

# Relaciones hídricas de *Atriplex repanda* Phil., a dos niveles de disponibilidad de agua

Water relations of *Atriplex repanda* Phil., under two irrigations treatments

HERMAN SILVA<sup>1</sup> y EDMUNDO ACEVEDO<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Producción Agrícola, Centro de Estudios de Zonas Áridas C.E.Z.A.,  
Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile. Casilla 13, Coquimbo, Chile

<sup>2</sup> CIMMYT, Apartado Postal 6-641, 06600 México, México

## RESUMEN

Se estudió, bajo dos condiciones de disponibilidad hídrica, las variaciones del potencial osmótico, del volumen de agua simplástica y la elasticidad de tejidos en base a la técnica presión-volumen en plantas de *Atriplex repanda* Phil., un arbusto nativo de la región árida mediterránea de Chile Central. Los resultados demuestran que las plantas pueden disminuir el potencial osmótico de sus ramas terminales en condición de déficit hídrico. El potencial osmótico a máximo turgor fue relativamente constante en plantas no condicionadas a la falta de agua. Sin embargo, las plantas condicionadas muestran durante ciclos de desecamiento una disminución de -0,4 MPa. De manera similar, en estas plantas se observó una disminución del módulo de elasticidad de 25% y, por lo tanto, mayor elasticidad de sus tejidos en relación a plantas no condicionadas al déficit de agua. Las variaciones en el potencial osmótico y las modificaciones de la elasticidad de paredes celulares en plantas condicionadas al déficit hídrico tienen un efecto complementario en la mantención de la turgencia de células y tejidos.

**Palabras claves:** Relaciones hídricas, ajuste osmótico, módulo de elasticidad.

## ABSTRACT

The variation of osmotic potential, symplastic water content and tissue elasticity have been studied by the pressure-volume technique, on active growing plants under two irrigation treatments. Pressure-volume curves were made on terminal branches of *Atriplex repanda* Phil., a shrub from the semiarid zone of Chile. Results showed that when the water deficit is gradual, plants adjust the osmotic potential of their terminal branches in spite of a decrease in the total water potential. The osmotic potential at full turgor is relatively constant for plants which are not conditioned to water deficit. In contrast, conditioned plants show a decrease of -0.4 MPa. Plants undergo water deficit the elasticity modulus decreases about 25% compared to those without water deficit. Osmotic adjustment and elasticity modifications of cellular walls of plants conditioned to water deficit have a complementary effect on the maintenance of cell and tissue turgor.

**Key words:** Water relations, osmotic adjustment, elasticity modulus.

## INTRODUCCION

Una de las adaptaciones al déficit hídrico a nivel de tejidos es la capacidad de la planta para mantener su turgencia cuando el potencial hídrico total disminuye. Esto puede ser obtenido por ajuste osmótico (aumento de solutos y/o disminución del volumen del agua simplástica) o por aumento de la elasticidad de las paredes celulares. El proceso de ajuste osmótico puede ser definido como la acumulación activa de solutos en los tejidos vegetales, en respuesta a la disminución de la disponibilidad de agua, lo cual conduce a la disminución del potencial osmótico y del potencial

hídrico total de ápices y raíces (Turner & Jones 1980). En estas condiciones la planta puede extraer agua a bajo potencial hídrico del suelo y mantener el turgor en sus tejidos. Numerosos autores señalan que el ajuste osmótico juega un rol significativo en la mantención de la turgencia de plantas bajo condición de déficit hídrico (Hsiao *et al.* 1976, Henson *et al.* 1982, Robichaux *et al.* 1983). Boyer (1970) ha demostrado que una reducción de la elongación celular provocada por una disminución del potencial hídrico en la hoja produce una reducción de la translocación de los productos de la actividad fotosintética, provocando así una acumulación de carbohidratos en los teji-

dos foliares. La disminución del potencial osmótico en las células puede provenir, en parte, de una acumulación de iones minerales, y, bajo ciertas condiciones, de una acumulación de ácidos orgánicos (Flowers *et al.* 1977, Wyn Jones & Gorham 1983). Lailhacar *et al.* (1989), en un estudio realizado para determinar cuáles eran las variables edáficas que tenían una mayor influencia en el rendimiento de *Atriplex repanda*, encontraron que las más importantes fueron los contenidos de Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup>. Estos resultados confirman la importancia del sodio, descrita por otros autores, como elemento esencial y como participante en el mecanismo osmorregulador de especies halófitas y xerófitas, permitiéndoles permanecer fisiológicamente activas en los períodos más secos (Osmond *et al.* 1980). De acuerdo a Tyree & Jarvis, (1982), la disminución del potencial osmótico puede ser obtenida por una redistribución del agua entre el simplasto y el apoplasto, siendo solamente al agua simplástica osmóticamente activa.

La modificación de las propiedades de elasticidad de células y tejidos por el déficit hídrico es un tema actualmente en discusión, ya que los resultados aparentemente son contradictorios (Cheung *et al.* 1975, Melkonian *et al.* 1982).

El módulo de elasticidad volumétrica de las paredes celulares ( $\epsilon$ ), dado por la relación entre la variación relativa de presión de turgencia de una célula ( $dP$ ) y la variación de su volumen ( $dV$ ), se expresa por la relación siguiente:

$$\epsilon = \frac{V dP}{dV} \quad (1)$$

en que la variación del volumen  $dV$  es producida por la entrada o pérdida de agua. Los cambios elásticos del volumen ( $v$ ) deforman la pared celular provocando una variación de la turgencia.

A nivel de órganos el módulo de elasticidad se expresa por la ecuación (1). A esta escala  $\epsilon$ , corresponde a la pendiente de la curva presión-volumen o contenido relativo de agua, considerando la masa de agua equivalente a su volumen. Esta pendiente es característica de cada especie y cambia en función de la presión o del volumen.

El módulo de elasticidad de las paredes celulares interviene en la descripción de la dinámica del transporte de agua tanto a nivel celular (Zimmerman & Steudle 1978) como a nivel de los órganos (Tyree & Hammel 1972, Cheung *et al.* 1976). Steudle *et al.* (1982) han demostrado que el  $\epsilon$  depende del volumen y de la forma celular, de la presión de turgencia y de la estructura de la pared celular. Se ha demostrado que en ciertas situaciones se observa ya sea una modificación del  $\epsilon$  o una modificación activa de la cantidad de solutos (Jones & Turner 1978, Pavlic 1984). Sin embargo, ciertos autores como Elston *et al.* (1976), Robichaux *et al.* (1983), demuestran la coexistencia de estas respuestas. Sobrado & Turner (1983) señalan que en *Helianthus petiolaris* no se observa ajustamiento osmótico ni modificación de la elasticidad en condición de déficit hídrico.

