

UCH-FC
MAG-B
S586
C.1

ACONDICIONAMIENTO A LA SEQUIA. CRECIMIENTO Y EFICIENCIA
EN EL USO DE AGUA EN Atriplex repanda Phil.

Tesis
Entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas
con mención en Botánica

Facultad de Ciencias
Básicas y Farmacéuticas

por

Herman Oscar Silva Robledo



Junio, 1982

Profesor patrocinante: Ing.Agr.Ph.D., Sr. Edmundo Acevedo H.

Facultad de Ciencias
Básicas y Farmacéuticas
Universidad de Chile

I N F O R M E D E A P R O B A C I O N

T E S I S D E M A G I S T E R

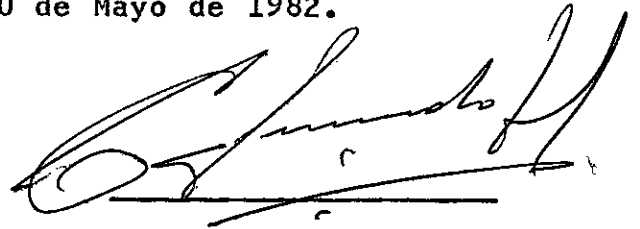
Se informa a la Comisión de Post-Grado de la Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas que la Tesis de Magister presentada por el candidato

Herman Oscar Silva Robledo

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Botánica, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día 20 de Mayo de 1982.

Patrocinante de Tesis

Dr. Edmundo Acevedo H.

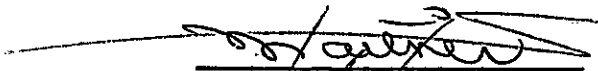


Comisión informante de Tesis

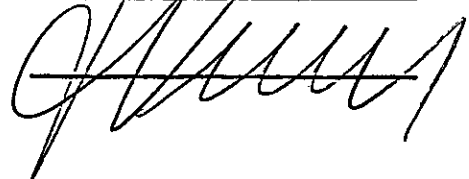
Dra. Liliana Cardemil O.



Dr. José Martínez A.



Dr. José Valencia D.



AGRADECIMIENTOS

- Deseo expresar mis sinceros agradecimientos a todos aquellos que directa o indirectamente colaboraron en la ejecución del trabajo, en particular a mi Profesor Guía. Dr. Edmundo Acevedo H., por su valiosa y continúa asesoría en las diversas etapas del trabajo de Tesis, a los Sres. informantes Dra. Liliana Cardemil O., Dr. José Valencia D. y Dr. José Martínez A. por sus acertados consejos.

- Deseo también expresar mis sinceros agradecimientos a la Dra. Gloria Montenegro R. del I.C.B. de la Universidad Católica, por su asesoría en la obtención y análisis de fotomicrografía a través de microscopía electrónica de barrido.

RESUMEN

Las relaciones hídricas, crecimiento y eficiencia en el uso del agua de Atriplex repanda Phil., un arbusto aridoactivo nativo de Chile Central, se evaluaron bajo dos tratamientos hídricos: a) riego cuando el suelo de las macetas llegaba a un Ψ_m de -0.6 bares, y b) riego a -35 bares. Los tratamientos se mantuvieron por 227 días. El trabajo se realizó en condiciones de invernadero en el Campus Antumapu de la Universidad de Chile (Santiago, Chile).

Se realizaron curvas presión-volumen en ramillas terminales usando la bomba a presión. Las plantas sometidas a déficit de agua evidenciaron un acondicionamiento a través de ajuste osmótico asociado a un aumento de la elasticidad de las paredes celulares de sus tejidos. El cierre estomático inducido por déficit hídrico se produjo a $\bar{\Psi}$ de -62 bares en las plantas acondicionadas, en tanto que en plantas no acondicionadas, el valor crítico de cierre estomático fue de -52 bares.

El déficit hídrico afectó al crecimiento. Así las plantas del tratamiento húmedo alcanzaron una altura de 67 ± 3.2 cm y las del tratamiento seco 55 ± 3.1 cm. La materia seca al finalizar el período experimental fue de 22 ± 0.8 gr y

16.6 \pm 0.7 gr para plantas de tratamiento húmedo y seco respectivamente, es decir, el déficit hídrico determinó una disminución de 20% de materia seca.

El efecto del déficit hídrico en parámetros morfológicos foliares, tales como grosor, tricomas, volumen celular y la relación área mesófilo-área externa, fueron evaluados a través de microscopía óptica y electrónica de barrido. El número de tricomas por unidad de superficie aumentó en 76% y el grosor de la capa vesicular en un 35% en relación a las plantas sin restricción hídrica. El volumen celular disminuyó en un 20%, asociado a un menor grosor del mesófilo. La relación de áreas fue de 13.7 \pm 0.9 y 15.2 \pm 0.6, para plantas de tratamiento húmedo y seco respectivamente. La disminución en las dimensiones del ostíolo y cámara subestomática, afectaron a la transpiración en un 29% en las plantas acondicionadas al déficit, cuando ambos tratamientos fueron comparados en condiciones similares de riego.

La eficiencia en el uso del agua (EUA), se evaluó conociendo la transpiración y la materia seca producida. Los resultados mostraron valores similares de EUA para ambos tratamientos durante el período experimental (9 meses): 4.94 \pm 0.22 para tratamiento con déficit y 4.90 \pm 0.20 mgr de materia seca producida por gr de agua transpirada,

en plantas sin restricción hídrica. La independencia de
EUA en relación al déficit hídrico da a este parámetro un
alto valor predictivo de la producción de materia seca en
este arbusto.

(A^{mes}/A) were evaluated. The number of trichomes (vesicles) per unit leaf area increased by 76% and the thickness of the upper and lower layers of vesicles enlarged by 35% when compared to the unstressed plants. The A^{mes}/A ratio was 13.7 ± 0.9 and 15.2 ± 0.6 for plants of the wet and dry treatments. The stomatal pores were also effected by water stress, such that transpiration was lowered by 29% in the dry treatment when both treatments were compared under well watered conditions.

Water use efficiency was similar for the two treatments throughout the experimental period, 4.9 ± 0.2 mgr dry matter per gram of water transpired, what makes this parameter a highly valuable tool for prediction of dry matter.

(A^{mes}/A) were evaluated. The number of trichomes (vesicles) per unit leaf area increased by 76% and the thickness of the upper and lower layers of vesicles enlarged by 35% when compared to the stressed plants. The A^{mes}/A ratio was 13.7 ± 0.9 and 15.2 ± 0.6 for plants of the wet and dry treatments. The stomatal pores were also so affected that transpiration decreased by 29% when both treatments were compared under well watered conditions.

Water use efficiency was similar for the two treatments throughout the experimental period, 4.9 ± 0.2 , what makes this parameter a highly valuable tool for prediction of dry matter.

INDICE DE MATERIAS

| | Página |
|---|--------|
| I. INTRODUCCION | 1 |
| II. REVISION BIBLIOGRAFICA | 4 |
| 2.1 Descripción botánica | 4 |
| 2.2 Eficiencia del uso del agua | 6 |
| 2.3 Crecimiento | 12 |
| 2.4 Inferencias de la producción utilizando EUA. | 16 |
| 2.5 Adaptación a la sequía | 18 |
| 2.5.1 Adaptaciones morfológicas | 19 |
| 2.5.2 Adaptaciones fisiológicas | 23 |
| III. MATERIALES Y METODO | 31 |
| 3.1 Arreglo experimental | 31 |
| 3.1.1 Temperatura, humedad relativa evapotrans- piración potencial..... | 33 |
| 3.2 Evaluación | 35 |
| 3.2.1 Estado hídrico y caracterización físico- química del suelo | 35 |
| 3.2.2 Estado hídrico de las plantas..... | 36 |
| 3.2.2.1 Presencia de sales epidérmicas y su in- cidencia en el potencial total y de so- lutos | 37 |

| | Página |
|--|--------|
| 3.2.3 Crecimiento | 39 |
| 3.2.3.1 Densidad radicular | 39 |
| 3.2.4 Eficiencia del uso del agua..... | 41 |
| 3.2.5 Adaptación a la sequía | 42 |
| 3.2.5.1 Anatomía foliar | 43 |
| 3.2.5.2 Curvas presión-volumen | 54 |
| 3.2.5.3 Resistencia de la hoja | 56 |
| IV. PRESENTACION Y DISCUSION DE RESULTADOS.. | 62 |
| 4.1 Condiciones ambientales | 62 |
| 4.2 Estado hídrico de las plantas..... | 71 |
| 4.2.1 Parámetros hídricos..... | 82 |
| 4.2.1.1 Potencial hídrico, resistencia fo- liar, PAR y transpiración..... | 82 |
| 4.3 Transpiración, crecimiento y productivi- dad | 93 |
| 4.4 Cálculo de EUA | 107 |
| 4.5 Adaptación a la sequía..... | 110 |
| 4.5.1 Anatomía foliar | 110 |
| 4.5.2 Curvas presión-volumen | 125 |
| 4.6 Potencial hídrico, resistencia difusiva y PAR | 131 |
| 4.7 Transpiración..... | 134 |
| 4.8 Resistencia de la rizósfera y potencia- les | 135 |

| | Página |
|--|--------|
| 4.9 Curvas presión-volumen | 138 |
| V. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES..... | 146 |
| VI. BIBLIOGRAFIA | 152 |
| APENDICES | 160 |

INDICE DE CUADROS

| | Página |
|--|--------|
| Cuadro 1. Temperaturas de invernadero | 63 |
| Cuadro 2. Humedad relativa de invernadero | 64 |
| Cuadro 3. Presión de vapor y déficit de saturación. | 65 |
| Cuadro 4. Contenido de N, P, K, Na y Cl en el suelo | 70 |
| Cuadro 5. Potencial hídrico total y potencial de solutos a nivel foliar por psicrometría | 74 |
| Cuadro 6. Efecto del lavado de hojas en el potencial total y de solutos | 75 |
| Cuadro 7. Potencial de solutos en tejido macerado | 76 |
| Cuadro 8. Potencial total y potencial de solutos por psicrometría y bomba a presión | 77 |
| Cuadro 9. Potencial de solutos del agua apoplástica y simplástica | 79 |
| Cuadro 10. Potencial total y potencial de solutos del agua apoplástica y simplástica | 80 |
| Cuadro 11. Coeficientes de partición de asimilados | 104 |
| Cuadro 12. Características celulares de tricomas, estomas y mesófilo..... | 111 |
| Cuadro 13. Peso foliar específico | 113 |
| Cuadro 14. Cantidades de Na y K en la superficie de las hojas | 116 |
| Cuadro 15. Relación de área interna/área externa A mes/A | 119 |
| Cuadro 16. Parámetros morfoanatómicos utilizados en el cálculo de resistencias difusivas | 120 |

| | | |
|-----------|--|-----|
| Cuadro 17 | Valores de resistencia al flujo de vapor de agua | 121 |
| Cuadro 18 | Valores de resistencia al flujo de CO ₂ | 123 |
| Cuadro 19 | Resistencia total al flujo de vapor de agua y de CO ₂ | 124 |
| Cuadro 20 | Resistencia al movimiento de agua en el sistema suelo-planta | 137 |
| Cuadro 21 | Transpiración, fotosíntesis neta y eficiencia en el uso del agua..... | 192 |
| Cuadro 22 | Contenidos de M.O, N, P, K, Na y Cl en hojas | 196 |

INDICE DE FIGURAS

| | Página |
|--|--------|
| Figura 1. Evapotranspiración potencial | 56 |
| Figura 2. Curva característica de humedad del suelo | 68 |
| Figura 3. Porcentaje de humedad del suelo en función del tiempo de drenaje | 69 |
| Figura 4. Potencial mátrico en ramillas terminales de <u>A. repanda</u> . | 72 |
| Figura 5. Fluctuación del potencial hídrico, resistencia al flujo de masas y energía fotosintéticamente activa | 83 |
| Figura 6. Variación estacional del potencial total y sus componentes en plantas del tratamiento húmedo | 84 |
| Figura 7. Variación estacional del potencial total y sus componentes en plantas del tratamiento seco. | 85 |
| Figura 8. Variación diaria de la resistencia al flujo de masas a diversas horas del día | 88 |
| Figura 9. Fluctuación diaria de transpiración.. | 89 |
| Figura 10. Energía fotosintéticamente activa a diversas horas del día | 92 |
| Figura 11. Transpiración acumulada en función del tiempo | 94 |
| Figura 12. Transpiración por el método del fitómetro en función del método de pesada rápida | 95 |
| Figura 13. Crecimiento en longitud | 97 |
| Figura 14. Crecimiento en diámetro | 97 |
| Figura 15. Desarrollo del área foliar | 100 |
| Figura 16. Producción de materia seca y distribución de asimilados | 101 |

| | | |
|------------|--|-----|
| Figura 17. | Densidad radicular | 102 |
| Figura 18. | Tasa de asimilación neta..... | 105 |
| Figura 19. | Tasa de crecimiento relativo..... | 106 |
| Figura 20. | Eficiencia en el uso del agua (EUA) | 108 |
| Figura 21. | Contenido relativo de agua en rami- llas terminales | 125 |
| Figura 22. | Potencial de solutos a turgor máxi- mo. | 126 |
| Figura 23. | Módulo de elasticidad de tejidos... | 128 |
| Figura 24. | Fluctuación de potencial total y re- sistencia foliar | 130 |
| Figura 25. | Potencial hídrico total en un ciclo de secado | 132 |
| Figura 26. | Resistencia foliar al flujo difusi- vo y potencial hídrico total | 133 |
| Figura 27. | Fluctuación del potencial de solu- tos a turgor máximo en un ciclo de secado | 139 |
| Figura 28. | Potencial total y potencial de pre- sión deducido de curva presión volu- men | 140 |
| Figura 29. | Variación del potencial total a tur- gor igual a 0, en un ciclo de seca- do | 141 |
| Figura 30. | Módulo de elasticidad de tejidos en un ciclo de secado | 142 |
| Figura 31. | Curva presión-volumen típica | 161 |
| Figura 32. | Fotomicrografía electrónica al mi- croscopio de barrido de la superfi- cie foliar de <u>A. repanda</u> . | 185 |
| Figura 33. | Fotomicrografía electrónica al mi- croscopio de barrido de la estructu- ra del tricoma. | 185 |
| Figura 34. | Fotomicrografía electrónica al mi- croscopio de barrido de cristales, complejo estomático y tricomas ve- siculares..... | 187 |

- Figura 35. Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido mostrando sección transversal del órgano foliar 187
- Figura 36. Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido de cristales de cloruros de sodio y potasio. 189

I. INTRODUCCION

El crecimiento de las especies vegetales en ecosistemas áridos y semiáridos depende estrechamente de la disponibilidad de agua y de las fluctuaciones estacionales de este recurso. El agua constituye el principal factor limitante para el desarrollo de los vegetales en estas áreas siendo un factor selectivo en el curso de la evolución de las plantas, estimulando el desarrollo de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que permiten la sobrevivencia. Se ha podido comprobar que existen especies vegetales que presentan mayores posibilidades de éxito y potenciales productivos más altos en zonas áridas y semiáridas. Entre estas especies se pueden destacar algunas pertenecientes al Género Atriplex.

En Chile existen numerosas especies pertenecientes al Género Atriplex, algunas nativas y otras introducidas, siendo una de las nativas Atriplex repanda Phil. Esta especie es un arbusto siempre verde, nanofanerófito nativo de la IV Región (Chile), considerada como una especie muy bien adaptada a condiciones de aridez y de gran valor forrajero. Posee el tipo "Kranz" de anatomía foliar característico del modelo C4 de fotosíntesis. Es poco, sin embargo, lo que se sabe acerca de su comportamiento bajo diferentes condiciones hídricas y de la influencia del agua sobre el crecimiento.

Básicamente se carece de antecedentes de los efectos del déficit hídrico a niveles celulares y de tejidos y de los mecanismos morfofisiológicos de adaptación.

Uno de los mecanismos fisiológicos de adaptación propuestos es la capacidad de mantener un potencial de presión en condiciones de bajo potencial hídrico total. Se postula que las plantas que mantengan un potencial de presión en sus tejidos foliares a potenciales totales de agua más bajos presentarán una mejor adaptación a condición de déficit (37, 78). Como hipótesis de trabajo se plantea que esta característica favorecería a Atriplex repanda en su crecimiento en períodos críticos de déficit hídrico. Se evalúa bajo condiciones de invernadero, el crecimiento y la eficiencia en el uso del agua de A. repanda, asociándolos a respuestas morfoanatómicas y fisiológicas al déficit hídrico impuesto por un limitado aporte de humedad al suelo.

Los objetivos específicos del presente trabajo de tesis son:

- a) Investigar el comportamiento de parámetros hídricos a nivel de tejidos ($\bar{\Psi}$, Ψ_s y Ψ_p), en condición de déficit hídrico.
- b) Cuantificar el efecto de un largo período de déficit hídrico sobre la eficiencia en el uso del agua y la

partición de los productos de fotosíntesis, y

- c) Determinar adaptaciones anatómicas y morfológicas al déficit hídrico a nivel foliar y su incidencia en parámetros fisiológicos.

II. REVISION BIBLIOGRAFICA

Atriplex repanda Phil., es una especie adaptada a climas marítimos con humedad ambiental relativamente alta. Necesita de 100 a 150 mm de precipitación anual para su desarrollo (4). A pesar de que crece en climas marítimos, tolera altas temperaturas pero su crecimiento disminuye (7). El área de dispersión natural en Chile, está comprendida entre los 28° 34' y los 32° 13' de latitud sur. Al norte de los 31° se le encuentra solamente como una especie ruderal marginal de las áreas regadas. Su distribución altitudinal alcanza hasta los 700 m.s.n.m. y se reduce hacia el sur (4).

2.1 Descripción botánica

A. repanda, es un arbusto monoico, nanofanerófito perenne, cuya longevidad se estima hasta 20 años. Sus hojas tienen disposición alterna en el eje caulinar y son de forma ovoido-oblongas hasta cuneadas casi enteras, con cinco dientes en cada margen. Las inflorescencias masculinas están ubicadas en el extremo distal de las ramillas y en la zona axilar se encuentran las inflorescencias femeninas. Las brácteas son de forma triangular-orbicular. Las hojas y brácteas son de un típico color verde ceniciento por la presencia de numerosos pelos o tricomas. Presenta un tallo

aéreo con engrosamientos irregulares en su primera fase de desarrollo, el que también posee tricomas (68).

La anatomía foliar de A. repanda, se caracteriza por presentar venación "Kranz" (68), un tipo particular de ordenamiento de las células del mesófilo alrededor de los tejidos conductores. La disposición básica consiste en un grupo de células con gran cantidad de cloroplastos, la vaina del haz, distribuidas radialmente alrededor del sistema conductor; funcionalmente a estas células se las identifica como células fotosintéticas reductoras del CO_2 . Las células más externas a la envoltura del haz son más pequeñas, de forma isodiamétrica y menor cantidad de cloroplastos; funcionalmente se les identifica como células asimiladoras primarias del CO_2 (34). Se ha observado que los cloroplastos de las células del mesófilo poseen un retículo periférico, formado por la invaginación de las membranas internas. Osmond y Troughton (58), han sugerido que este retículo y la elevada concentración de PEP carboxilasa estarían relacionados con la baja resistencia intracelular al movimiento del CO_2 en estas plantas (C4).

Otro rasgo característico de A. repanda, es la presencia de pelos o tricomas de apariencia globosa. Algunos autores lo suponen como un verdadero "tejido vesicular", al

que se le atribuyen las siguientes funciones (12): a) reducción de la radiación, b) disminución de la transpiración, c) absorción de humedad atmosférica hacia el mesófilo de la hoja, y d) reserva de agua. Se ha observado que la mayor incidencia de este tejido se presenta en especies xerófitas (50).

La organización anatómica de la raíz, se caracteriza por presentar una organización helicoidal del sistema vascular asociado a tejido esclerenquimático (68). Probablemente esta disposición afecta la resistencia al flujo hídrico radicular.

2.2 Eficiencia del uso del agua (EUA)

La EUA, se define como la cantidad de CO_2 asimilado (A) por unidad de agua transpirada (T). Generalmente se expresa en términos de productividad como materia seca producida (mg. MS) por cantidad de agua transpirada (g. de agua). La tasa transpiratoria (T), es directamente proporcional a la diferencia de concentración de vapor de agua entre los espacios intercelulares y el aire exterior e inversamente proporcional a la resistencia al flujo de vapor de agua desde los espacios intercelulares al medio externo. En forma similar, la tasa de fijación de CO_2 es proporcional

a la diferencia de concentración de CO_2 desde el aire exterior a los sitios de carboxilación en los cloroplastos e inversamente proporcional a la resistencia al flujo de CO_2 desde el sitio exterior a los sitios de carboxilación (37).

La tasa transpiratoria se expresa:

$$T = \frac{C_{\text{hoja}} - C_a}{r_a + r_e} \quad (1)$$

donde C_{hoja} se refiere a la concentración de vapor de agua en los espacios intercelulares de la hoja y C_a a la concentración de vapor de agua en el aire externo; r_a y r_e señalan las resistencias de la capa límite y de la epidermis foliar respectivamente.

La tasa de asimilación se expresa:

$$A = \frac{C'_a - C'_i}{r'_a + r'_e + r'_m} \quad (2)$$

en que C'_a y C'_i se refiere a la concentración de CO_2 en el aire externo y en el interior de los cloroplastos; r'_a , r'_e y r'_m a las resistencias a la difusión en la capa límite, en la epidermis foliar (incluye la resistencia estomática y cuticular conectadas en paralelo) y en el

mesófilo respectivamente (37). Las resistencias r y r' en la fase gaseosa se relacionan entre sí de acuerdo a los coeficientes de difusión para vapor de agua y CO_2 .

La pérdida de agua por transpiración es un proceso de difusión y ocurre a través de dos vías en paralelo la estomática y cuticular. De las dos, la estomática es la más importante y difiere de la cuticular en que en esta última la evaporación ocurre desde una interfase líquido-vapor externo a la hoja, mientras que en la vía estomática el agua se mueve en forma de vapor desde el aire saturado en el interior de la hoja a la atmósfera.

A través de los estomas las plantas ejercen un control fisiológico de la pérdida de agua. Así, de los tres procesos por los cuales la planta intercambia energía con su medio: radiación, transferencia de calor sensible y transferencia de calor latente, éste último en la forma de transpiración representa uno de los mecanismos a través del cual la planta puede ejercer algún grado de control. Este control puede ser expresado cuantitativamente como resistencia a la transpiración (64, 70).

La abertura estomática afecta también la difusión de CO_2 al interior de las hojas. Aún cuando el control

estomático sobre la fotosíntesis y transpiración depende de las magnitudes relativas de la resistencia del mesófilo y de la capa límite, la reducción de estos procesos durante el déficit hídrico se relaciona estrechamente con el comportamiento estomático (78).

Cowan (24), señala que el intercambio gaseoso entre la planta y su medio, está asociado a aspectos micrometeorológicos a nivel de los estomas y a las relaciones hídricas de la planta. El comportamiento estomático es una manifestación de cambios en la presión hidrostática en las células epidérmicas. Las variaciones en la presión hidrostática en células oclusivas puede ocurrir independientemente de los cambios en el turgor del resto de las células epidérmicas. La distribución del turgor en el tejido epidérmico, incluyendo las células oclusivas, se ve además afectado por el potencial hídrico en el sistema vascular de la hoja y la pérdida de agua por evaporación. El potencial de solutos varía significativamente a nivel de células de guarda, asociado a cambios en la intensidad luminosa y concentración de CO_2 .

La abertura estomática responde a los cambios del agua en la hoja y directa o indirectamente, a las variaciones de los factores ambientales que afectan la tasa de transpira-

ción y asimilación. El mecanismo estomático no sólo actúa como un recurso para prevenir la desecación del tejido vegetal, sino tiene en principio, la capacidad de variar la resistencia a la difusión a fin de aumentar la relación entre la tasa promedio de asimilación a la tasa promedio de transpiración, \bar{A} / T (26).

En última instancia, la resistencia estomática responde al estado hídrico de la hoja. La resistencia permanece relativamente constante con la disminución del potencial del agua en la hoja hasta que se alcanza un valor umbral que induce al cierre total de los estomas. La sensibilidad de los estomas a los cambios de potencial hídrico depende de las condiciones de crecimiento. Turner (78), sugiere que las diferencias en potencial umbral para cierre estomático pueden deberse a diferencias en potencial de solutos y/o a la capacidad de la planta para mantener el turgor a medida que el potencial de agua disminuye.

Independientemente de si el estoma responde al potencial total o al turgor, la hoja debe haber experimentado, por lo menos un nivel mínimo de déficit para afectar la abertura estomática. Este tipo de respuesta primariamente sirve para prevenir la desecación foliar más que para conservar agua (58). Cowan (24) puntualiza "Los estomas no

responden a aquellos factores externos que tienden a influenciar la pérdida de agua desde la hoja, sino al estado de los componentes fisiológicos internos que son afectados por la tasa de pérdida de agua".

Los estomas responden a la concentración intracelular de CO_2 y a la radiación, en tal forma que la regulación de la concentración intracelular se relaciona a las características del metabolismo en el mesófilo (71). Las plantas que poseen el ciclo de los ácidos dicarboxílicos (C4) de fotosíntesis generalmente tienen menor resistencia del mesófilo para CO_2 y bajo punto de compensación comparadas con las plantas C3, plantas que utilizan la vía Calvin-Benson de fotosíntesis:

Las plantas con metabolismo C4 suelen tener una EUA mayor que aquellas con metabolismo C3. En un estudio de dos especies de género Atriplex, A. spongiosa y A. hastata, en el cual se midió fotosíntesis, transpiración y crecimiento (71), se observó que A. spongiosa (C4) mantiene rangos netos de fotosíntesis superiores que A. hastata (C3). A medida que las plantas se desarrollaron, la proporción de asimilados utilizados para producir nuevo material foliar declinó progresivamente en A. spongiosa, pero aún así el crecimiento fue superior a A. hastata. La tasa

transpiratoria fue más baja en A. spongiosa que en A. hastata.

Los niveles de resistencia del mesófilo fueron más bajos en A. spongiosa variando de 0.4 a 1.5 seg. cm^{-1} , en cambio en A. hastata varió entre 2.5 a 2.9 seg. cm^{-1} durante el período experimental. Inicialmente la tasa de asimilación neta expresada por unidad de área foliar, para A. spongiosa fue de 1.3 veces más alta que en A. hastata, pero su tasa transpiratoria fue inferior de lo que se dedujo en EUA 1.6 veces más alta en A. spongiosa, posteriormente este valor permaneció relativamente constante. La razón de la alta eficiencia de A. spongiosa se explica por su baja resistencia a nivel del mesófilo y su mayor resistencia foliar (resistencia cuticular + resistencia estomática), lo cual condujo a una elevada fotosíntesis neta y baja tasa transpiratoria.

2.3 Crecimiento

El crecimiento y desarrollo de plantas y comunidades está determinado por una integración de todos aquellos factores que afectan la fotoquímica, bioquímica y difusión física de CO_2 a los cloroplastos, células foliares y hojas y de la actividad de los tejidos no fotosintéticos.

El crecimiento puede ser definido como un aumento irreversibile en tamaño, debido a cambios físicos y bioquímicos y se manifiesta en un aumento en peso y una acumulación de materia seca.

Los niveles de radiación, el CO_2 , el aporte de agua y la nutrición, son entre otros, los parámetros ambientales que condicionan el crecimiento (14).

El crecimiento está controlado por la división y expansión de las células y por el abastecimiento de componentes orgánicos e inorgánicos necesarios para la síntesis de protoplasma y paredes celulares. La expansión celular depende de, por lo menos, un grado mínimo de turgencia. Así, el alargamiento del tallo y la hoja es muy sensible al déficit hídrico (1). Hsiao (37), estableció una secuencia de eventos provocados por el déficit hídrico, siendo la elongación celular el proceso más sensible a la falta de agua. Meidner (48), postula que un descenso de potencial total de agua de 0 a -1 bar puede causar una reducción en la tasa de divisiones celulares hasta de un 50%, sin embargo la división celular continúa aún bajo severo déficit hídrico. El déficit de agua afecta directamente la expansión celular al reducir el turgor.

Las primeras estimaciones cuantitativas de crecimiento vegetal se iniciaron con la introducción de los conceptos de tasa de asimilación neta (TAN) y tasa de crecimiento relativo (TCR) (74, 63), los que se han constituido en parámetros útiles para los análisis de crecimiento.

Para un análisis de crecimiento se necesita: 1) una meda del material presente, comúnmente materia seca (MS), y 2) una medida del sistema asimilatorio, generalmente área foliar (AF) (86).

Blackman, citado por Storer (74), verificó que el crecimiento varía exponencialmente con el tiempo (t), de acuerdo a:

$$MS_2 = MS_1 \times e^{TCR(t)} \quad (3)$$

donde los sub-índices 2 y 1 señalan la MS actual y MS anterior y TCR es la tasa de crecimiento relativo. Resolviendo para TCR:

$$TCR = \frac{\ln MS_2 - \ln MS_1}{t_2 - t_1} \quad (4)$$

La TAN de una planta, se define como el aumento en materia seca total por unidad de tiempo por unidad de área

foliar, representa el exceso de fotosíntesis (F) de las hojas sobre la respiración (R) de toda la planta ($TAN = F - R$), expresada como:

$$TAN = \frac{1}{AF} \cdot \frac{dMS}{dt} \quad (5)$$

ecuación que describe TAN en cada instante, por lo tanto, su valor promedio en un intervalo de tiempo es:

$$\overline{TAN} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{AF} \cdot \frac{dMS}{dt} dt \quad (6)$$

ecuación que se resuelve conociendo AF, MS o la relación entre AF versus t y MS versus t. Generalmente se utiliza la relación AF versus MS suponiendo que son lineales y que son función del tiempo (32), esto permite descomponer la ecuación anterior en:

$$\overline{TAN} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{AF} \cdot \frac{dAF}{dt} \cdot \frac{dMS}{dAF} dt$$

$$\overline{TAN} = \frac{1}{t_2 - t_1} \cdot \frac{MS_2 - MS_1}{AF_2 - AF_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{AF} \cdot \frac{dAF}{dt} dt$$

$$\overline{TAN} = \frac{1}{t_2 - t_1} \cdot \frac{MS_2 - MS_1}{AF_2 - AF_1} \int_{AF_1}^{AF_2} d \ln AF$$

$$\overline{TAN} = \frac{MS_2 - MS_1}{AF_2 - AF_1} \cdot \frac{\ln AF_2 - \ln AF_1}{t_2 - t_1} \quad (7)$$

2.4 Inferencias de la producción utilizando EUA

La producción de materia seca se reduce cuando las plantas crecen en un medio de bajo potencial hídrico, debido a una reducción del área foliar y de la fotosíntesis.

Para la interpretación del comportamiento de las plantas en medios de disponibilidad limitada de agua se ha utilizado el concepto "impulso-reserva", de acuerdo al cual un impulso de la asimilación es dependiente del aporte de agua. Esto resulta en una producción de carbohidratos de reserva para mantener la especie durante el período de sequía.

Fischer y Turner (26), propusieron el uso de la transpiración (T) como factor básico en la explicación de la influencia del agua sobre la productividad. Este último concepto fluye del reconocimiento de la asociación inevitable entre pérdida de agua y asimilación de CO₂ por las plantas

terrestres. Los autores proponen además, la EUA como una función razonable de predicción, así la producción de materia seca para un período dado sería:

$$MS = (T) \cdot (EUA) \quad (8)$$

Para largos períodos de crecimiento, es importante re-conocer que la producción total de materia seca, está dada por la suma de $(T) \cdot (EUA)$ sobre períodos cortos, comprendido el período total, por cuanto la ecuación 8 considera a EUA como constante.

Con fines de cosecha, es importante considerar cómo la producción de materia seca se ubica o distribuye en los diferentes receptores de asimilados: hojas, raíces, semillas, etc. Fischer y Turner, postulan:

$$MS = f (T, EUA, F) \quad (9)$$

en que F es el factor o proporción de distribución de fotosintetatos. De acuerdo a la ecuación (9), la producción de materia seca es función de la transpiración, de la eficiencia del uso del agua y de la distribución de los asimilados.

La producción es proporcional a la transpiración si la eficiencia del uso del agua es constante. Datos analizados por los autores, indicarían que EUA es similar para diversas formas de vida (aridopasivas-aridoactivas), de lo que sugirieron que podría ser constante dentro de una misma especie.

2.5 Adaptación a la sequía

El efecto del déficit hídrico sobre las plantas es complejo y las plantas responden con variados procesos adaptativos. No hay mecanismo universal de resistencia a la sequía, sin embargo, existen ciertos tipos de adaptaciones dentro de cada grupo ecológico-fisiológico (35).

La resistencia a la sequía se refiere a los variados mecanismos por los cuales la planta enfrenta períodos de déficit hídrico. Básicamente la adaptación a la sequía de especies vegetales es producto de la capacidad para tolerar bajos potenciales hídricos y de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que se traducen en evitar o posponer los efectos letales de la sequía.

2.5.1 Adaptaciones morfológicas

Las especies de 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, por la disposición de las hojas en tal forma que intercepten poca cantidad de radiación durante períodos de alta iluminación.

