminuir la eficiencia en la conducción, disminuyendo el diámetro de vaso pero aumentando la seguridad, al aumentar su frecuencia (Arias & Terrazas 2001; Moglia & López 2001a; Denari & Marchiori 2005; Araque & León 2006). Esta relación no se encontró en el presente estudio. Resultados semejantes se encontraron en el estudio de Bosio et al. (2010).

Si bien presenta valores más altos en los individuos del sitio III, la longitud de fibrotraqueida no muestra diferencias significativas entre los sitios. Resultados comparables son informados por Denari & Marchiori (2005), quienes indican que los valores más altos de longitud de fibra corresponden a la región con mayor disponibilidad hídrica. Asimismo, Levitt (1980), Carlquist (1988), Ceccantini (1996), citados en Bosio et al. (2011) indican que la presencia de fibrotraqueidas más cortas en los sitios con estrés hídrico probablemente se deba a una afectación de la actividad cambial. En el estudio de Aguilar et al. (2001), las especies del matorral xerófito de México también presentaron las fibras más cortas. Esta tendencia coincide con las observaciones de Barajas-Morales (1985).

Las variables relacionadas con la función de conducción de agua (diámetro y longitud de elemento de vaso) son las que poseen el significado ecológico mejor comprendido en la literatura (tal como se mencionaran Denari & Marchiori 2005). En plantas expuestas a condiciones de salinidad la capacidad para conducir agua disminuye, pudiendo ser consecuencia de la disminución del tamaño de los vasos (Ginzburg 1966; Fahn 1974, citados en Degano 1999). Además, en condiciones de mayor salinidad, y por ende de menor disponibilidad de agua, los individuos deben soportar procesos de sequía fisiológica para lo cual una estrategia que adoptan muchas especies es aumentar la seguridad en la conducción (León 2001). En este sentido se puede interpretar que los individuos estudiados presentan las diferencias en la capacidad de conducir agua (según los valores de diámetro y longitud de los elementos conductores), respondiendo a la variabilidad en la disponibilidad de agua del suelo entre los sitios, dada por la CE y la profundidad del horizonte hipersalino, y expresada en los distintos tipos de vegetación. Los vasos más pequeños y cortos, que presentaron los individuos de la vegetación halófito (I), con mayor CE en el suelo, confieren mayor seguridad en la conducción de agua que los vasos más largos y grades encontrados en los individuos de la vegetación xerófito arbustiva (III), con menor CE que el sitio I (Carlquist 1988).

En cuanto a la variabilidad encontrada en las características anatómicas del leño de *A. vaginata*, Carlquist (1975) señala que la variación fenotípica de la estructura de madera entre poblaciones dentro de misma especie y entre especies del mismo género botánico o familia son adaptaciones ecológicas vinculadas a la evolución. Metcalfe (1983) reconoce que las diferencias estructurales en la madera pueden ser causadas por variaciones genéticas resultantes de la selección natural en el pasado (Denari & Marchiori 2005). Sin embargo, Baas et al. (1983) hacen hincapié en que las características anatómicas también presentan gran plasticidad fenotípica, lo que contribuye a las observaciones de las tendencias ecológicas. Novaes et al. (2010) encontró variaciones fenotípicas en la madera de las especies estudiadas que indican

adaptaciones a los cambios micro-ambientales durante el desarrollo de las plantas.

En este sentido, la variabilidad encontrada en el presente estudio podría interpretarse como respuestas fenotípicas asociadas a las variaciones en la disponibilidad de agua dada sobre todo por la salinidad del suelo. Ya que no es posible determinar enfáticamente los factores causales de dicha variabilidad la realización de experimentos con tratamientos manipulativos sería un paso importante para separar los efectos genéticos de los ambientales. Sin embargo, esta línea de trabajo emplea una metodología válida que sigue siendo utilizada en los estudios ecoanatómicos para detectar la influencia ambiental en la estructura de la madera de especies de crecimiento lento. Una contribución importante podría ser la incorporación de mayor información ambiental (i.e., la evaluación ecológica del suelo) combinada con la utilización de otras herramientas de análisis multivariado que permitan mejorar la interpretación de los resultados y la diferenciación entre sitios.

El presente estudio ecoanatómico permitió realizar un análisis exploratorio del comportamiento de un grupo de variables anatómicas cuantitativas y constituye una contribución al conocimiento de los mecanismos de la estructura anatómica de la madera de una halófito del Chaco Semiárido, que aseguran su supervivencia en diferentes condiciones de salinidad del suelo.

AGRADECIMIENTOS

A J.G. Moglia por sus aportes a la corrección del trabajo, y a M. Sposseti por la realización de los preparados microscópicos.