El objetivo del presente trabajo fue determinar el efecto del déficit hídrico en algunas respuestas adaptativas de *Atriplex repanda* Phil. Se analizan los efectos del déficit hídrico en el  $\epsilon$  max (valor a turgencia máxima) y en el  $\pi^{100}$  (potencial osmótico a turgencia máxima). *A. repanda* es una especie arbustiva que pertenece a la familia Chenopodiaceae, adaptada a las condiciones de aridez, y de alto valor nutritivo para los animales. Además, presenta una anatomía foliar del tipo "Kranz" (Silva 1973), característico del sistema C4 de fotosíntesis. Es una de las dos especies con la cual se han reforestado alrededor de 38.000 hectáreas del secano costero de la IV Región de Chile (Correa 1992).

Con el objeto de estimar si las modificaciones del potencial osmótico, del módulo volumétrico de elasticidad y del volumen del agua simplástica tienen un efecto sobre la función global de la hoja, se ha analizado la relación entre conductancia estomática al vapor de agua y potencial hídrico total ( $g - \psi$ ). De manera similar se analizó la acumulación de cloro, sodio y potasio con el objeto de determinar su contribución en la disminución del potencial osmótico.

#### MATERIAL Y METODOS

Este trabajo se realizó en condiciones de invernadero en la Estación Experimental

Agronómica de la Universidad de Chile Antumapu (Santiago, Chile), entre junio de 1981 y marzo de 1982.

Las plántulas de *Atriplex repanda* Phil. fueron obtenidas a partir de semillas y luego trasplantadas en macetas cilíndricas de 16 cm de diámetro y 26 cm de altura conteniendo 4,2 kg de suelo. En cada maceta se instaló una planta y la superficie fue recubierta con una capa de arena de cuarzo de 1,5 cm y de plástico negro con el objeto de evitar las pérdidas de agua por evaporación directa del suelo.

Las macetas fueron distribuidas en el invernadero según un dispositivo al azar, para considerar la variación espacial y temporal de la luz, con dos tratamientos y 8 repeticiones. El primer tratamiento o régimen húmedo (RH) consistió en un riego de macetas cada vez que el promedio de lectura de 8 tensiómetros situados a 12,5 cm de profundidad alcanzaban un valor de  $-0,06$  MPa. En el segundo tratamiento o régimen seco (RS) se aplicó riego cuando el potencial hídrico del suelo alcanzaba aproximadamente  $-3,5$  MPa, de acuerdo a lecturas obtenidas con uso de bloques de yeso previamente calibrados, situados a la misma profundidad que los tensiómetros.

La conductancia estomática al vapor de agua se midió con un porómetro de difusión LI-Cor 60 provisto de un sensor LI-20S, el cual fue calibrado antes y después de cada medición y los valores fueron expresados moles  $m^{-2} s^{-1}$  (Percy *et al.*, 1991). La calibración se realizó en base a placas perforadas de resistencias conocidas para temperaturas que varían entre 15 y 35° C, de acuerdo a procedimiento establecido por Morrow & Slatyer (1971). Las mediciones se realizaron alrededor del medio día durante los ciclos de desecamiento.

El análisis químico (N total,  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Cl^-$ ) de las hojas se realizó de acuerdo a la metodología propuesta por González *et al.* (1978). El nitrógeno total se determinó por Micro Kjeldahl. Los iones sodio y potasio fueron analizados por espectrofotometría de emisión y el ion cloro por colorimetría de flujo continuo.

En base a una población de 125 plantas regadas (RH) y 125 plantas no regadas (RS) se obtuvieron 20 curvas presión-volumen por tratamiento con 2 repeticiones. En el período de condicionamiento al déficit hídrico, los tratamientos se mantuvieron durante 150 días (17 de junio al 20 de noviembre de 1981).

Al finalizar este período, el número de ciclos de riego fue respectivamente de 12 (RH) y 6 (RS).

Posteriormente 20 plantas de cada tratamiento fueron sometidas a dos ciclos de riego de 21 días cada uno, a partir de capacidad de campo hasta que el potencial hídrico del suelo alcanzaba aproximadamente  $-3,5$  MPa; el muestreo se realizó en los días 7, 14 y 21 con dos repeticiones. Etapa que correspondió al período de desecamiento, identificando a las plantas como plantas condicionadas y plantas no condicionadas al déficit hídrico (diciembre 1981 - enero 1982).

#### *Procedimiento de obtención de curvas presión-volumen*

Las curvas presión-volumen fueron obtenidas cada 15 días durante el período de condicionamiento y cada 3 días durante los ciclos de desecamiento. El muestreo se realizó al finalizar el día en ramas situadas entre 10 y 20 cm del ápice, midiendo su potencial hídrico total y su peso fresco (PF). Luego las ramas fueron mantenidas en agua destilada durante 12 horas para obtener el peso fresco a máxima saturación ( $PF^{100}$ ); este intervalo de tiempo se estableció en función de una curva de saturación hídrica. Las curvas presión-volumen fueron realizadas en base al procedimiento clásico desarrollado por Tyree & Hammel (1972). Una rama fue colocada en la cámara de presión donde fue sometida a presiones crecientes desde 0,5 MPa a 6,0 MPa. Cada intervalo de presión tiene un valor de 1,0 MPa para obtener los primeros cinco puntos y luego de 0,5 MPa los siete puntos siguientes; la presión es aplicada durante 10'. El peso fresco de muestreo es medido después de cada presión aplicada en una balanza de precisión de 0.001 g. Este último aspecto se constituye en la variante en relación al procedimiento clásico. Finalmente, el peso seco de ramillas (PS) se obtuvo en estufa a 80° C por 48 horas. En base a estos datos se obtiene el valor de contenido relativo de agua (CRA) para cada presión aplicada, la cual es definida por Weatherley (1970) como:

$$CRA = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}}{\text{Peso fresco a max. saturación} - \text{Peso seco}} * 100 \quad (2)$$

La curva presión volumen  $-1/P$  en función de  $1-CRA$  posee dos tramos, una zona no lineal que es la resultante de variaciones de presión osmótica y de presión de turgencia, y una parte rectilínea que puede ser atribuida solamente al componente osmótico (Cheung *et al.* 1975).

La extrapolación de la parte rectilínea sobre el eje  $x$  permite estimar el volumen de agua apoplástico y por diferencia al volumen total de agua, el volumen de agua simplástico. La presión de equilibrio ( $P$ ), en la curva  $-1/P = f(1-CRA)$  representa el potencial hídrico promedio de la rama. Despreciando el potencial osmótico del agua apoplástica, las variaciones del CRA corresponden a la cantidad neta de agua osmóticamente activa. En función de estos parámetros, es posible deducir los valores de potencial osmótico y del potencial de turgencia para un CRA dado.