Las variaciones en parámetros morfológicos foliares, tales como: grosor foliar, peso específico, peso fresco por unidad de área foliar, tamaños celulares y la relación de área internas (A^{mes}/A) sirven como adaptaciones para las plantas en medios calurosos y secos (55, 57). Según Nobel (56), la relación de áreas es uno de los más importantes, pues incorpora formas y tamaños celulares y representa la superficie efectiva de difusión para CO_2 influyendo significativamente en fotosíntesis y EUA.

La relación A^{mes}/A condiciona el área disponible para la difusión de CO_2 , donde A^{mes} es el área total de las paredes celulares de las células del mesófilo que están expuestas a los espacios intercelulares, mientras que A es el área de la hoja. El área de las paredes celulares de

las células del mesófilo a través de la cual difunde el CO_2 es considerablemente más grande que el área superficial de la hoja (54, 80). La temperatura, el nivel de iluminación y el déficit hídrico son los principales factores que influyen en la relación de áreas.

Aunque A^{mes}/A varía con las especies vegetales y con su desarrollo foliar, para plantas mesófitas se estima entre 15 y 45; en tanto para las xerófitas, que se caracterizan por presentar un tejido en empalizada altamente desarrollado, la relación alcanza valores entre 20 y 70 (54). Por otro lado, Longstreth y colaboradores (46), examinaron 12 plantas C3 y 6 plantas C4, en que esta relación para las C3 varió entre 17 y 41, en tanto para plantas C4 fue de 10 a 19 lo que se explicaría en función del grosor foliar y de la organización celular del mesófilo (presencia de la vena-ción "Kranz").

Otras características morfológicas han sido asociadas con el desarrollo foliar bajo condiciones de alta luminosidad comparadas con hojas sombreadas sobre la misma planta (55). Específicamente las hojas expuestas al sol tienden a ser más gruesas, lo cual incrementa el área interna por unidad de área externa. Este aumento conduce a una disminución en la resistencia de la fase líquida a la captación

de CO_2 , resistencia del mesófilo, acompañada por un aumento de fotosíntesis por unidad de área foliar (55).

La pubescencia puede influir significativamente sobre la temperatura foliar, alterando la absorción de radiación foliar y/o aumentando la capa límite cercana a la hoja. La temperatura foliar afecta directamente a la tasa transpiratoria a través de su influencia en la diferencia de concentración de vapor de agua entre la hoja y el aire e indirectamente a través de un posible cierre estomático a alta y bajas temperaturas (72).

Los parámetros ambientales afectan la anatomía foliar causando cambios en el número de capas celulares del mesófilo y/o en las dimensiones celulares. Esto se traduce en diferencias en área de mesófilo disponible para la absorción de CO_2 por unidad de área foliar, así los cambios en anatomía foliar afectan a la fotosíntesis y EUA (56). El factor ambiental de mayor influencia sobre la anatomía foliar es el nivel de iluminación durante el desarrollo foliar (57, 72).

Cuando el nivel de iluminación durante el desarrollo es elevado, A^{mes}/A aumenta linealmente con el grosor del mesófilo, lo que conduce a un alto valor de A^{mes}/A para

un grosor dado de hoja. En un estudio realizado por Nobel y Zaragoza (55), se determinó la relación de áreas para Plectranthus parviflorus H. siendo igual a 8 para $20 \text{ u E m}^{-2} \text{ seg}^{-1}$. Cuando el nivel de iluminación aumentó de 20 a 900 $\text{uEm}^{-2} \text{ seg}^{-1}$, A^{mes}/A aumentó de 8 a 49,9. Este aumento se originó en una mayor longitud de las células de empalizada con pequeño cambio en diámetro.

Aunque el PAR (radiación fotosintéticamente activa, de 400 a 700 nm), ejerce la mayor influencia sobre la anatomía foliar conduciendo a un aumento de la relación de áreas, otros parámetros también pueden influir. Las altas temperaturas favorecen pequeños tamaños foliares, lo cual aumenta la relación de áreas; por ejemplo para Fragaria vesca (57), A^{mes}/A aumentó en 27% cuando la temperatura varió de 10° a 30°C , aunque el grosor de hoja disminuyó 22%. Otros estudios también han señalado que el grosor foliar podría disminuir cuando aumenta la temperatura.

El déficit hídrico también altera la relación A^{mes}/A . En P. parviflorus, al disminuir el potencial hídrico del suelo a -10 bares, la relación de áreas aumentó cerca del 40% debido a un aumento en el número de células del mesófilo (55). Generalmente con déficit hídrico disminuye el tamaño celular y los cambios en A^{mes}/A aparentemente depen

den de la especie (46).

La salinidad, es otro factor que influye en la relación A^{mes}/A (57). Al aumentar la salinidad (NaCl de 0 a 0.3 mo_lal en solución nutritiva), A^{mes}/A en Gossypium hirsutum aumentó un 50%. Sin embargo, el aumento de salinidad en Atriplex patula, condicionó células de gran tamaño y sólo pequeños cambios en la relación de áreas.

2.5.2 Adaptaciones fisiológicas

El grado de déficit en vegetales, se expresa generalmente en términos de potencial hídrico ($\bar{\Psi}$), parámetro que está estrechamente relacionado a los procesos fisiológicos y bioquímicos que controlan el crecimiento (45). El $\bar{\Psi}$ representa la suma de componentes que disminuyen la energía libre por mol de agua, en un sistema en que actúan fundamentalmente solutos, presión hidrostática y fuerzas matriciales. Estos componentes se expresan:

$$\bar{\Psi} = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m \quad (10)$$

En que el Ψ_s , es el componente del potencial hídrico total que disminuye la energía libre del agua debido a la presencia de solutos en solución, por lo tanto es una cantidad negativa. El Ψ_p o potencial de presión (turgor)

resulta de la presión hidrostática actuando sobre las membranas internas y pared celular. El componente de presión en células vegetales es generalmente positivo. El componente mátrico Ψ_m , se origina de las fuerzas asociadas a capilaridad, adsorción e hidratación actuando sobre las moléculas de agua. Las fuerzas mátricas reducen la energía libre del agua, por lo tanto, es una cantidad negativa, su magnitud es considerada de menor importancia en las relaciones hídricas de tejidos (19, 17).

Una de las adaptaciones al déficit hídrico a nivel de tejidos es la capacidad de la planta para mantener el turgor, mientras el potencial hídrico disminuye. Esto puede originarse mediante ajuste osmótico (aumento neto de solutos en las células), o un aumento de la elasticidad de las paredes celulares. Numerosos autores (11, 36, 41, 66, 79), han propuesto que el ajuste osmótico cumple un papel significativo en la mantención del turgor en plantas sometidas a déficit hídrico. Boyer (18), demostró que una reducción de elongación celular causada por bajos potenciales hídrico de la hoja, produce una reducción en la distribución de los asimilados, resultando una acumulación de carbohidratos en tejidos foliares.

La disminución del potencial de solutos de las células

se puede deber además, en parte, a una acumulación de iones y bajo algunas circunstancias a acumulación de ácidos orgánicos (83).

Plantas de Atriplex, creciendo en medios con altas concentraciones de NaCl parecen ser capaces de extraer agua del suelo más eficientemente ajustando el gradiente de potencial total del agua debido a ajuste osmótico entre planta y suelo (13).

Actualmente hay creciente interés en las propiedades de elasticidad de células y tejidos en relación al control de las relaciones hídricas y economía de agua de los vegetales (73, 23, 29). Las propiedades de elasticidad se describen generalmente en términos de módulo de Young (54), el cual es la relación entre fuerza aplicada por unidad de área y la deformación elástica resultante (cambio fraccional en volumen). Un alto valor del módulo (ϵ), significa que se debe aplicar una gran fuerza para producir una deformación elástica determinada.

Para una célula, la relación entre cambios en la presión de turgor celular (ΔP) y el correspondiente cambio fraccional en volumen celular ($\Delta V/V$) es el denominado módulo de elasticidad volumétrica o módulo de Young (ϵ).

$$\varepsilon = V \frac{dp}{dV} = V_{\text{ref}} \frac{dp}{dV} \quad (11)$$

Para la mayoría de las células es válido que el volumen celular, V , cambia solamente en un bajo porcentaje en el rango de variación de presión, por lo que V puede aproximarse por V_{ref} . (73).

Al graficar el potencial de presión versus contenido relativo de agua (V/V_{ref}) de un tejido, se calcula de la pendiente de la curva (73).

De acuerdo a la ecuación 11, separando variables y reordenando:

$$\varepsilon \int_{V_1}^{V_2} dV = V_{\text{ref}} \int_{P_1}^{P_2} dP$$

$$\varepsilon (V_2 - V_1) = V_{\text{ref}} (P_2 - P_1) \quad y,$$

$$\varepsilon = V_{\text{ref}} \frac{P_2 - P_1}{V_2 - V_1} \quad (12)$$

Definiendo contenido relativo de agua (CRA) como:

$$\text{CRA} = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}}{\text{Peso túrgido} - \text{Peso seco}} \quad (13)$$

$$\text{CRA} = \frac{V}{V_{\text{máx.}}} = \frac{V}{V_{\text{ref.}}}$$

se obtiene:

$$\varepsilon = \frac{\Delta P}{\Delta \text{CRA}} \quad (14)$$

La definición del módulo de elasticidad, ε , en la ecuación 14 cuando se aplica a tejidos y órganos, incorpora las interacciones entre células, por lo tanto, acá se utilizará este parámetro como módulo de elasticidad de tejidos.

Una posibilidad para la medición de ε , la proporciona el uso de la técnica de la bomba a presión (81), descrita por Schollander (67), que permite utilizar trozos de tejidos u órganos completos.

La teoría que relaciona el cambio en presión externa al cambio en volumen de un tejido fue desarrollada por Tyree y Hammel (81). La relación presión volumen de un

ápice se describen en la siguiente ecuación:

$$\frac{l}{P} = \frac{V}{RTN_2 - F(V)} \quad (15)$$

$$\frac{l}{P} = \frac{V_0 - V_e}{RTN_s - F(V)}$$

Donde P es la presión externa de equilibrio, V_0 es el volumen original simplástico o agua osmótica, V_e es el volumen total de agua exudado a la presión externa P , N_s es el número total de osmoles en todas las células del ápice, $F(V)$ es el turgor promedio (22), de las células en el ápice y RT es la constante de los gases por la temperatura absoluta. Después que el ápice ha exudado cierta cantidad de agua, $F(V)$ tiende a 0 y la ecuación 15 se expresa:

$$\frac{l}{P} = \frac{V_0 - V_e}{RTN_s} = \frac{l}{\pi} \quad (16)$$

Donde π , es la presión osmótica o potencial de solutos (Ψ_s).

Tyree y Hammel (81), resumen los siguiente aspectos relacionados a la interpretación de las curvas presión·volumen: a) Antes de la aplicación de la presión, el del apoplasto es igual al $\bar{\Psi}$ del simplasto, una vez apli

cada aparece la primera exudación y esta presión es igual en magnitud a la tensión de agua en el apoplasto y representa al $\bar{\Psi}$ de la muestra, b) La curva no es lineal para altos valores de CRA y se aproxima a una relación lineal a medida que el CRA disminuye, c) Cuando se alcanza a la región lineal de la curva, la presión de turgor de todas las células del tejido es igual a 0, y la presión de balance P es igual a la presión osmótica promedio y d) La extrapolación de la parte lineal de la curva a 100% de CRA proporciona la presión osmótica inicial (ó potencial de solutos a turgor máximo: Ψ_{STM}) y la extrapolación a $1/P = 0$ da una medida del volumen intracelular simplástico).

Se ha demostrado que la relación FV/V , se ajusta a una relación empírica de la siguiente forma:

$$\frac{F(V)}{V} = \begin{cases} \epsilon \frac{CRA - CRA_0}{CRA_0}^n, & \text{cuando } CRA \geq CRA_0 \\ 0, & \text{cuando } CRA < CRA_0 \end{cases} \quad (17)$$

Donde ϵ es el módulo de elasticidad de tejidos, n es un coeficiente de no linealidad y CRA_0 es el contenido relativo de agua en plasmólisis incipiente (81).

Generalmente el potencial hídrico de tejidos es presentado como Ψ versus CRA. Una curva de $1/P$ ($1/\bar{\Psi}$), versus CRA (Apéndice A), proporciona un gráfico curvilíneo el cual comienza con una región curvada y termina en una línea recta. De este tipo de curvas es posible inferir los parámetros anteriormente descritos (22, 23).

La región no lineal de la curva presión - volumen es la resultante de los cambios de presión osmótica y de turgor, mientras que la región lineal puede ser atribuido sólo al componente osmótico (22).

La presión de equilibrio (P), en la curva presión-volumen representa al potencial hídrico de la hoja o ramilla ($\bar{\Psi}$) (41), si se desprecia el Ψ_s del apoplasto, las variaciones en el CRA, corresponden a la cantidad neta de agua osmótica. Con estos parámetros es posible deducir los valores de potencial de solutos (Ψ_s) y el potencial de presión (Ψ_p) a un CRA dado (Apéndice A).

III. MATERIALES Y METODO

3.1 Arreglo experimental

El trabajo se realizó en la Estación Experimental Agronómica de la Universidad de Chile, en condiciones de invernadero, en el sector Sur-este de la Región Metropolitana (Campus Antumapu, Santiago) ubicado entre las latitudes 32° 30' y 33° 30' latitud sur, a 625 m.s.n.m. La sala de invernadero estuvo equipada con sistema de ventilación, termohigrógrafo y evaporímetro de Piche.

Las plantas de Atriplex repanda, se obtuvieron por semillas cuyo medio de germinación y crecimiento inicial fue arena, suelo (Estación Experimental de "Las Cardas" IV Región) y tierra de hoja (3:2:1 en volumen) una vez emergidas las plántulas se trasladaron a bolsas plásticas y posteriormente a macetas de metal cilíndrico de 25 cm. de altura por 16 cm. de diámetro, con 4.2 Kg. de suelo. Interiormente las macetas se revistieron con bolsas plásticas perforadas en su base. El suelo se obtuvo de los 30 cm. superficiales del sector Nor-este del Predio Rinconada de Maipú. La muestra se secó al aire y tamizó a 4 mm para el ensayo y a 2 mm para los análisis de laboratorio. Se

trasplantó una planta en cada maceta, cubriendo posteriormente la superficie de suelo con una capa de cuarzo de 1.5 cm de altura y plástico negro para eliminar las pérdidas por evaporación directa.

Las macetas se distribuyeron 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, marcaban Ψ_m suelo - 0.6 bares. En el segundo se regó a Ψ_m suelo - 35 bares, de acuerdo a la indicación de bloques de yeso ubicados a 12.5 cm de profundidad. Se añadió agua hasta humedecer el suelo a capacidad de campo, estimada a partir de la curva característica del suelo en combinación con una determinación en laboratorio a partir de suelo que se dejó drenar libremente hasta humedad constante.

Los tratamientos se mantuvieron por 227 días, desde el 17 de Abril hasta el 30 de Noviembre de 1980. Este constituyó un período de acondicionamiento al déficit. Luego las plantas de ambos tratamientos se sometieron a dos ciclos de riego en que el potencial de agua en el suelo bajó a aproximadamente $\cong -35$ bares (Diciembre 1980). Por último, se mantuvo el potencial del agua del suelo a $\cong -0.6$

bares en ambos tratamientos durante 18 días (Enero 1981).

3.1.1 Temperatura, humedad relativa y evapotranspiración potencial

La temperatura del aire y la humedad relativa fueron registradas en un termohigrógrafo Weather measure H 3 II. La evapotranspiración fue medida con un evaporímetro de Piche, ubicado a 150 cm de altura. La radiación fotosintéticamente activa (PAR), de 400 a 700 n, fue medida con un instrumento Lambda L I-190 S.

Evapotranspiración potencial (ETP)

Para la estimación de ETP, se usó el evaporímetro de Piche registrándose los valores a partir de la relación deducida por Bouchet (16), para ello fue necesario calcular un factor α que depende del tipo de abrigo meteorológico, para condiciones de invernadero locales, de acuerdo a la siguiente relación:

$$\alpha = \frac{ETP \text{ (Penman)}}{E_p (1 - \rho\theta)} \quad (18)$$

en que ETP (Penman), corresponde a la evapotranspiración

potencial calculada de acuerdo a Penman (16), E_p evaporación medida en el evaporímetro de Piche y $1 - \rho\theta$ es una función temperatura. Dado que sólo se disponía de información para calcular ETP por el Método de Blaney y Criddle (temperatura, H.R. e insolación), fue necesario realizar un análisis de regresión con valores obtenidos para ETP por el Método de Penman en diversas localidades de Santiago (Región Metropolitana), obteniéndose $r^2: 0.97$, evaluando E_p como valor acumulado para 30 días y la función temperatura calculada como valor promedio mensual. Se calculó el factor α para cada mes, deduciendo un valor promedio para la condición de invernadero de 0.57. Conocido el factor, se introdujo en la ecuación original (16) para el cálculo diario de ETP:

$$ETP = 0.57 \times E_p \times \rho(\theta) \quad (19)$$

en que $\rho(\theta)$ es la temperatura del punto de rocío + la temperatura media del aire dividida por 2 y E_p la lectura del evaporímetro. Por ejemplo para una lectura diaria de 0.7 cm de agua y un valor de 2.28 para la función temperatura la ETP fue de 0.9 mm/día.

3.2 Evaluación

3.2.1 Estado hídrico y caracterización físico-química del suelo

El potencial mátrico del agua del suelo se midió con 16 tensiómetros (dos por cada bloque).

Las mediciones con tensiómetros se limitan a potenciales mátricos superiores a -1 bar, siendo el rango de trabajo entre 0 y -0.8 bares. Esto se debe al hecho de que el vacuómetro mide un vacío parcial relativo a la presión atmosférica externa, así como al valor de entrada de aire de la cápsula que es de aproximadamente -0.8 bares.

Para potenciales mátricos de -1 a -35 bares, se utilizaron bloques de yeso con electrodos paralelos. El contenido hídrico de los bloques cambia con el del suelo; esto produce cambios medibles de la conductividad eléctrica de la solución del suelo (Microamperímetro Weston Mod. 300).

La textura se determinó con el empleo del Hidrómetro de Bouyoucus (15). La conductividad eléctrica se midió en un conductivímetro (Beckman Soil Tester Mod. 320) en un extracto obtenido de pasta saturada de las muestras de suelo

y se expresó en mmhos/cm a 25°C. La densidad aparente del suelo se determinó con el Método de la Parafina (15).

Se caracterizó la fertilidad del suelo, N, P, K y pH en el Laboratorio de Análisis de Suelo del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA), de acuerdo a metodología estandarizada por Araos e Infante (5).

3.2.2 Estado hídrico de las plantas

El estado hídrico se caracterizó midiendo el potencial total ($\bar{\Psi}$) y sus componentes (Ψ_s, Ψ_p, Ψ_m), con el empleo de la bomba a presión (67) y psicrómetros de termocuplas tipo Richards y Ogata (65). Con estos últimos se usó una metodología basada en la técnica isopiética (19). El procedimiento consistió en: a) Medición del potencial total en tejidos frescos, b) Muerte del tejido por congelamiento y c) Nueva medición de potencial. Al haber eliminado el componente debido a presión después de congelar y descongelar el tejido, la lectura corresponde al potencial de solutos más el potencial matricial. Se supone, a) que el componente debido a presión es reducido a 0 después de la destrucción de las membranas del tejido y b) el proceso de destrucción no altera el valor de potencial de solutos del tejido.

En ramillas terminales de A. repanda, se obtuvo el potencial mátrico (Ψ_m) a diferentes CRA con el empleo de la cámara a presión. Antes de introducir la muestra a la cámara se provocó la destrucción de membranas del tejido por congelamiento en hielo seco y posterior descongelamiento graficando la presión aplicada versus el CRA en equilibrio de las ramillas (17).

También se usó la cámara a presión (67), para medir la evolución diaria del potencial de agua, corregido por el potencial de solutos del jugo xilemático.

3.2.2.1 Presencia de sales epidérmicas a nivel foliar y su incidencia en el $\bar{\Psi}$ y Ψ_s .

Efecto del lavado de hoja en el $\bar{\Psi}$ y Ψ_s . Se procedió al lavado de las epidermis foliares con el empleo de algodón saturado en agua destilada en cinco plantas y al día siguiente se determinaron los valores de $\bar{\Psi}$ y Ψ_s de acuerdo a la técnica isopiética y uso de cámara a presión. En otro experimento similar, se maceró el tejido con la ayuda de un mortero el que fue rápidamente colocado en la cámara psicrométrica para determinar el valor de Ψ_s .

Potencial de solutos del agua apoplástica y simplástica.

Consistió en la extracción de exudado xilemático con el uso de la bomba a presión. luego el volumen extraído se colocó en la cámara psicrométrica y se midió el valor de Ψ_s . En la determinación del Ψ_s del agua simplástica (estrictamente simplástica + apoplástica), se congelaron ramillas por un lapso de 30 minutos en hielo seco, luego del descongelamiento, se extrajo un volumen de exudado total que fue colocado posteriormente en la cámara psicrométrica para estimar su valor.

Determinación del potencial total y de solutos en experiencias simultáneas con uso de psicrometría y bomba a presión. Para ello se realizó la siguiente experiencia:

a) Congelamiento inmediato de muestras foliares y determinación psicrométrica post-congelamiento de Ψ_s , b) Determinación del $\bar{\Psi}$ con bomba a presión, c) Evaluación del Ψ_s post-congelamiento y descongelamiento de muestras usadas en b, y d) Determinación del $\bar{\Psi}$ por psicrometría seguido de congelamiento y descongelamiento para la estimación de Ψ_s . Para las etapas b y c, se seleccionaron las ramillas y se midió su $\bar{\Psi}$, con la bomba a presión, luego se sometieron a congelamiento en hielo seco por 30 minutos, descongelamiento y extracción de exudado, el que se puso en la cámara del psicrómetro para la estimación de Ψ_s .

3.2.3 Crecimiento

Se evaluaron parámetros de altura y diámetro en todas las plantas previo a cada cosecha y el desarrollo del área foliar, en las plantas cosechadas. El AF se estimó a partir de la relación entre área y peso seco, es decir, en cada oportunidad previo a la cosecha se muestrearon, 20 hojas en el perfil de la planta a las que se midió individualmente su área foliar (cm^2), luego se secaron a estufa a 70°C por 24 horas y se obtuvo la materia seca por hoja (mgr Ms), con esta información se hizo un análisis de regresión, la ecuación obtenida se aplicó a la materia seca foliar por planta estimando así su área foliar.

La MS total se obtuvo de la cosecha de la fitomasa aérea y radical, separando hoja, tallos y raíces, material que fue secado a estufa a 70°C durante 24 horas. Con estos valores se determinó además, la distribución de asimilados (F) en cada oportunidad.

3.2.3.1 Densidad radicular (L_v). A nivel radical se midió la longitud de raíces por unidad de volumen de suelo (L_v) y el peso seco de éstas. La longitud de las raíces se determinó con el método de las intersecciones de acuerdo a Newman (53) y Toro (76).

Inicialmente el muestreo de suelo se realizó con el uso de un cilindro para obtener una muestra de 480 cm^3 por maceta ($n=4$). A medida que el suelo se fue desecando fue necesario extraer el volumen total de suelo de cada maceta. La muestra de suelo fue secada a estufa a 105°C por 24 horas y posteriormente se vació a un vaso de precipitado de 250 ml, donde se mantuvo sumergida en una solución de NaOH 1 M durante 30 minutos. La dispersión se completó en un agitador mecánico del tipo Bouyoucus. Esta mezcla se vació a un aparato lavador consistente en un tubo de acrílico de 7.6 cm de diámetro por 55 cm de altura (76), por el cual se hizo fluir una corriente de agua ascendente que permitió depositar la arena, en tanto que las partículas más finas del suelo y materia orgánica salían junto con las raíces y caían a un tamiz de 80 mallas/pulgada, con una separación entre mallas de 330 micrones.

Las raíces retenidas en el tamiz se trasvasijaron en agua a un vaso de precipitado de 250 ml. Esta suspensión se calentó para reducir la tensión superficial del agua y evitar que las raíces se adhirieran al ser transferidas a un embudo Büchner con papel filtro en el fondo. El embudo se colocó sobre un kitasato conectado a una bomba de vacío para extraer agua por succión. En estas condiciones las raíces se distribuyeron al azar en el papel filtro.

Cada muestra (filtro) fue diluída 4 veces. La longitud y densidad de raíces se midió de acuerdo a lo descrito en los párrafos anteriores en el total de la muestra.

3.2.4 Eficiencia del uso del agua

La cantidad de agua transpirada de A. repanda fue medida gravimétricamente, considerando a la maceta como un fitómetro en las condiciones descritas en el punto 3.1. El peso se midió en una balanza sensible a ± 25 gr; lo que da un error aproximado de 0.2% para macetas de 5600 gr; de acuerdo a $\bar{P} \pm 1/2 U$, en que \bar{P} es el peso promedio de la maceta y U es el error absoluto. La tasa transpiratoria se expresó en gr de agua cm^{-2} AF día^{-1} , utilizando datos de área foliar obtenidos experimentalmente en cada cosecha y ajustados a una curva polinomial.

Con el propósito de obtener tasas transpiratorias en ciclos diarios (cada dos horas), se utilizó el método de la pesada rápida (28). El método consistió en cortar una ramilla terminal de la planta, la que inmediatamente después del corte se coloca en una balanza sensible al milígramo, la pérdida de peso se midió cada 1 minuto en un período de 4 minutos, pérdida que se considera representativa de la transpiración. Posteriormente se midió el área

foliar y la tasa se expresó en gr de agua cm^{-2} AF día^{-1} ; estas mediciones se realizaron cada 15 días durante el período experimental.

Con los datos provenientes del fitómetro y valores diarios proporcionados por el método de la pesada rápida, se hizo un análisis de regresión, con el objeto de calibrar el método de la pesada rápida para su posterior uso en terreno.

La materia seca (MS) se evaluó de acuerdo a lo descrito en el punto 3.2.3.

La EUA se calculó a partir de la acumulación de materia seca (MS) y del agua transpirada (T), de acuerdo a:

$$\text{EUA} = \frac{\text{Gr. MS}}{\text{kg agua transpirada}} \quad (20)$$

3.2.5 Adaptación a la sequía

Se evaluó a través de análisis anátomo-morfológico foliar y de las curvas presión-volumen para observar la evolución del Ψ y sus componentes a través del tiempo.

3.2.5.1 Anatomía foliar. El análisis anátomo-morfológico a nivel foliar en A. repanda, se basó en el estudio histológico a través de microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido. Para microscopía óptica se utilizó la técnica corriente en la obtención de cortes histológicos. Para obtener las fotomicrografías al microscopio electrónico de barrido, las muestras foliares fueron fijadas por 30 minutos a 20°C en glutaraldehído al 1%, buffer a pH 7.0 con Na-cacodylate 0.25 M. Post-fijación en tetróxido de osmio al 1% en Na-cacodylate por 1 hora a 20°C, luego transferidas a una serie graduada de acetona y desecadas en una atmósfera de CO₂ en el sistema desecante punto crítico polaron E 3000 (50). Las hojas fueron cubiertas con una capa de oro de aproximadamente 100 Å de grosor, previo al examen en el SEM (Autoscan Siemens).

Longitud foliar, pubescencia y características del estoma

La longitud foliar fue medida en 20 hojas a 10 cm desde el extremo terminal de la ramilla a los 103, 168 y 222 días del trasplante. El grosor del mesófilo y de la capa vesicular fue medida microscópicamente en secciones transversales de la hoja. En secciones paradérmicas del órgano foliar se determinó el número de estomas por superficie y las dimensiones del ostíolo en ambas epidermis. En cortes

transversales se determinó la profundidad del estoma.

Identificación de sales en epidermis foliar

La detección e identificación de sales en la epidermis foliar se realizó mediante microanalizador electrónico, fotometría de llama y microscopía electrónica de barrido. El microanalizador (Microsonda Cameca 46), se basa en el bombardeo fino de electrones, que al impactar la muestra remueve los electrones internos del átomo, produciendo rayos X, característicos de cada elemento. La longitud de onda captada por un sintomizador permite la identificación de los diferentes elementos (77). La fotometría de llama (31), se utilizó para analizar Na y K en soluciones obtenidas por lavado de hojas con agua destilada. Para el análisis de las superficies foliares se usó el microscopio electrónico de barrido, con el que se obtuvieron fotomicrografías de selecciones paradérmicas y transversales del órgano foliar (50).

Relación de áreas. A^{mes}/A

Las muestras foliares fueron incluidas en parafina, las que fueron cortadas en secciones transversales y tangencia les o paradérmicas a 10 micrones de grosor y teñidas con

verde brillante. Las áreas de muestra fueron de 2500 u^2 , se seleccionaron zonas libres de venación para realizar dibujos en cámara lúcida. Se realizaron 4 dibujos por muestra a 800 x, para las tres épocas de muestro. Debido al tamaño celular fue necesario ampliar los dibujos originales a 1600 x.

Las células fueron modeladas como cilindros con terminales hemisféricos (tejido en empalizada) y como esferas (tejido esponjoso). Sin considerar las irregularidades superficiales, que conducen a una subestimación de A^{mes}/A y la fracción de área superficial de contacto entre célula que conduce a una sobrestimación compensatoria (57).

El cálculo de la relación A^{mes}/A , se realizó utilizando la siguiente fórmula (80, 57), previa transformación a micrones (u):

$$\frac{A^{\text{mes}}}{A} = \frac{n (1 \times p) + 2 (i \times 4\pi r^2) + n (i \times 4\pi r^2)}{2 K^2} \quad (21)$$

en que $n (1 \times p) + 2 (i \times 4\pi r^2)$, representa la superficie de las células del tejido en empalizada expuesta a los espacios intercelulares; $n (i \times 4\pi r^2)$, representa la

superficie del tejido esponjoso expuesto a espacios intercelulares y $2 K^2$ corresponde al área foliar externa.

Para la determinación del área expuesta de las paredes celulares a los espacios intercelulares en el parénquima en empalizada, se recurrió a la medición del perímetro (p) del espacio intercelular con un curvímetro H.B. N°54 en dibujos de secciones longitudinales. Luego se midió la longitud de los espacios intercelulares (l). El producto de $l \times p$, proporciona el área expuesta a los espacios intercelulares de una capa de células, que multiplicada por el número de capas celulares en el tejido (n) proporciona el área interna expuesta del mesófilo a nivel del tejido en empalizada. El factor aditivo $2 (i \times 4\pi r^2)$, representa el área de los terminales hemisféricos de las células cilíndricas de la empalizada, que es la relación usada para calcular el área expuesta del tejido esponjoso.

La medición de las paredes celulares del tejido esponjoso, expuesta a espacios intercelulares, se realizó midiendo en dibujos de secciones transversales, el diámetro de cada una de las células, a través de un Microscopio Leitz Westlar a 400 x, deduciendo un diámetro promedio. Suponiendo que estas células son esféricas ($4\pi r^2$) y totalmente expuesta a los espacios intercelulares (72, 54, 56),

el producto del número de células (i) $\times 4\pi r^2$ proporciona el área efectiva de una capa de células, que multiplicada por el número de capas en el tejido (n) proporciona el área expuesta del tejido esponjoso.

El área de muestreo medido sobre la superficie foliar hacia una de las epidermis, corresponde a K^2 y se multiplica por 2 para considerar el área externa hacia ambas epidermis (80).

Cálculo de resistencia basados en parámetros anatómicos y morfológicos

Para analizar la influencia de los factores ambientales y parámetros morfológicos en las resistencias al vapor de agua y CO_2 , se utilizaron muestras foliares obtenidas alrededor del mediodía y a condiciones similares de potencial de agua en el suelo para ambos tratamientos. En estas condiciones se evaluaron las resistencias difusivas en tres épocas de muestreo a los 103, 168 y 222 días después del trasplante.

La cuantificación de las resistencias al vapor de agua y CO_2 , consideró la aplicación en su forma unidimensional de la primera Ley de Fick de difusión (54).

$$J = - D_j \frac{\partial C}{\partial X} \quad (22)$$

reemplazando el gradiente de concentración por la diferencia de concentración a través de una distancia. Esto significa que se considera una situación de no equilibrio, así el flujo (J) dependerá linealmente de una fuerza y la cual está representada por la diferencia de concentración. De acuerdo a esto, la 1ra. Ley de Fick, supone la siguiente forma para la difusión de vapor de agua a nivel de la capa límite ($\delta^{c.l.}$):

$$\begin{aligned} J &= - D_j \frac{\partial C}{\partial X} = D_j \frac{\Delta C}{\Delta X} \quad (23) \\ &= - D_j \frac{\Delta C_j^{c.l.}}{\delta^{c.l.}} \\ &= \frac{\Delta C_j^{c.l.}}{R_j^{c.l.}} \end{aligned}$$

Por lo tanto, la resistencia a nivel de la capa límite, se expresa:

$$R^{c.l.} = \frac{\Delta C_j^{c.l.}}{J_j}$$

$$R^{c.l.} = \frac{\delta^{c.l.}}{D_{v. \text{ agua}}} \quad (24)$$

Relación que es válida en los diferentes compartimentos y aplicable tanto al vapor de agua como al CO_2 .

