

Adaptaciones anatomomorfológicas foliares al déficit hídrico en *Atriplex repanda* Phil.*

Anatomical and morphological Leaf Adaptations to Water Stress in *Atriplex repanda* Phil.

HERMAN SILVA y EDMUNDO ACEVEDO

Departamento de Producción Agrícola, Facultad de Ciencias Agrarias,
Veterinarias y Forestales,
Universidad de Chile, Casilla 1004, Santiago, Chile.

RESUMEN

El estado hídrico de las plantas puede afectar la anatomía foliar. Esto puede alterar el área del mesófilo disponible para la absorción de CO₂ o bien influir sobre la tasa transpiratoria.

Se evaluaron las variaciones en parámetros morfoanatómicos a nivel foliar en *Atriplex repanda* Phil., arbusto árido-activo de Chile Central, bajo dos tratamientos hídricos: a) riego cuando el agua del suelo llegaba a un potencial mátrico de -0,6 bares y, b) riego a -35 bares. Los tratamientos se mantuvieron por 227 días en macetas en condiciones de invernadero.

El déficit hídrico determinó un aumento de un 76% en el número de tricomas por unidad de superficie foliar y un aumento de un 35% del grosor de la capa vesicular, en relación a plantas sin restricción hídrica.

El volumen celular disminuyó en un 20% en las plantas con restricción hídrica, asociado a un menor grosor del mesófilo. La relación de área de mesófilo por unidad de área foliar fue de $13,7 \pm 0,9$ y $15,2 \pm 0,6$ para plantas de tratamiento húmedo y seco, respectivamente.

Las plantas acondicionadas al déficit hídrico disminuyeron la tasa transpiratoria en un 29% al compararlas, en condiciones similares de riego a ψ_m de -0,6 bares, con plantas que no fueron sometidas a déficit hídrico. Probablemente esta disminución se explica por la menor dimensión del ostiolo.

Palabras claves: *Atriplex repanda*, acondicionamiento a déficit hídrico, anatomía foliar.

ABSTRACT

The water status of plants can affect their leaf anatomy. This can alter the mesophyll area available for CO₂ absorption per unit of leaf area.

The morphoanatomic effects in *Atriplex repanda* Phil., an arid-active shrub of Central Chile, were evaluated under two water treatments: a) irrigation when the soil water reached -0.6 bar of matric potential, and b) irrigation at -35 bars. The treatments were kept in pots under greenhouse conditions for 227 days.

The water deficit resulted in 76 per cent increase in the number of trichomes per leaf area and it increased the thickness of the vesicular layer in 33 per cent with respect to the plants without water restriction.

The cell volume showed 20 per cent decrease in the plants with water restriction, which was associated to the thickness of the mesophyll. The mesophyll area/leaf area relationship was 13.7 ± 0.9 and 15.2 ± 0.6 for plants under wet and dry treatments respectively.

Plants conditioned to water restriction decreased their transpiration rate in 29 per cent as compared with plants not subject to water deficit when both treatments were irrigated similarly. This decrease could be ascribed to the smaller dimensions of the stoma's ostiole.

Key words: *Atriplex repanda*, water stress acclimation, leaf anatomy.

* Trabajo parcialmente financiado por el Departamento de Desarrollo de la Investigación de la Universidad de Chile.

INTRODUCCION

El efecto del déficit hídrico sobre las plantas es complejo y éstas responden con variados procesos adaptativos. De acuerdo a Henckell (1964), no hay un mecanismo universal de resistencia a la sequía; sin embargo, se producen ciertos tipos de adaptaciones dentro de cada grupo ecofisiológico. Básicamente, la adaptación a la sequía es producto de cambios morfológicos y fisiológicos que se traducen en reducir o posponer los efectos del déficit de agua.

Las especies del género *Atriplex*, de medios áridos y semiáridos, tienen características xerofíticas. La pérdida de agua se reduce por la baja transpiración cuticular, por la presencia de pelos o tricomas, por la eliminación de hojas o reducción de su tamaño y por la disposición de las hojas en tal forma que disminuyen la radiación durante períodos de alta iluminación, Waisel (1972), Mooney et al. (1977).

Según Nobel et al. (1975) y Nobel (1980), las variaciones en parámetros morfológicos foliares, tales como grosor, pubescencia, peso específico, tamaños celulares y la relación entre el área del mesófilo y el área externa (A^{mes}/A), sirven como adaptaciones para plantas en medios calurosos y secos. La relación de áreas incorpora formas y tamaños celulares y representa la superficie efectiva de difusión para CO_2 influyendo significativamente en la fotosíntesis y eficiencia del uso del agua (EUA). En el cociente mencionado, A^{mes} es el área total de las células del mesófilo expuesta a los espacios intercelulares, mientras que A es la superficie foliar externa. El área de las paredes celulares a través de la cual difunde el CO_2 es considerablemente más grande que el área superficial de la hoja (Turrel 1936; Nobel 1977). La temperatura, el nivel de iluminación y el déficit hídrico son los principales factores que determinan la relación de áreas.