BIBLIOGRAFÍA

- AGENCIA CÓRDOBA AMBIENTE S.E. 2004. Áreas Naturales Protegidas: Provincia de Córdoba. República Argentina. 1ª ed. Editorial Del Copista. Córdoba, Argentina. 122 pp.
- AGUILAR-RODRÍGUEZ, S; L ABUNDIZ-BONILLA & J BARAJAS-MORALES. 2001. Comparación de la gravedad específica y características anatómicas de la madera de dos comunidades vegetales en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 72(2):171-185.
- ALCARAZ ARIZA, FJ. 2011. Salinidad y vegetación. Universidad de Murcia España. www.um.es/docencia/geobotanica/ficheros/tema18.pdf (versión 18/03/2011).
- ARAQUE, AN & WJ LEÓN H. 2006. Anatomía comparada del leño se *Spondias Mombin* L. (Anacardiaceae) que crece en zonas de banco y bajo de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Revista Forestal Venezolana* 50(1): 9-17.
- ARIAS, S & T TERRAZAS. 2001. Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma De México, Serie Botánica* 72(2):157-169.
- BAAS, P; E WERKER & A FAHN. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bull.* 4(2-3): 141-160.
- BAAS, P & S CARLQUIST. 1985. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of Southern California and Israel. *IAWA Bull.* 6:349 -353.
- BARAJAS-MORALES, J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bull.* 6:355-364.
- BERLYN, G & J MISKSCH. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Iowa State University, Ames, IOWA.
- BOLETTA, PE; LR ACUÑA & MM JUAREZ DE MOYA. 1992. Análisis de las características climáticas de la provincia de Santiago del Estero y comportamiento del tiempo durante la sequía de la campaña agrícola 1988/89. *Informe técnico, INTA-UNSE, Santiago del Estero*.
- BOSIO, F; P SOFFIATTI & MR TORRES BOEGER. 2010. Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná State, Brazil. *IAWA Journal* 31:179-190.
- BURKART, A. 1979. *Flora Ilustrada de Entre Ríos. Parte II, Dicotiledóneas Metaclamideas* Colección científica del Inta, Argentina.
- CABIDO, M & M ZAK. 1999. *Vegetación del norte de Córdoba*. Secretaria de Agricultura Ganadería y Recursos Naturales de Córdoba. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal. UNC-Conicet. Cátedra de Biogeografía, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.
- CARLQUIST, S. 1966. Wood anatomy of Compositae: A summary with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso* 6:25-44.
- CARLQUIST, S. 1975. *Ecological strategies of xylem evolution*. Univ. Calif. Press.
- CARLQUIST, S. 1988. *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspect of*