En condiciones isotérmicas, el estado energético del agua es descrito por la suma algebraica de sus componentes.

$$\psi = \pi + P + \delta \quad (3)$$

Sin embargo, el potencial mátrico ( $\delta$ ) es, en una amplia gama de CRA, despreciable. En un ensayo realizado en ramas de *Atriplex repanda*, E. Acevedo (observación personal) demuestra que su valor puede ser significativo cuando el CRA es menor del 35%. Por lo tanto, el potencial hídrico total se puede expresar por la relación:

$$\psi = \pi + P \quad (4)$$

Para analizar las curvas  $P$  versus CRA, se utilizó el modelo descrito por Schulte & Hinckley (1985), en función de un programa desarrollado por Thierry (1986). Este modelo supone que el potencial de presión y el potencial osmótico pueden ser descritos en función del CRA; el potencial total es igual al potencial osmótico del simplasto para valores de CRA por debajo de valores 0 de turgencia; si se conoce el potencial osmótico a máximo turgor ( $\pi^{100}$ ) y el CRA del simplasto ( $X$ ), el potencial osmótico ( $\pi$ ) para un CRA se obtendrá por la relación propuesta por Sinclair & Venables (1983):

$$\pi = \frac{\pi^{100}}{(1 - (1-CRA)/X)} \quad (5)$$

Para conocer el punto de pérdida de turgor se utilizó una ecuación de regresión lineal y un algoritmo, que permiten comparar segmentos sucesivos. Estos test permiten determinar el punto de inflexión de la curva con respecto a la lineal.

Para obtener el potencial de turgor ( $P$ ), Schulte & Hinckley (1985) han propuesto el algoritmo siguiente:

$$P = -\pi^{100} * CRA^A - (1 - CRA^A) * B/A \quad (6)$$

donde  $P$  es el potencial de turgencia (MPa); CRA, contenido relativo de agua (%) y  $\pi^{100}$ , potencial osmótico a máximo turgor (MPa) y A, B son parámetros a determinar.

Graficando el potencial de turgencia versus  $1-CRA$  de un tejido u órgano,  $\epsilon$  es calculado en función de la pendiente de la curva.

$$\epsilon = \frac{\Delta P}{\Delta CRA} \quad (7)$$

en que  $\Delta P$  representa la variación de presión aplicada y  $\Delta CRA$  la variación del contenido en agua. Esta definición del módulo de elasticidad  $\epsilon$  (ecuación 7), aplicada a tejidos y órganos incorpora a la vez las propiedades de elasticidad de las paredes celulares y las interacciones intercelulares y no representa directamente el módulo de elasticidad de las paredes.

## RESULTADOS

### Contenido relativo de agua (CRA) a nivel de ramas

El déficit hídrico del suelo durante la etapa de condicionamiento no modifica en forma significativa el CRA a nivel de ramas (Tabla 1). De manera similar, al finalizar un ciclo de desecamiento, no se registró diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 2).

Sin embargo, la curva de  $\psi$  en función del CRA (Fig. 1) muestra un aumento de la resistencia a la pérdida de agua de las plantas condicionadas al déficit hídrico. En estas condiciones, al finalizar el período experimental, para un valor de  $\psi = -5$  MPa, el CRA observado fue respectivamente de 64% y 77% para plantas del RH y RS. También es posible

TABLA 1

Efecto de tratamiento en algunos parámetros hídricos en *Atriplex repanda* Phil., al finalizar el período de condicionamiento de 150 días. Se indican las medias y error estándar para 16 curvas PV

Effect of treatment on water relations of *Atriplex repanda* Phil. RWC, PS/PF<sup>100</sup>,  $\pi$  at full turgor and  $\pi$  at zero turgor. Data correspond to mean values ( $\pm$  EE, n = 16)

Parámetro	Tratamientos		
	RH	RS	
CRA a nivel de ramilla (%)	90,30 $\pm$ 0,90	89,60 $\pm$ 0,90	ns
CRA apoplástico (%)	33,07 $\pm$ 3,76	28,53 $\pm$ 4,63	ns
CRA simplástico (%)	67,33 $\pm$ 5,21	71,29 $\pm$ 8,36	ns
PS/PF <sup>100</sup> (%)	18,83 $\pm$ 0,75	21,97 $\pm$ 0,79	*
CRA <sup>0</sup> (%)	87,80 $\pm$ 1,31	89,22 $\pm$ 0,91	ns
$\pi^0$ (MPa)	-3,01 $\pm$ 0,21	-3,58 $\pm$ 0,15	ns
$\pi^{100}$ (MPa)	-2,37 $\pm$ 0,19	-2,69 $\pm$ 0,12	*
$\epsilon$ (MPa)	23,10 $\pm$ 3,60	21,09 $\pm$ 3,52	ns

CRA: contenido relativo de agua; PS/PF<sup>100</sup>: relación peso seco y peso fresco a máximo turgor;  $\pi^0$ : potencial osmótico a turgencia cero;  $\pi^{100}$ : potencial osmótico a turgencia máxima.  $\epsilon$ : módulo de elasticidad. La probabilidad corresponde al Test de Student, \*: p < 0,05; ns: no significativas.

TABLA 2

Cambios en relaciones hídricas de *Atriplex repanda* Phil., al finalizar un ciclo de desecamiento (18 días). Se indica la media  $\pm$  error estándar para 6 curvas presión-déficit relativo de saturación

Changes in water relations during a cycle of dryness. Data correspond to mean values ( $\pm$  EE, n = 6)

Parámetro	Tratamientos		
	No condicionadas	Acondicionadas	
CRA a nivel de ramilla (%)	83,76 $\pm$ 1,61	84,96 $\pm$ 0,96	ns
CRA apoplástico (%)	9,28 $\pm$ 0,35	13,56 $\pm$ 2,57	*
CRA simplástico (%)	80,22 $\pm$ 2,11	86,35 $\pm$ 2,09	*
PS/PF <sup>100</sup> (%)	20,20 $\pm$ 1,63	25,26 $\pm$ 1,31	*
CRA <sup>0</sup> (%)	85,55 $\pm$ 1,30	83,33 $\pm$ 3,00	ns
$\pi^0$ (MPa)	-3,26 $\pm$ 0,19	-3,58 $\pm$ 0,12	**
$\pi^{100}$ (MPa)	-2,68 $\pm$ 0,18	-3,06 $\pm$ 0,18	*
$\epsilon$ (MPa)	23,82 $\pm$ 4,05	15,32 $\pm$ 0,86	**

La probabilidad corresponde al Test de Student, \*: p  $\leq$  0,05; \*\*: p < 0,01; ns: no significativas.

demostrar el efecto de la edad de la planta en la relación entre  $\psi$  y CRA. En efecto, la planta del RS, de 93 días, registró un CRA de 80% con -3.5 MPa, hacia el 210<sup>o</sup> día un CRA de

93% con -3.0 MPa. Estos resultados sugieren el efecto de la edad y de la aclimatación al déficit hídrico (Clayton-Greene 1983) o un "endurecimiento" a la sequía, la cual se traduce por una modificación de la relación CRA (Levitt 1972).