El presente trabajo tiene por objeto observar características adaptativas de tipo morfoanatómicas de *Atriplex repanda* Phil. sometida a dos condiciones de disponibilidad de agua sobre la base del análisis de la longitud foliar, la pubescencia, las características estomáticas, la relación de áreas (A^{mes}/A) y su efecto sobre las resistencias al flujo de vapor de agua y CO_2 . *Atriplex repanda* Phil. es una especie nativa

de la zona mediterránea árida de Chile que fue prácticamente extinguida por sobrepastoreo. Actualmente se utiliza en un programa de reforestación del secano costero entre los paralelos 30 y 32 grados sur, habiéndose plantado alrededor de 30 mil hectáreas.

MATERIAL Y METODO

El trabajo se realizó en la Estación Experimental Agronómica de la Universidad de Chile, en condiciones de invernadero, en el sector sureste de la Región Metropolitana (Campus Antumapu, Santiago).

Las plantas de *A. repanda* se obtuvieron por semilla en la Estación Experimental Las Cardas, IV Región (enero 1980). Su medio de germinación y crecimiento inicial fue arena, suelo del sector y tierra de hoja (3:2:1 en volumen). Una vez emergidas las plántulas se trasladaron a bolsas plásticas y posteriormente a macetas cilíndricas de 25 cm de altura y 16 cm de diámetro, con 4,2 kg de suelo de textura franco-arcillo-arenosa. Interiormente las macetas se revistieron con bolsas plásticas perforadas en su base. El suelo tuvo una conductividad eléctrica del extracto a saturación que fluctuó durante el período experimental entre 0,49 y 0,52 mmhos cm^{-1} a 25°C, su pH fue de 7,0 y la densidad aparente de 1,46 $g\ cm^{-3}$.

Las macetas se distribuyen en el invernadero de acuerdo a un diseño de bloques totalmente al azar con dos tratamientos y 8 repeticiones. Un tratamiento consistió en regar las macetas cada vez que tensiómetros ubicados a 12,5 cm de profundidad indicaban un potencial mátrico del agua del suelo (ψ_m) de -0,6 bares. El otro tratamiento consistió en regar el suelo cuando el ψ_m era de aproximadamente -35 bares, inferido a partir de la extrapolación de la lectura de bloques de yeso ubicados a igual profundidad que los tensiómetros. Los tratamientos se mantuvieron por 227 días, desde el 17 de abril al 30 de noviembre de 1980.

Condiciones microambientales. La temperatura del aire y la humedad relativa fueron registradas en un termohigrógrafo Weather Measure H 311. La evapotranspiración fue medida con un evaporímetro de Piche, ubicado a 150 cm de altura. La radiación fotosintéticamente activa (RFA), de 400 a

700 nm, fue medida con un instrumento Lambda LI 190 S.

Morfoanatomía. Las hojas utilizadas en la medición de los diversos parámetros se obtuvieron a 10 cm del extremo apical y correspondieron a hojas totalmente expandidas. El estudio anatomomorfológico de las hojas se basó en cortes histológicos observados a través de microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido. Para microscopía óptica se usó la técnica corriente de infiltración en parafina para la obtención de cortes histológicos, los que fueron teñidos con verde brillante (Johansen 1966). Para las observaciones al microscopio electrónico, las muestras foliares fueron fijadas por 30 minutos a 20°C en glutaraldehído al 1% a pH 7,0 disuelto en cacodilato de sodio, posteriormente fijadas por 1 hora en tetróxido de osmio al 1% disuelto en cacodilato de sodio a 20°C. Luego las muestras fueron transferidas a una concentración creciente de acetona y posteriormente desecadas en una atmósfera de CO₂. Las muestras fueron cubiertas con una capa de oro de aproximadamente 100Å de grosor previo al examen en el microscopio.

La longitud y diámetro de las células fueron medidas en secciones transversales y tangenciales. El grosor del mesófilo y de la capa de tricomas o capa vesicular fue medido en secciones transversales. El número de estomas por unidad de superficie y las dimensiones del ostíolo en ambas epidermis fueron determinadas en secciones paradérmicas o tangenciales de la hoja.

El peso foliar específico se obtuvo de la materia seca producida con respecto al área foliar, evaluado cada 30 días.

La transpiración fue medida gravimétricamente, considerando a la maceta como un fitómetro. El peso se midió en una balanza sensible a ± 25 g; lo que da un error aproximado de 0,2 por ciento para macetas de 5.600 g, de acuerdo a $\bar{P} \pm 1/2 U$, en que \bar{P} es el peso promedio de las macetas y U es el error absoluto. La tasa transpiratoria se expresó en g de agua cm⁻² AF día⁻¹, utilizando datos de área foliar (AF) obtenidos experimentalmente y ajustados a una curva polinomial.

Relación de áreas, A^{mes}/A . Para este fin se utilizó microscopio óptico. La superficie de cada muestra fue de 2.500μ² y se seleccionaron zonas libres de venación para

realizar dibujos en cámara lúcida a 800 x. Esto se repitió a los 123, 174 y 222 días del trasplante.

Para la estimación de áreas, las células del tejido en empalizada se consideraron como cilindros con terminales hemisféricas y las del tejido esponjoso como esferas. No se consideraron las irregularidades superficiales, lo que conduce a una subestimación del A^{mes}/A , ni la fracción de área superficial de contacto entre célula y célula, lo que conduce a una sobreestimación compensatoria (Noble 1980).