- dicotyledons wood*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- CARLQUIST, S. 2001. *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer Verlag. Berlín y Heidelberg.
- CARLQUIST, S & DA HOEKMAN. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *IAWA Bull.* 6:319-347.
- CATESSON, AM. 1990. Cambial cytology and biochemistry. Pp. 63-112 en: Iqbal, M (ed.). *The vascular cambium*. London: Research Studies Press.
- CECCANTINI, G. 1996. *Anatomia ecológica do lenho de espécies de cerrado e mata: Casearia sylvestris Sw. e Macherium villosum Vog*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- COIRINI, RO; M KARLIN; GJ REATI; MS ALLIER; CM ÁVALOS; ET AL. 2010. *Manejo sustentable del ecosistema Salinas Grandes, Chaco Árido*. 1ª ed.-Córdoba: Encuentro Grupo Editor.
- CONSEJO FEDERAL DE INVERSIONES. 1986. Convenio Bajo Sub meridionales. Provincia de Santiago del Estero. Sub proyecto salinas de Ambargasta. Carta geomorfológica, Río Namby-Saladillo, escala 1:75.000.
- DEGANO, C. 1999. Respuestas Morfológicas y Anatómicas de *Tessaria Absinthioides* (Hook. Et Arn.) Dc. a la salinidad. *Rev. Bras. Bot.* 22 N°3 São Paulo 10.1590/S0100.
- DENARDI, L & JN MARCHIORI. 2005. Anatomia ecológica da madeira de *Blepharocalyx Salicifolius* (H. B. K.) *Berg Ciência Florestal*, Santa Maria, 15(2): 119-127. ISSN 0103-9954.
- DIRECCIÓN GENERAL DE CATASTRO. 1986. Mapa de la provincia de Santiago del Estero. Esc. 1:1.000.000. Ministerio de Economía de Santiago del Estero.
- DIRECCIÓN GENERAL DE CATASTRO. 1987. Determinación del mapa de zonas Geo- Agro- Ecológicas Homogéneas de la Provincia de Santiago del Estero. Tercera Parte: Suelos de la Provincia de Santiago del Estero. Características y localización geográfica de los distintos tipos. Esc. 1:400.000. Ministerio de Economía de Santiago del Estero.
- DIRECCIÓN NACIONAL DE GEOLOGÍA Y MINERÍA. 1967a. Hoja 14 h Villa San Martín. Provincia de Santiago del Estero, escala 1:100.000.
- DIRECCIÓN NACIONAL DE GEOLOGÍA Y MINERÍA. 1967b. Hoja 15 h Hoyon. Provincia de Santiago del Estero, escala 1:100.000.
- FAHN, A. 1974. *Plant anatomy*. 2nd ed. Pergamon Press, Oxford.
- FREUND, H. 1970. *Handbuch der Mikroskopie in der Technik*. Frankfurt: Umschan Verlag.
- GIMÉNEZ, AM. 1993. Rasgos estructurales característicos del xilema secundario de las principales especies arbóreas de la región chaqueña seca. *Revista Quebracho N°1*, Santiago Del Estero.
- GIMÉNEZ, AM. 1998. *Influencia de la edad sobre los caracteres anatómicos y el crecimiento de Shinopsis quebracho-colorado, Anacardiaceae*. Tesis doctoral. Facultad de Agronomía y Zootecnia de la Universidad Nacional de Tucumán.
- GIMÉNEZ, AM; J MOGLIA & ML JUÁREZ. 1993. Variabilidad ecológica de *Prosopis kuntzei* Harás Influencia del déficit hídrico en la estructura interna. *Actas Del 1º Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano*. Entre Ríos. Comisión V. Bosques Nativos (1):67-75.
- GIMÉNEZ, AM; ME FIGUEROA; P HERNÁNDEZ & M CEJAS. 2008. Jume negro (*Allenrolfea vaginata* Kuntze, Chenopodiaceae): Potencialidades de usos en la rigurosidad del ambiente salino. *Revista Quebracho* 15:32-36.
- GIMÉNEZ, AM & P HERNÁNDEZ. 2008. *Biodiversidad en ambientes naturales del Chaco Argentino. Vegetación del Chaco Semiárido, Provincia de Santiago del Estero*. Fascículo 1-FONCYT. FCF-UNSE. Pp. 120.
- GINZBURG, C. 1966. Xerophytic structures in the roots of desert shrubs. *Annals of Botany* 30:403-418.
- GRIGORE, M & C TOMA 2005. Contributions to the knowledge of the anatomical structure of some halophytes. (I). *St. Cerc. St., Biologie, serie noua*, Univ. din Bacau, 10:125-128.
- IAWA COMMITTEE. 1989. IAWA List of Microscopic Features for Hardwood Identification. *IAWA Bull.* 10:219-332.
- INFOSTAT. 2008. *Infostat, Versión 2008. Manual del usuario*. Grupo Infostat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
- IUSS WORKING GROUP WRB. 2007. World Reference Base For Soil Resources 2006, First Update 2007. *World Soil Resources Reports* No. 103. FAO, Rome.
- JONO, V. 2009. *Anatomia ecológica do Lenho e actividade cambial de Roupala rhombifolia (Proteaceae) na Serra do Cipó (MG)*. Dissertação de Mestrado. www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41132/tde-13072009-113356/pt-br.php.
- KRIBS, DA. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Bot. Gaz.* 96:547-557.
- LARCHER, W. 1977. *Ecofisiología Vegetal*. Ediciones Omega.
- LASKOWSKI, L. 2000. Características anatómicas de la hoja y el tallo del Semeruco (*Mapighia Emarginata* DC) cultivado en dos localidades del estado Lara. *Bioagro* Año/Vol 12, N° 2. Universidad Centro Occidental Lisandro Alvarado, Barquisimeto-Cabudare, Venezuela. Pp. 33-40.