Resistencias al flujo de vapor de agua

Las resistencias involucradas en la pérdida de vapor de agua por transpiración incluyen: resistencia de la capa límite, resistencia de la capa vesicular, resistencia de los estomas y resistencia de los espacios intercelulares ($r^{c.l.}$, $r^{c.v.}$, $r^{est.}$, $r^{ei.}$).

Resistencia de la capa límite: Para estimar la resistencia de la capa límite, se determinó el grosor de ésta de acuerdo a:

$$\delta^{c.l.} = 0.4 \sqrt{\frac{\text{longitud foliar}}{\text{vel. viento}}} \quad (25)$$

en que $\delta^{c.l.}$ es el grosor de la capa límite en cm, 0.4 por raíz cuadrada de la relación longitud foliar y velocidad de viento, es un factor deducido en base a la teoría hidrodinámica de flujo laminar adyacente a una superficie (54). Por lo tanto, la resistencia se expresa:

$$r^{c.l.} = \frac{\delta^{c.l.}}{D_{v. \text{ agua}}} \quad (26)$$

en que $D_{v. \text{ agua}}$, es el coeficiente de difusión del vapor de agua a una temperatura dada ($\text{cm}^2 \text{seg}^{-1}$).

Resistencia de la capa vesicular: De manera similar a la capa límite, a nivel de tricomas o vesículas, se consideró el grosor medio de la capa vesicular aproximando su resistencia como:

$$r^{c.v.} = \frac{\delta^{c.v.}}{D_{v. \text{ agua}}} \quad (27)$$

Resistencia de los estomas: El cálculo de la resistencia estomática considera frecuencia de estomas y dimensiones del ostiolo (54), en base a la siguiente relación:

$$r^{est.} = \frac{d^{est.} + r^{est.}}{D_{v. \text{ agua}} \cdot n a^{est.}} \quad (28)$$

en que $d^{est.}$, es la profundidad del poro u ostíolo medido en sección transversal de la hoja en cm; $r^{est.}$ es el radio efectivo del poro estomático, calculado de acuerdo a Nobel (54); $n a^{est.}$ 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.

Resistencia de los espacios intercelulares: Se estimó a partir de la relación de áreas A^{mes}/A , calculando la superficie foliar ocupada por los espacios intercelulares. Por lo tanto, el cálculo de la resistencia consideró el grosor del mesófilo dividido por el factor proporcionado por el área ocupada por los espacios intercelulares (x).

$$r^{e.i} = \frac{\delta^{mes}/x}{D_{v. \text{ agua}}} \quad (29)$$

donde δ^{mes} , es el grosor del mesófilo en cm y x el factor de proporcionalidad.

En condiciones de abertura total de los estomas, la

resistencia de la cutícula es despreciable y se consideró sólo las resistencias en serie señaladas. A. repanda, es una especie anfiestomática, con un número similar de estomas en ambas caras, por lo que el valor total de resistencia al flujo de vapor de agua se dividió por dos (56).

Resistencias al flujo de CO₂

La difusión para CO₂ puede ser dividida en una fase gaseosa, cuyo principal control es el estomático y una fase líquida en que la relación de áreas A^{mes}/A influye directamente en la resistencia a la captación de CO₂.

La fase gaseosa para el flujo de CO₂ se extiende desde el aire externo hasta los espacios intercelulares, encontrando en su trayecto las mismas resistencias que para la difusión de vapor de agua. En consecuencia los cálculos respectivos se basaron en las ecuaciones 26 a 29, variando sólo el coeficiente de difusión.

En la fase líquida, la resistencia del mesófilo incluye propiedades fisiológicas y morfológicas de paredes celulares, plasmalema, citoplasma, membrana de cloroplasto y la reacción de carboxilación de fotosíntesis (54).

Resistencia de la pared celular: Para la determinación de la resistencia de la pared celular se consideró la relación de áreas, el grosor de la pared celular, el coeficiente de difusión del CO_2 y de partición a nivel de la pared celular (54), de acuerdo a la siguiente relación:

$$r^{p.c.} = \frac{A \cdot \Delta x^{p.c.}}{A^{mes} \cdot D_{\text{CO}_2}^{p.c.} \cdot K^{p.c.}} \quad (30)$$

donde A/A^{mes} , es la relación área externa-área interna adimensional, $\Delta x^{p.c.}$ es el grosor de la pared celular (cm), $D_{\text{CO}_2}^{p.c.}$ es el coeficiente de difusión del CO_2 ($\text{cm}^2 \text{seg}^{-1}$) y K es un coeficiente de partición adimensional. El coeficiente de partición tiene un valor cercano a 1 (54).

Resistencia de la plasmalema: Para el cálculo de la resistencia de la membrana plasmática o plasmalema, se consideró la relación de áreas y el coeficiente de partición para CO_2 a nivel de membranas. Se supuso un valor de $10^{-2} \text{ cm seg}^{-1}$ para coeficiente de permeabilidad (P) (54).

$$r^{pl.} = \frac{A/A^{mes}}{p^{pl.}_{\text{CO}_2}} \quad (31)$$

Resistencia del citoplasma: El cálculo de la resistencia del citoplasma consideró la relación de áreas, la distancia entre plasmalema y cloroplastos ($A \times \overset{\text{cit.}}{CO_2}$). Para efecto de cálculo se supuso un valor de 0.2×10^{-4} cm, un coeficiente de difusión de 10^{-5} cm² seg⁻¹ y un coeficiente de partición (K) igual a 1.

$$r^{\text{cit.}} = \frac{A \cdot \Delta x \overset{\text{cit.}}{CO_2}}{A_{\text{mes}} \cdot D_{\overset{\text{cit.}}{CO_2}} \cdot K_{\overset{\text{cit.}}{CO_2}}} \quad (32)$$

Conocida la resistencia de la pared celular, la del plasmalema y la del citoplasma se obtuvo los tres componentes de la resistencia del mesófilo, los cuales se sumaron, pues las resistencias están en serie.

Resistencia del cloroplasto: Incluye la resistencia de la membrana del cloroplasto y la del estroma, para efecto de cálculo se supuso un valor de 5 seg cm⁻¹, considerando algunas mediciones experimentales (54).

3.2.5.2 Curva presión-volumen. Se realizaron curvas de desorción con el empleo de la cámara a presión descrita por Schollander (67) (Apéndice A) en ramillas terminales de A. repanda, de la cual se obtuvieron valores de

potencial total ($\bar{\Psi}$), potencial de solutos (Ψ_s), potencial de presión (Ψ_p) a diferentes contenidos relativo de agua (CRA) y potencial de solutos a turgor máximo (Ψ_{STM}). Las curvas se obtuvieron a intervalos de 15 días durante el período experimental. El muestreo se realizó al amanecer. Se seleccionaron las ramillas y se midió su $\bar{\Psi}$ (bares), el peso fresco inicial (mgr.), luego se llevaron a turgor máximo haciéndolas flotar en agua destilada en condiciones de laboratorio por un período de 8 horas, al cabo de lo cual después de secarlas con papel absorbente se midió su peso túrgido (mgr.). La ramilla túrgida se insertó en la bomba a presión y se inició la extracción de exudado aplicando presión a incrementos de 6.8 bares cada 10 minutos, se registró la disminución de peso en una balanza para cada intervalo de presión, hasta los 71 bares; terminada esta fase la ramilla se llevó a estufa a 70°C por 24 horas para obtener su peso seco. Basado en estos datos se obtuvo un valor de CRA para cada intervalo de presión. El CRA se calculó de acuerdo a la ecuación 13. Se graficó el recíproco del potencial total o presión aplicada, en función del CRA, obteniéndose un gráfico curvilíneo. De él se dedujo el potencial de solutos a turgor máximo por extrapolación de la porción lineal de la curva (Apéndice A) a un CRA de 100% y el valor de $\bar{\Psi}$ en que $\Psi_p = 0$.

Del gráfico de $1/\bar{\Psi}$, se obtuvo el valor de Ψ_s ($\Psi_s + \Psi_m$) y Ψ_p de acuerdo a:

$$\bar{\Psi} = \Psi_s + \Psi_p \quad (33)$$

El módulo de elasticidad de tejidos, ϵ , se calculó de la pendiente de la curva de Ψ_p , deducido de la ecuación anterior versus CRA.

3.2.5.3 Resistencia de la hoja. Entre los diversos métodos de medición de la resistencia foliar, se utilizó el porómetro de flujo de masa y el porómetro de difusión. Basados en la determinación de la capacidad de la hoja o de la epidermis de conducir gases, ya sea por difusión o flujo de masa. En la porometría de flujo de masa el aire es forzado bajo presión a través de la hoja y se mide la resistencia foliar al flujo. En la porometría de difusión la resistencia está indicada por la tasa de difusión de vapor de agua en respuesta a gradientes de concentración (25).

En la etapa inicial de mediciones se utilizó el porómetro de flujo de masa tipo Gregory-Pearse (38), en que la variable es la caída de presión a través de una resistencia conocida conectada en serie con la hoja. El sistema consiste en una fuente de presión constante, (P1),

conectada a un manómetro (M1), una cápsula porométrica en que se pone la hoja y que está conectada en serie a una resistencia conocida ($r_{ref.}$) y a un manómetro (M2) de medición de la presión (P2) entre la resistencia de referencia y la cápsula del porómetro (38).

Cuando los estomas están abiertos la resistencia foliar al flujo de masa es pequeña en relación a la resistencia de referencia. Por lo tanto, la mayor caída de presión desde la fuente de presión constante a la atmósfera ocurre a nivel de la $r_{ref.}$ y como consecuencia la lectura de los manómetros es distinta. Por otro lado, cuando los estomas están cerrados y la resistencia foliar es alta, los dos manómetros tienen lecturas similares.

Cuantitativamente, el flujo de aire es directamente proporcional a las diferencias de presión e inversamente proporcional a la magnitud de la resistencia. Para condiciones de equilibrio dinámico el flujo a través de la resistencia de referencia y la resistencia foliar, conectada en serie es igual a:

$$\text{Flujo} = \frac{P_1 - P_2}{r_{ref.}} \cdot \frac{P_2}{r_{fol.}} \quad (34)$$

en que P_1 es la presión constante, equivalente a 9.2 cm de agua para el manómetro utilizado y P_2 es la lectura del manómetro conectado a la muestra foliar; $r_{ref.}$ es la resistencia de referencia expresada en $gr\ cm^{-4}\ seg^{-1}$. La resistencia foliar, $r_{fol.}$ incluye la resistencia estomática, la resistencia del mesófilo conectada en serie más la resistencia cuticular conectada en paralelo, reordenando la ecuación anterior:

$$r_{fol.} = \frac{P_2 \cdot r_{ref.}}{P_1 - P_2} \quad (35)$$

expresada en $gr\ cm^{-4}\ seg^{-1}$. Para expresar la resistencia en base a área foliar, se debe multiplicar por el área de la cápsula, quedando en unidades de $gr\ cm^{-2}\ seg^{-1}$.

La máxima sensibilidad del porómetro se obtiene cuando $P_2 = 1/2 P_1$. Para ello debe seleccionarse una resistencia de referencia que sea similar a la resistencia foliar, una resistencia de estas características permite detectar pequeños cambios en apertura estomática.

La resistencias utilizadas durante el período experimental fueron:

$$r_1 : 0.622875 \cdot 10^4 \text{ gr cm}^{-4} \text{ seg}^{-1}$$

$$r_2 : 0.070227 \cdot 10^4 \text{ gr cm}^{-4} \text{ seg}^{-1}$$

$$r_3 : 1.65816 \cdot 10^4 \text{ gr cm}^{-4} \text{ seg}^{-1}$$

El área (A) de la cápsula del porómetro fue de $7.06 \cdot 10^{-2} \text{ cm}^2$.

Para la porometría de difusión se utilizó un porómetro Li - Cor 60 equipado con una cápsula LI 20S (Lambda Instruments). La cápsula o cámara tiene un elemento sensible que exhibe una disminución de resistencia eléctrica a medida que el contenido de humedad aumenta (42).

Cuando la cámara se cierra sobre la hoja, la transpiración aumenta la humedad en el interior de la cámara. El aumento es rápido si los estomas están abiertos y lento si ellos están cerrados. Se usa un cronómetro para medir el tiempo necesario para un cambio de conductividad eléctrica predeterminado.

El porómetro se calibró después de cada lectura. La calibración consistió en seleccionar dos resistencias de un plato de calibración con resistencias conocidas, de manera

que el valor de resistencia de la hoja se obtuviere por interpolación. En algunos casos se obtuvo por extrapolación, suponiendo una relación lineal.

Ambos métodos se caracterizan por la rapidez del muestreo y el área foliar cubierta en una medición abarca cientos de estomas, asegurando valores representativos.

El modelo físico más simple del poro estomático es un cilindro, por lo tanto, la relación entre resistencia al flujo de masa y abertura estomática tiende a tener un comportamiento similar al descrito por la ecuación de Poiseuille: la resistencia al flujo es inversamente proporcional a la cuarta potencia del radio de abertura. Sin embargo esta aproximación cambia ligeramente en función del cierre parcial de estomas, debido a interacciones de paredes celulares. Así la resistencia al flujo de masa es inversamente proporcional a la tercera o cuarta potencia de su radio (38).

Por otra parte, la difusión de vapor de agua a través de los estomas se aproxima a la 1ra. Ley de Fick. Así la resistencia difusiva estomática es inversamente proporcional al área total del poro.

Las interacciones de paredes celulares a nivel de estomas, para un proceso de difusión son menos evidentes que para flujo de masa en condiciones de cierre parcial de estomas. Se han propuesto ecuaciones que relacionan abertura, flujo de masas y resistencias difusivas sólo como aproximaciones y no son precisas debido a la complejidad y variabilidad de la geometría y morfología del estoma. La porometría de flujo de masas, en teoría debería ser más sensible para detectar pequeños cambios en la resistencia que la porometría de difusión.

IV PRESENTACION Y DISCUSION DE RESULTADOS

Los resultados que se presentan a continuación consideran las condiciones en las cuales se desarrolló el experimento: parámetros de suelo; la cuantificación del estado hídrico de las plantas y problemas derivados en su estimación, un análisis de crecimiento, productos finales y su distribución; las principales implicancias ecológicas de las curvas presión-volumen y aspectos morfoanatómicos de A. repanda Phil. en su adaptación al déficit hídrico.

4.1 Condiciones ambientales

Las condiciones de invernadero se caracterizaron de acuerdo a los siguientes parámetros:

Temperatura. En el Cuadro 1 aparecen las temperaturas medias, máximas y mínimas medias, máximas y mínimas absolutas registradas con un termohigrógrafo. En el Apéndice B se adjuntan los valores diarios de temperatura máxima, mínima y media en el invernadero durante el período experimental.

Humedad relativa. En el Cuadro 2 aparecen las humedades relativas medias mensuales, máxima y mínima media y mínima

absoluta registradas en invernadero. En el Apéndice C se ad juntan los valores diarios de humedad relativa máxima, mínima y media en el invernadero.

CUADRO 1

Temperaturas de invernadero (°C)

| Mes | Media | Máxima media | Mínima media | Máxima absoluta | Mínima absoluta |
|---------|-------|--------------|--------------|-----------------|-----------------|
| Abril | 17.4 | 24.2 | 10.6 | 29.0 | 8.0 |
| Mayo | 14.5 | 19.7 | 9.2 | 29.0 | 6.0 |
| Junio | 14.6 | 19.5 | 9.8 | 29.0 | 6.0 |
| Julio | 13.9 | 20.0 | 7.7 | 27.0 | 2.0 |
| Agosto | 18.0 | 23.5 | 11.6 | 31.9 | 4.0 |
| Sept. | 15.8 | 24.9 | 6.6 | 33.8 | 3.0 |
| Octubre | 18.5 | 28.1 | 8.9 | 35.0 | 6.0 |
| Nov. | 21.0 | 31.3 | 10.6 | 40.0 | 6.0 |
| Dic. | 25.1 | 37.0 | 13.2 | 45.0 | 10.0 |

CUADRO 2

Humedad relativa de invernadero (%)

| Mes | Media | Máxima media | Mínima media | Máxima absoluta | Mínima absoluta |
|---------|-------|--------------|--------------|-----------------|-----------------|
| Abril | 59.5 | 86.0 | 33.0 | 90.0 | 21.0 |
| Mayo | 73.5 | 91.8 | 55.2 | 100.0 | 20.0 |
| Junio | 68.5 | 86.0 | 51.0 | 100.0 | 34.0 |
| Julio | 72.0 | 92.0 | 52.0 | 100.0 | 30.0 |
| Agosto | 66.9 | 89.3 | 44.4 | 100.0 | 30.0 |
| Sept. | 60.5 | 89.9 | 31.0 | 98.8 | 11.0 |
| Octubre | 59.4 | 90.4 | 28.2 | 96.5 | 10.0 |
| Nov. | 56.3 | 88.6 | 24.0 | 98.0 | 9.0 |
| Dic. | 50.2 | 84.0 | 16.3 | 93.0 | 4.0 |

Presión de vapor y déficit de saturación. En el Cuadro 3, aparecen las presiones de vapor y déficit de saturación promedio mensual.

CUADRO 3

Presión de vapor y déficit de saturación (mm Hg.)

| Mes | Temperatura media °C | H.R. media (%) | Presión de vapor (mm Hg) | Déficit de saturación (mm Hg) |
|---------|----------------------|----------------|--------------------------|-------------------------------|
| Abril | 17.4 | 59.5 | 8.82 | 6.09 |
| Mayo | 14.5 | 73.5 | 9.15 | 3.35 |
| Junio | 14.6 | 68.5 | 8.57 | 4.01 |
| Julio | 13.9 | 72.0 | 8.63 | 3.38 |
| Agosto | 18.0 | 66.9 | 10.28 | 5.23 |
| Sept. | 15.8 | 60.5 | 8.15 | 5.41 |
| Octubre | 18.5 | 59.4 | 9.37 | 6.82 |
| Nov. | 21.0 | 56.3 | 10.32 | 8.15 |
| Dic. | 25.1 | 50.2 | 11.63 | 11.65 |

Los resultados señalan un aumento gradual del déficit de saturación atmosférica, considerada como útil indicador de la demanda evaporativa atmosférica, presentando un valor máximo hacia el final del período experimental de 11.65 mm Hg lo cual coincide con las máximas temperaturas y los mínimos valores de humedad relativa ambiental.

Evapotranspiración potencial. La ETP, definida como la pérdida de agua al estado de vapor de una cubierta abundante y uniforme de vegetación en pleno crecimiento sin limitación de humedad en el suelo (16), fue calculada de acuerdo a la ecuación 19, con un valor de α igual a 0.57 para la condición de invernadero locales. Los valores de ETP diarios, se presentan en la Figura 1.

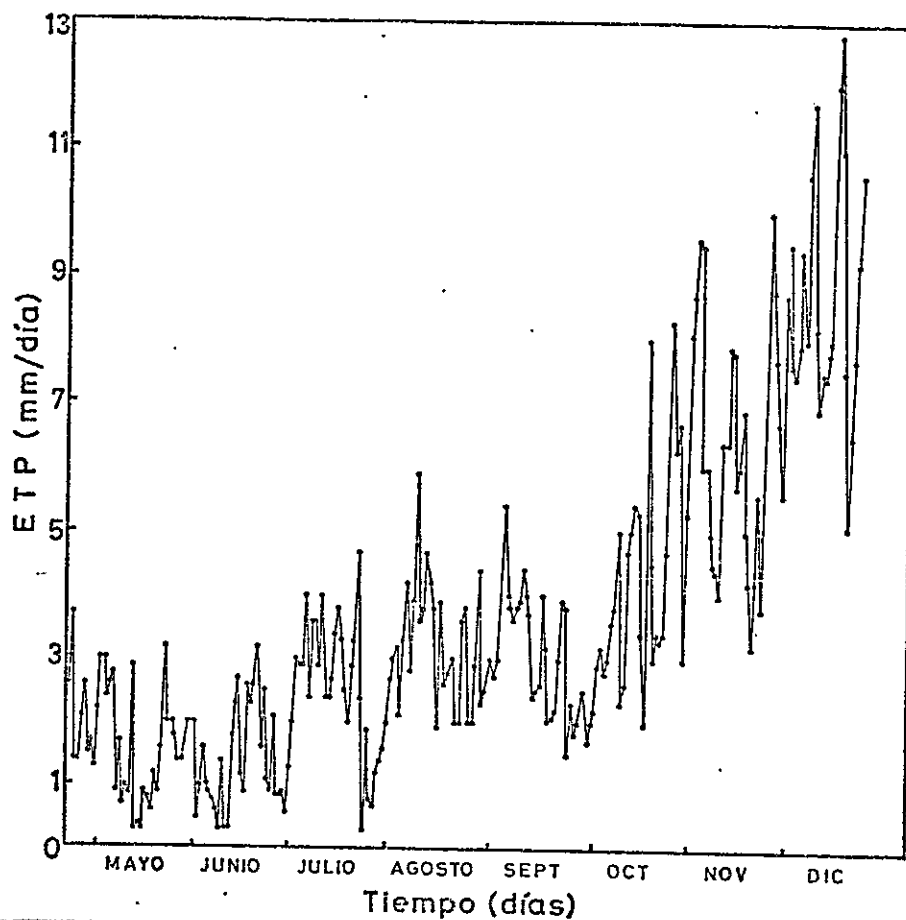


FIGURA 1. Evapotranspiración potencial en invernadero.

En la etapa inicial, los valores promedio de ETP fueron de = 2 mm/día (Mayo a Julio), observándose una tendencia gradual del aumento de la demanda evaporativa con valores máximos entre Octubre y Diciembre de = 9.0 mm/día.

La relación ETR/ETP (ETR, pérdidas por transpiración), refleja el grado de restricción de humedad a que están sometidas las plantas. Esta relación es función entre otros factores, de la resistencia de las plantas a perder agua, la que está representada principalmente por la resistencia estomática. La resistencia estomática es además, un elemento importante en la serie de resistencias al CO_2 . Este hecho hace que exista una estrecha relación entre la razón ETR/ETP, fotosíntesis y producción de materia seca. Debe considerarse además que tanto la ETP como la fotosíntesis son dos factores gobernados por la energía radiante proveniente del sol (16)

Características del suelo

Se determinó la curva característica de humedad del suelo utilizado en las macetas mediante el método de la olla a presión (Figura 2).

De la Figura 2, se dedujo un valor para capacidad de

campo 20.20%, suponiendo un potencial mátrico del agua del suelo de -0.3 bares. Como esta estimación es aproximada y variable entre -0.1 y -0.3 bares de acuerdo al suelo se determinó, además un valor a partir de suelo saturado que se dejó drenar por un período de 168 horas, asegurando continuidad hidráulica sobre el mismo suelo y evitando evaporación. El valor fue de 24% (Figura 3).

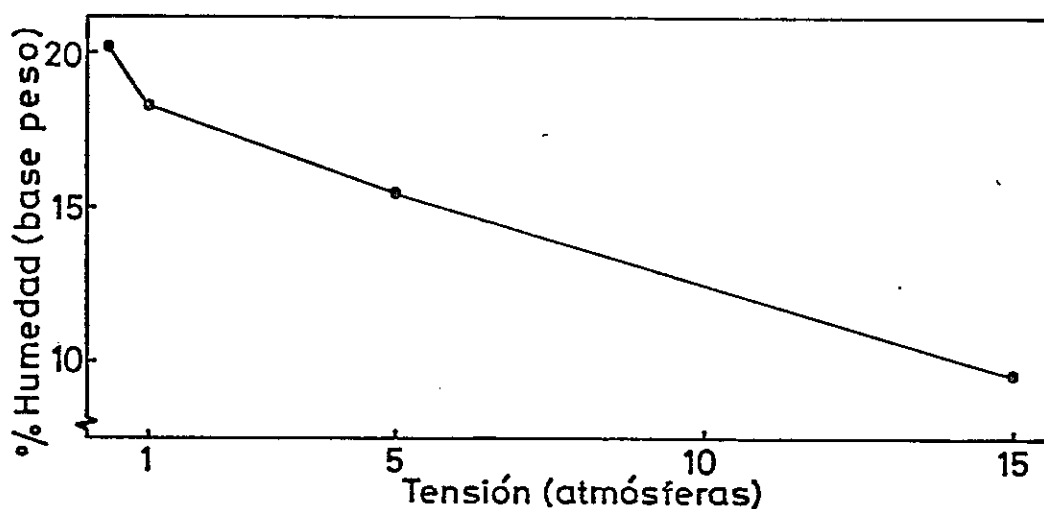


FIGURA 2. Curva característica de humedad del suelo.

Basado en estos datos se eligió un valor de 22% de humedad a Capacidad de Campo, adicionando agua para lograr

este porcentaje en cada oportunidad de riego, evitando así exceso de agua y problemas de aireación.

La textura se determinó por el método hidrómetro de Bouyoucus (15), separándose las siguientes fracciones:

Arena : 45.96 %

Limo : 28.46 %

Arcilla : 25.58 %

De acuerdo al triángulo textural (9), la textura del suelo corresponde a franco-arcillo-arenosa.

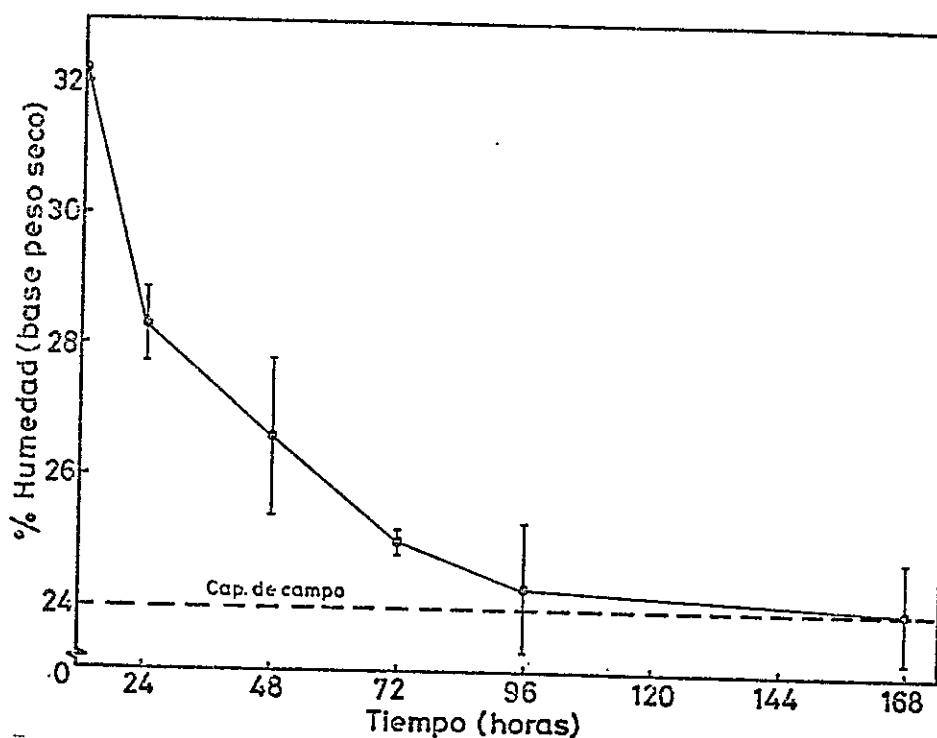


FIGURA 3. Porcentaje de humedad de suelo en función del tiempo de drenaje.

Al finalizar el período experimental el pH del suelo fue de 7.0 y la densidad aparente (Db) de 1.46 ± 0.02 gr/cm³ (n=4). Los valores de conductividad eléctrica del suelo fueron: a) suelo inicial: 0.5 ± 0.09 mmhos/cm a 25°C, b) suelo proveniente de tratamiento húmedo 0.49 ± 0.20 mmhos/cm a 25°C, y c) suelo proveniente de tratamiento seco 0.52 ± 0.20 mmhos/cm a 25°C.

El Cuadro 4, resume las características químicas del suelo analizado al finalizar el período experimental en muestras provenientes de ambos tratamientos.

CUADRO 4

Contenido de N, P, K, Na y Cl en el suelo

| Elemento | Tratamiento húmedo | Tratamiento seco |
|----------------------|--------------------|------------------|
| Materia orgánica (%) | 2.2 | 2.4 |
| Nitrógeno (ppm) | 5.0 | 5.0 |
| Fósforo (ppm) | 23.0 | 18.0 |
| Potasio (ppm) | 250.0 | 203.0 |
| Sodio (meq/l) | 26.0 | 27.5 |
| Cloruros (meq/l) | 11.1 | 14.5 |

Los valores de pH, conductividad eléctrica, porcentaje de materia orgánica y contenido de P, K, Na y Cl, no presentan variaciones importantes y, de acuerdo a la interpretación en uso (5) no presentan problemas de salinidad, deficiencias de potasio ni limitaciones debida al pH. Sin embargo, los resultados señalan una deficiencia de Nitrógeno, ya que con menos de 20 ppm la disponibilidad para la planta es baja (5).

4.2 Estado hídrico de las plantas

El potencial hídrico de A. repanda, fue evaluado por psicrometría de termocuplas y bomba a presión. A nivel foliar se usó el psicrómetro de termocuplas; la bomba a presión se usó en ramillas terminales.

En equilibrio, el estado energético del agua puede ser descrito como la suma algebraica de sus componentes, de acuerdo a la ecuación 9: $\bar{\Psi} = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m$. En que generalmente el Ψ_m es despreciable. En una determinación de Ψ_m , realizada por Acevedo (comunicación personal) Figura 4, en ramillas terminales de A. repanda, demostró que su valor es despreciable, haciéndose significativo a CRA menores del 35%.

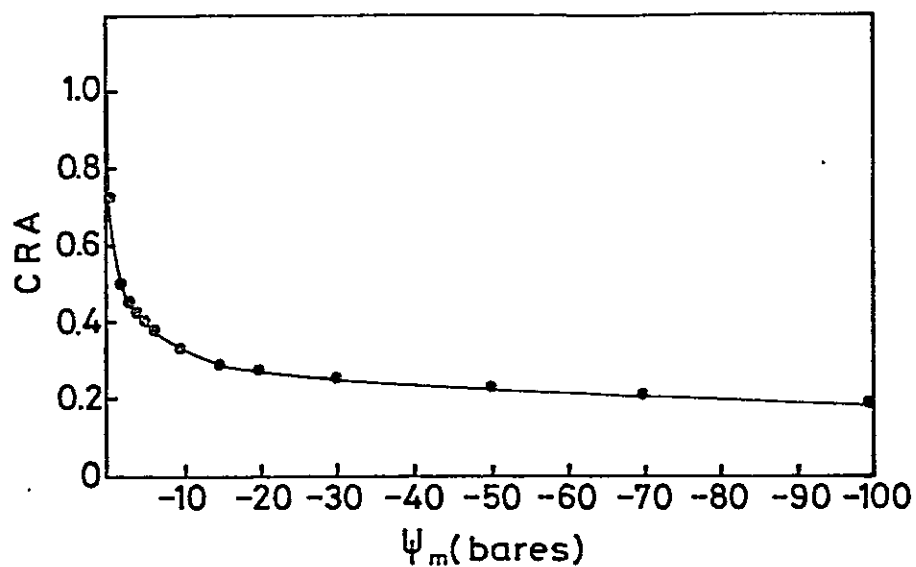


FIGURA 4. Potencial matricial en ramillas terminales de A. repanda Phil.

Así, los componentes del potencial total se reducen a:
 $\bar{\Psi} = \Psi_s + \Psi_p$, señalados en la ecuación 33, para CRA superiores a este valor.

La mayoría de las especies del Género Atriplex son halófitas, es decir, son capaces de sobrevivir a altas concentraciones externas de electrolitos, adaptándose a estas condiciones acumulando sales en sus tejidos y algunas como

A. hastata, al parecer, eliminando sales (33). Morfológicamente se caracterizan por presentar tricomas sobre sus epidermis foliares y éstos aparentemente tienen la función de acumular sales. La presencia de sales, que según Osmond (60) corresponderían a sales de NaCl, alteraría los valores de potencial ($\bar{\Psi}$) medidos por psicrometría, siempre y cuando estas sales no estén en equilibrio hídrico con el agua del mesófilo.

En el Cuadro 5 se presentan valores de $\bar{\Psi}$ y Ψ_s obtenidos con psicrometría de termocuplas a diferentes tiempos.

En general, Ψ_s fue más alto que $\bar{\Psi}$ y esto ocurrió en ambos tratamientos. Al aplicar la ecuación 33, resultan valores de Ψ_p negativos. Numerosos trabajos se han referido a la posibilidad de desarrollo de turgores negativos en las células (82, 60) y son coincidentes en concluir que es muy poco probable que esto suceda. Cuando se han obtenido turgores negativos, diversos autores (84, 82, 87) han argumentado que la dilución que ejercería el agua apoplástica sobre el volumen osmótico haría subir el valor de Ψ_s , suponiendo que la concentración de solutos a nivel apoplástico es despreciable.