El cálculo de A^{mes}/A se realizó de acuerdo a la ecuación propuesta por Turrel (1936) y modificada por Nobel (1980):

$$\frac{A^{mes}}{A} = \frac{\Sigma(1) (p) emp + n (4 \pi r^2) esp}{2 K^2} \quad (1)$$

en que (1) (p) emp representa la superficie de las células del tejido en empalizada expuesta a los espacios intercelulares, siendo 1 la longitud promedio de las células y p el perímetro de los espacios intercelulares, $n (4\pi r^2)$ esp, representa la superficie del tejido esponjoso expuesto a espacios intercelulares y $2 K^2$ corresponde a la superficie de muestreo considerando ambas epidermis. Todas las variables se expresaron en micrones.

El perímetro (p) del espacio intercelular se midió con un curvómetro (HB N 54) en dibujos de secciones longitudinales. La longitud de los espacios intercelulares (1) se midió en secciones transversales. El producto (1) (p) representa las capas celulares del tejido en empalizada y proporciona el área interna expuesta del mesófilo en este tejido.

La estimación de la superficie de las células del tejido esponjoso expuestas a espacios intercelulares se realizó midiendo en dibujos de secciones transversales el diámetro de cada una de las células obtenido en un microscopio óptico a 400 x, calculando un diámetro promedio. Se supuso que las células eran esféricas y su superficie igual a $4 \pi r^2$ y totalmente expuestas a los espacios intercelulares; el producto del número de células (n) por capa de células por la superficie celular media proporciona el área efectiva de una capa de células, lo que multiplicada por el número de capas celulares del tejido esponjoso, proporciona el área expuesta a nivel de este tejido.

Resistencias al flujo de vapor de agua y CO₂. Las resistencias fueron evaluadas en muestras foliares obtenidas a una misma hora y a condiciones similares de potencial de agua en el suelo, para ambos tratamientos. En estas condiciones se estimaron las resistencias en tres épocas de muestreo a los 123, 174 y 222 días después del trasplante, representando valores puntuales para cada compartimiento foliar.

La resistencia a la pérdida de vapor de agua desde las hojas fue evaluada a base de los parámetros morfoanatómicos considerados por Nobel (1974). La resistencia total incluyó: la de la capa límite, la de la capa vesicular, la de estomas y la de espacios intercelulares. La resistencia de la capa límite (R^{cl}) se calculó a partir de la velocidad de viento promedio (v) y longitud foliar (1):

$$R^{cl} = \delta / Da \cong 0,4 \sqrt{l/v} / Da, \quad (2)$$

donde Da es el coeficiente de difusión de vapor de agua a través de la capa límite de grosor δ . De manera similar, se calculó la resistencia de la capa vesicular (R^{cv}), considerando su grosor promedio y suponiendo una superficie del 50 por ciento disponible para la difusión:

$$R^{cv} = \delta^{cv} / Da. \quad (3)$$

Para la resistencia estomática se consideró la frecuencia de estomas y las dimensiones del ostíolo a base de la siguiente ecuación:

$$R^{est} = (d^{est} + r^{est}) / Da n a^{est}, \quad (4)$$

donde d^{est} es la profundidad del poro u ostíolo; r^{est} es el radio efectivo del ostíolo; na^{est} es el área ocupada por los estomas por unidad de superficie (n es el número de estomas y a^{est} es el área promedio ocupada por un poro estomático). La resistencia de los espacios intercelulares se calculó conociendo la relación de área ocupada por los espacios intercelulares con respecto al área ocupada por las células foliares (a) en un área dada de acuerdo a:

$$R^{ei} = (\delta^{mes}/a) / Da. \quad (5)$$

En condiciones de abertura total de los estomas, la resistencia de la cutícula es prácticamente infinita, por lo que para el cálculo de la resistencia total se consideraron sólo las resistencias señaladas y conectadas en serie. *A. repanda* es una es-

pecie anfiestomática, con un número similar de estomas en ambas epidermis, por lo que el valor total de la resistencia al flujo de vapor de agua de una cara se dividió por dos para obtener la resistencia de la hoja.

En la resistencia a la difusión de CO₂ debe considerarse aquella en la que el gas se encuentra en la fase gaseosa y en la que se encuentra en la fase líquida. La fase gaseosa para el flujo de CO₂ se extiende desde el aire turbulento externo hasta los espacios intercelulares a través del mismo paso que el vapor de agua, por lo que el cálculo de las resistencias se realizó con las ecuaciones 2 a 5 utilizando el coeficiente de difusión adecuado.

La resistencia de la fase líquida corresponde a la resistencia del mesófilo e incluye propiedades fisiológicas y morfológicas de paredes celulares, plasmalema, citoplasma, membrana de cloroplastos y reacción de carboxilación de fotosíntesis. El valor de resistencia se estimó de acuerdo a lo sugerido por Nobel (1974), utilizando los valores de grosor de pared celular y A^{mes}/A obtenidos en este trabajo.

RESULTADOS Y DISCUSION

En la Tabla 1 se presentan las características morfoanatómicas foliares de la especie en estudio, obtenidas a los 180 días de acondicionamiento al déficit hídrico. Las diferencias más notorias entre tratamientos se observaron a nivel de tricomas. Los tricomas fueron más numerosos en el tratamiento seco, pero su longitud, considerados individualmente, fue mayor en el tratamiento húmedo (Tabla 2).