### CRA apoplástico y simplástico

El valor promedio del CRA apoplástico durante el período de condicionamiento para plantas del RH y RS no presentó diferencias significativas (Tabla 1). Por el contrario, durante un ciclo de desecamiento (Tabla 2) se registró un aumento del CRA apoplástico en las plantas condicionadas al déficit hídrico con diferencias significativas por efecto de tratamiento (p  $\leq$  0,05). Además, el déficit hídrico determinó un leve aumento en plantas condicionadas, de la relación peso seco/peso fresco a máxima saturación (PS/PF<sup>100</sup>) a nivel de ramas durante la etapa de condicionamiento. Después de un ciclo de desecamiento esta relación aumentó un 25% en comparación a las plantas no condicionadas (Tabla 2).

### CRA en el punto de pérdida de turgor (CRA<sup>0</sup>)

Se ha observado una gran variabilidad del contenido de agua a turgencia nula; sin embargo no se registraron diferencias significativas durante el período de condicionamiento y al finalizar un ciclo de desecamiento (Tablas 1 y 2). Para ambos tratamientos el CRA<sup>0</sup> fue de 85% como valor promedio durante todo el período experimental.

### Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\pi^0$ )

Los valores del  $\pi$  en P = 0 durante el período de condicionamiento no mostraron diferencias significativas por efecto de tratamiento (Tabla 1). Sin embargo, durante un ciclo de desecamiento de 18 días, se observó una disminución significativa en plantas condicionadas al déficit hídrico (p  $\leq$  0,05). A turgencia igual a cero  $\psi = \pi$ , y los valores registrados demuestran en plantas condicionadas un cierto grado de osmorregulación. En estas condiciones, la variación diaria del  $\pi$  en plantas condicionadas representa una variación de 0,17

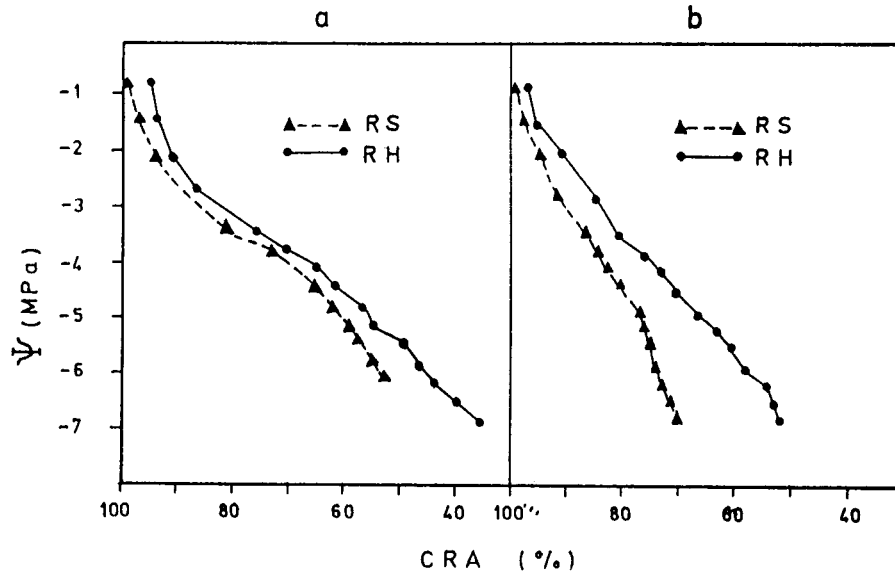


Fig. 1: Potencial hídrico ( $\psi$ ) y contenido relativo de agua (CRA) en *Atriplex repanda* Phil., después de 93 (a) y 210 días (b).

The relationship between leaf water potential and relative water content of *Atriplex repanda* Phil., after 93 (a) and 210 (b) days.

MPa/día en comparación a 0,15 MPa/día en plantas no condicionadas al déficit hídrico (Tabla 2).

#### Relación entre el $\psi$ y la conductancia al vapor de agua

La Figura 2 muestra la relación entre la conductancia foliar al vapor de agua y el potencial hídrico total. Los valores de potencial hídrico al inicio del ensayo fueron en promedio de  $-3,5$  MPa. A este valor de conductancia en plantas condicionadas fue de  $0,19 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que en plantas no condicionadas este valor fue de  $0,29 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . El cierre estomático se observó a valores de  $-6,5$  MPa en plantas condicionadas y de  $-5,2$  MPa en plantas no condicionadas al déficit hídrico.

#### Potencial osmótico en el punto de máximo turgor ( $\pi^{100}$ )

Los valores del  $\pi^{100}$  mostraron una gran variabilidad durante la fase de condicionamiento. Esto puede ser explicado por el hecho de que el ajustamiento osmótico no es permanente y desaparece cuando las plantas sometidas al déficit hídrico son rehidratadas mediante el riego. Sin embargo, se observó una tendencia a una leve disminución del orden de  $-0.32$

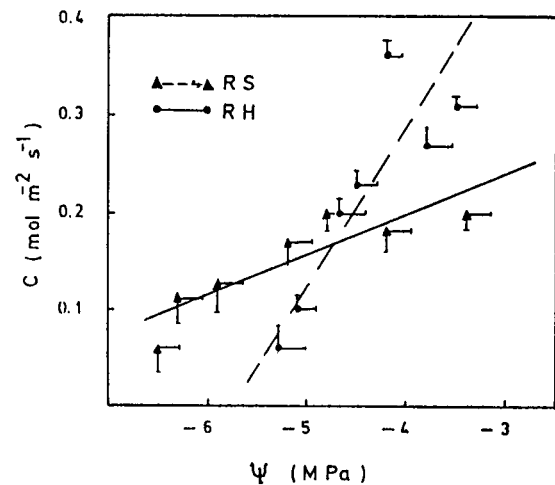


Fig. 2: Conductancia estomática al vapor de agua versus potencial hídrico en *Atriplex repanda* Phil., en plantas del RH ( $\bullet$ ) y RS ( $\blacktriangle$ ).

The relationship between stomata conductance and leaf water potential of *Atriplex repanda* Phil.