- LEÓN, HW. 2001. Anatomía del leño, aspectos ecológicos y filogenia en mangles de Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* **45**:191-203.
- LEÓN, HW. 2002. Anatomía xilemática del tronco de *Pereskia guamacho* (Cactaceae) procedente de Estado de Mérida, Venezuela. *Pittieria* **31**:41-49.
- LEVITT, J. 1980. Response of plants to environmental stresses. Water, Salt and other Stresses. En: *Physiological Ecology: a series of monographs, texts, and treatises*, Ed. 2. Academic Press, New York.
- LINDORF, H. 1994. Eco-Anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *Iawa* **15**:361-376.
- LORENZ, G. 2004. Guía de evaluación ecológica de suelos. *Serie Didáctica* N° 8. Cátedra de edafología forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Unse, Santiago del Estero, Argentina.
- LORENZ, G. 2005. Métodos de análisis de suelos. *Serie Didáctica* N° 12. Cátedra de edafología forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Unse, Santiago del Estero, Argentina.
- LORENZ, G. 2009. Ambientes Salinos. Las dos caras de un fenómeno regional. Pp. 255-273 en: Giannuzzo, NA & ME Ludueña (eds.). *Cambios y problemas ambientales: perspectivas para la acción* (255-273). 1a Ed.- Univ. Nacional de Santiago del Estero, 2009.
- LUCHI, EL. 1998. *Periodicidade do crescimento em Hymenaea courbaril e anatomia ecológica do lenho de espécies da mata ciliar*. Tesis de doctorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- METCALFE, C & L CHALK. 1957. *Anatomy of the dicotyledons. Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. VOL. II. CLAREDON PRESS OXFORD.
- METCALFE, CR & L CHALK. 1983. *Anatomy of the dicotyledons*. 2nd ed. Vol. 2. Wood structure and conclusion of the general introduction. Clarendon Press, Oxford.
- MINISTERIO DE DEFENSA. 1978. Evaluación de recursos naturales por información obtenida mediante teledetección satelitaria. Mapa geomorfológico de la provincia de Santiago del Estero. Bs. As., Argentina. Escala 1:250.000.
- MOGLIA, J & C LÓPEZ. 2001a. Estrategia adaptativa del leño de *Aspidosperma quebracho-blanco*. *Madera y bosques* **7**(2):13-25.
- MOGLIA, J & C LÓPEZ. 2001b. Tendencias de variación radial del leño en *Aspidosperma Quebracho Blanco*. *Investigación Agraria. Sistema y Recursos Forestales* **10**(1).
- MOGLIA, J & AM GIMÉNEZ. 1998. Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región chaqueña argentina. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* **7**(1-2).
- MUÑIZ BOLZÓN, G. 1986. *Descrição da estrutura e ultraestrutura da madeira de cinco espécies de Prosopis de Argentina e análise da metodologia*. Disertação para obtenção do grau de Mestrado. Curitiba, Brasil.
- MUÑIZ BOLZÓN, G & V CORADIN. 1991. Norma de procedimientos em estudos de anatomía da madeira. II Gimnospermae Comissão de estudos. CE: 11.01.07.002. ABNT. Brasília: Laboratorio de Produtos Florestais *Serie Técnica*.
- NOVAES, F; CH CALLADO; MV PEREIRA-MOURA & HRP LIMA. 2010. Wood anatomy of *Mollinedia glabra* (Spreng.) Perkins (Monimiaceae) in two Restinga Vegetation Formations at Rio das Ostras, RJ, Brazil. *An. Acad. Bras. Ciênc.* [online]. 2010, **82**(4) [cited 2011-03-29]. Pp. 915-924. www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0001-37652010000400014&lng=en&nrm=iso. ISSN 0001-3765. doi: 10.1590/S0001-37652010000400014.
- RAGONESE, A. 1951. La Vegetación de la Republica Argentina. II.- Estudio fitosociológico de las Salinas Grandes. *Rev. Inv. Agr.* **5**(1-2):1-233.
- RAGONESE, A & J CASTIGLIONE. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Bol. Soc. Arg. Bot.* **11**:133-160.
- RICHARDS, LA. 1973. *Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos*. Ed Limusa, México.
- RICKLEFS, RE. 1998. *Invitación a la Ecología*. Editorial Médica Panamericana. Buenos Aires.
- ROIC, L & A VILLAVARDE 2007. *Flora Popular Santiagueña*. FCF. Unse. Santiago Del Estero.
- SAAVEDRA, S. 2004. *Determinación con base ecológica de la productividad potencial forestal en la provincia de Santiago del Estero, Argentina*. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Escuela técnica superior de ingenieros forestales. España.
- SEAMAN, J. 2011. *Mechanisms of salt tolerance in halophytes: can crop plants resistance to salinity be improved?* www.shaf.ac.uk/aps/mbiolsci/jeni/dissertation.pdf. (versión 23/03/2011).
- TAPIA, C P & D C GRANDE PULIDO. 2009. Análisis ecoanatómico, evolutivo y comparativo de la madera de 40 especies de dos asociaciones del bosques altoandino colombiano. *Revista Colombia Forestal* **12**:183-203. gemini.udistrital.edu.co/comunidad/dependencias/facultades/medioambiente/iforestal/documents/docs_revista_colombiaforestal/RevColForestal_Vol12dic09_polanco-grande.pdf.
- VELASCO MOLINA, H. 1983. *Uso y manejo del suelo*. Limusa, México.
- YÁNEZ-ESPINOSA L; T TERRAZAS & L LÓPEZ-MATA. 2001. Effects of flooding on wood and bark anatomy of four species in a mangrove forest community. *Trees* **15**:91-97.