La microscopia electrónica de barrido reveló un ordenamiento de las células basales y distales de los tricomas sobre las epidermis foliares (Figs. 1 a 4). En las hojas más viejas, especialmente aquellas del tratamiento seco, los tricomas colapsan y coalescen para formar una densa capa vesicular sobre las epidermis, lo que influye en el grosor de la capa límite y, por lo tanto, en el intercambio gaseoso. El tricoma está formado por dos células, una de ellas constituye el pie o pedicelo y la otra forma la expansión distal de apariencia globosa (Figs. 2 y 3) y son esencialmente similares a lo que se ha informado para otras especies del género *Atriplex* (Black 1954 Mooney et al. 1977, y Osmond et al. 1980).

TABLA 1

Características morfoanatómicas foliares de *Atriplex repanda*, a los 180 días con diferente régimen hídrico. ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$; n = 10).

Morphoanatomical characteristics of leaves in *Atriplex repanda* after 180 days with different water availability ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$; n = 10).

| Estructura o tejido | Tratamiento húmedo ($\psi_m \cong -0.6$ bares) | | Tratamiento seco ($\psi_m \cong -35$ bares) | |
|---------------------------------------------|-------------------------------------------------|--------|----------------------------------------------|--------|
| <i>Tricomas</i> | | | | |
| Número (N ^o /mm ²) | 190 | ± 26 | 336 | ± 54 |
| Grosor capa (μ) | | | | |
| Epidermis abaxial | 116 | ± 2.6 | 156 | ± 3.8 |
| Epidermis adaxial | 93.6 | ± 2.1 | 118.2 | ± 4.5 |
| <i>Estomas</i> | | | | |
| Número (N ^o /mm ²) | | | | |
| Epidermis abaxial | 130 | ± 1.9 | 127 | ± 3.3 |
| Epidermis adaxial | 101 | ± 2.4 | 101 | ± 3.9 |
| Longitud del poro (μ) | 8.5 | ± 0.6 | 6.7 | ± 0.8 |
| <i>Grosor epidermis (μ)</i> | | | | |
| Epidermis abaxial | 11.2 | ± 1.1 | 12.5 | ± 1.1 |
| Epidermis adaxial | 7.5 | ± 0.6 | 9.6 | ± 0.4 |
| <i>Mesófilo</i> | | | | |
| Longitud celular (μ) (empalizada) | 33.8 | ± 1.9 | 26.9 | ± 2.5 |
| Grosor mesófilo (μ) | 263.5 | ± 10.8 | 225.0 | ± 0.9 |
| Grosor pared celular | 0.8 | ± 0.05 | 0.9 | ± 0.09 |
| A ^{mes} /A | 11.0 | ± 0.35 | 14.6 | ± 0.46 |
| <i>Volumen celular (μ^3)</i> | | | | |
| Tejido esponjoso | 640.0 | ± 28 | 532.0 | ± 18 |
| Tejido empalizada | 2806.0 | ± 48 | 2393.0 | ± 57 |
| Distancia intervenal (μ) | 137.0 | ± 0.5 | 125.4 | ± 3.8 |