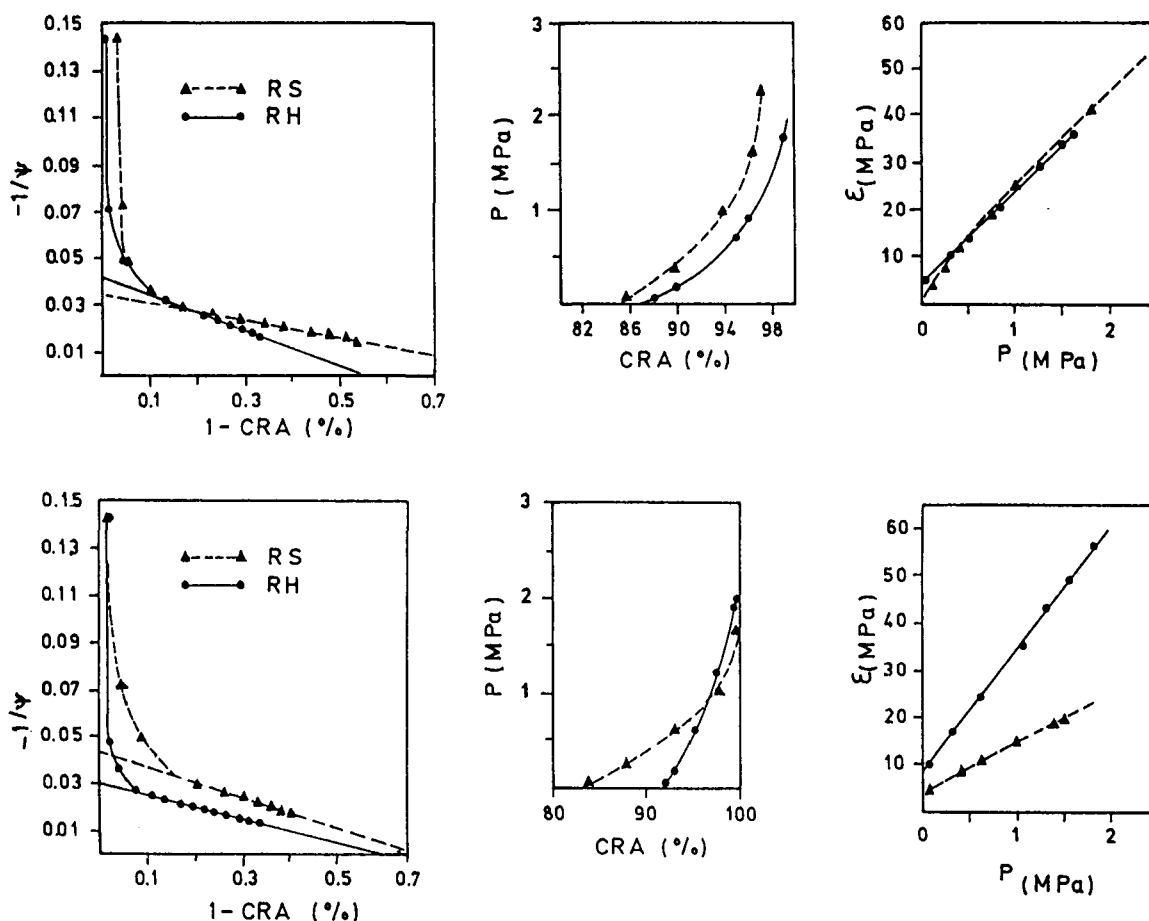
MPa en las plantas no regadas (Tabla 1). Sin embargo, después de un ciclo de desecamiento, se observan diferencias ( $p \leq 0,05$ ) en el  $\pi^{100}$  (Tabla 2). Así, los valores registrados son más negativos en plantas condicionadas al déficit hídrico que en aquellas que no lo son.

**Módulo de elasticidad ( $\epsilon$ )**

Una mayor elasticidad de las paredes celulares puede ser un medio complementario para la mantención de la turgencia cuando el potencial hídrico disminuye. La estimación del  $\epsilon$  durante la fase de condicionamiento no muestra diferencias significativas (Tabla 1). Sin embargo, durante el ciclo de desecamiento los valores del  $\epsilon$  (Tabla 2), muestran diferencias entre tratamientos ( $p \leq 0,01$ ).

La Fig. 3 muestra una comparación entre los parámetros hídricos al inicio y al finalizar

el período de condicionamiento. De la relación entre el valor recíproco del potencial hídrico ( $-1/\psi$ ) y el déficit relativo de agua ( $1 - CRA$ ), es posible deducir que el valor de  $\pi^{100}$  en las plantas del RS fue más elevado con respecto a plantas del RH (Fig. 3a). Invirtiéndose al finalizar el período de condicionamiento (Fig. 3d), el  $\pi^{100}$  en plantas del RS disminuyó a  $-2,77$  MPa, lo cual indica una variación de  $-0,4$  MPa en relación a los valores iniciales. Es decir, habría un aumento en la cantidad de solutos en respuesta a la disminución del potencial hídrico.



**Fig. 3:** Comparación de algunos parámetros hídricos en *Atriplex repanda* Phil., del régimen húmedo y régimen seco, al inicio (a, b, c) y al finalizar el período experimental (d, e, f).

Comparison of some parameters of water relationships of *Atriplex repanda* Phil, at the start (a, b, c) and at the end (d, e, f) of the experimental period.

- a, d - Relación entre el valor recíproco del potencial hídrico ( $-1/\psi$ ) y el déficit relativo de agua ( $1-CRA$ ).  
The relationship between reciprocal values of the water potential ( $-1/\psi$ ) and relative deficit of water content ( $1-CRA$ )
- b, e - Relación entre el potencial de turgor ( $P$ ) y el contenido relativo de agua ( $CRA\%$ ).  
The relationship between the turgor potential and the relative water content.
- c, f - Relación entre el módulo de elasticidad  $\epsilon$  (MPa) y el potencial de turgor.  
The relationship between the modulus of elasticity and turgor potential.

El punto de pérdida de turgor se observó en plantas del RS a un valor de potencial hídrico más negativo (una diferencia del orden de  $-0,44$  MPa) y en condiciones de un bajo CRA (Fig. 3d): 82 % en plantas RS y 92% en las plantas del RH (Fig. 3b). También se observan diferencias similares en la figura 3e. Sin embargo, el origen de la mantención de la turgencia es diferente. La presión de turgencia es, en el primer caso, consecuencia del valor más bajo del módulo de elasticidad, lo cual significa mayor elasticidad de las paredes celulares (Fig. 3c) y en el segundo caso (Fig. 3e) es producto de ajuste osmótico.