CUADRO 5

Potencial hídrico total y potencial de solutos a nivel foliar en A. repanda (bares). (n=12).

| Fecha | Riego a $\Psi_m = -0.6$ bares | | Riego a $\Psi_m = -35$ bares | |
|------------|-------------------------------|--------------------------|------------------------------|--------------------------|
| | $\bar{\Psi} \pm S_{\bar{x}}$ | $\Psi_s \pm S_{\bar{x}}$ | $\bar{\Psi} \pm S_{\bar{x}}$ | $\Psi_s \pm S_{\bar{x}}$ |
| 19-20 V | -25.6 ± 0.5 | -28.6 ± 0.6 | -30.4 ± 1.7 | -29.3 ± 1.8 |
| 19-20 VI | -32.4 ± 0.7 | -35.6 ± 0.5 | -32.5 ± 1.4 | -31.2 ± 1.4 |
| 24-25 VII | -31.7 ± 1.0 | -31.3 ± 0.8 | -34.3 ± 0.7 | -34.6 ± 0.5 |
| 5-6 VIII | -32.5 ± 1.3 | -27.5 ± 1.2 | -34.9 ± 2.1 | -31.8 ± 2.5 |
| 21-22 VIII | -31.4 ± 0.8 | -28.8 ± 1.4 | -36.0 ± 1.1 | -33.5 ± 2.3 |
| 8-9 IX | -35.8 ± 1.7 | -30.6 ± 1.8 | -46.0 ± 2.6 | -41.5 ± 3.0 |
| 1-2 X | -40.8 ± 0.8 | -33.5 ± 2.3 | -45.4 ± 1.6 | -37.8 ± 2.0 |
| 30-31 X | -42.2 ± 0.5 | -41.5 ± 0.6 | -47.1 ± 2.4 | -45.2 ± 2.0 |

Habiendo constatado una posible presencia de sales sobre la epidermis. Se analizó la posibilidad que la psicrometría de termocuplas estuviese subestimando el valor real de potencial total, $\bar{\Psi}$.

Experimentalmente se procedió a lavar la superficie de las hojas para disolver las sales presentes y a determinar

el valor de potencial total por psicrometría y mediante bomba a presión.

Ensayo 1. Efecto del lavado de hojas en $\bar{\Psi}$ y Ψ_s .

El objetivo de este ensayo fue eliminar mediante lavado las sales de la capa vesicular, lográndose una solubilización a nivel de las superficies foliares. Los valores de Ψ fueron más altos que los de Ψ_s en el caso de las hojas lavadas por lo que el Ψ_p fue un valor positivo de alrededor de 4 bares. Las hojas no lavadas, presentaron valores de turgor negativos (Cuadro 6).

CUADRO 6

Efecto del lavado de hojas en el potencial total y de solutos (n=12).

| Condición | $\bar{\Psi} \pm S_{\bar{x}}$ (bares) | $\Psi_s \pm S_{\bar{x}}$ (bares) |
|------------------|--------------------------------------|----------------------------------|
| Hojas lavadas | -27.4 \pm 0.8 | -31.8 \pm 2.5 |
| Hojas no lavadas | -43.3 \pm 2.1 | -32.8 \pm 1.9 |

En otro experimento, se procedió al lavado de hojas de manera similar al ensayo anterior y además se maceró el tejido con la ayuda de un mortero y rápidamente colocado en la cámara psicrométrica, (Cuadro 7), con el objeto de detectar el efecto de las sales epidermales en Ψ_s .

CUADRO 7

Valores de potencial de solutos en tejidos macerado (n=12)

| Condición | $\Psi_s \pm S_{\bar{x}}$ (bares) |
|------------------|----------------------------------|
| Hojas lavadas | -29.8 \pm 0.8 |
| Hojas no lavadas | -31.0 \pm 1.7 |

El lavado de hojas no afectó significativamente el valor de Ψ_s como se demuestra en los Cuadros 6 y 7.

Ensayo 2. Potencial hídrico medido por psicrometría y bomba a presión.

Este ensayo consistió en la estimación del $\bar{\Psi}$ y Ψ_s

por técnica isopiéstica y bomba a presión, en muestras foliares lavadas y no lavadas. Para ello se procedió a lavar las epidermis foliares de manera similar a las experiencias anteriores y al día siguiente se midió $\bar{\Psi}$ y Ψ_s por psicrometría de acuerdo al procedimiento ya descrito. Con bomba a presión se determinó $\bar{\Psi}$, utilizando ramillas terminales. Los resultados se presentan en el Cuadro 8.

Los resultados permiten confirmar el efecto del lavado, que se traduce en un aumento significativo en el valor del $\bar{\Psi}$, de -44.1 a -23,3 bares con el método psicrométrico.

CUADRO 8

Potencial total y potencial de solutos por psicrometría y bomba a presión. (n=12)

| Condición | $\bar{\Psi} \pm S_{\bar{x}}$ (bares) | $\Psi_s \pm S_{\bar{x}}$ (bares) |
|-----------------------------|--------------------------------------|----------------------------------|
| Mét. psicrométrico | | |
| Hojas lavadas | -23.2 \pm 1.4 | -27.9 \pm 1.2 |
| Hojas no lavadas | -44.1 \pm 2.5 | -33.4 \pm 3.8 |
| Mét. bomba a presión | | |
| Hojas lavadas | -26.2 \pm 0.4 | |
| Hojas no lavadas | -28.0 \pm 2.4 | |

Los valores de $\bar{\Psi}$ obtenidos con bomba a presión no se ven afectados por el efecto del lavado, lo cual estaría indicando que la presencia de sales sobre la epidermis no altera los valores de Ψ_s (Cuadro 8). Además, los valores señalan que la bomba a presión sería un buen estimador del $\bar{\Psi}$ sin tener que recurrir al lavado. Es aparente que no hay equilibrio hídrico entre la superficie de la hoja y el mesófilo, lo que estaría indicando un grado de compartimentalización del agua con respecto a las sales en las superficies epidermales.

Ensayo 3. Determinación del potencial de solutos del agua apoplástica y simplástica.

El objetivo de este ensayo fue conocer el potencial de solutos del agua apoplástica y simplástica. (Cuadro 9).

CUADRO 9

Potencial de solutos del agua apoplástica y simplástica (n=12)

| Apoplasto $\Psi_s \pm S_{\bar{x}}$ (bares) | Simplasto $\Psi_s \pm S_{\bar{x}}$ (bares) |
|---|---|
| -5.1 \pm 0.3 | -30.6 \pm 0.4 |
| -3.9 \pm 1.1 | -29.3 \pm 0.6 |

Generalmente se supone que los valores de Ψ_s del agua apoplástica son despreciables por su magnitud y no se considera en el valor de $\bar{\Psi}$ medido por la bomba a presión. Los resultados indican lo contrario, ya que en A. repanda su valor fue de aproximadamente -4.5 bares. Por lo tanto, los valores obtenidos con bomba a presión sobrestiman, por este concepto el valor de $\bar{\Psi}$ en 4.5 bares.

Boyer (19), afirma que una de las principales fuentes de error en las mediciones de Ψ_s , es causada por el efecto de dilución de la fracción apoplástica sobre la simplástica, señalando que el agua en los conductos xilemáticos es considerablemente más diluída que el agua celular,

por lo tanto, al destruirse las membranas celulares y mezclarse los volúmenes apoplástico y simplástico, resultaría un Ψ_s más alto. Tyree (81), afirma que este efecto de dilución probablemente explique los Ψ_p negativos. Este efecto se consideró como una constante en el presente trabajo, ya que la medición del valor de Ψ_s , consideró el congelamiento y descongelamiento de las muestras foliares.

Los valores de Ψ_s del exudado total, fueron similares a aquellos obtenidos en los ensayos anteriores, lo que circunscribe el problema a la estimación de $\bar{\Psi}$.

Ensayo 4. Estimación del potencial total y de solutos en experiencias simultáneas con uso de psicrometría y bomba a presión.

El objetivo de este ensayo fue verificar lo encontrado trabajando con el mismo tejido y definir una metodología para la determinación de $\bar{\Psi}$, Ψ_s , considerando el efecto de los solutos sobre la epidermis y el Ψ_s del jugo xilemático (Cuadro 10).

Los resultados se presentan en el Cuadro 10.

altera en forma significativa el valor de Ψ_s .

Con la información obtenida es posible deducir los valores de los diferentes componentes del potencial total:

$$\bar{\Psi} = \Psi_s + \Psi_p$$

$$-17.9 = -24.8 + \Psi_p$$

$$-17.9 = -24.8 + 6.9$$

Los resultados permiten concluir que es altamente probable que no existan turgores negativos en A. repanda y que la presencia de sales en su superficie foliar disminuyen en un 20 a 30% los valores de $\bar{\Psi}$ determinados por psicrometría. Es posible que la psicrometría como método de evaluación del potencial total, tenga difícil aplicación en ciertas especies con adaptaciones xeromórficas, que en A. repanda se traducen en la formación de vesículas, que cumplen la función de excreción de sales.

Basado en los resultados, se adoptó el uso de la bomba a presión para la medición de $\bar{\Psi}$ el que se corrigió por el Ψ_s del xilema y se usó psicrometría de termocuplas para Ψ_s .

4.2.1 Parámetros hídricos

Los resultados de esta sección se han separado en fase de acondicionamiento (Abril a Noviembre de 1980), (227 días) y de post-condicionamiento Diciembre 1980 - Enero 1981 (48 días). La identificación de los tratamientos fue tratamiento húmedo o plantas no acondicionadas (Riego a Ψ_m suelo ≈ -0.6 bares) y tratamiento seco o plantas acondicionadas (Riego a Ψ_m suelo ≈ -35 bares).

Fase de acondicionamiento

4.2.1.1 Potencial hídrico, resistencia foliar, PAR y transpiración en *A. repanda*. La Figura 5, presenta una evolución diaria típica de potencial total de ramillas (bomba a presión), radiación fotosintéticamente activa (PAR) y resistencia foliar (flujo de masa). Las curvas se obtuvieron a los 21 días del trasplante, previo a la diferenciación de tratamientos hídricos, es decir, todas las plantas se regaban a -0.6 bares de potencial mátrico del agua del suelo.

La evolución estacional del potencial total y sus componentes, deducidos de la información psicrométrica y bomba a presión medidos a las 8 AM, se observan en

las figuras 6 y 7.

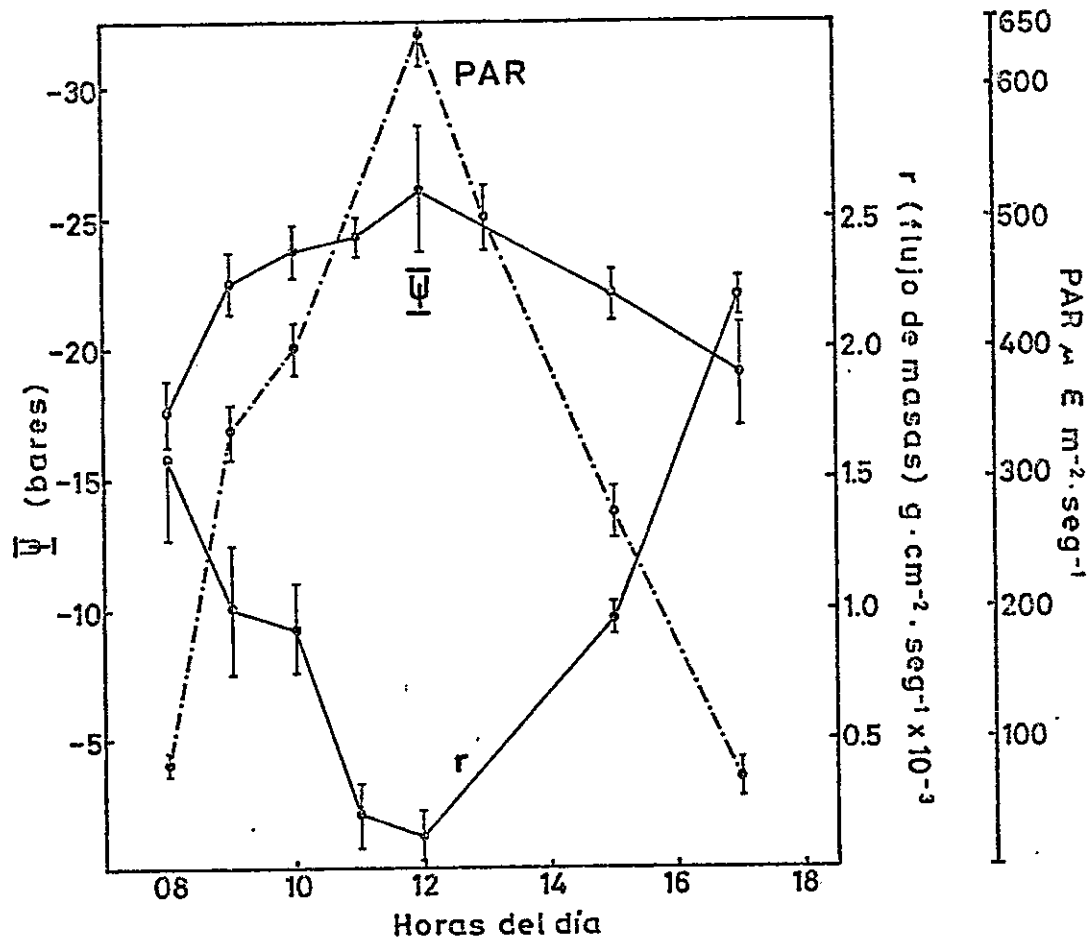


FIGURA 5. Fluctuación del potencial hídrico, resistencia al flujo de masas y energía fotosintéticamente activa (PAR).

El potencial de solutos foliar mostró tendencias similares a las variaciones del $\bar{\Psi}$, con fluctuaciones más pronunciadas en las plantas sometidas a déficit; así, a pesar de la disminución del potencial total, el turgor fue mantenido y aumentado hacia el final del período de acondicionamiento,

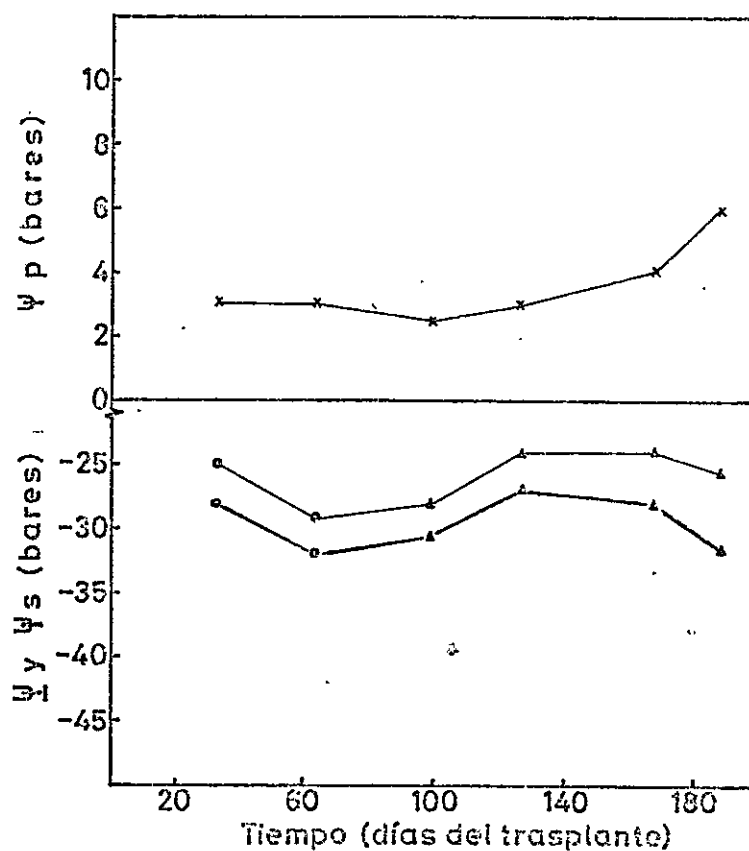


FIGURA 6. Variación estacional del potencial total y sus componentes en plantas del tratamiento húmedo.

a través del correspondiente cambio en Ψ_s , alcanzando hasta 7 bares de Ψ_p . El comportamiento de los componentes del potencial total, señalan una clara mantención del turgor en plantas sometidas a déficit. Las variaciones en el Ψ_s , a través del período de acondicionamiento, permiten a la planta mantener un potencial de presión positivo.

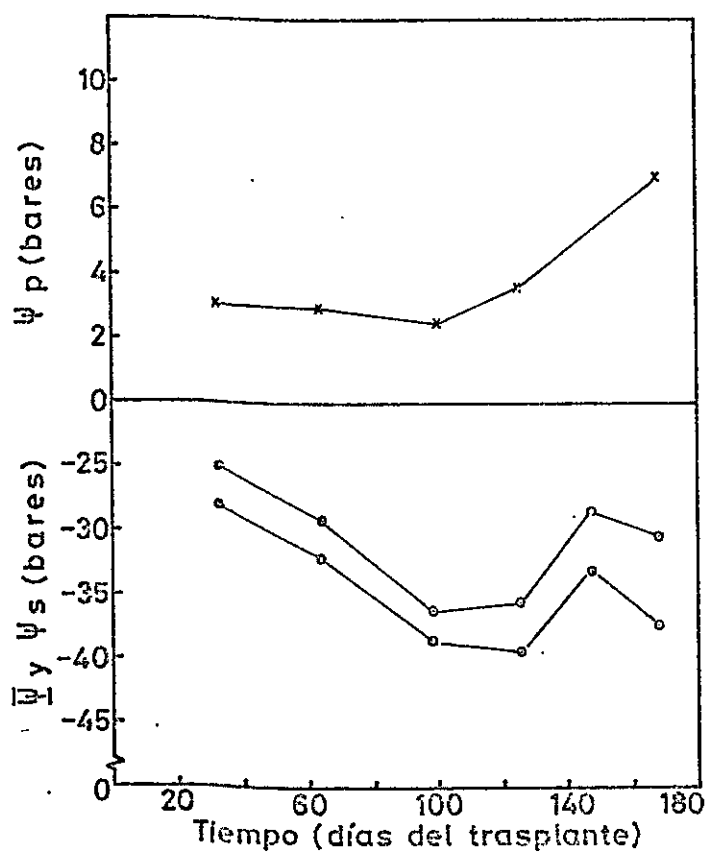


FIGURA 7. Variación estacional del potencial total y sus componentes en plantas del tratamiento seco.

Los estomas responden a los cambios del $\bar{\Psi}$ en las hojas y directa o indirectamente, a las variaciones de los factores ambientales que afectan la tasa transpiratoria. Para comparar la respuesta estomática al efecto de los tratamientos, se evaluó en ciclos diarios las fluctuaciones de la abertura estomática.

En la Figura 8, se observan las variaciones de la resistencia foliar, medida con porómetro de flujo de masas durante el período de acondicionamiento. Durante esta etapa los valores diarios de resistencia, sin diferenciar tratamientos, fueron de 1.7 y 0.35 gr de H₂O cm⁻² seg⁻¹ x 10³ (Fig. a). Al diferenciar los tratamientos (Fig. b), el déficit hídrico afectó la abertura estomática, por lo tanto, se registró una mayor resistencia en las plantas del tratamiento seco. El valor promedio diario fue de 2.56 y 3.42 gr cm⁻² seg⁻¹ para tratamiento húmedo y seco respectivamente. En general, las resistencias fueron mayores en plantas sometidas a déficit que aquellas sometidas a riego continuo (Figuras c, d y e). Valores comparables a los obtenidos por Hsiao (37) en Vicia faba y Tobacco sp. entre 1584 y 39810 gr cm⁻² seg⁻¹ (generalmente expresados en términos logarítmicos).

La resistencia al flujo de masas, responde a las

variaciones de los factores ambientales. Con radiación fotosintéticamente activa existe una relación lineal positiva con un $r^2 : 0.94$. La condición de déficit afecta a los estomas condicionando la resistencia a la transpiración. El cierre estomático, es la causa principal en el aumento de la resistencia a la pérdida de agua por transpiración a medida que se desarrolla el déficit. Según Hsiao (37), el aumento de la resistencia estomática no causa una disminución proporcional en la tasa transpiratoria, debido a que disminuye la disipación del calor de vaporización y por consecuencia, sube la temperatura foliar aumentando la concentración de vapor de agua en el interior de la hoja. El análisis de regresión entre ambas variables, es decir, transpiración y resistencia foliar evaluadas simultáneamente, señalaban $r^2 : 0.92$.

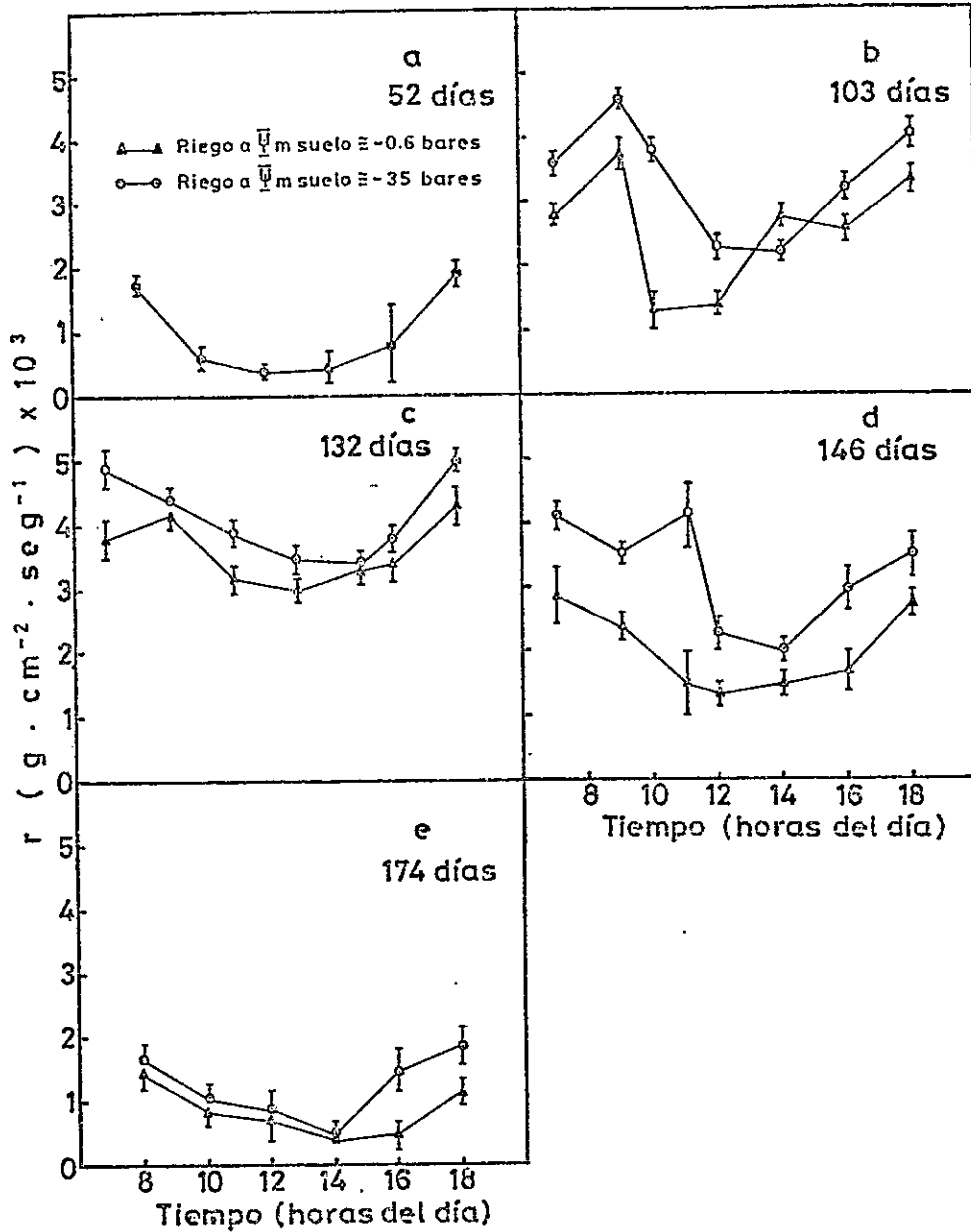


FIGURA 8. Variación diaria de la resistencia al flujo de masas a diversas horas del día en A. repanda. (n=4).

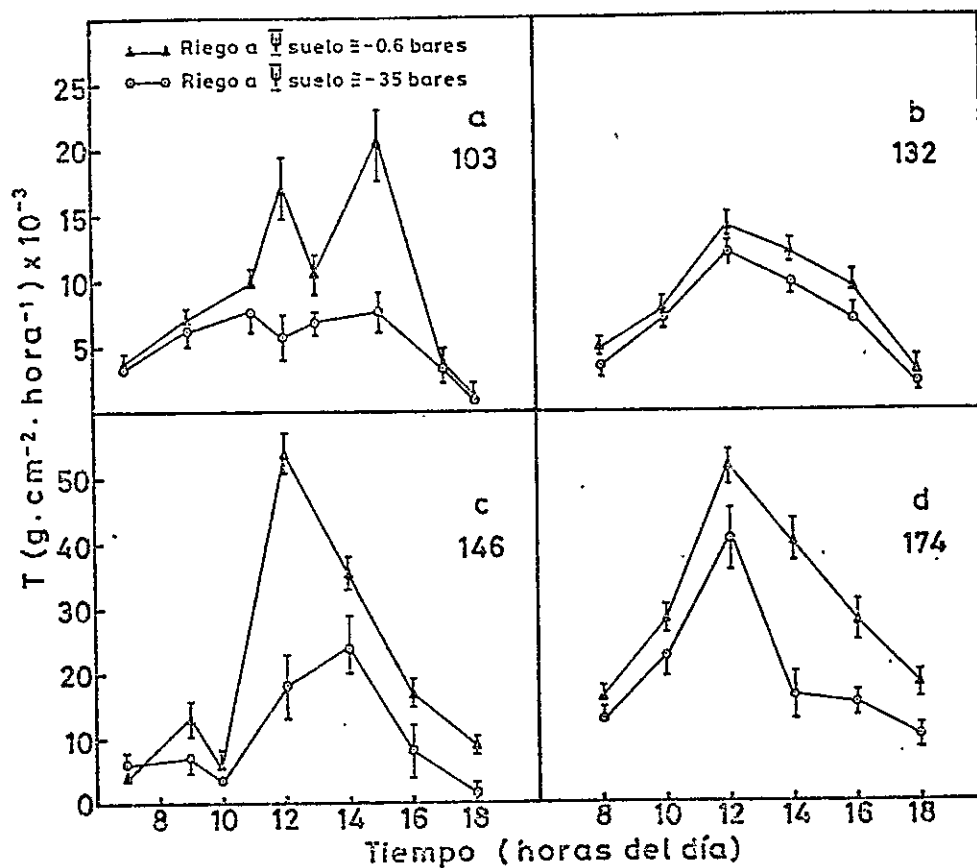


FIGURA 9. Fluctuación diaria de transpiración en A. repanda. (n=4)

La Figura 9 muestra los valores de transpiración obtenidos por el método de la pesada rápida, éste evalúa la tasa transpiratoria instantánea.

A los 103 días (Figura 9 a), diferenciados los tratamientos, las tasas transpiratorias alcanzaron un valor máximo de 20×10^{-3} y 7.5×10^{-3} gr de H_2O cm^{-2} hora $^{-1}$ para tratamiento húmedo y seco respectivamente. A los 132 días (Figura 9 b), los valores integrados de transpiración diaria fueron de 0.107 gr cm^{-2} día $^{-1}$ y de 0.086 gr cm^{-2} día $^{-1}$, para tratamientos húmedo y seco respectivamente. Posteriormente la tasa aumenta en relación al aumento de la demanda evaporativa atmosférica, registrándose un aumento de la transpiración diaria hasta de un 53% más alta en plantas del tratamiento húmedo. (Figura 9 d).

Estas tasas son comparables a las informadas por Slatyer (71) para Atriplex spongiosa, con valores diarios que fluctuaron entre 22.5 a 24.5×10^{-3} gr cm^{-1} hora $^{-1}$. La magnitud de la transpiración para especies C3 es considerablemente más alta, Nobel (55), señala tasas de 83.5 y 34.2×10^{-3} gr cm^{-2} hora $^{-1}$ para Encelia farinosa e Hyptis emoryi respectivamente. De manera similar, los valores informados por Pereira y Kozlowski (62), en Eucaliptus globulus y E. camaldulensis superan hasta en un 60% las tasas registradas en A. repanda.

En general, la transpiración respondió estrechamente al flujo de radiación. El análisis de regresión de

transpiración y PAR en el tratamiento húmedo tuvo un r^2 de 0.96 en tanto para el tratamiento seco fue de 0.75. Las tasas de transpiración aumentan en respuesta al incremento de radiación (PAR) y es posible atribuir hasta un 96% y 75% de su variación a la energía fotosintéticamente activa. El menor r^2 para el tratamiento seco, se debió probablemente a la acción del déficit hídrico sobre la abertura estomática.

El máximo al mediodía, diferente para ambos tratamientos, refleja disponibilidad hídrica y la transpiración estaría restringida en el caso del tratamiento seco por la cantidad de agua en el suelo.

Simultáneamente a la evaluación de potenciales, resistencia y transpiración, se siguió el curso diario de la energía fotosintéticamente activa. Las primeras mediciones (Mayo 1980), reflejan alta energía, la que posteriormente disminuye a $5.6 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para aumentar hasta un máximo en Noviembre de $42.3 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Figura 10).

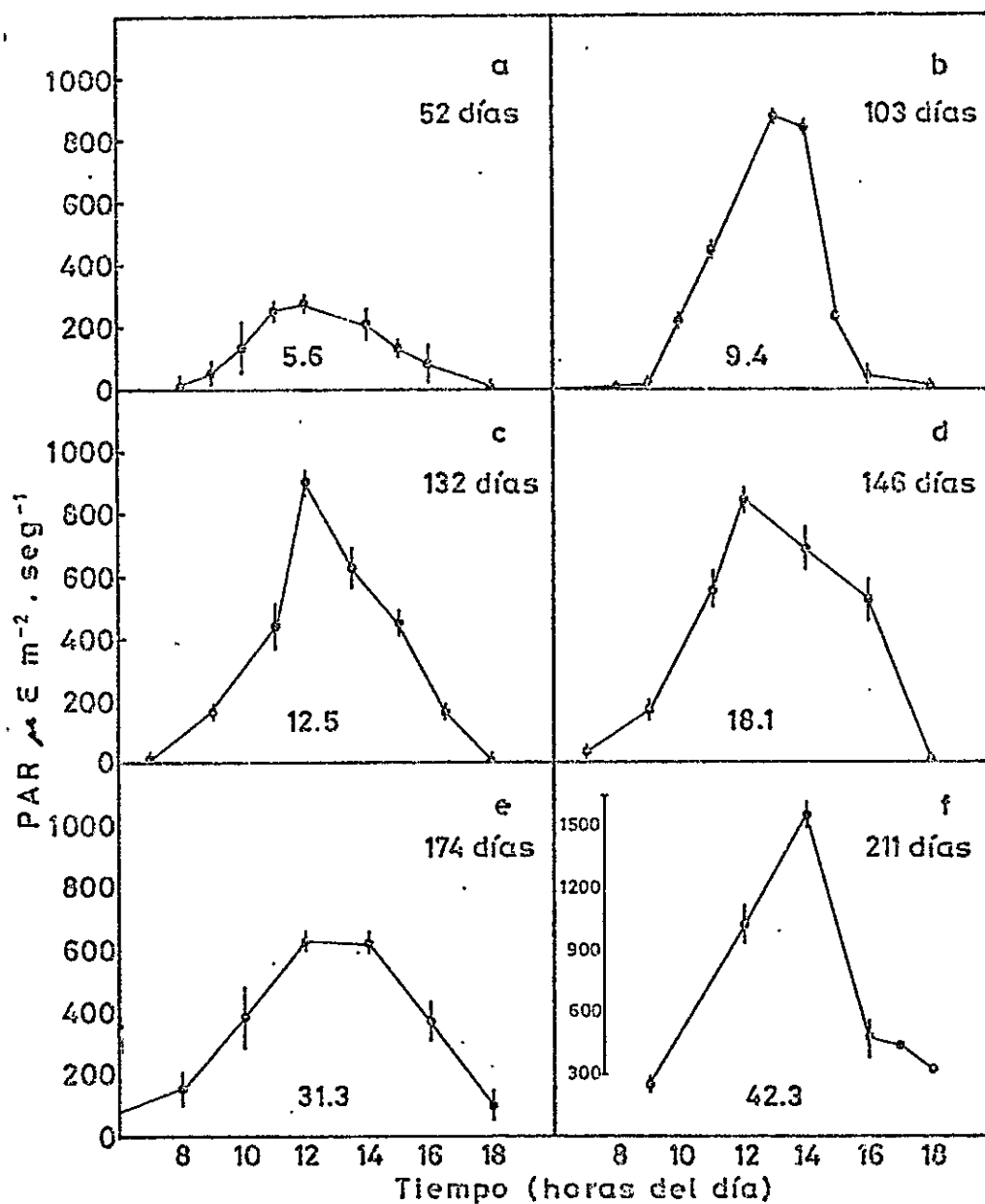


FIGURA 10. Energía fotosintéticamente activa (PAR) a diversas horas del día y en función del tiempo de medición. Los números bajo la curva corresponden el valor integrado en $E m^{-2} día^{-1}$.