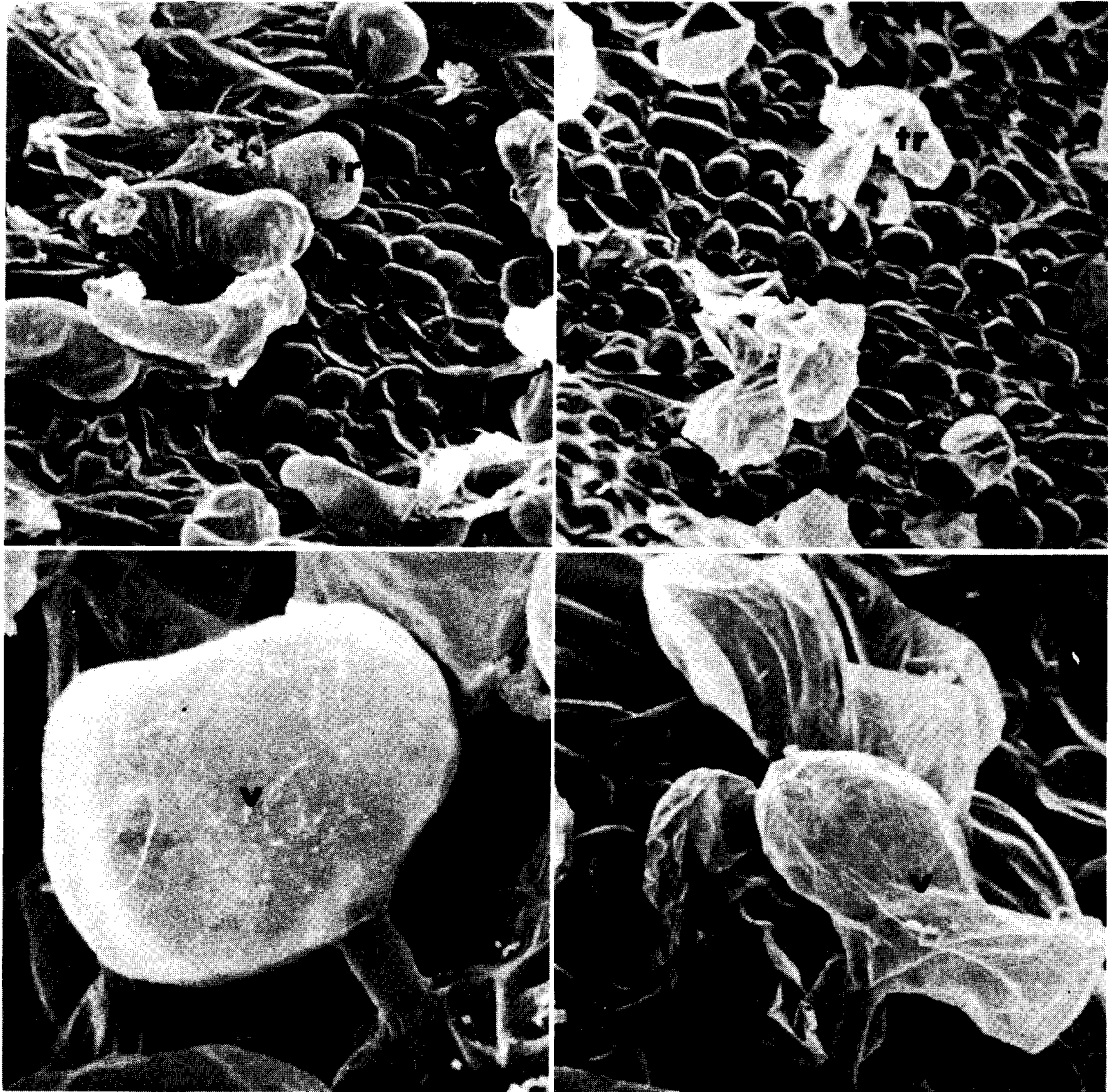
TABLA 2

Parámetros morfoanatómicos utilizados en el cálculo de resistencias difusivas en *A. repanda* ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$; n = 10).

Morphoanatomical parameters used in the calculation of diffusive resistances of *A. repanda* ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$; n = 10).

| Tiempo (días) | Longitud foliar (cm) | | Grosor foliar (cm) | | Grosor capa tricomas (cm) | | A ^{mes} /A | |
|---------------|----------------------|-----------|--------------------|-------------|---------------------------|--------------|---------------------|-----------|
| | TH | TS | TH | TS | TH | TS | TH | TS |
| 132 | 1.4 ± .1 | 0.98 ± .2 | 0.196 ± .01 | 0.174 ± .01 | 0.074 ± .002 | 0.069 ± .001 | 10.7 ± .2 | 10.6 ± .3 |
| 174 | 2.2 ± .3 | 1.20 ± .3 | 0.227 ± .02 | 0.208 ± .01 | 0.098 ± .002 | 0.119 ± .001 | 11.0 ± 1.2 | 14.6 ± .8 |
| 222 | 2.3 ± .4 | 1.24 ± .2 | 0.263 ± .02 | 0.225 ± .01 | 0.116 ± .002 | 0.156 ± .003 | 13.7 ± .9 | 15.2 ± .6 |

(TH: tratamiento húmedo y TS: tratamiento seco).



2a

2b

Fig. 1: (a y b). Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido mostrando visión panorámica de la hoja de *Atriplex repanda*, donde se observan los tricomas de tipo vesicular. a: hoja madura de *A. repanda* del tratamiento húmedo, 300x. b: hoja madura del tratamiento seco, 280x. (tr: tricomas, ce: células epidérmicas, c: cutícula).

Scanning electron micrograph showing a panoramic view of an *Atriplex repanda* leaf with vesicetype trichomes. a: mature *A. repanda* leaf under wet treatment. 300x. b: mature leaf under dry treatment. 280x. (tr: trichomes, ce: epidermic cells).

Fig. 2: (a y b). Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido donde se observa el detalle de la estructura del tricoma bicelular, formado por una célula que da origen en la zona proximal a un pie o estipe y a una expansión distal que da origen a la célula vesicular. a: tratamiento húmedo mostrando tricoma hidratado. 650x. b: tratamiento seco, tricomas en distintos estados de hidratación. 560x. (v: vesícula, p: pie o pedicelo).

Scanning electron micrograph showing the structure of the bicellular trichome made up by a cell which gives rise to a stipe or base in the proximal zone and to a distal expansion forming the vesicular cell. a: wet treatment showing a hydrated trichome. 650x. b: dry treatment with trichomes in different hydration states. 560x. (v: vesicle, p: foot or pedicel).