Silva & Acevedo (1984), trabajando en el mismo material biológico, demuestran cambios significativos a nivel foliar por efecto del déficit hídrico, en particular en las dimensiones celulares. En estas condiciones las plantas RS muestran una disminución aproximada del 15% en las dimensiones de ancho, longitud y volumen celulares en comparación a las plantas del RH. Una característica foliar generalmente asociada a bajos valores de  $\psi$  total y a una eficiencia en el uso del agua más elevada es el peso foliar específico (peso seco foliar/área foliar, MSF  $m^{-2}$ ), la cual generalmente aumenta en condición de déficit hídrico (Nobel, 1980). El valor de peso foliar específico fue respectivamente de  $141 \pm 3,2$  y  $118,01 \pm 0,7$   $g\ m^{-2}$  en plantas del RS y RH con diferencias significativas  $p \leq 0,05$ .

### Análisis foliar

Los resultados, expresados en porcentaje de la materia seca foliar, muestran diferencias significativas en N total, K y NaCl ( $p \leq 0,05$ ) y sin diferencias por efecto de tratamiento en materia orgánica, fósforo y sodio. En N total los valores registrados fueron de  $1,9 \pm 0,1$  y  $2,3 \pm 0,2$  para plantas no condicionadas y condicionadas al déficit hídrico. Los niveles de potasio fueron respectivamente de  $3,4 \pm 0,2$  y  $4,1 \pm 0,3$  y de sodio  $0,37 \pm 0,15$  y  $0,56 \pm 0,09$  para plantas acondicionadas y no acondicionadas al déficit hídrico (Tabla 3).

### DISCUSION

Estos resultados muestran que las células foliares de *Atriplex repanda* aparentemente

poseen dos mecanismos para evitar el déficit hídrico: 1) el ajuste osmótico y 2) la modificación de la elasticidad de las paredes celulares. Los dos mecanismos tienen el mismo efecto: evitar el déficit hídrico a nivel protoplasmático y particularmente sobre la membrana celular. En las plantas condicionadas, la osmorregulación es evidente durante los ciclos de desecamiento. Sin embargo, la elasticidad de las paredes celulares ha desempeñado aparentemente el rol principal en la regulación de la turgencia celular, tanto en la fase de condicionamiento como durante los ciclos de desecamiento.

En este trabajo, las diferencias más importantes entre plantas del RH y RS fueron las variaciones entre  $\psi$  y CRA (Fig. 1). Las ramas no juveniles tienen una gran capacidad de resistencia a la desecación. Sin embargo, el déficit hídrico no cambia el CRA a nivel de ápices o ramas ni el CRA en el estado de plasmólisis (CRA<sup>0</sup>). Schonfeld *et al.* (1988) han demostrado en trigo que el CRA es el mejor indicador del estado hídrico de la planta y que esta variación puede ser controlada por genes con efecto aditivo. La naturaleza de la respuesta depende de la especie y de sus mecanismos de adaptación a la falta de agua. Las variaciones observadas de la relación PS/PF<sup>100</sup> en plantas condicionadas fueron simila-

TABLA 3

Contenido en materia orgánica, fósforo, sodio, nitrógeno total, potasio y cloruro de sodio de hojas de *Atriplex repanda* Phil, medidos al finalizar el período experimental (n = 8, los datos son expresados en porcentaje de la materia seca foliar)

Contents of organic matter, phosphorus, sodium, potassium, total nitrogen and sodium chloride in leaves of *Atriplex repanda* Phil. Values are given in percentage of dry matter.

Elemento	% MS foliar		
	Plantas RH	Plantas RS	
Materia orgánica	89,56 ± 0,61	90,1 ± 0,87	ns
Nitrógeno total	1,91 ± 0,11	2,38 ± 0,18	*
Fósforo	0,25 ± 0,11	0,27 ± 0,13	ns
Sodio	1,15 ± 0,23	1,09 ± 0,21	ns
Potasio	3,41 ± 0,32	4,21 ± 0,31	*
Cloruro de sodio	0,37 ± 0,12	0,57 ± 0,09	*

La probabilidad corresponde al Test de Student ( $p \leq 0,05$ ) diferencias significativas; ns: no significativas. RH: régimen húmedo; RS: régimen seco.



res a la variación del  $\psi$ , alrededor de 13% (Tablas 1 y 2). El incremento de la relación PS/PF<sup>100</sup> puede ser asociada a un aumento de material de pared celular. Las plantas condicionadas presentan un mayor peso foliar específico, significando que el tejido fotosintético desarrolló células más pequeñas y de paredes celulares más gruesas (Silva & Acevedo 1984).

La variación del CRA puede ser considerada como equivalente al cambio del volumen celular (Boyer, 1969), y la disminución del volumen celular en plantas condicionadas puede tener como efecto una concentración pasiva de solutos celulares y así disminuir el  $\pi^{100}$ .

La capacidad de los estomas a permanecer abiertos a bajo potencial hídrico está estrechamente relacionado al ajuste osmótico (Turner & Jones 1980). Aparentemente este tipo de respuesta representa un ajuste estomático a las condiciones de déficit hídrico. Millar *et al.* (1971) postulan la idea de un ajuste osmótico a nivel de las células guardianas. Puede ser igualmente un cambio de la elasticidad de las paredes celulares en estas células, asociado a cambios en la actividad hormonal (Turner & Begg 1978). El ajuste osmótico observado en plantas condicionadas (-0,4 MPa), podría explicar la mayor resistencia estomática a la pérdida de vapor de agua y especialmente el cierre observado a -6,5 MPa, es decir, una diferencia de 1,5 MPa en el potencial total de cierre estomático de las plantas no condicionadas (Fig. 2).

Las variaciones más importantes del  $\psi$  y sus componentes han sido observadas durante los ciclos de desecamiento. La disminución del  $\pi$  en plantas acondicionadas al déficit hídrico puede ser considerado como un verdadero ajuste osmótico activo. La disminución de las dimensiones celulares, observadas por Silva & Acevedo (1984) puede ser el origen de una osmorregulación pasiva. Así, Cuttler *et al.* (1977) sugieren que el ajuste osmótico podría ser consecuencia de la disminución de las dimensiones celulares por efecto del déficit de agua, mientras que la cantidad de solutos permanece constante.

Las diferencias observadas en el contenido foliar de nitrógeno total, de NaCl y de K probablemente contribuyen a explicar el ajuste osmótico observado.

Según Greenway & Osmond (1969), el ion potasio es absorbido por la planta de manera más rápida que el ion sodio. Después de un déficit hídrico el K<sup>+</sup> puede ser absorbido hasta niveles que pueden ser tóxicos para la planta. En estas condiciones el Na<sup>+</sup> es considerado como un elemento de reemplazo y se constituye en esencial para el crecimiento de las plantas del género *Atriplex*. Su función sería de protección para enfrentar las altas concentraciones del ion potasio, retardando su absorción.