4.3 Transpiración, crecimiento y productividad

En la Figura 11, se aprecia una evaluación de la transpiración acumulada medida con el método del fitómetro y representa los gramos de agua transpirados por cm^2 de AF durante el período experimental. Para el caso de las plantas del tratamiento húmedo alcanzó un valor de $16.65 \text{ gr cm}^{-2} \text{ AF}$, que multiplicado por el área total desarrollada informa del volumen de agua transpirada en el período experimental, siendo éste de 6044 gramos de agua. Para plantas del tratamiento seco el valor acumulado fue de $14.65 \text{ gr cm}^{-2} \text{ AF}$ y de 4541 gramos de agua transpiradas. Por lo tanto, la restricción hídrica significó una disminución en la tasa transpiratoria del orden de 14% en las plantas sometidas a déficit.

Las tasas transpiratorias evaluadas por el método del fitómetro proporcionaron valores entre 0.031 y $0.506 \text{ gr cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Los valores máximos reportados por Palmer y Col. (61), para Atriplex nummularia y Gossypium hirsutum, creciendo en lisímetros fueron de 0.8 y de $1.2 \text{ gr cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ respectivamente, valores que superan en aproximadamente un 40% y 100% del valor máximo registrado para A. repanda, debido probablemente a la evaporación directa desde el lisímetro.

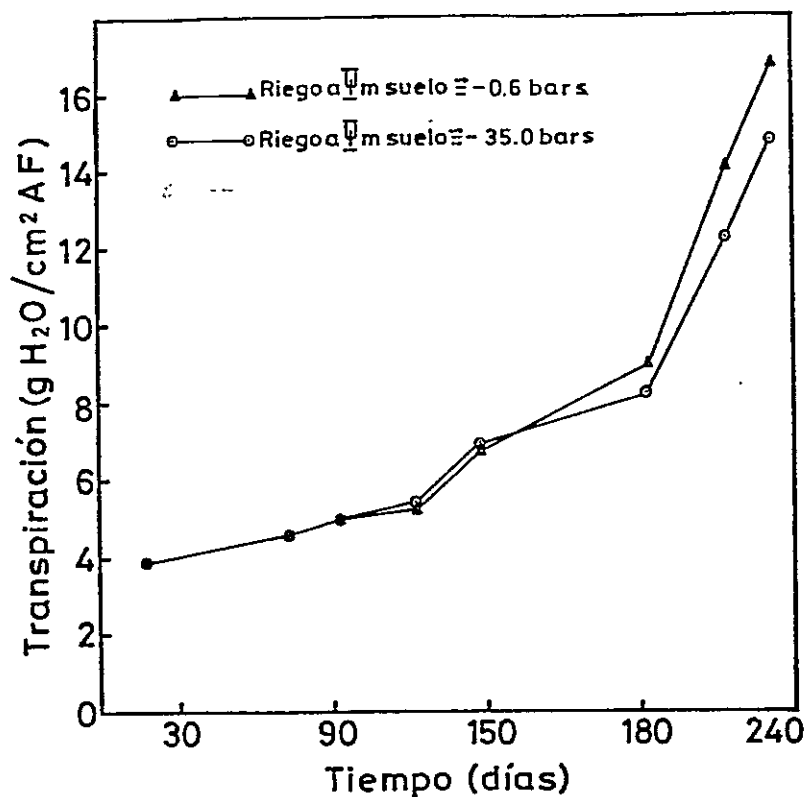


FIGURA 11. Transpiración acumulada en función del tiempo.

Las tasas diarias de transpiración estimadas por este método sigue en estrecha relación con la fluctuación diaria de la ETP, el coeficiente de determinación fue de 0.96 para la condición de invernadero. El coeficiente del cultivo razón ETR/ETP, fue de 0.7 para todo el período experimental considerando un valor promedio de transpiración para ambos tratamientos y representa sólo el crecimiento

vegetativo. La relación ETR/ETP, en el caso del tratamiento seco tuvo valores cercanos a 0.4, disminuyendo progresivamente a partir del mes de Septiembre (Figura 1).

Se compararon las tasas transpiratorias medidas por el método del fitómetro y de la pesada rápida, a través de un análisis de regresión obteniendo un ajuste lineal con r^2 de 0.97 (Figura 12).

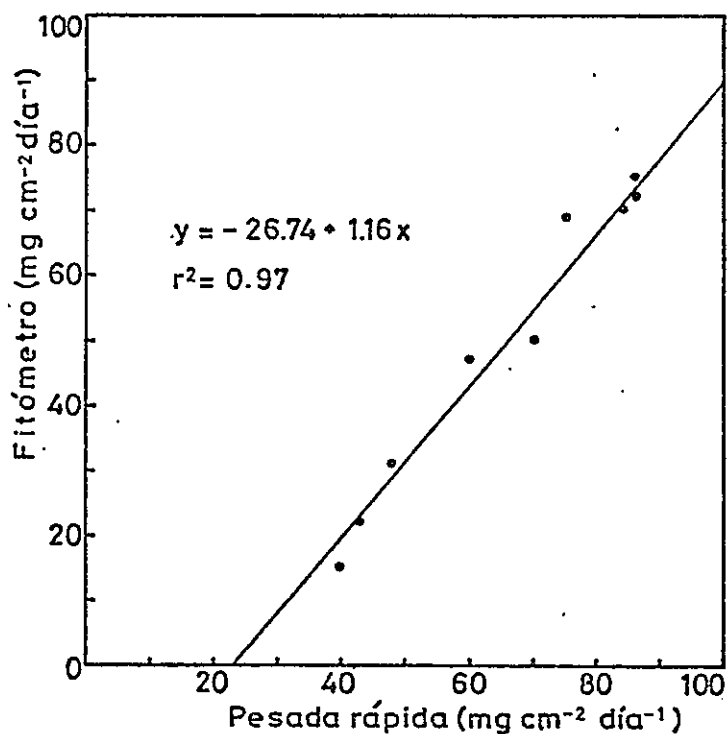


FIGURA 12. Transpiración por el método del fitómetro en función del método de pesada rápida.

De acuerdo a la Figura 12, el método de la pesada rápida sobrestima la transpiración en aproximadamente un 26%.

Una de las principales objeciones al método de la pesada rápida, es el efecto de corte de los vasos del xilema de la ramilla o pecíolo foliar, que provoca la denominada "apertura temporaria" (28). Esta apertura temporal, puede ocurrir dentro de los primeros minutos después del corte, debido a la pérdida de tensión de la columna de agua en el xilema, lo cual conduce a una más rápida deturgescencia de las células epidérmicas que de las células de guarda que aumenta el turgor, por lo tanto, una mayor apertura estomática aumentando la transpiración.

Los parámetros utilizados para evaluar el crecimiento y la productividad en A. repanda, fueron: altura, diámetro, materia seca total, distribución de asimilados, tasa de asimilación neta y tasa de crecimiento relativo.

Las plantas del tratamiento húmedo alcanzaron una altura de 67 ± 3.2 cm y las del tratamiento seco 55 ± 3.1 cm, es decir, las plantas sin restricción hídrica crecieron un 18% más que aquellas sometidas a déficit (Figura 13).

En la primera fase hasta los 90 días después del

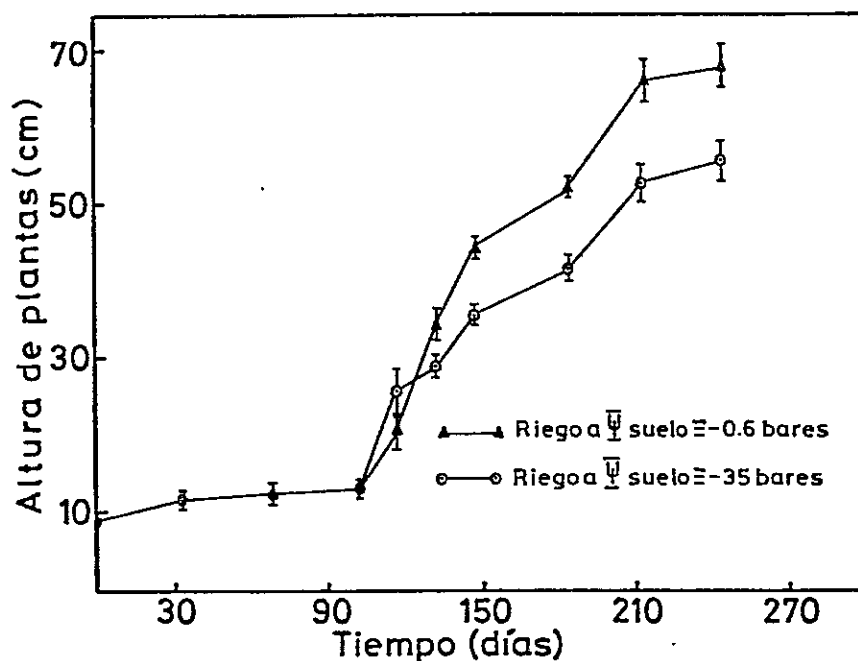


FIGURA 13. Crecimiento en longitud de A. repanda.

trasplante, sin diferenciar tratamientos, el crecimiento fue muy lento controlado especialmente por factores ambientales de luz y temperatura. El crecimiento de los ápices generalmente se ve limitado o interrumpido por bajas temperaturas y esto se observó en la etapa inicial, en que la temperatura promedio varió entre 17 y 13°C en la época más fría con mínima de hasta 2°C. Otro factor

estrechamente relacionado a la temperatura es la radiación, medida como PAR, que también disminuyó significativamente desde 11 a $2 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ influyendo en el crecimiento de las plantas de Atriplex.. Posteriormente se aprecia una fase exponencial de crecimiento, seguida de una disminución de la tasa. En condiciones de invernadero las plantas tienden a un sobrecrecimiento en longitud, en respuesta al aumento de la luz, el PAR integrado hacia el final del período experimental alcanzó a $64.76 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y la temperatura media a 25.1°C . La fase exponencial de crecimiento ocurre en ambos tratamientos y está regulada aparentemente por los factores ambientales.

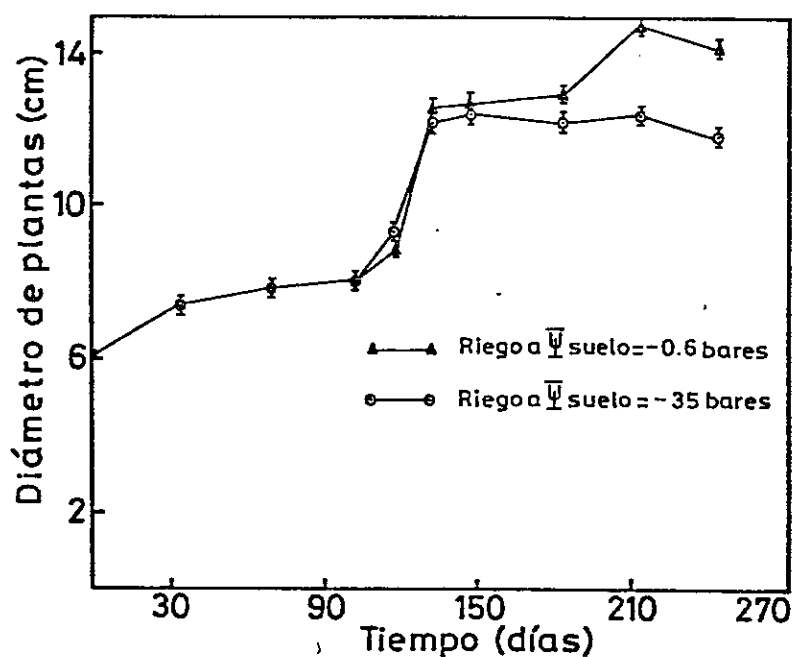


FIGURA 14. Crecimiento en diámetro de A. repanda.

El crecimiento en diámetro tuvo un comportamiento similar (Figura 14) al de longitud, alcanzando las plantas del tratamiento húmedo un diámetro promedio de 14 ± 0.2 cm y las del tratamiento seco 11.8 ± 0.2 cm, es decir, un 18% de mayor crecimiento en plantas sin restricción hídrica.

En condiciones de campo, después de 2 años de crecimiento las plantas de A. repanda, alcanzan alturas similares a las registradas en invernadero en un período de 250 días, pero su crecimiento en diámetro llega a valores de 53.4 ± 3.0 cm. (Azócar P., datos no publicados).

El desarrollo del área foliar fue superior en el tratamiento húmedo que en las plantas del tratamiento seco, siendo el AF promedio final de 416 ± 12.2 cm² y de 279 ± 10.8 cm² respectivamente (Figura 15).

Estos resultados concuerdan con lo informado por numerosos autores (45, 30), que sostienen que las plantas regadas frecuentemente presentan un desarrollo foliar más abundante, esto se debería a que cualquier déficit hídrico, afecta directamente el crecimiento de las hojas y tallos, porque la elongación celular es muy sensible a

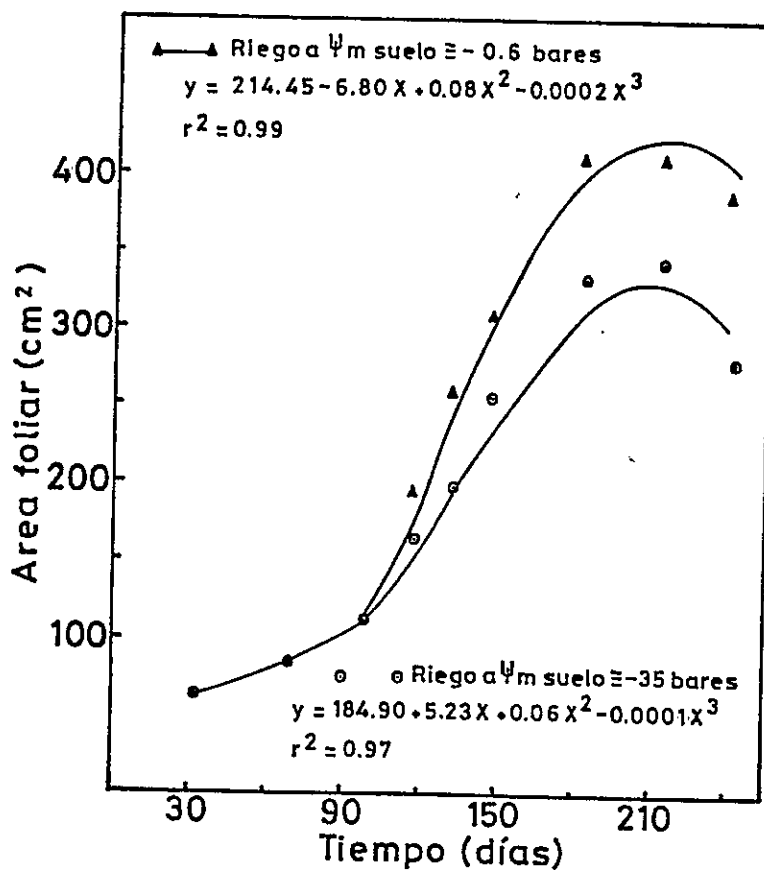


FIGURA 15. Desarrollo del área foliar en función del tiempo.

los cambios de turgor celular (36,37). Los valores promedio diarios de Ψ_p , o turgor celular, deducido de las curvas presión-volumen, fueron de 5.47 ± 0.84 y 4.01 ± 0.6 bares para plantas de tratamiento húmedo y seco respectivamente. La reducción en la elongación celular tiene como consecuencia inmediata una disminución en la tasa de

desarrollo del área foliar.

En la Figura 16, se observa la producción de materia seca, desglosada en órganos aéreos y radicular para ambos tratamientos. Presenta una etapa inicial de lenta acumulación de materia seca, luego una etapa de crecimiento acelerado de tipo exponencial que se mantiene hasta el final del período experimental.

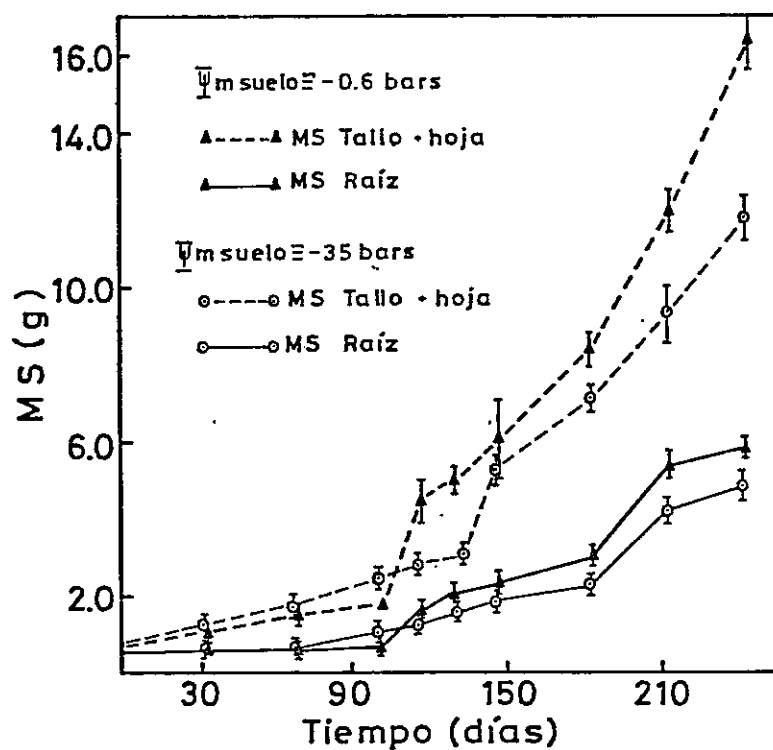


FIGURA 16. Producción de materia seca y distribución de asimilados.

Las plantas sometidas a déficit produjeron alrededor de un 32% menos que las plantas del tratamiento húmedo, con un valor promedio final de 22 ± 0.8 gr de MS por planta y 16.6 ± 0.68 gr de MS por planta para el tratamiento seco.

La relación entre productividad y uso de agua es muy directa, dado que la pérdida de agua por transpiración está asociada inevitablemente a la captación de CO_2 . El análisis de regresión entre ambas variables MS y T, se expresa en los siguientes coeficientes: $r^2 = 0.94$ para tratamiento húmedo y 0.96 para tratamiento seco.

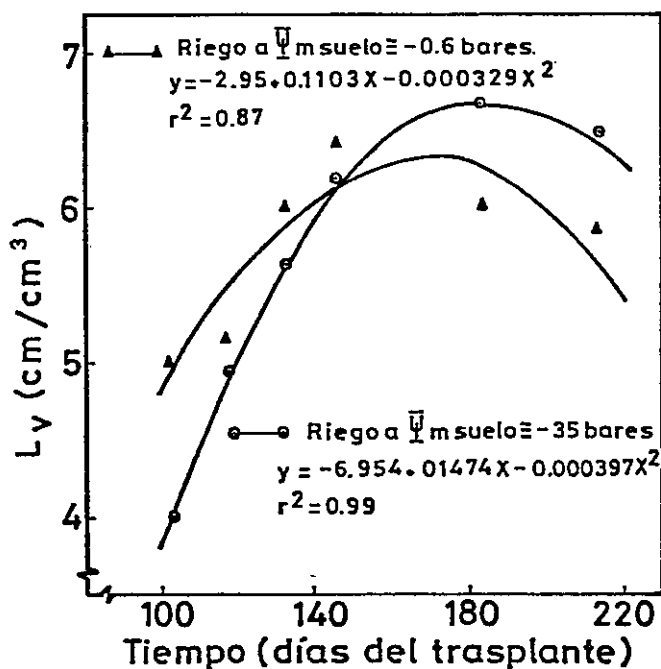


FIGURA 17. Densidad radicular en A. repanda.

En la Figura 17, se observa el crecimiento radicular en longitud por unidad de volumen de suelo (L_v). La máxima densidad radicular fue de 6.38 ± 0.2 y 6.72 ± 0.33 cm de raíz de suelo para plantas de tratamiento húmedo y seco respectivamente, equivalentes a longitudes de raíz de 3064 ± 26 cm y 3227 ± 108 cm.

Al comparar el crecimiento aéreo (Figura 13) y radicular (Figura 17), se observa que la altura de plantas continúa aumentando aún después de la disminución evidente del crecimiento radical. Los resultados muestran que la altura de plantas puede aumentar mientras la longitud radical puede estabilizarse o disminuir.

Aún cuando la longitud total de las raíces, fue mayor en las plantas sometidas a déficit, el peso seco de las raíces no lo fue. Para una misma longitud de raíces, las plantas sin restricción hídrica tuvieron un peso 28% más alto que las plantas del tratamiento seco, resultados similares a los obtenidos por Hurd (39) en un estudio radicular en variedades de trigo.

Taylor y Kepler (75), informan valores de L_v en Zea mays, en condiciones de campo, entre 4.2 y 8.6 cm cm⁻³

en los primeros 30 cm de suelo. Por otro lado, Acevedo (2), trabajando en la misma especie obtuvo valores de L_v de 6.2 y 4.6 cm cm^{-3} en plantas regadas y no regadas respectivamente, a profundidades entre 15 y 45 cm.

El factor F, distribución de asimilados, para ambos tratamientos fue similar compensado en parte por una mayor L_v en plantas sometidas a déficit. (Cuadro 12).

CUADRO 11

Coefficientes de partición de asimilados en *A. repanda*

| Tratamiento | F (hojas) | F (tallo) | F (raíz) |
|-------------|------------------|-----------------|-----------------|
| T. húmedo | 0.30 \pm 0.012 | 0.39 \pm 0.02 | 0.30 \pm 0.04 |
| T. seco | 0.31 \pm 0.010 | 0.39 \pm 0.01 | 0.29 \pm 0.02 |

Tasa de asimilación neta y crecimiento relativo

La tasa de asimilación neta (TAN), fue disminuyendo progresivamente hasta el mes de Julio, la disminución de la radiación solar y la temperatura fueron probablemente

la causa de esta disminución, posteriormente hay una recuperación notoria, debido a condiciones ambientales favorables para el crecimiento. El PAR, aumenta de 2 a $9.4 \text{ Em}^{-2} \text{ día}^{-1}$ aumentando la temperatura, lo que favoreció la tasa de asimilación neta. Los factores mencionados explican el máximo observado (Figura 19), que coincide exactamente con el comienzo de la fase exponencial de producción de MS. Posteriormente TAN tiende a disminuir en ambos tratamientos. El máximo valor observado en las plantas del tratamiento húmedo fue de $14 \times 10^{-4} \text{ gr día}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ y para el tratamiento seco fue de $7.6 \times 10^{-4} \text{ gr día}^{-1} \text{ cm}^{-2}$. El valor máximo de TAN, obtenido en plantas de tratamiento húmedo, fue similar al señalado por Jones (40), para Atriplex

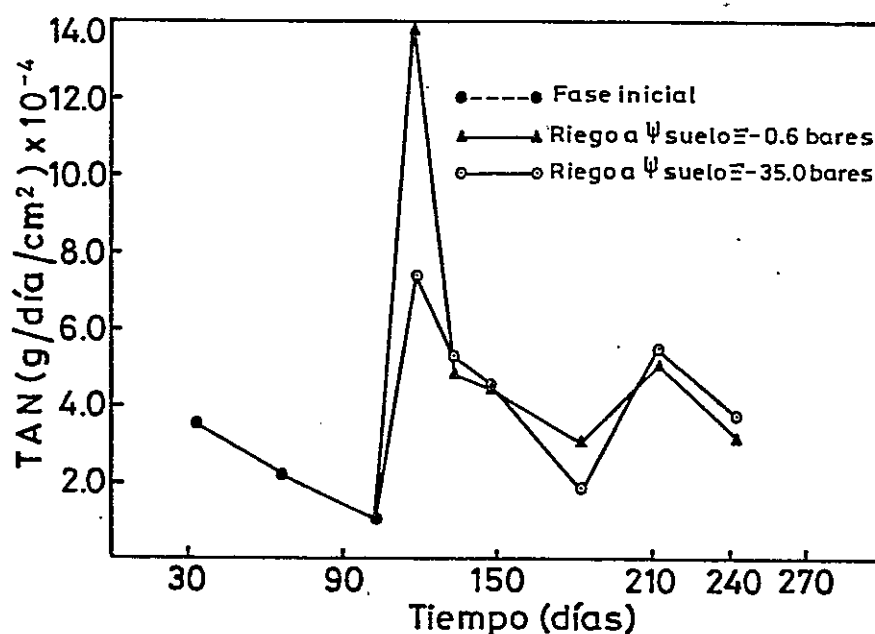


FIGURA 18. Tasa de asimilación neta en función del tiempo.

nummularia de 13×10^{-4} gr día⁻¹ cm⁻². Slatyer (71), trabajando en condiciones similares de invernadero, determinó una TAN de 42% más alta para plantas de A. spongiosa, en relación a lo observado en A. repanda.

El análisis de regresión múltiple permitió establecer que la radiación y la temperatura contribuyen en un 87% a la variación estacional de TAN.

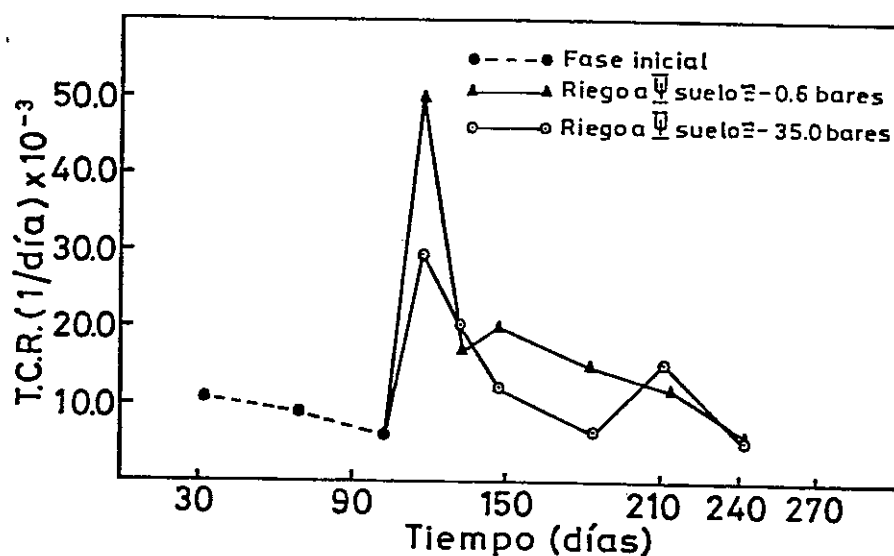


FIGURA 19. Tasa de crecimiento relativo en función del tiempo.

La tasa de crecimiento relativo (TCR), tuvo un comportamiento similar a la evolución de TAN, los factores

ambientales, especialmente la luz influyen directamente sobre TCR y ello explica los valores observados entre Mayo y Julio, posteriormente la TCR alcanzó un valor máximo para el tratamiento húmedo de $50 \times 10^{-3} \text{ día}^{-1}$ y de $28 \times 10^{-3} \text{ día}^{-1}$ para el tratamiento seco. Valores que representan alrededor del 50% menos de lo informado para especies como A. nummularia y A. vesicaria, bajo condición de radiación constante de $572 \text{ cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (40). La información experimental permite establecer que la temperatura y el PAR influyen significativamente en los niveles observados de TCR, el análisis de regresión informa de los siguientes valores de r^2 : 0.83 y 0.76 para TCR en relación a temperatura y PAR respectivamente, coeficientes similares en ambos tratamientos. El análisis de regresión múltiple determinó que la radiación y la temperatura contribuyen en un 77% a la variación estacional de TCR.

4.4 Cálculo de EUA

Conocida la transpiración y la producción de materia seca, se calculó la evolución de la eficiencia en el uso del agua (Figura 20) durante el período experimental.

Se obtuvo un valor promedio de 4.94 ± 0.22 para el tratamiento húmedo y 4.90 ± 0.20 para el tratamiento seco.

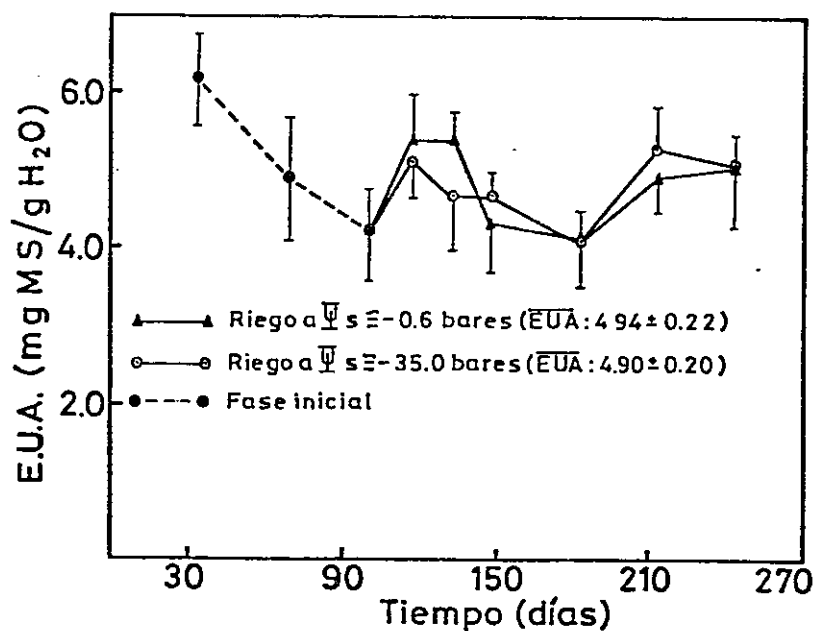


FIGURA 20. Eficiencia en el uso del agua en Atriplex repanda Phil.

Por lo tanto, no hubo diferencias significativas en este parámetro.

Los valores de EUA en A. repanda, son comparables al promedio anual de EUA de Atriplex confertifolia de 4.3 mg MS gr H₂O⁻¹, en las condiciones del Desierto de Utah y para la misma condición un valor de 2.9 para Ceratoides lanata, una especie C3 (Caldwel y col. 1977, citado

por Fischer y Turner).

Los resultados de EUA avalan lo postulado por Fischer y Turner (26), en el sentido de que EUA puede ser constante para una misma especie. Aún más, demuestran, que puede ser constante para diferentes condiciones hídricas, lo que daría a este parámetro un alto valor predictivo en relación a la producción de materia seca.

Basado en el valor de EUA calculado y la distribución de fotosintetatos (F), el cálculo de producción para Atriplex repanda Phil. podría considerar relaciones del siguiente tipo:

$$MS = T \times EUA \times F$$

$$MS = T \times 4.9 \times F$$

Si lo que interesa es la biomasa aérea, la materia seca podría ser estimada de acuerdo a:

$$MS = T \times 4.9 \times 0.7$$

Si, sólo interesa la biomasa foliar la materia seca podrá ser estimada de acuerdo a:

$$MS = T \times 4.9 \times 0.3$$

Estas relaciones, desde luego, deben validarse con información proveniente de otros experimentos.

4.5 Adaptación a la sequía

4.5.1 Anatomía foliar

En la etapa inicial no se observaron diferencias en las características morfoanatómicas, éstas se hicieron evidentes hacia el final del período de acondicionamiento, información que se resume en el Cuadro 12 representando valores promedio de 10 observaciones.

En el Anexo D se presentan las fotomicrografías electrónicas del órgano foliar de A. repanda.

En el mesófilo, se observaron diferencias en el tamaño y volúmen celulares, menor tamaño y por lo tanto menor volumen en las plantas sometidas a déficit. Los espacios intercelulares poco frecuentes y difícil de cuantificar en microscopía óptica, razón por la cual fue necesario ampliar los dibujos correspondientes para la determinación de A^{mes}/A . Las células de la venación "Kranz"

CUADRO 12

Características celulares de tricomas, estomas y mesófilo de A, repanda (a los 180 días de acondicionamiento)

| Estructura o tejido | Tratamiento húmedo ($\Psi_m \cong -0.6$ bares) | Tratamiento seco ($\Psi_m \cong -35$ bares) |
|--|--|---|
| <u>Tricomas</u> | | |
| Número ($\text{N}^\circ \text{mm}^{-2}$) | 190 \pm 26 | 336 \pm 54 |
| Grosor capa (μ) | | |
| Epidermis abaxial | 116 \pm 2.6 | 156 \pm 3.8 |
| Epidermis adaxial | 93.6 \pm 2.1 | 118.2 \pm 4.5 |
| <u>Estomas</u> | | |
| Número ($\text{N}^\circ \text{mm}^{-2}$) | | |
| Epidermis abaxial | 130.0 \pm 1.9 | 127.0 \pm 3.3 |
| Epidermis adaxial | 101.0 \pm 2.4 | 101.0 \pm 3.9 |
| Longitud del poro (μ) | 8.5 \pm 0.6 | 6.7 \pm 0.8 |
| Grosor epidermis (μ) | | |
| Epidermis abaxial | 11.2 \pm 1.1 | 12.5 \pm 1.1 |
| Epidermis adaxial | 7.5 \pm 0.6 | 9.6 \pm 0.4 |
| <u>Mesófilo</u> | | |
| Longitud celular (μ) (empalizada) | 33.8 \pm 1.9 | 26.9 \pm 2.5 |
| Grosor mesófilo (μ) | 263.5 \pm 10.8 | 225.0 \pm 0.9 |
| Grosor pared celular (μ) | 0.8 \pm 0.05 | 0.9 \pm 0.09 |
| Distancia intervenal (μ) | 137.0 \pm 0.5 | 125.4 \pm 3.8 |
| Volumen celular (μ^3) | | |
| Tejido esponjoso | 640.0 \pm 28 | 532.0 \pm 18 |
| Tejido empalizada | 2806.0 \pm 48 | 2393.0 \pm 57 |
| A^{mes}/A | 11.0 \pm 0.35 | 14.6 \pm 0.46 |

carecen de espacios intercelulares y el número de células que la forman fue similar en ambos tratamientos. El número de capas celulares del mesófilo no varió por efecto de tratamiento, siendo de 3 capas para el tejido en empalizada (hacia cada epidermis) y 3 capas para el tejido esponjoso. Otra característica de adaptabilidad a la condición de déficit fue la reducción del espacio intervenal, con valores promedio de 137 y 125 micrones entre haces vasculares para tratamiento húmedo y seco respectivamente.