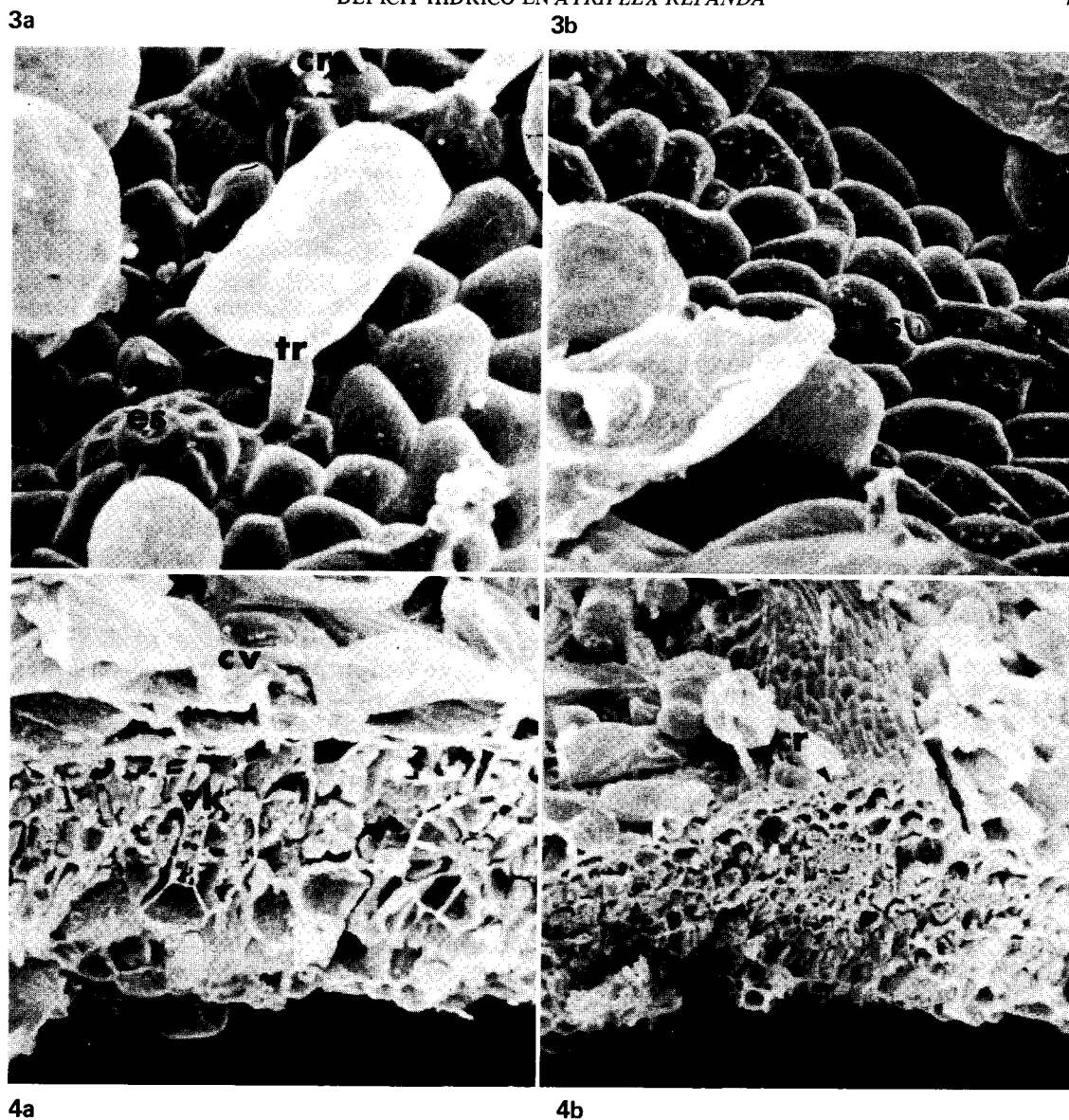


Fig. 3 (a y b). Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido de la superficie de la hoja de *Atriplex*, donde se observan cristales, la relación de estomas con respecto al resto de las células epidérmicas y tricomas vesiculares. a: tratamiento húmedo. 600x. b: tratamiento seco. 560x. (es: estoma, tr: tricoma, cr: cristales).

Scanning electron micrograph of the *Atriplex repanda* leaf surface showing crystals, the relationship of stomata with respect to the remaining epidermic cells and vesicular trichomes. a: wet treatment. 600x. b: dry treatment. 560x. (es: stoma, tr: trichome, cr: crystals).

Fig. 4 (a y b). Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido mostrando sección transversal de la hoja de *Atriplex*. a: tratamiento húmedo. 320x. b: tratamiento seco. 300x. (cv: capa de vesículas, vk: venación "Kranz", cr: cristales).

Scanning electron micrograph of a cross section of an *Atriplex* leaf. a: wet treatment. 320x. b: dry treatment. 300x. (cv: layer of vesicles, vk: "Kranz" veining, cr: crystals).

Los tricomas foliares, según Mooney et al. (1977), desempeñan una función en el balance energético. A medida que los tricomas maduran, las vesículas se rompen, liberando su contenido de sales a la epidermis, formando una superficie altamente reflectante que disminuye la pérdida de agua. Smith et al. (1977) establecieron que en *Encelia farinosa*, el aumento de la pubescencia reduce la temperatura foliar, y, por lo tanto, la transpiración, sin disminuir la fotosíntesis. Resultados similares los obtuvieron Mooney et al. (1977) en *Atriplex hymenelitra*. En esta especie se constató un aumento de la reflectancia de 31 a 58 por ciento, lo que disminuyó la temperatura foliar y aumentó la eficiencia en el uso del agua.

En condición de déficit hídrico se produce un aumento del peso foliar específico. En especies esclerófilas árido-activas varía entre 100 y 200 g MS/m², mientras que en arbustos árido-pasivos se señalan valores de 40 a 150 g MS/m² (Fischer y Turner 1978). En *A. repanda* se observó dimorfismo foliar, siendo el valor de peso foliar específico de las hojas más densas y pequeñas de 171 g MS/m², al finalizar el período experimental en el tratamiento seco versus 150 g MS/m² en el tratamiento húmedo.