Diversos estudios realizados por Ashby & Beadle (1957), Greenway & Osmond (1969), Brownell & Crossland (1972) han demostrado que el NaCl acelera el crecimiento, la floración y la fructificación de diferentes especies de *Atriplex*, induciendo una ventaja adaptativa y competitiva con respecto a otras especies cuando el aporte de agua es deficiente. El crecimiento observado en *Atriplex repanda* en condición de déficit hídrico (Silva 1982) puede ser atribuido al aumento de la presión de turgor debido a la incorporación de solutos hacia las células en crecimiento.

La relación entre  $\epsilon$  y P es lineal (Fig. 3c, f). Diversas curvas de  $\epsilon$  en función de la presión de turgencia han sido establecidas (Sinclair & Venables 1983, Zimmerman & Steudle 1978, Cheung *et al.* 1976). Una forma precisa de esta relación es difícil de obtener a valores elevados de presión de turgencia, dado que pequeños cambios del volumen celular pueden asociarse a grandes y/o débiles cambios de presión. El modelo utilizado en este caso (PVE, Schulte & Hinckley 1985) no proporciona la intersección con el eje de las x, lo cual significaría que la elasticidad no llega a 0 cuando la presión es reducida a 0. Según Tyree (1981), la intersección del  $\epsilon$  en P = 0 indica que las células podrían desarrollar presión de turgencia negativa, lo cual podría ser explicado por un evento transitorio que desaparece en el momento de la plasmolisis celular.

El aumento de la elasticidad de las paredes celulares de tejidos durante los ciclos de desecamiento demuestra la existencia de una fuerte plasticidad anatómica de *A. repanda* ante condiciones de déficit hídrico. Es posible afirmar que la elasticidad tiene un efecto complementario al ajuste osmótico en la mantención de la turgencia de células y tejidos.

Un valor bajo del  $\epsilon$  significa para una célula una variación de turgencia también débil ante una variación del  $\psi$ . No obstante es necesario señalar que el cambio del  $\epsilon$  en las plantas condicionadas puede igualmente reflejar una variación de las propiedades plásticas de las paredes celulares, por ejemplo su extensibilidad (Munns *et al.* 1983). Estas propiedades plásticas y elásticas podrían ser consecuencia de cambios en la estructura molecular de proteínas asociadas a las paredes celulares (Nobel 1983, Cleland 1981).

A partir de la relación  $-1/\psi$  y 1-CRA, el punto de pérdida de turgor es función de la elasticidad de la pared celular. Según Richter (1978), el CRA<sup>0</sup> es más elevado para células de paredes gruesas y rígidas que para células de paredes más delgadas y elásticas. Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que las plantas condicionadas mantienen la turgencia a CRA más bajos que en plantas no condicionadas. Además se observaron valores más bajos del  $\epsilon$ , es decir, una mayor elasticidad de paredes celulares (Fig. 3f).

El incremento de la relación PS/PF<sup>100</sup> puede asociarse a un engrosamiento y rigidez de la pared celular (Levitt 1972). Se ha observado un aumento de la elasticidad de las paredes celulares de los tejidos en comparación al incremento de la tasa PS/PF<sup>100</sup>; sin embargo, un debilitamiento mecánico de la pared celular es posible antes de la senescencia foliar (Tyree *et al.* 1982) y puede ser asociado a una disminución del  $\epsilon$ . La disminución de las dimensiones celulares observada durante el déficit hídrico aumenta la capacidad de la planta para mantener la turgencia celular y permite una disminución del  $\pi$  mediante una acumulación pasiva de solutos (Turner & Jones 1980)

Las respuestas de *Atriplex repanda* Phil. al déficit hídrico se manifiestan esencialmente en el desarrollo de algunas propiedades anatómicas (menores dimensiones celulares y engrosamiento de la pared celular) y fisiológicas (ajuste osmótico). Este trabajo demuestra que las respuestas pueden ser complementarias. La osmorregulación por acumulación de solutos no es permanente y desaparece cuando las plantas son regadas. La gran diferencia en el módulo de elasticidad tiene efectos sobre la capacidad relativa de *Atriplex repanda* Phil., para mantener turgencia a pesar de la disminución del potencial hídrico.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen las valiosas sugerencias y críticas al Dr. André Berger (CEPE/CNRS, Francia) y al anónimo revisor que dio forma final al texto. Este estudio fue financiado por el Departamento Técnico de Investigación (DTI) de la Universidad de Chile.

#### LITERATURA CITADA

- ASHBY WC & NCW BEADLE (1957) Studies in the growth of Australian saltbush. *Ecology* 38 (2) : 344-352.
- BOYER JS (1969) Measurements of the water status of plants. *Annual Review of Plant Physiology* 20: 351-355.
- BOYER JS (1970) Different sensitivity of photosynthesis to low leaf water potential on corn and soybean. *Plant Physiology* 46 : 816-820.
- BROWNELL PF & CJ CROSSLAND (1972) The requirement for sodium as a micronutrient by species having the C4 dicarboxylic photosynthetic pathway. *Plant Physiology* 49 : 794-797.
- CHEUNG YNS, MT TYREE & J DAINTY (1975) Water relations parameters of single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretation. *Canadian Journal of Botany* 53 : 1342-1346.
- CHEUNG YNS, MT TYREE & J DAINTY (1976) Some possible sources of error in determining bulk elastic moduli and others parameters from pressure-volume curves of shoots and leaves. *Canadian Journal of Botany* 54 : 758-765.
- CLAYTON-GREENE KA (1983) The tissue water relationships of *Callitris columellaris*, *Eucalyptus melliodora* and *Eucalyptus Emicrocarpa* investigated using the pressure volume technique. *Oecologia* 57 : 368-373.
- CLELAND RE (1981) Wall extensibility: hormones and wall extension. In : Tanner W & FA Loewis (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series Vol 13B: 255-276. Springer Verlag, New York.
- CORREA CA (1992) Variables edáficas que influyen en la producción y calidad nutritiva del forraje de *Atriplex repanda* Phil. y *Atriplex nummularia* Lindl., en la IV Región. Tesis Ingeniero Forestal, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile, 120 pp.
- CUTTLER JM, DW RAINS & RL LOOMIS (1977) The importance of cell size in water relations of plants. *Physiologia Plantarum* 40: 255-260.
- ELSTON JK, AJ KARAMANOS, AH KASSAM & RM WADSWORTH (1976) The water relations of the field bean crop. *Philosophy Translation Royal Society*. London 273 : 581-591.
- FLOWERS TJ, PF TROKE & AR YEO (1977) The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual Review of Plant Physiology* 28 : 89-121.
- GONZALEZ CO, MN RODRIGUEZ y MC BAEZ (1978) La nutrición mineral de los vegetales. Análisis foliar y savia. Metodologías y Objetivos. Facultad de Ciencias Químicas, Universidad de Chile, 46 pp.
- GREENWAY H & CB OSMOND (1969) Ion relations, growth and metabolism of *Atriplex* at light, external electrolyte concentrations. In : R Jones (ed) *The Biology of Atriplex*. 129 pp. CSIRO, Canberra.
- HENSON IE, V MAHALAKSHM, FR BIDINGER & G ALAGARSWAMY (1982) Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* L.