Las características estomáticas fueron similares en número por superficie, variando la longitud del ostíolo y las dimensiones de la cámara subestomática parámetros que influyen en la resistencia al flujo difusivo de vapor de agua y CO_2 . La longitud del ostíolo fue menor en las plantas sometidas a déficit así como las dimensiones de la cámara subestomática.

Una de las adaptaciones que pueden incrementar la tolerancia a bajos $\bar{\Psi}$ foliares y aumentar la EUA, es la densidad foliar específica, la cual generalmente se incrementa en condición de déficit.(51). Así se observó que en plantas del tratamiento seco aumentó el peso foliar específico (relación peso seco/área foliar), Cuadro 14.

CUADRO 13

Peso foliar específico en función del tiempo enA. repanda

| Tiempo (días) | Peso foliar específico (gr m ⁻²) | | % TS a TH |
|------------------|--|------------------|--------------|
| | Tratamiento húmedo | Tratamiento seco | |
| 0 | 60 | 60 | 0 |
| 33 | 71 | 71 | 0 |
| 69 | 83 | 83 | 0 |
| 103 | 80 | 80 | 0 |
| 118 | 93 | 93 | 0 |
| 133 | 89 | 87 | -2.2 |
| 148 | 90 | 107 | +18.8 |
| 184 | 88 | 108 | +22.7 |
| 212 | 129 | 138 | + 6.9 |
| 242 | 150 | 171 | +14.0 |

Los resultados señalan un aumento gradual del peso foliar específico, que es más evidente en el tratamiento seco por cuanto disminuyó su área foliar, pero aumentó el número de células por superficie.

Para especies esclerófilas áridoactivas, el peso foliar específico puede variar entre 100 a 200 gr MS m⁻², para arbustos aridopasivos se señalan valores de 50 a 140

(26). A. repanda muestra dimorfismo foliar, produciendo hojas más densas y pequeñas, siendo su valor de peso foliar específico de 171 gr MS m^{-2} al finalizar el período experimental. Mecanismo adaptativo que parece favorecer no sólo la sobrevivencia, sino la capacidad fotosintética a muy bajos $\bar{\Psi}$.

La microscopía electrónica de barrido reveló un ordenamiento de las células basales y distales de los tricomas sobre las epidermis foliares (Figuras 32, 33). En las hojas más viejas, especialmente aquellas del tratamiento seco los tricomas colapsan y coalescen para formar una densa capa vesicular sobre ambas epidermis e influye en el grosor de la capa límite y por lo tanto, en el intercambio gaseoso.

Las diferencias más notorias entre tratamientos se observaron a nivel de la capa vesicular. Los tricomas fueron más abundantes en el tratamiento seco (Cuadro 12), pero su longitud considerados individualmente fue mayor en el tratamiento húmedo.

En el análisis de secciones transversales de ápices foliares en crecimiento se identificaron las dos células que forman el tricoma, una de ellas constituye el pie o pedicelo y la otra célula forma la expansión distal de apariencia

globosa que caracteriza a las vesículas de A. repanda (Figuras 34 A y B), y son esencialmente similares a las que se han informado para otras especies del género Atriplex (12, 52).

Identificación de sales en la superficie foliar

La fotomicrografía electrónica de la Figura 33 A y B, muestra las vesículas epidermales de A. repanda. Junto a las vesículas y restos de ellas se observa una gran cantidad de depósitos que corresponden fundamentalmente a cristales de sodio y potasio (Figura 36 A y B). La forma de cristalización cúbica es típica de sales de KCl y NaCl. Por otra parte, las muestras estudiadas con el microanализador electrónico tenían Cl, Na, Si, K y Ca en superficie, detectándose distribución uniforme de Potasio, Sodio y Cloro. Para el caso de Sílice y Calcio, sólo se observaron localizaciones aisladas.

CUADRO 14

Cantidades relativas de Na y K en muestras folia-
res.

| Condición | Elemento | Concentración (ppm) |
|--|----------|------------------------|
| a) Lavado y arras- tre por agua d. | Na | 23.5 |
| | K | 40.0 |
| b) Inmersión de muestras en agua destilada | Na | 14.5 |
| | K | 48.0 |

El análisis por fotometría de llama realizado en solu-
ciones de lavado de hojas (Cuadro 14), presenta resulta-
dos concordantes a los obtenidos con el microanalizador
electrónico, señalando alto contenido de sodio y potasio.
Altas concentraciones de cloruro de sodio y potasio en la
superficie de las hojas han sido previamente informadas
para A. halimus (59).

Los niveles de los iones monovalentes son de interés,
particularmente los valores de sodio y potasio (Apéndice F).
El Na aparentemente no es esencial como nutriente, sin em-
bargo, ambos iones podrían estar jugando un papel de

regulación osmótica en la planta.

Cálculo de la relación de áreas (A^{mes}/A).

Para calcular la relación de áreas, se midió la superficie de las paredes celulares expuesta a los espacios intercelulares a nivel del parénquima en empalizada y del parénquima esponjoso. Las células fueron modeladas como esferas (tejido esponjoso) y como cilindros con terminales hemisférico (tejido en empalizada). El número de capas celulares que formaban la empalizada y el tejido esponjoso fue de 6 y 3 respectivamente.

Parénquima en empalizada: En dibujos de secciones longitudinales, se midió el perímetro de los espacios intercelulares (P), que multiplicado por la longitud promedio de las células (l) proporcionó el área ocupada por los espacios intercelulares de una capa celular, lo que multiplicado por el número de capas proporcionó el área total, por ejemplo:

$$\begin{array}{rclcl}
 p(\mu) & \times & l(\mu) & & \\
 117.3 & \times & 22.7 & = & 2.662 \mu^2 \\
 2.662 \mu^2 & \times & 6 & = & 15.972 \mu^2
 \end{array}$$

Al área total de los espacios intercelulares de las células de empalizada (15.972μ), se agregó la superficie de las paredes celulares ocupada por una capa celular del tipo esponjoso para considerar los terminales hemisféricos. Por ejemplo, si la superficie de una capa celular fue de 7.806μ multiplicada por 2 incluye las 4 hemisferas e igual a una superficie de 15.612μ .

Por lo tanto el área total del tejido en empalizada fue de: $15.972 + 15.612 = 31.584 \mu$.

Tejido esponjoso: En secciones transversales del órgano foliar se midió el diámetro celular para deducir un diámetro promedio y se aplicó la relación $4\pi r^2$ para el cálculo de la superficie por célula, que multiplicada por el número de células en una capa proporcionó el área expuesta. En el ejemplo, ésta área fue de 7.806μ valor que multiplicado por el número de capas celulares proporcionó el área total del tejido esponjoso e igual a 23.418μ .

Por lo tanto, el área total de las paredes celulares expuesta a espacios intercelulares, correspondió a 31.584μ (tejido en empalizada) + 23.418μ (tejido esponjoso) = 55.004μ . Se aplicó la ecuación 21, propuesta por Turrell (80) y Nobel (57), en que $A^{mes}/A = 11.00$.

De acuerdo al procedimiento señalado, los resultados obtenidos se resumen en el Cuadro 15.

El efecto del déficit hídrico en plantas de A. repanda, determinó un aumento de A^{mes}/A de aproximadamente 20% superior, que aquellas plantas sometidas a riego continuo. La reducción en tamaño celular fue el efecto más importante de los tratamientos, no influyendo en el número de capas celulares.

De acuerdo a Longstreth y col. (46), las plantas que exhiben anatomía Kranz (C4) con capas celulares concéntricas a nivel del mesófilo tienen valores de A^{mes}/A entre 10 y 19. Los resultados obtenidos en A. repanda, concuerdan con lo informado para especies C4.

CUADRO 15

Relación de área interna/área externa en A. repanda
(n=4)

| Tiempo (días) | Tratamiento húmedo ($\Psi_m = -0.6$ bares) | Tratamiento seco ($\Psi_m = -35$ bares) | % TS a TH |
|---------------|---|--|-----------|
| 102 | 10.7 \pm 0.2 | 10.6 \pm 0.3 | - |
| 168 | 11.0 \pm 1.2 | 14.6 \pm 0.8 | +32.7 |
| 222 | 13.7 \pm 0.9 | 15.2 \pm 0.6 | +10.9 |

Resistencias difusivas en base a parámetros morfoanatómicos y morfológicos

La importancia adaptativa de los cambios morfológicos (Cuadros 12, 13 y 14), en longitud foliar, forma, pubescencia, características estomáticas y relación de áreas fueron evaluadas comparando las resistencias al flujo de vapor de agua y CO₂. Los aspectos morfoanatómicos considerados se resumen en el Cuadro 16.

CUADRO 16

Parámetros morfoanatómicos utilizados en el cálculo de resistencias difusivas

| Tiempo (días) | Longitud foliar (cm) | | Grosor foliar (mm) | | Grosor capa tricomas (mm) | | A ^{mes} /A | |
|---------------|----------------------|------|--------------------|-------|---------------------------|-------|---------------------|------|
| | T.H. | T.S. | T.H. | T.S. | T.H. | T.S. | T.H. | T.S. |
| 103 | 1.4 | 0.98 | 0.196 | 0.174 | 0.074 | 0.069 | 10.6 | 10.7 |
| 168 | 2.2 | 1.20 | 0.227 | 0.228 | 0.098 | 0.119 | 11.0 | 14.6 |
| 222 | 2.3 | 1.24 | 0.263 | 0.225 | 0.116 | 0.156 | 13.7 | 15.2 |

(T.H. : tratamiento húmedo y T.S.: tratamiento seco)

Los valores de resistencia al flujo de vapor de agua y CO_2 , calculados a los 222 días del trasplanta se presentan en los Cuadros 17 y 18. En el Cuadro 19, se resumen las resistencias calculadas para las tres épocas de muestreo.

CUADRO 17

Valores de resistencia al flujo de vapor de agua
en *A. repanda*

| r | T. húmedo (seg cm^{-1}) | T. seco (seg cm^{-1}) | % (T.S respecto a T.H) |
|----------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|---------------------------|
| c.l $r_{\text{H}_2\text{O}}$ | 0.240 | 0.178 | -34 |
| c.v $r_{\text{H}_2\text{O}}$ | 0.046 | 0.062 | +34 |
| est. $r_{\text{H}_2\text{O}}$ | 5.106 | 6.921 | +35 |
| e.i $r_{\text{H}_2\text{O}}$ | 0.014 | 0.013 | -7.6 |
| r_{total} | 2.703 | 3.587 | +32 |

La mayor tasa de resistencia al vapor de agua en plan-
tas del tratamiento seco, es consistente con las dimensiones

del poro u ostíolo y menor frecuencia estomática (Cuadro 13). A nivel de la capa límite el cálculo de la resistencia es dependiente de la longitud foliar, por lo tanto, la resistencia en plantas sometidas a déficit fue un 34% más baja. Por efecto del déficit hídrico, las plantas desarrollaron una mayor capa vesicular, y su valor de resistencia fue 34% superior al de las plantas sin restricción hídrica. El principal control al flujo de vapor de agua (Cuadro 17), por la magnitud de la resistencia, fue el ejercido por los estomas.

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 calculados fueron de 4.22 y 5.60 seg cm^{-1} para plantas de tratamiento húmedo y seco respectivamente (Cuadro 18).

Los valores de resistencia en fase líquida y resistencia total al CO_2 (Cuadro 18 y 19), fueron menores en plantas sometidas a déficit, debido a que desarrollaron una mayor relación de A^{mes}/A (Cuadro 16), es decir, una mayor superficie a través de la cual el CO_2 puede difundir hacia las células del mesófilo, en estas condiciones la resistencia disminuyó.

CUADRO 18

Valores de resistencia al flujo de CO₂ en A. repanda

| r | T. húmedo (seg cm ⁻¹) | T. seco (seg cm ⁻¹) | % T.S respecto a T.H |
|---|--------------------------------------|------------------------------------|-------------------------|
| r _{CO₂} ^{c.l} | 0.375 | 0.278 | - 34 |
| r _{CO₂} ^{c.v} | 0.072 | 0.097 | + 34 |
| r _{CO₂} ^{est.} | 7.981 | 10.810 | + 35 |
| r _{CO₂} ^{e.i} | 0.022 | 0.021 | - 4.7 |
| r _{f.g.} ^{hoja} | 4.224 | 5.603 | + 33 |
| r _{CO₂} ^{p.c} | 1.620 | 1.224 | - 32 |
| r _{CO₂} ^{pl.} | 9.000 | 6.800 | - 32 |
| r _{CO₂} ^{cit.} | 0.180 | 0.137 | - 31 |
| r _{CO₂} ^{cl} | 5.00 | 5.00 | - |
| r _{f.l} ^{hoja} | 15.80 | 13.16 | - 20 |
| r ^{total} | 20.02 | 18.19 | -10.2 |

CUADRO 19

Resistencia total al flujo de vapor de agua y
CO₂ (seg cm⁻¹) en A. repanda.

| Tiempo | Tratamiento húmedo ($\Psi_m \approx -0.6$ bares) | | Tratamiento seco ($\Psi_m \approx -35$ bares) | |
|--------|--|------------|---|------------|
| | r_{H_2O} | r_{CO_2} | r_{H_2O} | r_{CO_2} |
| 132 | 2.9 | 20.6 | 3.4 | 20.9 |
| 174 | 2.5 | 19.4 | 3.2 | 19.2 |
| 222 | 2.7 | 20.1 | 3.6 | 18.2 |

El Cuadro 19, resume las resistencias calculadas en los días que se señalan.

En base a los parámetros analizados es posible deducir la EUA. Se realizaron cálculos puntuales en el tiempo y bajo condiciones específicas de temperatura y humedad ambiental para los flujos de vapor de agua y CO₂ de acuerdo a Nobel (54) Apéndice E. Estos valores no son comparables con los presentados en la Figura 20, sin embargo, puede observarse un cierto grado de correspondencia entre ellos.

4.5.2 Curvas presión-volumen

Las relaciones entre Ψ , Ψ_s , Ψ_{STM} y CRA, se determinaron en muestras provenientes de ambos tratamientos durante el período experimental, una de las curvas presión-volumen se analiza en el Apendice A.

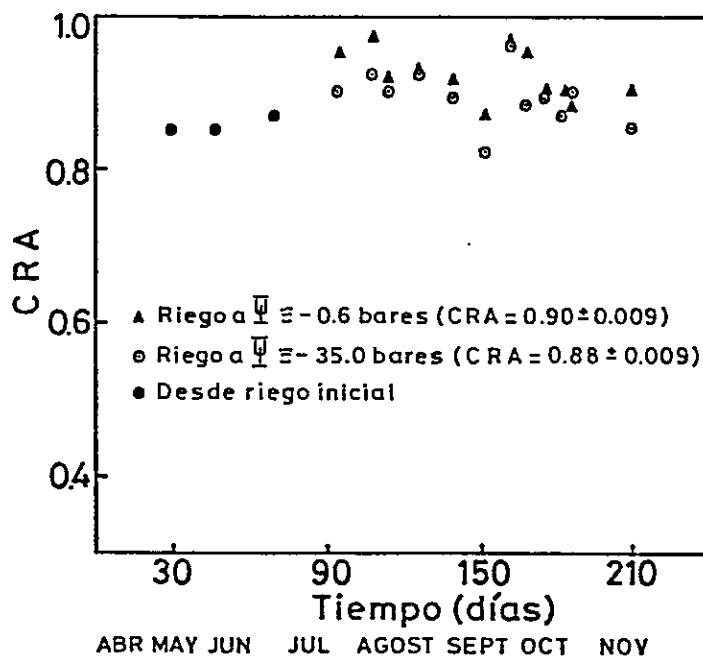


FIGURA 21. Contenido relativo de agua en ramillas terminales de A. repanda

El déficit acondicionante en A. repanda Phil. no alteró significativamente el CRA, aún cuando se observó una tendencia a menor valor en el tratamiento seco (Figura 21).

Los tratamientos se diferenciaron a los 93 días del trasplante y en las sucesivas mediciones y el par de puntos representa la evaluación simultánea para plantas de tratamiento húmedo y seco. El valor promedio durante la etapa de acondicionamiento fue de 0.91 ± 0.008 y de 0.88 ± 0.009 de CRA para tratamiento húmedo y seco respectivamente. En este período los valores promedio de potencial total fueron de -35.6 ± 3.2 en plantas sometidas a déficit y de -28.3 bares en el tratamiento húmedo.

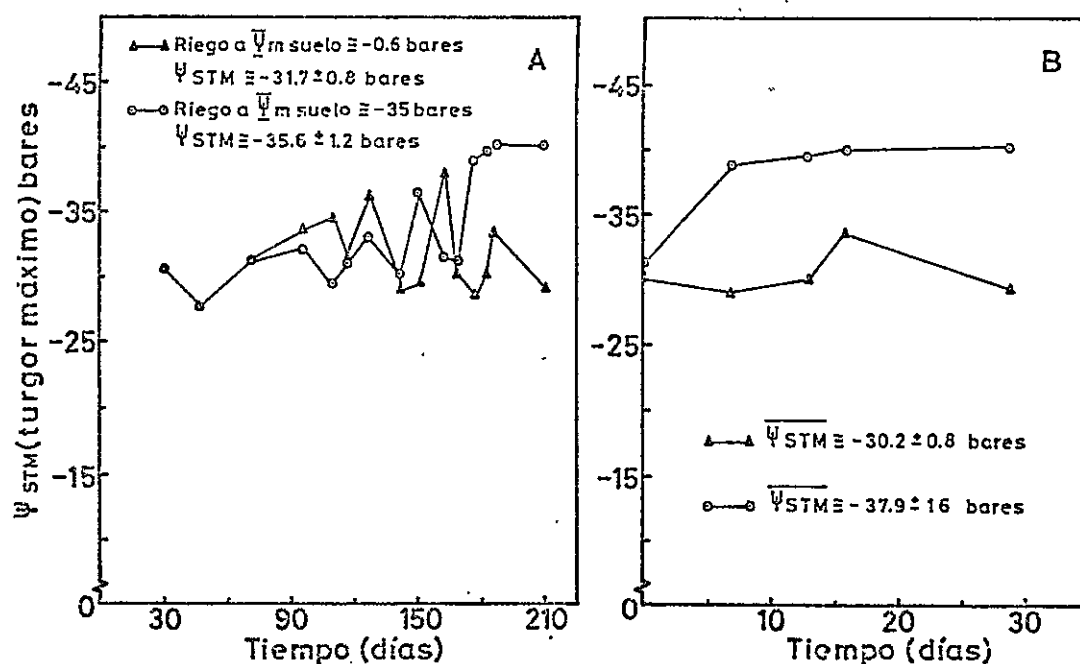


FIGURA 22. Potencial de solutos a turgor máximo en A. repanda. A: período de acondicionamiento y B: período de secado.

En la Figura 22 A se observa la evolución del Ψ_{STM} durante la fase de acondicionamiento. El valor promedio del potencial de solutos a turgor máximo, deducido de un ciclo de secado (Figura 23 B) que representa la fase final del acondicionamiento, fue de -37.9 bares y -30.3 bares para tratamientos seco y húmedo respectivamente. Es decir, una diferencia de 7 bares más negativos en respuesta a la disminución del potencial total. Como resultado de la disminución del potencial de solutos a un valor dado de potencial total, los valores de potencial de presión medidos temprano en la mañana (8 AM), fueron hasta un 50% más altos en las plantas sometidas a déficit (Figura 6 y 7).

El módulo de elasticidad de las paredes celulares de los tejidos del ápice, fue obtenido a partir de la ecuación (14). Es decir, una vez conocido el $\bar{\Psi}$ y Ψ_s a un CRA dado, se dedujo el valor de Ψ_p , el cual se graficó con respecto al CRA y su pendiente corresponde al módulo de elasticidad del tejido (ϵ).

En la Figura 23 A, se observan las variaciones del módulo de elasticidad durante el período de acondicionamiento. El valor promedio para el período de acondicionamiento para las plantas del tratamiento húmedo, fue de 66.6 ± 5.08 bares, en tanto que para las plantas del tratamiento

seco fue de 44.1 ± 4.29 bares. La Figura 23 B, representa una expansión de los valores finales del módulo en la etapa de acondicionamiento deducido de un ciclo de secado. Estos resultados son comparables a los reportados en la literatura, por ejemplo en Zea mays (84), el módulo varía entre 15 y 34 bares; en Agropyrum dasystachium, una gramínea xerófita, el valor de ϵ fue de 66 bares; Tyree y Hammel (81), señalan valores de 60, 80 y 150 bares para Acer saccharum, Nothofagus betuloides y Podocarpus nubigenus respectivamente.

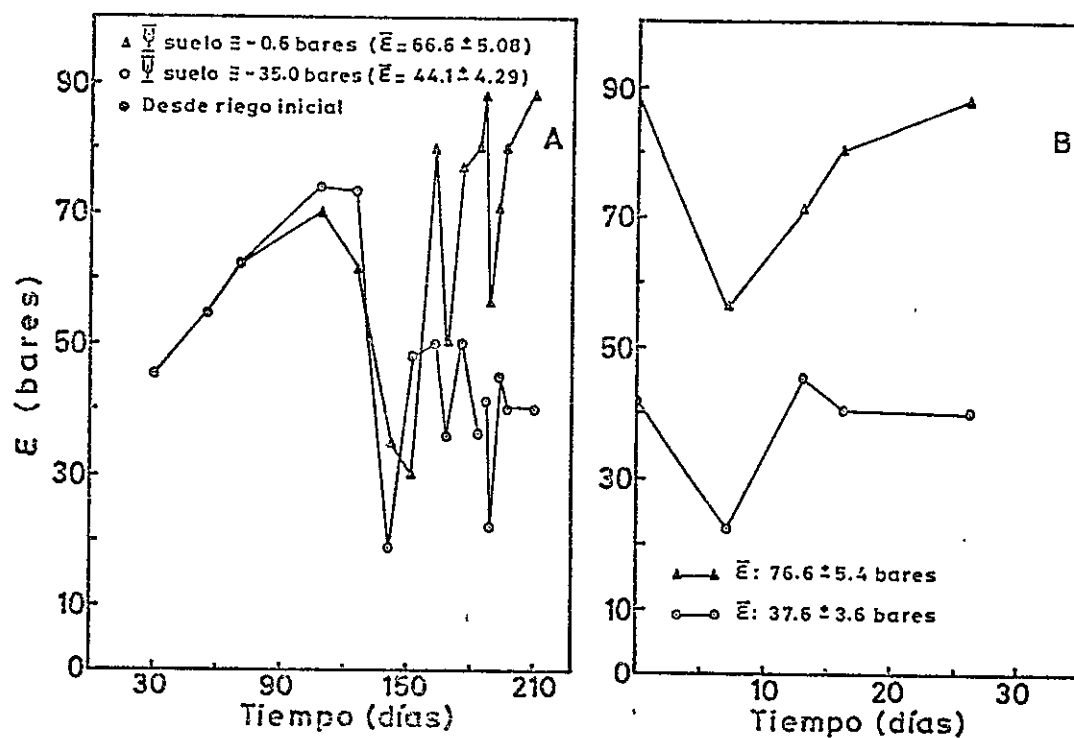


FIGURA 23. Módulo de elasticidad en A. repanda Phil A: período de acondicionamiento y B: período de secado.

Los resultados señalan un aumento de la elasticidad de las paredes celulares en respuesta al déficit hídrico y podrían señalar la capacidad de la planta para conservar agua. Un bajo valor de ϵ , indica que la planta sería capaz de disminuir su Ψ_p más lentamente con pérdida de agua que otra con un alto valor de ϵ .

Fase de post-condicionamiento

En esta etapa se evaluaron diversos parámetros y se observó el comportamiento de Atriplex repanda en ciclos de secado a partir de capacidad de campo. Cada ciclo tuvo una duración de 8 a 10 días el cual fue finalizado al observar los primeros signos de marchitez en las plantas. Incluye evaluación de potenciales, relación de resistencia de la hoja a la difusión y potencial total, perfiles de potencial y determinación de resistencia de la rizósfera al flujo hídrico y potencial de agua en el suelo. Finalmente contempla un control periódico de la tasa transpiratoria de las plantas acondicionadas y no acondicionadas al déficit, sin limitante hídrica, es decir, manteniendo el Ψ_m suelo a -0.6 bares durante un período de 18 días.

4.6 Potencial hídrico, resistencia difusiva y PAR

Después de 48 horas del riego para ambos tratamientos, en un ciclo de secado se observó la evolución del $\bar{\Psi}$, resistencia al flujo y radiación fotosintéticamente activa. Las plantas no acondicionadas disminuyeron su $\bar{\Psi}$ más rápidamente a valores de -50 a -55 bares, en tanto las acondicionadas en el mismo período, los mínimos valores de $\bar{\Psi}$ fueron de -40 a -45 bares, presentando una mayor resistencia a la difusión, lo que indica control hídrico y adaptación a la condición de déficit (Figura 24). Los valores integrados de PAR fluctuaron entre 62 y 66 E m⁻² día⁻¹. El potencial de agua en el suelo fue disminuyendo gradualmente -0.13 bares a -41.2 bares.

En la Figura 25, se observa la evolución del $\bar{\Psi}$ en un segundo ciclo de secado para un período de 8 días, a diferencia con las determinaciones, el potencial total fue obtenido en plantas ubicadas fuera del invernadero. A partir del día 1^o (después de 48 horas del riego), en las plantas acondicionadas se observa lenta disminución del $\bar{\Psi}$ desde -24 a -30 bares en el día 7, en el mismo período en las plantas no acondicionadas el $\bar{\Psi}$ cae en forma bastante rápida desde -25 a -37 bares. Después de los riegos el Ψ_m del suelo declinó a una tasa mucho más lenta que el $\bar{\Psi}$ de la planta y

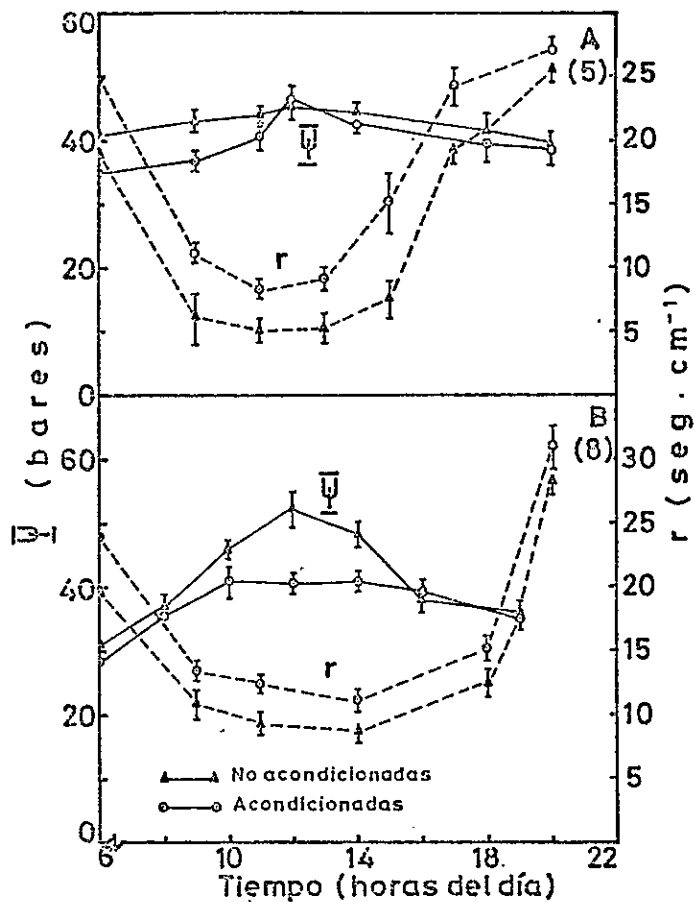


FIGURA 24. Fluctuación de potencial total y resistencia foliar. Los números entre paréntesis, señalan número de días después del riego.

las diferencias de $\bar{\Psi}$ entre la planta y el suelo se incrementa, detectándose poca o nula recuperación hídrica de la planta durante la noche.

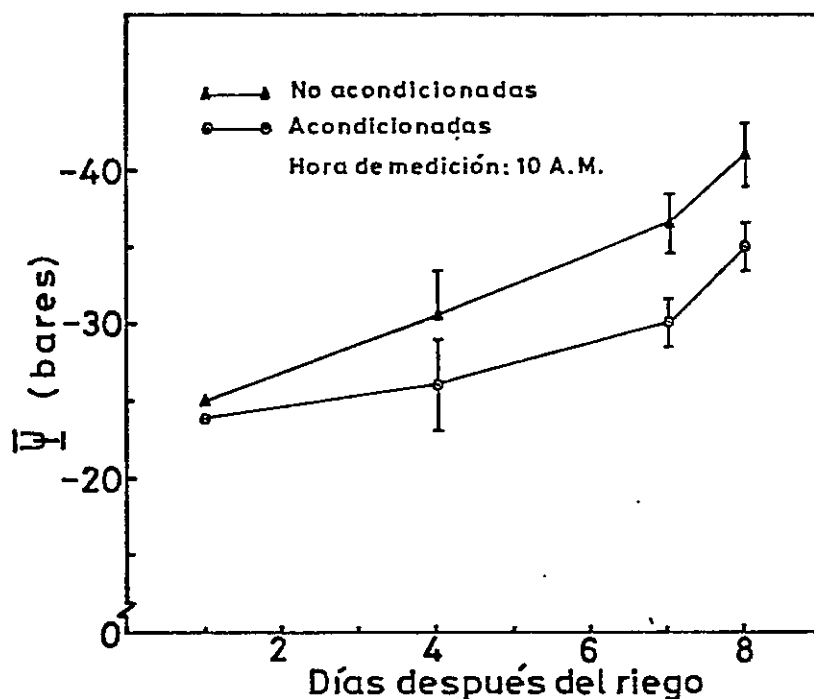


FIGURA 25. Potencial total en un ciclo de secado.

En un ciclo de 24 horas, los máximos valores de $\bar{\Psi}$, se registraron a las 04 AM de -21 y -23 bares para plantas acondicionadas y no acondicionadas respectivamente, a potenciales totales de agua en el suelo de -0.8 bares.

La rápida disminución del $\bar{\Psi}$, observada en las plantas no acondicionadas fue debido en parte a su menor capacidad de controlar la transpiración.

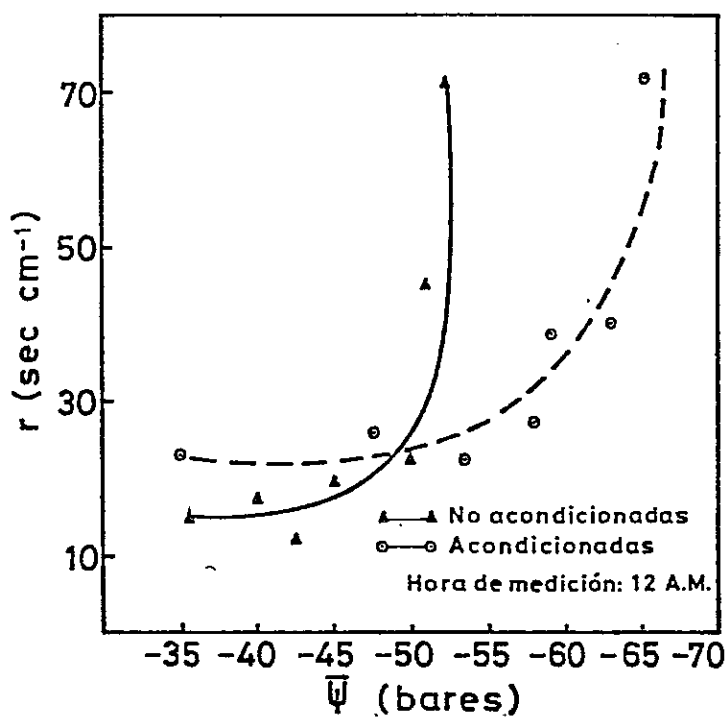


FIGURA 26. Relación resistencia foliar al flujo difusivo y potencial total.

En la Figura 26, se observa una relación entre resistencia foliar medida con un porómetro de difusión y potencial total obtenido con la bomba a presión. Las mediciones se realizaron al mediodía, por ello es que los $\bar{\Psi}$

medidos en las ramillas en la fase inicial del ciclo de se cado fueron del orden de -35 bares. A este potencial la resistencia de las plantas acondicionadas fue de 24 seg cm^{-1} , en tanto para las plantas no acondicionadas fue de 15 seg cm^{-1} .

El cierre estomático se produjo a un valor de Ψ de apro ximadamente -60 bares en las plantas acondicionadas y de -50 bares en las no acondicionadas.