Los resultados mostraron un aumento gradual del peso foliar específico (Tabla 3), más evidente en el tratamiento seco, probablemente debido a la disminución del área y al aumento en el número de células por unidad de superficie. El aumento del peso foliar específico, de acuerdo a Fischer y Turner (1978), es una es-

trategia que parece favorecer no sólo la sobrevivencia, sino mantener la capacidad fotosintética a muy bajos potenciales de agua. Nobel (1980) estableció una estrecha relación entre un aumento del peso foliar específico y el aumento de la relación de áreas (A^{mes}/A), que incide directamente en la eficiencia en el uso del agua. Dornhoff y Shibles (1976) establecieron altas correlaciones entre la fotosíntesis neta y el peso foliar específico (r^2 : 0,71 a 0,85).

El efecto del déficit hídrico en plantas de *A. repanda* determinó una relación de áreas (A^{mes}/A) aproximadamente un 20 por ciento más alta en relación a las plantas del tratamiento húmedo. La reducción en el tamaño celular fue el efecto más importante de los tratamientos, causal probable del cambio en A^{mes}/A (Tabla 2).

Según Longstreth et al. (1980), el A^{mes}/A de especies C3 varía entre 17 y 41, en tanto que para las especies C4 fue de 10 a 19. De acuerdo a los autores mencionados, las plantas que exhiben anatomía "Kranz" (C4) con capas celulares concéntricas a nivel del mesófilo tienen menor área de mesófilo que las que carecen de esta particularidad. Esto concuerda con los valores obtenidos en el presente trabajo. La venación "Kranz" ocupa gran parte de la superficie del mesófilo con células en disposición radial con respecto a tejidos conductores y ausencia de espacios intercelulares (Fig. 4 A).

La importancia adaptativa de los cambios anatomomorfológicos (Tablas 1, 2 y 3) en la longitud foliar, pubescencia, ca-

TABLA 3

Peso foliar específico en *A. repanda* (n = 18)Specific weight of leaves of *A. repanda* (n = 18)

| Tiempo (días) | Peso foliar específico (g m ⁻²) | |
|------------------|---------------------------------------------|------------------|
| | Tratamiento húmedo | Tratamiento seco |
| 0 | 60 | 60 |
| 33 | 71 | 71 |
| 69 | 83 | 83 |
| 103 | 80 | 80 |
| 118 | 93 | 93 |
| 133 | 89 | 87 |
| 148 | 90 | 107 |
| 184 | 88 | 108 |
| 212 | 129 | 138 |
| 242 | 150 | 171 |

racterísticas estomáticas y relación de áreas, fue evaluada comparando las resistencias al flujo de vapor de agua y CO_2 .

La mayor resistencia al flujo de vapor de agua en plantas de tratamiento seco (Tabla 4) es debida fundamentalmente a dimensiones del estoma (Tabla 1). A nivel de la capa límite, el valor de resistencia es dependiente de la longitud foliar; su resistencia fue un 34 por ciento menor en el tratamiento seco. La resistencia de los espacios intercelulares en el tratamiento seco fue un 7,6 por ciento más baja. Por efecto del déficit de agua, las plantas desarrollaron una mayor capa vesicular y su valor de resistencia fue un 34 por ciento superior al de la plantas sin restricción hídrica. El principal control al flujo de vapor de agua, por la magnitud de la resistencia, fue aquel ejercido por los estomas.

Los valores de resistencia al flujo de vapor de agua, medidos con porómetro de difusión, para las condiciones en que se realizaron los cálculos de la Tabla 4, va-

riaron entre 4 y 6 seg/cm para plantas de tratamiento húmedo y seco, respectivamente. Dado que se consideró la resistencia de una cara de la hoja, la resistencia total es comparable a la calculada con parámetros morfoanatómicos.

La fase gaseosa de difusión para CO_2 en *A. repanda* incluyó las mismas resistencias involucradas en el flujo de vapor de agua. Los valores de resistencia calculados fueron de 4,3 y 5,6 seg/cm para plantas de tratamiento húmedo y seco, respectivamente (Tabla 4). Los valores de resistencia en la fase líquida y resistencia total al CO_2 fueron menores en las plantas sometidas a déficit, debido probablemente a que desarrollaron una mayor relación A^{mes}/A , es decir, una mayor superficie a través de la cual el CO_2 puede difundir hacia las células del mesófilo.