- Leeke) under field conditions. *Plant, Cell and Environment* 5 : 147-154.
- HSIAO TC, E ACEVEDO, E FERERES & DW HENDERSON 1976. *Stress Metabolism*. Philosophy Translation Royal Society London 273 : 479-500.
- JONES MM & NC TURNER 1978 Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiology* 61 : 122-126.
- LAILHACAR S, W LUZIO & R GUTIERREZ (1989) Variables edáficas a considerarse en la elección de terrenos para plantaciones con el arbusto forrajero *Atriplex nummularia* Lindl. I. Estación Experimental Agronómica Las Cardas. *Avances en Producción Animal*. 14(1-2):27 - 39.
- LEVITT HJ (1972) *Responses of Plants to Environmental Stresses*. New York-London Academic. 697 pp.
- MELKONIAN JJ, J WOLFE & PL STEPONKUS (1982) Determination of the volumetric modulus of elasticity of wheat leaves by pressure-volume relations and the effect of drought conditioning. *Crop Science* 22 : 116-123.
- MILLAR AA, WR GARDNER & SM GOLTZ (1971) Internal water status and water transport in seed onion plants. *Agronomy Journal* 63: 779-784.
- MORROW PA & RO SLATYER (1971) Leaf resistance measurements with diffusion porometers : Precautions in calibration and use. *Agricultural Meteorology* 8: 223-233.
- MUNNS R, H GREENWAY, TL SETTER & J KUO (1983) Turgor pressure, volumetric elastic modulus, osmotic volume and ultrastructure of *Chlorella emersonii* grown at high and low external NaCl. *Journal of Experimental Botany* 34 (139) :144-155.
- NOBEL PS (1980) Leaf anatomy and water use efficiency. In: NC Turner & PJ Kramer (eds.) *Adaptation of plants to water and high temperature stress*: 43-55. Wiley, New York.
- NOBEL PS (1983) *Biophysical Plant Physiology and Ecology*. W.H Freeman and Company, San Francisco. 606 pp.
- OSMOND CB, O BJORKMAN & DJ ANDERSON (1980) Physiological processes in plant ecology. Toward a synthesis with *Atriplex*. *Ecological Studies* 36. Springer Verlag, 468 pp.
- PAVLIC BM (1984) Seasonal changes of osmotic pressure, symplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing in situ along the coast of Oregon. *Plant, Cell and Environment* 7 : 531-539.
- PEARCY RW, ED SCHULZE & R ZIMMERMANN (1991) Measurement of transpiration and leaf conductance. In : Percy RW, J Ehleringer, HA Mooney & PW Rundel (eds.) *Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation* : 136-160. Chapman & Hall, London.
- RICHTER H (1978) A diagram for the description of water relations in plants, cells and organs. *Journal of Experimental Botany* 29 (112): 1197-1203.
- ROBICHAUX RH, KE HOLSINGER & SR MORSE (1983) Turgor maintenance in Hawaiian *Dubautia* species: the role of variation in tissue osmotic and elastic properties. In: Givnish TJ (ed) *On the economy of plant form and function*: 353-380. *Proceedings of Sixth Maria Moors Cabot Symposium, "Evolutionary on Primary Productivity: Adaptive Patterns of Energy Capture in Plants"*, Harvard Forest.
- SCHONFELD MA, RC JOHNSON, BF CARVER & DW MORNHINGWEG (1988) Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science* 28 : 526-531.
- SCHULTE PJ & TM HINCKLEY (1985) A comparison of pressure volume curve. Data analysis techniques. *Journal of Experimental Botany* 36 (171): 1590-1602.
- SILVA H (1973) Estudio histológico comparativo en dos especies del género *Atriplex*. Seminario de Título Profesor de Biología y Ciencias. Universidad de Chile. 52 pp.
- SILVA H (1982) Acondicionamiento a la sequía. Crecimiento y eficiencia en el uso del agua en *Atriplex repanda* Phil. Tesis Magister, Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas, Universidad de Chile, 197 pp.
- SILVA H & E ACEVEDO (1984) Adaptaciones anatomomorfológicas al déficit hídrico en *Atriplex repanda* Phil. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 69-78.
- SINCLAIR R & WN VENABLES (1983) An alternative method for analysing pressure-volume curves produced with the pressure chamber. *Plant, Cell and Environment* 6 : 211-217.
- SOBRADO MA & NC TURNER (1983) A comparison of the water relations characteristics of *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* when subjected to water deficits. *Oecologia* (Berlin) 58: 309-313.
- STEUDLE E, U ZIMMERMAN & U LUTTGE (1977) Effect of turgor pressure and cell size on the wall elasticity of plants cells. *Plant Physiology* 59: 285-289.
- STEUDLE E, JM FERRIER & J DAINTY (1982) Measurements of the volumetric and transverse elastic extensibility of *Chara corallina* internodes by combining the external force and pressure probe techniques. *Canadian Journal of Botany* 60: 1503-1511.
- THIERRY B (1986) Consequences d'une contrainte hydrique pendant la croissance sur les relations hydriques de la feuille chez *Bromus erectus* Huds. et *Dactylis glomerata* L. *Memoire de fin d'études Ecole Nationale d'Ingénieurs des Travaux Agricoles de Dijon*. 46 pp.
- TURNER NC & JE BEGG (1977) Responses of pasture to water. In JR Wilson (ed) *Plant Relations in Pastures*: 50-66. CSIRO Melbourne.
- TURNER NC & MM JONES (1980) Turgor maintenance by osmotic adjustment : A review and evaluation. In : NC Turner & PJ Kramer (eds) *Adaptation of plants to water an high temperature stress*: 87-103. Wiley Inter Science, New York.
- TYREE MT & HT HAMMEL (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. *Journal of Experimental Botany* 23: 267-282.
- TYREE MT (1981) The relationships between the bulk modulus of a complex tissue and the mean modulus if its cells. *Annals of Botany* 47: 547-559.
- TYREE MT & PG JARVIS (1982) Water in tissues and cells. In : Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series Vol. 12B:37-55. Springer Verlag, Berlin.
- WEATHERLEY PE (1970) Some aspects of water relations. *Advances in Botanical Research* 3: 171 - 206.
- WYN JONES RJ & J GORHAM (1983) Osmoregulation. In : Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series, Vol 12C *Physiological Plant Ecology III*: 35-38. Springer Verlag, Berlin New York.
- ZIMMERMANN U & E STEUDLE (1978) Physical aspects of water relations of plants cells. *Advances in Botanical Research* 6: 45-117.