Este tipo de respuesta representa un ajuste estomático a una condición de déficit. Millar (49), postuló la existencia de ajuste osmótico en células oclusivas; Turner y Begg (79), explicaron este comportamiento en base a cambios en la elasticidad de las paredes celulares de las células de guarda y cambios en la actividad hormonal. Es de cir, los mismos mecanismos que se han postulado para la adaptabilidad de la planta total a la condición de déficit.

4.7 Transpiración

En un experimento sin restricción hídrica, controlando el potencial de agua en el suelo a -0.6 bares para plantas acondicionadas y no acondicionadas, se evaluó la tasa transpiratoria durante un período de 18 días. Los resultados

fueron:

Plantas no acondicionadas:

$$0.145 \pm 0.02 \text{ gr de agua cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$$

Plantas acondicionadas:

$$0.112 \pm 0.01 \text{ gr de agua cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$$

Estos resultados reflejan que las plantas de A. repanda, con un acondicionamiento al déficit hídrico controlan en mejor forma su pérdida de agua por transpiración.

4.8 Resistencia de la rizósfera y Ψ

Se analizó la resistencia de la rizósfera en relación al Ψ_m del suelo y $\bar{\Psi}$ de la planta en un ciclo de secado, los valores se observan en el Cuadro 10.

Los valores de resistencia de la rizósfera, calculados a partir de la ecuación de Van den Honert (43), señalan una alta resistencia en las plantas acondicionadas, a pesar de presentar una mayor densidad radicular (L_v). Es probable que la acción del déficit hídrico determine la aparición de características adaptativas a nivel radicular. Según Kaufman (43), la desaparición de la corteza radical, la disminución del diámetro de las raíces y el

aumento de la suberización inciden en una mayor resistencia radicular al flujo hídrico. Las observaciones al microscopio óptico han revelado ciertas características anatómicas de A. repanda, observándose una disposición helicoidal del sistema vascular asociado a tejido lignificado (que corresponde a esclerénquima y células corticales) y la suberización de las raíces que contribuyen al aislamiento del sistema vascular, todo lo cual incide en una mayor resistencia al flujo hídrico.

La ausencia de recuperación del equilibrio de potencial entre la planta y el suelo durante la noche, estaría señalando una muy alta resistencia al transporte de agua a través de la planta. Klepper y Taylor (44), atribuyen la pérdida de equilibrio al crecimiento activo de las células apicales y radicales, además de la resistencia de la raíz.

La densidad radicular fue de 5.9 y 6.5 cm cm^{-3} para plantas no acondicionadas y acondicionadas respectivamente, elevada densidad que podría disminuir la resistencia de la rizósfera. Según Acevedo (3), L_v determina en gran medida la resistencia al paso del agua en el sistema suelo-raíz y que la resistencia del suelo es baja para densidades mayores de 1 cm cm^{-3} .

CUADRO 20

Resistencia al movimiento de agua en el sistema suelo-planta en A. repanda. Los valores corresponden a un promedio para el período comprendido entre el 20 y 50 día después del riego

| Ψ_m suelo (cm) | Transpiración (cm día ⁻¹) | Ψ_b (cm) | $\frac{I}{\Psi_b}$ | Resistencia rizósfera (días) | L V (cm cm ⁻³) | | | |
|---------------------|---------------------------------------|---------------|--------------------|------------------------------|----------------------------|---------|-----|-----|
| | Acond. No acond. | Ac. No ac. | Ac. No ac. | Ac. No ac. | Acond. No ac. | | | |
| -494.7 | 0.236 | 0.307 | -37.505 | -39,499 | 210.880 | 129.318 | 6.5 | 5.9 |

$\frac{I}{\Psi_b}$: Potencial de agua en la base del tallo de la planta.

Generalmente la resistencia que ofrece el tallo al paso del agua se considera más baja que la resistencia de la raíz. Zimmerman y Brown (1971), citado por Kaufman (43), establecieron que el flujo hídrico a través del tallo es menos complejo que a nivel de la raíz, debido a que la mayor parte ocurre en tejido no vivo como lo es el xilema y es afectado sólo por procesos fisiológicos. Así, el flujo por el xilema ha sido descrito como un proceso físico de flujo laminar generado por gradientes de presión hidráulica y descrito por la ley de Poiseuille.

4.9 Curvas presión-volumen

Uno de los parámetros importantes deducidos de las curvas presión-volumen fue la evolución del Ψ_{STM} y el valor de $\bar{\Psi}$ a $\Psi_p = 0$ (plasmólisis incipiente), relacionado estrechamente al cierre estomático.

En la Figura 27, se observa la evolución del Ψ_{STM} en una etapa de secado, a los 2 días del riego los valores señalaban -39 a -45 bares y -34 a -36 bares para plantas acondicionadas y no acondicionadas respectivamente en un período de 8 días, lo cual indica una activa acumulación de solutos vía ajuste osmótico. El potencial de solutos a turgor máximo fue relativamente constante en las plantas

no acondicionadas, sin embargo en las plantas acondicionadas, experimentó una variación de 6 bares, llegando a valores similares a los observados en la fase final de acondicionamiento.

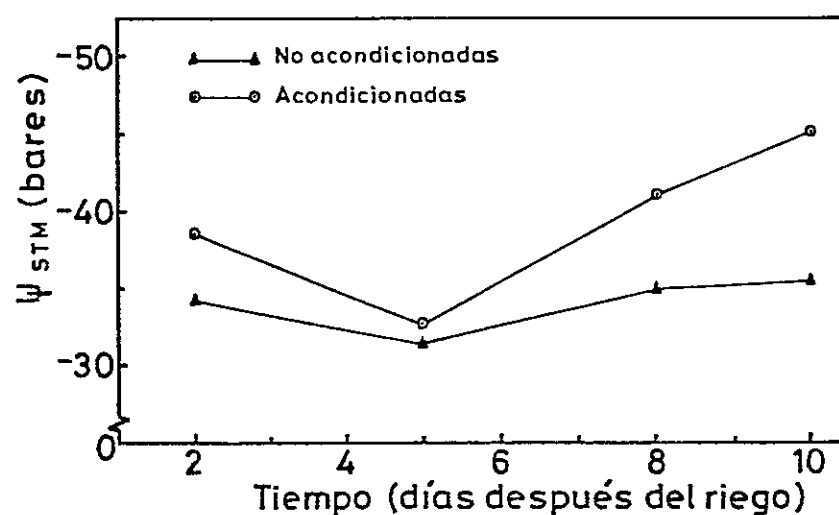


FIGURA 27. Fluctuación del potencial de solutos a turgor máximo en un ciclo de secado.

La tasa de cambio del Ψ_s , incide directamente en las variaciones que experimenta el Ψ_p a nivel celular, parámetro indispensable en el crecimiento. Para un valor dado de potencial total las plantas acondicionadas presentaron valores de Ψ_p más altos que las plantas no acondicionadas (Figura 28 a, b y c). El déficit hídrico induce cambios en el valor de $\bar{\Psi}$ a $\Psi_p = 0$ denominado potencial

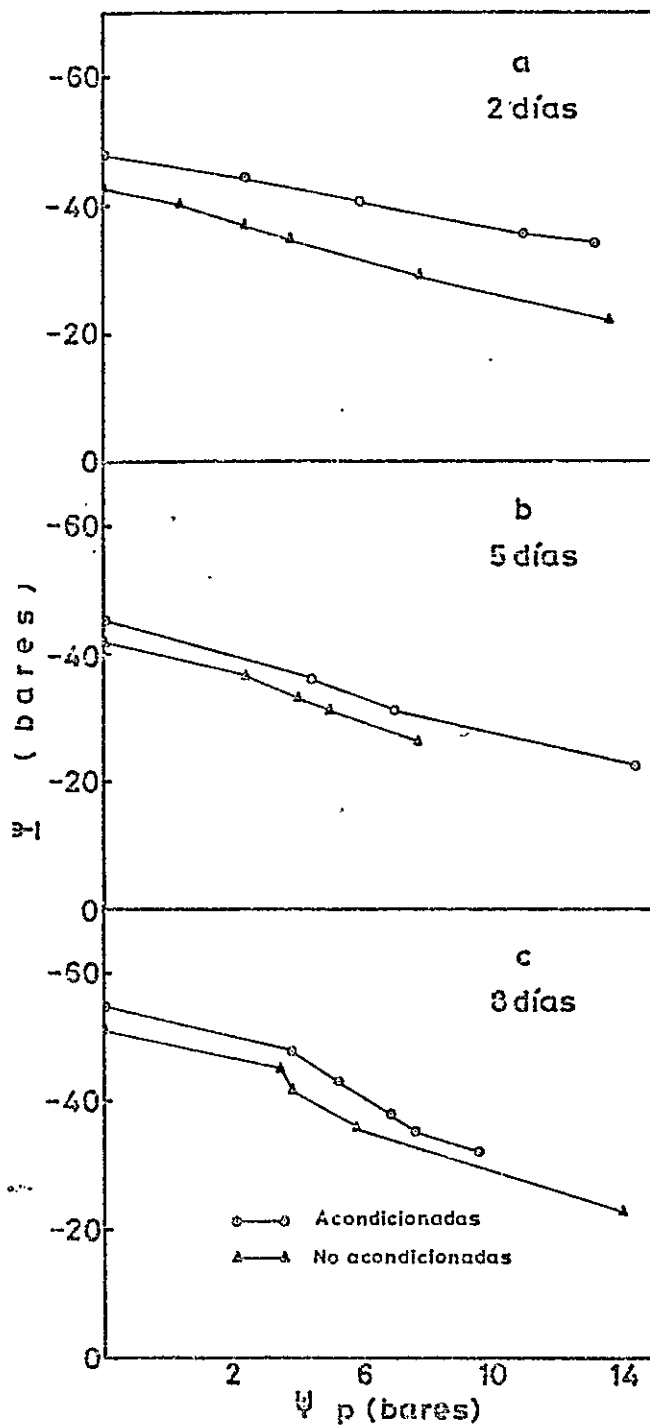


FIGURA 28. Potencial total y potencial de presión, deducido de curva presión-volumen.

crítico de cierre estomático; así, para plantas acondicionadas la variación fue de -48 a -55 bares y de -42 a -50 bares para plantas no acondicionadas (Figura 29).

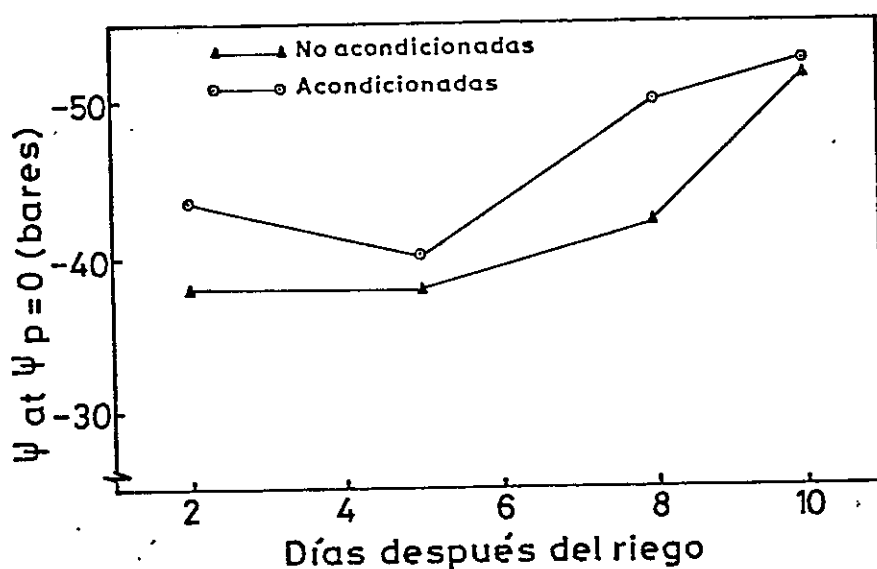


FIGURA 29. Variación del potencial total a $\Psi_p = 0$ en un ciclo de secado.

Generalmente se supone que el punto de marchitez permanente corresponde a 0 turgor ($\Psi_p = 0$) en la planta (Apéndice A). Gardner y Ehlig (29), afirman que la marchitez observada asociada al punto de marchitez permanente es producto del cambio en la elasticidad de las paredes celulares. Un bajo valor de $\bar{\Psi}$ a $\Psi_p = 0$, proporciona a la planta una presión de turgor a potenciales totales de agua

más bajos.

Los valores del módulo de elasticidad, medidos en la etapa de post-condicionamiento aumentaron, pero siempre menores en las plantas acondicionadas con valor promedio de 73 y 192 bares en plantas no acondicionadas, lo cual significa mayor elasticidad de las paredes celulares en plantas adaptadas al déficit hídrico (Figura 30).

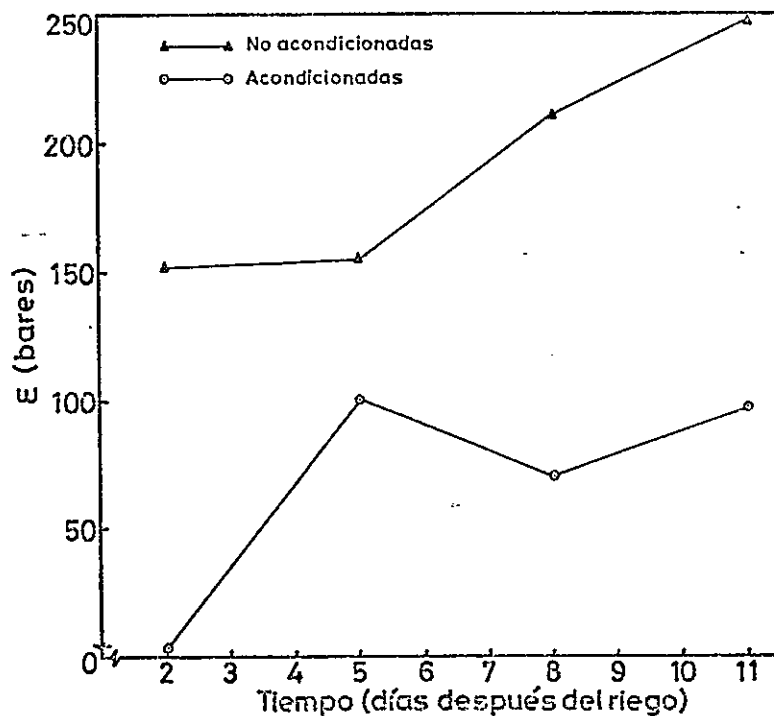


FIGURA 30. Módulo de elasticidad de A. repanda en un ciclo de secado.

La elasticidad de las paredes celulares determina la tasa de cambio de la presión de turgor de la célula con respecto a los cambios de contenido hídrico (73).

La células foliares de las plantas de A. repanda sometidas a déficit, disminuyeron su tamaño y volumen en aproximadamente un 20% (Cuadro 13), esta disminución podría explicar en parte el aumento de la elasticidad de las paredes celulares, dado que en células de gran tamaño se requieren altos cambios en la presión de turgor para alcanzar cierta extensión. Cuttler y col., (21), desarrolló un modelo para investigar la influencia del tamaño celular en las relaciones hídricas, el cual predice que células más pequeñas podrían mantener el turgor en forma mas efectiva que células mas grandes a bajos valores de potenciales total.

Validación de modelos propuestos para la estimación de potencial total.

Se han propuesto varios modelos de relaciones hídricas de tejidos para la estimación del potencial total, de los modelos analizados los que mejor se ajustaron a los datos experimentales fueron los de Gardner y Ehlig (29) y el de Cambell (20).

Gardner y Ehlig, propusieron la siguiente ecuación para estimar el potencial total:

$$\bar{\Psi} = \frac{\Psi_{STM}}{CRA} + \epsilon \frac{CRA - CRA \text{ a } \Psi_p = 0}{CRA \text{ a } \Psi_p = 0} + \Psi_m \quad (36)$$

en que Ψ_{STM} , es el potencial de solutos a turgor máximo, CRA es el contenido relativo de agua (%), ϵ el módulo de elasticidad y Ψ_m es el potencial mátrico. Despreciando el valor de Ψ_m para A. repanda y al relacionar los diversos parámetros medidos experimentalmente, el coeficiente de determinación entre valores de $\bar{\Psi}$ medidos y estimados fue de 0.92.

Campbell (20), propuso la siguiente ecuación para estimar el potencial total:

$$\bar{\Psi} = \Psi_{STM} \frac{1 - B}{CRA - B} - \epsilon (CRA - CRA_0) \quad (37)$$

donde B, es la fracción apoplástica del agua y CRA_0 es el contenido relativo de agua a potencial de presión igual a 0. Al relacionar los valores medidos y estimados de potencial total, el r^2 fue de 0.88.

Para detectar la mayor o menor incidencia del potencial hídrico total, se realizó un análisis de regresión

múltiple entre estos parámetros, lo cual permitió establecer que aparentemente el módulo de elasticidad de tejidos tuvo mayor incidencia en la expresión del potencial total que el potencial de solutos a turgor máximo. Esto se expresa en la siguiente ecuación de predicción:

$$Y = 2.65 + 0.9068X_1 + -(0.99X_2)$$

V. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

Los resultados indican que, hay por lo menos dos mecanismos por los cuales las plantas de Atriplex repanda Phil. pueden adaptarse a un aporte limitado de agua: a) disminuyendo la pérdida de agua a través de una mayor resistencia a la transpiración y b) aumentando la capacidad para tolerar bajos potenciales de agua a través de ajuste osmótico y aumento de la elasticidad de las paredes celulares.

El efecto del déficit hídrico en A. repanda, determinó la aparición de características xeromórficas a nivel foliar, aparentemente de manera adaptativa (Cuadros 12 y 13). La disminución en las dimensiones del ostíolo y cámara subestomática asociadas a una mayor pubescencia aumentaron la resistencia a la pérdida de agua por transpiración (Figuras 8, 9 y 24).

Además, los tricomas foliares (Figuras 32 a 35), excretaron sales las que, según Mooney (51), desempeñan un rol en el balance energético. A medida que los tricomas maduraron, las vesículas se rompieron liberando su contenido de sales a la epidermis formando una superficie altamente reflectante que disminuyó la pérdida de agua. Smith (72), estableció en Encelia farinosa, que el aumento de la pu-

bescencia redujo la temperatura y por lo tanto, la transpiración sin disminuir la fotosíntesis. Resultados similares obtuvo Mooney (51), determinando en Atriplex hymelytra un aumento de la reflectancia de 31 a 58% que disminuyó la temperatura foliar y aumentó la eficiencia en el uso del agua.

Las sales de la superficie foliar de A. repanda, predominantemente cloruros de sodio y potasio (Figura 35 y 36), no están en equilibrio hídrico con el agua del mesófilo (Cuadro 5). Esto último constituyó un problema para la medición del potencial total del agua y componentes mediante psicrometría de termocuplas. La presencia de sales hizo subestimar el valor real de potencial total, usando el método mencionado. El potencial debido a solutos podría haber sido sobrestimado por efecto de dilución de la fracción apoplástica sobre la simplástica, Boyer (19), sin embargo, diversas determinaciones del potencial de solutos indicaron que el efecto no era importante (Cuadros 6 y 7), lo que circunscribió el problema a la medición del potencial total. Lavando las superficies foliares aumentó el potencial total (Cuadros 8 y 10) a valores iguales a los obtenidos con la bomba a presión, por lo tanto, se usó la psicrometría de termocuplas para la medición de potencial de solutos y la bomba a presión para la medición de potencial total.

de potencial total.

La relación de área interna-área externa de la hoja (A^{mes}/A), para A. repanda, fue de 13.7 para el tratamiento húmedo y 15.2 para el seco (Cuadro 15), valores inferiores a los informados por Nobel (54) para especies xerófitas (20 a 70), pero similares a los informados por Longstreth (46) para especies C4. Estos valores se explicarían por la presencia de la venación "kranz", que ocupa gran parte de la superficie del mesófilo con células en disposición radial con respecto a los tejidos conductores y ausencia de espacios intercelulares. El valor más alto de A^{mes}/A para el tratamiento seco se explica fundamentalmente por el menor tamaño celular inducido por el déficit hídrico (Cuadro 12).

Las variaciones en los parámetros morfoanatómicos permiten concluir que A. repanda posee plasticidad morfológica que facilita su adaptación a condiciones extremas de déficit hídrico: aumentando la relación A^{mes}/A lo que condiciona una disminución de la resistencia del mesófilo al flujo de CO_2 ; aumenta la resistencia a la pérdida de agua por transpiración y hay un incremento de la resistencia de la rizósfera al flujo hídrico (Cuadro 20).

Los resultados sugieren que cuando el déficit hídrico

es gradual, las plantas tienden a ajustar el potencial de solutos en los ápices lo que les permite mantener el turgor a pesar de la disminución del potencial total (Figuras 6 y 7). El déficit hídrico no afectó al crecimiento radicular (Figura 17) ni la partición de los productos de fotosíntesis (Cuadro 11), por lo que podría suponerse además, ajuste osmótico a nivel radicular.

A potenciales totales de agua del suelo de -35 bares, las plantas de A. repanda, mantuvieron más del 89% de su agua total a plena turgencia (Figura 21). Las relaciones entre CRA y potencial total varía entre especies. Las plantas mesófitas retienen menos del 40% a potenciales totales de alrededor de -30 bares. La razón para la diferencia de retención hídrica, se ha explicado por una mayor concentración de solutos en las células (37).

En las plantas de A. repanda sometidas a déficit se observó una disminución del módulo de elasticidad de tejidos y fue de 44.1 ± 4.29 bares en comparación con 66.6 ± 5.08 bares de las plantas sin restricción hídrica. La disminución del módulo de elasticidad (Figuras 23 y 30), contribuyó a aumentar la capacidad de la planta para mantener el turgor. Un valor bajo del módulo de elasticidad indica que el tejido será capaz de disminuir su potencial

de turgor más lentamente con la pérdida de agua que otra con un alto valor (Steudle, 73). El menor módulo de elasticidad de las plantas del tratamiento seco probablemente esté asociado al menor tamaño celular, observaciones realizadas por Cuttler (21), predicen que células más pequeñas podrían mantener el turgor en forma más efectiva que células más grandes a bajos valores de potencial total.

El crecimiento es más sensible al déficit hídrico que la abertura estomática (36). Las evidencias experimentales en la literatura, establecen una relación cuantitativa entre abertura estomática y contenido hídrico foliar (49,79), la mayoría de los datos demuestran que los estomas no son afectados hasta que el potencial total cae por debajo de un valor umbral, valor generalmente asociado al punto de marchitez permanente (29). El valor crítico de cierre estomático en A. repanda varió entre -50 y -60 bares (Figura 26). En Simonsia chinensis, los valores de potencial crítico fluctúan entre -15 a -45 bares; en Alnus rugosa, una planta mesófito, el potencial umbral es cercano a -10 bares. Las especies de desierto, generalmente son capaces de tolerar considerable disminución del potencial total antes que ocurra el cierre estomático (60), lo que en este trabajo quedó demostrado para A. repanda.

Las plantas acondicionadas al déficit hídrico, mantuvieron la eficiencia en el uso del agua (EUA), relativamente constante durante el período experimental y similares a los registrados en plantas sin restricción hídrica (4.90 ± 0.20 mgr de materia seca por gr de agua transpirada), a pesar de disminuir su área foliar y la producción de materia seca (Figura 20). Los datos de EUA son de interés, pues ellos no sólo muestran la gran eficiencia de A. repanda, sino demuestran la constancia de esta tasa. Estos resultados confirman lo postulado por Fischer y Turner (26), en el sentido de que la EUA sería constante para una misma especie.

VI. BIBLIOGRAFIA

1. ACEVEDO, E., HSIAO, T.C. and D.W. HENDERSON. 1971. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to change in water status. Plant Physiol. 48: 631-636.
2. ACEVEDO, H.E. 1975. The Growth of Maize (*Zea mays* L.) under Field Conditions as Affected by its Water relations. PhD, thesis. Univ. Calif. Davis pp.253.
3. ACEVEDO, H.E. 1979. Interacciones suelo-agua raíz en el proceso de absorción de agua por las plantas. Boletín Técnico, Facultad de Agronomía. Universidad de Chile 44: 17-25.
4. ACUÑA, H.P., AVENDAÑO, R., LAILHACAR, S. y E. NEUMAN. 1978. Efecto de la competencia de las terófitas *Brumus mollis* L. y *Medicago polymorpha* L., en el crecimiento inicial de Atriplex repanda Phil. Avances en Producción Animal: 31-39.
5. ARAOS, F.J. y M.J. INFANTE. 1973. Métodos de análisis de suelo para evaluar las necesidades de fertilización. INIA Stgo. 11p.
6. ASHBY, W.C. and N.C.W. BEADLE. 1957. Studies in Halophytes III. Salinity factors in the growth of Australian saltbush. Ecology Vol. 38, N° 2.
7. BADILLA, S.I. 1975. Características ecológicas y fitosociológicas de Atriplex repanda Phil. Tesis Ingeniero Agrónomo Universidad de Chile. Facultad de Agronomía 340p.
8. BATEMAN, V.J. 1970. Nutrición Animal. Métodos Analíticos. Centro Regional de Ayuda Técnica. México Buenos Aires. 340 p.
9. BAVER, L.D. 1949. Practical values from physical analysis of soils. Soils Science 68: 1-15.
10. BEADLE, N.C.W., WHALLEY, R.D.B. and J.B. GIBSON. 1957. Studies in Halophytes II. Analytic data on the mineral constituents of three species of Atriplex and their accompanying soils in Australia. Ecology. Vol. 38, N° 2.

11. BEGG, J.E. and N.C. TURNER. 1976. Crop water deficit. *Adv. Agron.* 28: 161-137.
12. BLACKKE, R.F. 1954. The leaf of Australian members of the Genus *Atriplex*: *Atriplex vesicaria* H. and *A. nummularia* Lindl. *Aust. J. Bot.* 2: 269-286.
13. BLACKKE, R.F. 1956. Effect of NaCl in water culture on the ion uptake and growth of *Atriplex hastata* L., 2: *Aust. J. Bot.* 6: 306-321.
14. BLACKMAN, D.E. and J.N. BLACK. 1959. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. XII. The role of the light factor in limiting growth. *Ann. Bot.* 23: 131-145.
15. BLAKE, G.R. 1964. Density and bulk density determinations Methods of soil analysis. *Agronomy N°9 Part. I* pp. 371-390.
16. BOUCHET, R.J. 1965. L'Evapotranspiration Potentielle samesure ou son estimation a partir de l'evapotranspiration sous abri. Signification et interet écologique. In UNESCO Methology of Plant of the Montpellier Symposium. pp. 119-127.
17. BOYER, J.S. 1967. Matric potentials of leaves. *Plant Physiol.* 42: 213-217.
18. BOYER, J.S. 1970. Different sensivity of photosynthesis to low leaf water potentials corn and soybean. *Plant Physiol.* 46: 816-820.
19. BOYER, J.S. 1972. Use of isopiestic technique in thermocouple psychrometry. III. Application to plants. In: R.W. Brown, B.P. Van Haveren. eds. *Psychrometry in Water Relations Research.* Utah State University. pp. 51-55.
20. CAMPBELL, G.S. PAPENDICK, R.I. RABIE, E. and A.J. SHAYONGOWI. 1979. A comparison of osmotic potential. Elastic modulus, and Apoplastic Water in Leaves of Dryland Winter Wheat *Agronomy Journal.* 71: 31-36.
21. CUTLER, J.M., D.W. RAINS, and R.L. LOOMIS. 1977. The importance of cell size in water relations of plants *Physiol. Plant.* 40: 255-260.

22. CHEUNG, Y.N.S., TYREE, M.T. and J. DAINTY. 1975. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretation. *Can. J. Bot.* 53: 1342-1346.
23. CHEUNG, Y.N.S., TYREE, M.T. and DAINTY. 1976. Some possible of error in determining bulk elastic modulus and other parameters from pressure volume curves of shoots and leaves. *Can. J. Bot.* 54: 758-765.
24. COWAN, I.R. 1977. Stomatal behaviour and environment. In: R.D. Woolhouse H.W. (ed). *Advances in Botanical research*. Vol. IV Academic Press, London New York. pp. 117-228.
25. DAVENPORT, D.C. 1974. Resistance measurement. Stomatal resistance from cuvette transpiration measurements. In *Measurements of stomatal aperture diffusive resistance*. College of Agriculture Research Center Washington State Univ. Bulletin. 809 pp.38.
26. FISCHER, R.A. and N.C. TURNER. 1978. Plant productivity in arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 29: 277-317.
27. FISCHER, R. and D.G. PETERS. 1968. *Análisis Químico Cuantitativo*. Ed. Interamericana. 480 p.
28. FRANCO, C.M. and A.C. MAGALHAES. 1961. Techniques for the measurement of transpiration of individual plant. *Proceeding UNESCO Plant Water Relationships*. pp. 211-217.
29. GARDNER, F.G. and C.F. EHLIG. 1965. Physical aspects of the internal water relations of plant leaves. *Plant Physiol.* 40: 705-710.
30. GATES, C.T. 1968. Water deficits and growth of Herbaceous plant. In: Kozlowsky. *Water Deficits and plant growth*. Plant Water Consumption and Response. New York, Academic Press. V. 2 pp. 326.
31. GONZALEZ, C.O., RODRIGUEZ, M.N. y M.C. BAEZ. 1968. *La Nutrición mineral de los vegetales. Análisis foliar y savia. Metodologías y objetivos*. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad de Chile. 46p.

32. GREGORY, F.G. 1917. Physiological conditions in cucumber house. Exp. and Res. Sta. Cheshunt 3 r.d. Ann. Rep. In: Technical Bulletin 118 (1973) Colorado State University. Exp. Station Fort Collins.
33. GREENWAY, H. and C.B. OSMOND. 1969. Ions relations, growth and metabolism of Atriplex at light, external electrolyte concentrations. In the biology of Atriplex. Div. of Pl. Conmw. Sci. and Ind. Res. Or. Canberra Australia. pp. 128.
34. HATTERLEY, P.W. WATSON, L. and C.B. OSMOND. 1976. Metabolite transport in leaves of C4 plants. Specification and speculation. In Transport and transfer processes in plants. Ed. I.F. Wardlaw and J.B. Passioura. Academic Press. pp.191-201.
35. HENCKELL, P.A. 1964. Physiology of plants under drought. Ann. Rev. Plant. Physiol. 15: 363-386.
36. HSIAO, T. C. 1973. Plant responses to water stress. Ann. Rev. Plant Physiol. 24: 519-570.
37. HSIAO, T.C. and E. ACEVEDO. 1974. Plant responses to water deficits, water use efficiency and drought resistance. Agric. Meteorol. 146: 59-84.
38. HSIAO, T.C. and R.A. FISCHER, 1974. Resistance measurements. Mass flow porometers. In: Measurement of stomatal aperture diffusive resistance. College of Agriculture Research Center Washington State Univ. Bulletin 809 pp. 38.
39. HURD, E.A. 1968. Growth of root of seven varieties of spring wheat at high and low moisture levels. Agronomy Journal 60: 201-205.
40. JONES, R. HODKINSON, K.C. and A.J. RIXON. 1970. Growth and productivity in rangeland species of Atriplex. In Jones R. (ed) The biology of Atriplex C.S.I.R.O. Canberra, pp. 31-42.
41. JONES, M.M. and N.C. TURNER. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiol. 61: 122-126.
42. KANEMASU, E.T., THURTELL, G.W. and C.B. TANNER. 1969. Design calibration and field use of stomatal diffusion porometers. Plant Physiol. 44:881-885.

43. KAUFMAN, M.R. 1976. Water transport through plants: currents perspectives. In Wardlaw I.F. Passioura J.B. (eds) Transport and transfer processes in plants. Academic Press. London New York, pp.313-327.
44. KLEPPER, B. TAYLOR, H.M. HUCK, M.G. and E.L. FISCUS. 1973. Water relations and growth of cotton in Drying Soil. Agronomy Journal. Vo. 65: 307-310.
45. KRAMER, P.J. 1969. Plant and soil water relationships. New York. Mc. Graw-Hill. pp.325.
46. LONGTRETHER, D.J. HARTSOCK, T.L. and P.S. NOBEL. 1980. Mesophyll cell properties for some C3 and C4 species with high photosynthetic rates. Physiol. Plant. 48: 494-498.
47. MAXWELL, J.O. and R.E. REDMAN. 1978. Leaf water potentials and relative water content in a xeric grass *Agropyron desystachium* Hook. Oecologia (Berl.) 35: 277-284.
48. MEIDNER, H. and D.W. SHERIFF. 1976. Water and Plants. Tertiary level Biology. Blackie and Son Lim. pp.48.
49. MILLAR, A.A., GARDNER, W.R. and S.M. GOLTZ. 1971. Internal water status and water transport in seed onion plants. Agron. J. 63: 779-784.
50. MONTENEGRO, G., RIVEROS, F. y C. ALCALDE. 1980. Morphological structure and water balance of four Chilean shrubs species. Flora 170: 554-564.
51. MOONEY H.A., EHLERINGER J.; BJORKMAN O. 1977. The energy balance of leaves of the evergreen desert shrub *Atriplex hymenelytra* Oecologia 29: 301-310.
52. MOZAFAR, A. and J.R. GOODIN. 1970. Vesiculate Hairs. A mechanism for salt tolerance in *Atriplex halimus*. Plant Physiol. 45: 62-65.
53. NEWMANN, E.I. 1965. A method of estimating the total length of root in sample. J. Appl. Ecol. 2: 139-145.
54. NOBEL, P.S. 1974. Introduction to Biophysical Plant Physiology. pp.448 W.H. Freeman, San Francisco ISBN 07167-0592-3.