Generalmente, los valores de resistencia al vapor de agua varían en especies mesófitas entre 1 y 10 seg/cm y para CO_2 de 2 a 15 seg/cm y en especies xerófitas de 7 a 30 seg/cm bajo condiciones de

TABLA 4

Resistencias al flujo de vapor de agua y CO_2 en hojas de *A. repanda*.Resistances to flux water vapor and CO_2 in *A. repanda* leaves.

| R | T. húmedo (seg/cm) | T. seco (seg/cm) |
|---------------------------|--------------------|------------------|
| Al flujo de vapor de agua | | |
| $R_{H_2O}^{-1}$ | 0.24 | 0.17 |
| $R_{H_2O}^{cv}$ | 0.04 | 0.06 |
| $R_{H_2O}^{est}$ | 5.10 | 6.92 |
| $R_{H_2O}^{ei}$ | 0.01 | 0.01 |
| $R_{H_2O}^{total}$ | 2.70 | 3.58 |
| Al flujo de CO_2 | | |
| $R_{CO_2}^{fg}$ | 4.32 | 5.60 |
| $R_{CO_2}^{fl}$ | 15.80 | 13.16 |
| $R_{CO_2}^{total}$ | 20.02 | 18.19 |

(cl: capa límite; cv: capa vesicular; est: estomas; ei: espacios intercelulares; fg: fase gaseosa; fl: fase líquida).

abertura total de estomas (Nobel 1974; Nobel et al. 1975). Según estos autores las resistencias al CO_2 estimadas a partir de cámaras de intercambio gaseoso y algunos parámetros morfoanatómicos en *Plectranthus parviflorus*, varían entre 15 y 58,6 seg/cm bajo diferentes condiciones de iluminación, valores comparables a los obtenidos en *A. repanda*.

Las mayores resistencias a la pérdida de vapor de agua de las plantas acondicionadas al déficit hídrico tuvieron su efecto en la tasa transpiratoria. Así, cuando las plantas se sometieron a un ensayo sin restricción hídrica, controlando el potencial de agua en el suelo a $-0,6$ bares (Tabla 5), se observó que las plantas con un acondicionamiento al déficit hídrico controlaron en mejor forma su pérdida de agua por transpiración.

TABLA 5

Promedio diario de transpiración en un período de 12 días sin limitante hídrica. (ψ_m suelo = $-0,6$ bares; $\bar{X} \pm S_x$; $n = 8$).

Average transpiration rate for a 12 days period without water restriction. (ψ_m soil = $-0,6$ bares; $\bar{X} \pm S_x$; $n = 8$).

| Tratamiento | g agua $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$ |
|-------------------|---------------------------------------|
| No acondicionadas | $0,145 \pm 0,0067$ |
| Acondicionadas | $0,112 \pm 0,0013$ |

Las variaciones observadas en los parámetros morfoanatómicos permiten concluir que *A. repanda* posee plasticidad morfológica que facilita su adaptación a condiciones de déficit hídrico: a) aumentando la relación A^{mes}/A , lo que condiciona una disminución de la resistencia del mesófilo a la captación de CO_2 y, b) aumentando la resistencia a la pérdida de agua por transpiración. Estas características, entre otras, permiten a esta especie mantener una actividad fisiológica en condiciones de extrema aridez, como las que ocurren en su zona de origen y actual reforestación. Constituyen, además, parámetros de posible utilización en un programa de selección e identificación de

ecotipos mejor adaptados a condiciones de déficit hídrico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a la profesora Gloria Montenegro, del Laboratorio de Botánica de la Pontificia Universidad Católica de Chile, por su asesoría en microscopía electrónica.

LITERATURA CITADA

- BLACK RF (1954) The leaf anatomy of Australian members of the Genus *Atriplex* I. *Atriplex vesicaria* Heward and *Atriplex nummularia* Lindl. Australian Journal of Botany 2: 269-286.
- DORNHOFF GM y R SHIBLES (1976) Leaf morphology and anatomy in relation to CO_2 exchange rate of soybean leaves. Crop Science 16: 377-381.
- FISCHER R y NC TURNER (1978) Plant productivity in arid and semiarid zones. Annual Review of Plant Physiology 29: 277-317.
- HENCKELL PA (1964) Physiology of plants under drought. Annual Review of Plant Physiology 15: 363-386.
- JOHANSEN DA (1966) Plant Microtechnique. McGraw Hill Book Co., New York and London.
- LONGSTRETH DJ, TL HARTSOCK y PS NOBEL (1980) Mesophyll cell properties for some C3 and C4 species with high photosynthetic rates. Physiologia Plantarum 48: 494-498.
- MOONEY HA, J EHLERINGER y O BJORKMAN (1977) The energy balance of leaves of the evergreen desert shrubs *Atriplex hymenelytra*. Oecologia 29: 301-310.
- NOBEL PS (1974) Introduction of Biophysical Plant Physiology. W.H. Freeman, San Francisco.
- NOBEL PS, LJ ZARAGOZA y WK SMITH (1975) Relations between mesophyll surface area, photosynthesis rate and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* H. Plant Physiology 55: 1067-1070.
- NOBEL PS (1977) Internal area and cellular CO_2 resistance. Photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species. Physiologia Plantarum 40: 137-144.
- NOBEL PS (1980) Leaf anatomy and water use efficiency. In: Adaptations of plants to water and high temperatures stress. N.C. Turner y P.J. Kramer (Eds.): 43 - 55.
- OSMOND CB, O.BJORKMAN y DJ ANDERSON (1980) Physiological Processes in Plant Ecology. Toward synthesis with *Atriplex*. Ecological Studies 36 Springer Verlag.
- SMITH WK y PS NOBEL (1977) Influence of seasonal changes in leaf morphology on water use efficiency for three desert broadleaf shrubs. Ecology 58: 1033-1043.
- TURREL FM (1936) The area of the internal exposed surface of dycotiledon leaves. American Journal of Botany 24: 267-282.
- WASEL LS (1972) Biology of Halophytes. New York of London Academic Press.