55. NOBEL, P.S., ZARAGOZA, L.J. and W.K. SMITH. 1975. Relation between mesophyll surface area, Photosynthesis rate and Illumination level during Development for leaves of *Plectranthus parviflorus* H., *Plant Physiol.* 55: 1067-1070.
56. NOBEL, P.S. 1977. Internal area and cellular CO₂ resistance Photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species. *Physiol. Plant.* 40: 137-144.
57. NOBEL, P.S. 1980. Leaf anatomy and water use efficiency. In: *Adaptations of Plant to water and High Temperatures Stress.* Ed. N.C. Turner and P.J. Kramer. pp. 43-55.
58. OSMOND, C.B., TROUGHTON, J.H. and D.J. GOODCHILD. 1969. Growth and productivity. In the biology of *Atriplex* Div. of Pl. Conmw. Sci. and Ind. Res. or. Canberra Australia. pp. 128.
59. OSMOND, C.B. LUTTGE, U.; WEST, K.R.; PALLAGHY, C.K. and B. SACHER-HILL. 1969. Ion absorption in *Atriplex* Leaf tissue. II Secretion of ions to epidermal bladders *Aust. J. Biol. Sci.* 22: 797-814.
60. OSMOND, C.B., BJORKMAN and D.J. ANDERSON. 1980. Physiological Processes in Plant Ecology. Toward synthesis with *Atriplex*. *Ecological Studies 36* Springer Verlag (eds) pp. 460.
61. PALMER, J.H. TRICKET, E.S. and E.T. LINACRE. 1964. Transpiration response of *Atriplex nummularia* L. and upland cotton vegetation to soil moisture stress. *Agr. Meteorol.*, 1: 282-293.
62. PEREIRA, J.S. and T.T. KOZLOWSKI. 1976. Leaf anatomy and water relations of *Eucalyptus camaldulensis* and *E. globulus* seedlings. *Can. J. Bot.* Vol. 54.
63. RADFORD, H. 1967. Growth Analysis. In *Technical Bulletin 118 (1973)* Colorado State University. Exp. Station Fort Collins.
64. RASCHKE, K. 1970. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26: 309-340.
65. RICHARDS. L.A. and G. OGATA. 1958. Thermocouple for water pressure measurements in biological and systems and high humidity. *Sci.* 128: 1089-1090.

66. SANCHEZ-DIAZ, M.F. and P.J. KRAMER. 1973. Turgor differences and water stress in maize and sorghum leaves during drought and recovery. *J. Expl. Bot.* 24, 511-515.
67. SCHOLLANDER, P.F., HAMMEL, H.T. BRADTREET, E.D. and E. A. HEMMINGSEN. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Sci.* 148: 339-345.
68. SILVA, R.H. 1973. Estudio histológico comparativo en dos especies del Género Atriplex. Tesis Profesor de Biología y Cs. Universidad de Chile. 52p.
69. SILVA, S.E. y C. PEREIRA 1976. Aislación y composición de las proteínas de hojas de Atriplex nummularia y Atriplex repanda Phil. *Ciencia e Investigación Agraria: 3 N°4*, 169-174.
70. SLATYER, R.O. 1967. *Plant Water Relationships*. Academic Press New York pp.366.
71. SLATYER, R.O. 1970. Comparative Photosynthesis, growth and Transpiration of two species of Atriplex. *Planta (Berl.)* 93: 175-189.
72. SMITH, W.K. and P.S. NOBEL. 1977. Influence of seasonal changes in leaf morphology on water use efficiency for three dessert broadlead shrubs. *Ecology* 58: 1033-1043.
73. STEUDLE, E. and U. ZIMMERMAN. 1977. Effect of turgor pressure and cell size on the wall elasticity of plant cells. *Plant Physiol.* 59: 285-289.
74. STORER, K.R., SCHMELL, W.R. and R.J. HECKER. 1973. Growth analysis studies of sugar beet. In *Technical Bulletin 118 Colorado State University*.
75. TAYLOR, H.M. and B. KLEPPER. 1973. Rooting density and water extraction patterns for Corn (*Zea mays*) *Agron. J.* Vol. 65: 965-968.
76. TORO, B.J. 1979. Determinación de la densidad radicular mediante el método de las intersecciones Tesis Ingeniero Agrónomo Universidad de Chile. Facultad de Agronomía. 84p.
77. TOUSINIS, A.J. and L. MARTON. 1969. Electron Probe microanalysis. *Advances in Electronics and Electron Physics Supplement 6*. Acad. Press 450p.

78. TURNER, N.C. 1974. Stomatal behaviour and environment and water use status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. II At low soil water potential. *Plant Physiol.* 53: 360-365.
79. TURNER, N.C. and J.E. BEGG. 1977. Response of pasture plant to water deficits. In J.R. Wilson and plant relations in pastures. C.S.I.R.O. Melbourne, pp. 50-66.
80. TURRELL, F.M. 1936. The area of the internal exposed surface of dicotyledon leaves. *Am. J. Bot.* 23: 255-264.
81. TYREE, M.T. and H.T. HAMMEL. 1972. The measurement of turgor pressure and the water relations of plant by the pressure bomb technique. *J. Exp. Bot.* 24: 267-282.
82. TYREE, M.T. 1976. Negative turgor pressure in plants cells; fact o fallacy? *Can. J. Bot. Vol.* 54: 2738 2746.
83. WAISEL, S. 1972. *Biology of Halophytes.* New York of London Academic Press. pp.480.
84. WARREN WILSON, J. 1967. The components of leaves water potentials III. Effects of tissue characteristics and relative water contents on water potential *Aust. J. Biol. Sci.* 20: 359-367.
85. WARDLAW, I.F. 1976. Assimilate Partitioning: Cause and Effects. In *Transport and Transfer procesis in plants.* Ed. I.F. Wardlaw and J.B. Passioura Academic Press. pp. 380-391.
86. WATSON, D.J. 1958. The dependence of net assimilation rate on the leaf area index. *Ann. Bot.* 22: 37-54.
87. WENKERT, W. 1980. Measurement of tissue osmotic pressure. *Plant Physiol.* 65: 614-617.

APENDICE A

Curva presión-volumen

Curva presión-volumen

De acuerdo a lo señalado, la curva $1/P$ ó $1/\psi$ versus CRA proporciona un gráfico curvilíneo, del que es posible deducir parámetros con significado ecológico.

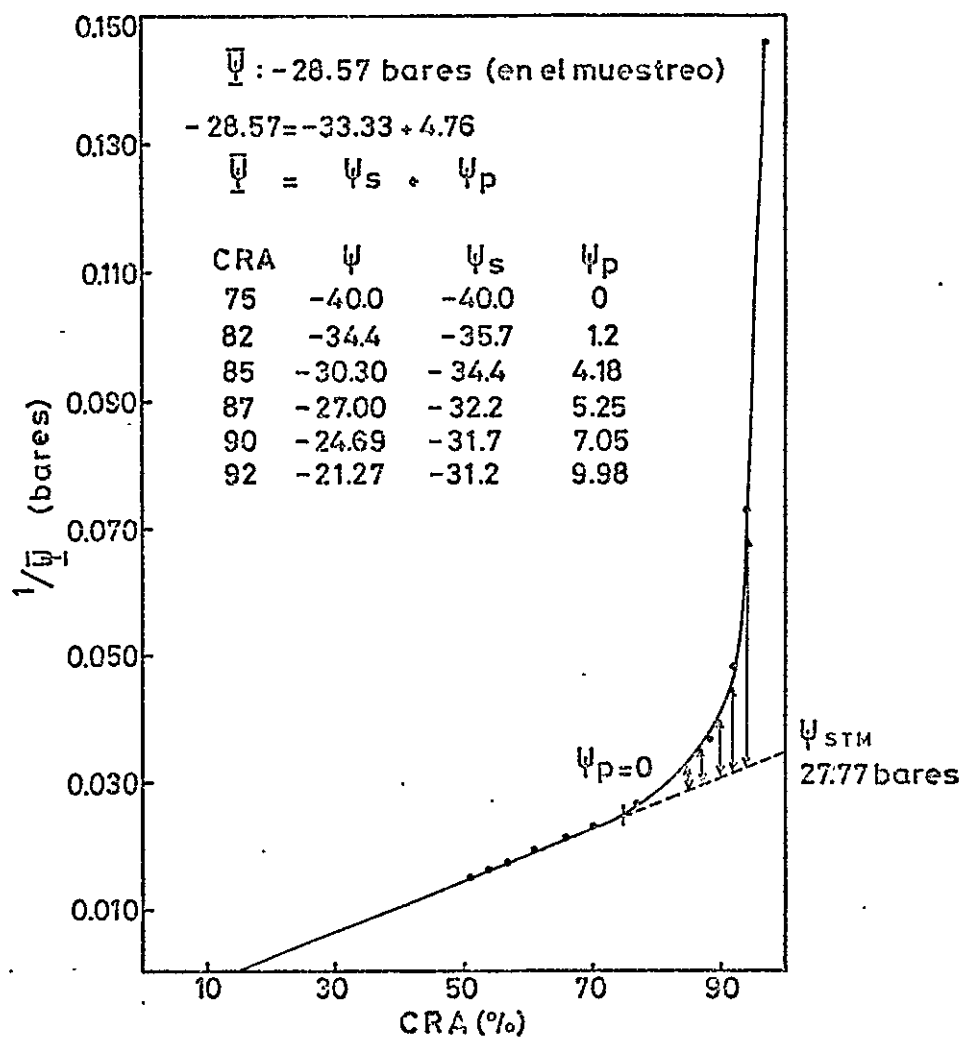


FIGURA 31. Curva presión-volumen de una ramilla terminal de A. repanda.

El gráfico no es lineal hasta que la turgencia se hace igual a 0. A altas presiones la curva es lineal y extrapolando en esta porción a CRA = 100% indica el potencial de solutos a turgor máximo (Ψ_{STM}).

De acuerdo a la teoría en uso, los términos relevantes del $\bar{\Psi}$, en las relaciones hídricas de tejidos se expresan como: $\bar{\Psi} = \Psi_s + \Psi_p$.

En la curva $1/P$ versus CRA, se introdujo el valor recíproco del potencial total, que en el ejemplo es igual a 0.035, valor que se lee en la ordenada pudiendo deducir el Ψ_s correspondiente a un CRA de 87% y que en este caso es igual a -33.33 bares. Aplicando la ecuación anterior se dedujo el valor correspondiente para Ψ_p . Con este procedimiento se obtuvieron los distintos componentes del $\bar{\Psi}$ a un CRA dado, tal como se observa en la Figura 31.

Para obtener el valor de ϵ (módulo de elasticidad), se graficaron los valores de Ψ_p versus CRA. El módulo se obtuvo de la pendiente de la curva. La elasticidad de las paredes celulares determina la tasa de cambio Ψ_p del tejido con respecto a los cambios de contenido hídrico. A mayor valor de ϵ , menor será la elasticidad de las paredes celulares, en el ejemplo el valor fue de 32 bares.

APENDICE B

Tabla de temperaturas máximas, mínimas
y medias de invernadero.

Tabla de temperaturas máximas, mínimas
y medias de invernadero 1980

| Fecha | T ^o Máx. oC | T ^o Mín. oC | T ^o Media oC |
|-------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|
| 22-IV | 28 ^o C | 14 ^o C | 21 ^o C |
| 23-IV | 17 | 12 | 14,5 |
| 24-IV | 22 | 14 | 18,0 |
| 25-IV | 26 | 8 | 17,0 |
| 26-IV | 27 | 8 | 17,5 |
| 27-IV | 29 | 11 | 20,0 |
| 28-IV | 22 | 12,5 | 17,2 |
| 29-IV | 20,5 | 11 | 15,0 |
| 30-IV | 27 | 6 | 16,5 |
| 1 ^o -V | 27 | 6 | 16,5 |
| 2 -V | 29 | 6,5 | 17,7 |
| 3 -V | 29 | 8 | 18,5 |
| 4 -V | 21 | 10 | 15,5 |
| 5 -V | 24,5 | 9,5 | 17,0 |
| 6 -V | 24,0 | 8 | 16,0 |
| 7 -V | 16,0 | 8 | 17,0 |
| 8 -V | 17,0 | 8 | 17,5 |
| 9 -V | 14,0 | 8 | 16,0 |
| 10-V | 10,0 | 8 | 14,0 |
| 11-V | 15,5 | 8 | 12,7 |
| 12-V | 24 | 8,5 | 16,2 |
| 13-V | 23 | 9,0 | 16,0 |
| 14-V | 14 | 11,0 | 12,5 |
| 15-V | 22 | 9,0 | 15,5 |
| 16-V | 23 | 6,0 | 14,5 |

| Fecha | T° Máx. °C | T° Mín. °C | T° Media °C |
|--------------------|---------------|---------------|----------------|
| 17-V | 24 | 6,0 | 15,0 |
| 18-V | 21 | 10,0 | 15,5 |
| 19-V | 15 | 8,0 | 11,5 |
| 20-V | 20 | 10,0 | 15,0 |
| 21-V | 17 | 10 | 13,5 |
| 22-V | 22 | 7,5 | 14,7 |
| 23-V | 15 | 14,0 | 14,5 |
| 24-V | 22 | 10,0 | 16,0 |
| 25-V | 24 | 10,0 | 17,0 |
| 26-V | 15 | 8,0 | 11,5 |
| 27-V | 23 | 9,0 | 16,0 |
| 28-V | 15 | 11,0 | 13,0 |
| 29-V | 14 | 13 | 13,5 |
| 30-V | 16 | 13 | 14,5 |
| 31-V | 16 | 13 | 14,5 |
| 1 ^o -VI | 19 | 11 | 15 |
| 2 -VI | 25 | 7 | 16 |
| 3 -VI | 27 | 13 | 20 |
| 4 -VI | 23 | 13 | 18 |
| 5 -VI | 19 | 11 | 15 |
| 6 -VI | 18 | 13 | 15,5 |
| 7 -VI | 16,5 | 12 | 14,2 |
| 8 -VI | 16 | 9 | 12,5 |
| 9 -VI | 20 | 5 | 12,5 |
| 10-VI | 14 | 8 | 11 |
| 11-VI | 16 | 5 | 10,5 |
| 12-VI | 20 | 9 | 14,5 |
| 13-VI | 24 | 6 | 15 |
| 14-VI | 25 | 7 | 16 |

| Fecha | T° Máx. °C | T° Mín. °C | T° Media °C |
|--------|---------------|---------------|----------------|
| 15-VI | 11 | 8 | 9,5 |
| 16-VI | 17 | 10 | 13,5 |
| 17-VI | 24 | 10 | 17 |
| 18-VI | 23 | 9 | 16 |
| 19-VI | 24 | 10 | 17 |
| 20-VI | 29 | 11 | 20 |
| 21-VI | 20 | 12 | 16 |
| 22-VI | 22 | 10 | 16 |
| 23-VI | 18 | 11 | 14,5 |
| 22-VI | 16 | 12 | 14 |
| 25-VI | 20 | 9 | 14,5 |
| 26-VI | 17 | 8 | 12,5 |
| 27-VI | 16 | 14 | 15 |
| 28-VI | 16 | 13 | 14,5 |
| 29-VI | 15 | 10 | 12,5 |
| 30-VI | 19 | 8 | 13,5 |
| 1°-VII | 18 | 5 | 11,5 |
| 2 -VII | 23 | 8 | 16,5 |
| 3 -VII | 18 | 19 | 13,5 |
| 4 -VII | 20 | 9 | 14,5 |
| 5 -VII | 24 | 11 | 17,5 |
| 6 -VII | 15 | 13 | 14 |
| 7 -VII | 21,3 | 11 | 16,1 |
| 8 -VII | 20,8 | 6 | 13,4 |
| 9 -VII | 22,5 | 1,5 | 12,0 |
| 10-VII | 22 | 8 | 15,0 |
| 11-VII | 17 | 8,8 | 12,9 |
| 12-VII | 18 | 7 | 12,5 |
| 13-VII | 13 | 8,5 | 10,7 |

| Fecha | T° Máx. °C | T° Mfn. °C | T° Media °C |
|---------|---------------|---------------|----------------|
| 14-VII | 24,2 | 10 | 17,1 |
| 15-VII | 27 | 7 | 17,0 |
| 16-VII | 21,5 | 13 | 34,5 |
| 17-VII | 17 | 14 | 15,5 |
| 18-VII | 15,5 | 9 | 12,2 |
| 19-VII | 14,8 | 9 | 11,9 |
| 20-VII | 21,8 | 7 | 14,4 |
| 21-VII | 22,8 | 5,3 | 14,0 |
| 22-VII | 26 | 5,8 | 15,9 |
| 23-VII | 11,5 | 4 | 7,7 |
| 24-VII | 18 | 7 | 12,5 |
| 25-VII | 17,5 | 6,5 | 12,0 |
| 26-VII | 18,2 | 6,5 | 12,3 |
| 27-VII | 19,6 | 6,4 | 13,0 |
| 28-VII | 20,8 | 6,0 | 13,4 |
| 29-VII | 12,5 | 4,5 | 8,5 |
| 30-VII | 20,5 | 1,5 | 11,0 |
| 31-VII | 24 | 5,5 | 14,7 |
| 1°-VIII | 22 | 8 | 15,0 |
| 2 -VIII | 22 | 10 | 16,0 |
| 3 -VIII | 14,5 | 9 | 11,7 |
| 4 -VIII | 26 | 10 | 18,0 |
| 5 -VIII | 28,5 | 8 | 18,2 |
| 6 -VIII | 18,5 | 9,5 | 14,0 |
| 7 -VIII | 22,8 | 11,5 | 17,1 |
| 8 -VIII | 23,0 | 11,8 | 17,4 |
| 9 -VIII | 20 | 9,8 | 14,9 |
| 10-VIII | 28 | 5,8 | 16,9 |
| 11-VIII | 32,5 | 7,5 | 19,7 |

| Fecha | T° Máx. °C | T° Mín. °C | T° Media °C |
|--------------------|---------------|---------------|----------------|
| 12-VIII | 28 | 15,5 | 21,7 |
| 13-VIII | 27,5 | 10,5 | 19,5 |
| 14-VIII | 23 | 8 | 15,5 |
| 15-VIII | 25,8 | 10 | 17,9 |
| 16-VIII | 24,5 | 11 | 17,7 |
| 17-VIII | 19 | 12,8 | 15,9 |
| 18-VIII | 25 | 9 | 12 |
| 19-VIII | 25 | 7 | 11 |
| 20-VIII | 15,5 | 9 | 12,2 |
| 21-VIII | 21 | 7,5 | 14,2 |
| 22-VIII | 26 | 6 | 16 |
| 23-VIII | 24,4 | 6,8 | 15,6 |
| 24-VIII | 22 | 3,9 | 12,95 |
| 25-VIII | 24 | 2,5 | 13,2 |
| 26-VIII | 31,9 | 3,8 | 17,8 |
| 27-VIII | 23,8 | 5,5 | 14,6 |
| 28-VIII | 19 | 6 | 12,5 |
| 29-VIII | 17,3 | 4 | 10,6 |
| 30-VIII | 21,9 | 7,2 | 14,5 |
| 31-VIII | 26,3 | 9,0 | 17,6 |
| 1 ^o -IX | 24 | 7,8 | 15,9 |
| 2 -IX | 28 | 6,0 | 17 |
| 3 -IX | 31,3 | 6,0 | 18,5 |
| 4 -IX | 33,8 | 7,0 | 20,0 |
| 5 -IX | 32,8 | 8,5 | 20,2 |
| 6 -IX | 26,5 | 8,2 | 17,35 |
| 7 -IX | 21,9 | 7,9 | 14,9 |
| 8 -IX | 28 | 10 | 19 |
| 9 -IX | 27,9 | 9 | 18,4 |

| Fecha | T ^o Máx. °C | T ^o Mín. °C | T ^o Media °C |
|-------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|
| 10-IX | 34,0 | 5,5 | 19,7 |
| 11-IX | 38 | 7,9 | 22,9 |
| 12-IX | 29,8 | 8,7 | 19,2 |
| 13-IX | 15,3 | 8,8 | 12,0 |
| 14-IX | 31 | 5,0 | 18,0 |
| 15-IX | 32,9 | 3,0 | 17,9 |
| 16-IX | 27 | 5,0 | 16,0 |
| 17-IX | 16,8 | 4,0 | 10,4 |
| 18-IX | 14,2 | 6,7 | 10,4 |
| 19-IX | 25,9 | 2,0 | 13,9 |
| 20-IX | 20 | 5,0 | 12,5 |
| 21-IX | 33,8 | 5,5 | 19,6 |
| 22-IX | 16,5 | 2,0 | 9,2 |
| 23-IX | 13,5 | 7,0 | 10,2 |
| 24-IX | 24,8 | 8,8 | 16,8 |
| 25-IX | 15 | 6,0 | 10,5 |
| 26-IX | 21,9 | 7,8 | 14,8 |
| 27-IX | 25,5 | 4,0 | 14,7 |
| 28-IX | 19,5 | 10,8 | 15,1 |
| 29-IX | 18 | 11 | 14,5 |
| 6 -X | 16,9 | 10,5 | 13,7 |
| 7 -X | 29 | 8,3 | 19,6 |
| 8 -X | 29,2 | 7,6 | 18,4 |
| 9 -X | 20,9 | 12,5 | 16,7 |
| 10-X | 25 | 10,8 | 17,9 |
| 11-X | 33 | 7,0 | 20,0 |
| 12-X | 35 | 8,8 | 21,9 |
| 13-X | 33 | 9,8 | 19,9 |
| 14-X | 31 | 9,2 | 20,1 |

| Fecha | Tº Máx. ºC | Tº Mín. ºC | Tº Media ºC |
|-------|---------------|---------------|----------------|
| 15-X | 30,4 | 11,9 | 21,1 |
| 16-X | 17 | 12,5 | 14,7 |
| 17-X | 17 | 10 | 13,5 |
| 18-X | 25,5 | 9,8 | 17,6 |
| 19-X | 26,4 | 5,0 | 15,7 |
| 20-X | 13,5 | 10,0 | 11,7 |
| 21-X | 25,3 | 9,9 | 17,6 |
| 22-X | 26,3 | 5,0 | 15,6 |
| 23-X | 28,4 | 4,4 | 16,4 |
| 24-X | 32,0 | 5,7 | 18,8 |
| 25-X | 34,0 | 6,8 | 20,4 |
| 26-X | 34 | 6 | 20 |
| 27-X | 30 | 8 | 19 |
| 28-X | 27,5 | 9,8 | 18,6 |
| 29-X | 30,9 | 10,5 | 20,7 |
| 30-X | 35 | 8,9 | 21,9 |
| 31-X | 37,0 | 11,0 | 24,0 |
| 1º-XI | 34,8 | 10,3 | 22,5 |
| 2 -XI | 33,5 | 13,4 | 23,4 |
| 3 -XI | 32 | 12 | 22,0 |
| 4 -XI | 25,2 | 12,5 | 18,8 |
| 5 -XI | 30,9 | 8,5 | 19,7 |
| 6 -XI | 22 | 7,5 | 14,7 |
| 7 -XI | 12,5 | 7,7 | 10,1 |
| 8 -XI | 23 | 6,0 | 14,5 |
| 10-XI | 30,9 | 13 | 21,9 |
| 11-XI | 35,3 | 8 | 21,9 |
| 12-XI | 39,5 | 11 | 25,2 |
| 13-XI | 34,5 | 12 | 18,2 |

| Fecha | Tº Máx. ºC | Tº Mín. ºC | Tº Media ºC |
|--------|---------------|---------------|----------------|
| 14-XI | 35,0 | 14,0 | 24,5 |
| 15-XI | 31,2 | 8,5 | 19,8 |
| 16-XI | 32,5 | 11,7 | 22,1 |
| 17-XI | 23,5 | 13 | 18,5 |
| 18-XI | 31,9 | 11 | 21,4 |
| 19-XI | 26,3 | 10,5 | 18,4 |
| 20-XI | 28,8 | 9,5 | 19,1 |
| 21-XI | 27,7 | 9,0 | 18,3 |
| 22-XI | 33 | 6,0 | 19,5 |
| 23-XI | 37,9 | 3,0 | 20,4 |
| 24-XI | 35 | 13,5 | 24,2 |
| 25-XI | 34 | 10,9 | 22,4 |
| 26-XI | 34 | 11 | 22,5 |
| 27-XI | 33 | 10,2 | 21,6 |
| 28-XI | 36,3 | 9,5 | 22,9 |
| 29-XI | 40 | 13 | 23,7 |
| 30-XI | 34,5 | 13 | 23,7 |
| 1º-XII | 27 | 13,5 | 20,2 |
| 2 -XII | 36 | 14,9 | 25,4 |
| 3 -XII | 38 | 13 | 25,5 |
| 4 -XII | 41 | 12 | 26,5 |
| 5 -XII | 40 | 12 | 26 |
| 6 -XII | 45 | 13 | 29 |
| 7 -XII | 40 | 15 | 27,5 |
| 8 -XII | 34,9 | 13,5 | 24,2 |
| 9 -XII | 37,0 | 10 | 23,5 |
| 10-XII | 36 | 13,9 | 24,9 |
| 11-XII | 37,2 | 14 | 25,6 |
| 12-XII | 37 | 13,9 | 25,4 |

| Fecha | T° Máx. °C | T° Mín. °C | T° Media °C |
|--------|---------------|---------------|----------------|
| 13-XII | 40,5 | 14,5 | 27,5 |
| 14-XII | 42,9 | 17,8 | 30,3 |
| 15-XII | 41 | 17 | 29 |
| 16-XII | 33 | 15 | 24 |
| 17-XII | 28,8 | 15,9 | 22,3 |
| 18-XII | 32 | 7 | 19 |
| 19-XII | 33,5 | 8 | 20,7 |
| 20-XII | 37 | 10 | 23,5 |
| 21-XII | 39,5 | 12,9 | 26,2 |
| 22-XII | 38 | 14,0 | 26,0 |

APENDICE C

Tabla de humedades relativas máximas, mínimas y medias de invernadero

Tabla de humedades relativas máximas, mínimas y medias de invernadero

| Fecha | H.R. máx. (%) | H.R. mín. (%) | H.R. media (%) |
|-------------------|---------------|---------------|----------------|
| 22-IV | 80 | 21 | 55,5 |
| 23-IV | 82 | 46 | 64 |
| 24-IV | 82 | 30 | 56 |
| 25-IV | 86 | 26 | 56 |
| 26-IV | 88 | 36 | 62 |
| 27-IV | 86 | 36 | 61 |
| 28-IV | 92 | 38 | 65 |
| 29-IV | 90 | 46 | 68 |
| 30-IV | 88 | 20 | 54 |
| 1 ^o -V | 82 | 22 | 52 |
| 2 -V | 84 | 20 | 52 |
| 3 -V | 82 | 26 | 54 |
| 4 -V | 92 | 44 | 46 |
| 5 -V | 92 | 34 | 63 |
| 6 -V | 90 | 32 | 45 |
| 7 -V | 88 | 52 | 70 |
| 8 -V | 88 | 40 | 64 |
| 9 -V | 92 | 54 | 73 |
| 10-V | 94 | 86 | 90 |
| 11-V | 90 | 78 | 84 |
| 12-V | 92 | 50 | 71 |
| 13-V | 100 | 60 | 80 |
| 14-V | 100 | 90 | 85 |
| 15-V | 100 | 54 | 77 |

| Fecha | H.R. m \acute{x} . (%) | H.R. m \acute{i} n. (%) | H.R. media (%) |
|--------------------|--------------------------|---------------------------|----------------|
| 16-V | 100 | 60 | 80 |
| 17-V | 100 | 56 | 78 |
| 18-V | 100 | 52 | 76 |
| 19-V | 98 | 70 | 84 |
| 20-V | 94 | 54 | 74 |
| 21-V | 100 | 66 | 83 |
| 22-V | 96 | 30 | 63 |
| 23-V | 92 | 70 | 81 |
| 24-V | 70 | 50 | 60 |
| 25-V | 74 | 48 | 61 |
| 26-V | 100 | 70 | 85 |
| 27-V | 94 | 48 | 47 |
| 28-V | 96 | 72 | 84 |
| 29-V | 80 | 72 | 76 |
| 30-V | 94 | 72 | 83 |
| 31-V | 92 | 78 | 85 |
| 1 ^o -VI | 84 | 48 | 64 |
| 2 -VI | 96 | 40 | 68 |
| 3 -VI | 62 | 34 | 48 |
| 4 -VI | 68 | 44 | 56 |
| 5 -VI | 70 | 50 | 60 |
| 6 -VI | 68 | 52 | 60 |
| 7 -VI | 92 | 70 | 81 |
| 8 -VI | 100 | 60 | 80 |
| 9 -VI | 98 | 54 | 76 |
| 10-VI | 90 | 56 | 73 |
| 11-VI | 84 | 48 | 66 |
| 12-VI | 86 | 50 | 43 |
| 13-VI | 88 | 52 | 70 |

| Fecha | H.R. máx. (%) | H.R. mín. (%) | H.R. media (%) |
|--------|---------------|---------------|----------------|
| 14-VI | 92 | 50 | 71 |
| 15-VI | 88 | 48 | 68 |
| 16-VI | 86 | 46 | 66 |
| 17-VI | 88 | 50 | 69 |
| 18-VI | 78 | 48 | 63 |
| 19-VI | 78 | 46 | 62 |
| 20-VI | 80 | 44 | 62 |
| 21-VI | 84 | 50 | 67 |
| 22-VI | 86 | 52 | 69 |
| 23-VI | 88 | 54 | 71 |
| 24-VI | 90 | 70 | 80 |
| 25-VI | 94 | 72 | 81 |
| 26-VI | 92 | 46 | 69 |
| 27-VI | 94 | 48 | 71 |
| 28-VI | 88 | 40 | 64 |
| 29-VI | 88 | 42 | 65 |
| 30-VI | 86 | 50 | 68 |
| 10-VII | 90 | 54 | 72 |
| 2 -VII | 92 | 52 | 72 |
| 3 -VII | 94 | 60 | 77 |
| 4 -VII | 96 | 58 | 77 |
| 5 -VII | 94 | 56 | 75 |
| 6 -VII | 92 | 60 | 76 |
| 7 -VII | 70 | 50 | 60 |
| 8 -VII | 89 | 47 | 68 |
| 9 -VII | 100 | 30 | 65 |
| 10-VII | 81 | 43 | 62 |
| 11-VII | 85 | 66 | 75,5 |
| 12-VII | 86 | 62 | 74 |

| Fecha | H.R. máx. (%) | H.R. mín. (%) | H.R. media (%) |
|----------------------|---------------|---------------|----------------|
| 13-VII | 85 | 64 | 74,5 |
| 14-VII | 94 | 46 | 70 |
| 15-VII | 94 | 34 | 64 |
| 16-VII | 78 | 53 | 65,5 |
| 17-VII | 80 | 55 | 67,5 |
| 18-VII | 99 | 76 | 87,5 |
| 19-VII | 85,5 | 69 | 77,2 |
| 20-VII | 93 | 47 | 70 |
| 21-VII | 98 | 40 | 69 |
| 22-VII | 93 | 39 | 66 |
| 23-VII | 100 | 80 | 90 |
| 24-VII | 98 | 40 | 69 |
| 25-VII | 99 | 41 | 70 |
| 26-VII | 99 | 47 | 73 |
| 27-VII | 100 | 48 | 74 |
| 28-VII | 100 | 46 | 73 |
| 29-VII | 100 | 51 | 75,5 |
| 30-VII | 100 | 46 | 73 |
| 31-VII | 87 | 46 | 66,5 |
| 1 ^o -VIII | 83 | 48 | 65,5 |
| 2 -VIII | 97 | 48 | 72,5 |
| 3 -VIII | 100 | 78 | 89 |
| 4 -VIII | 96 | 36 | 66 |
| 5 -VIII | 79 | 36 | 58 |
| 6 -VIII | 91 | 54 | 72,5 |
| 7 -VIII | 60 | 48 | 54 |
| 8 -VIII | 90 | 49 | 69,5 |
| 9 -VIII | 91 | 52 | 71,5 |
| 10-VIII | 94 | 36 | 65 |

| Fecha | H.R. máx. (%) | H.R. mín. (%) | H.R. media (%) |
|--------------------|---------------|---------------|----------------|
| 11-VIII | 93 | 37 | 65 |
| 12-VIII | 74 | 38 | 56 |
| 13-VIII | 86 | 41 | 63,5 |
| 14-VIII | 93 | 55 | 74 |
| 15-VIII | 87 | 54 | 70,5 |
| 16-VIII | 93 | 54 | 73,5 |
| 17-VIII | 93 | 44 | 68,5 |
| 18-VIII | 86 | 32 | 54 |
| 19-VIII | 79 | 32 | 55,5 |
| 20-VIII | 84 | 65 | 74,5 |
| 21-VIII | 86 | 46 | 66 |
| 22-VIII | 82 | 42 | 62 |
| 23-VIII | 100 | 42 | 71 |
| 24-VIII | 100 | 51 | 75,5 |
| 25-VIII | 100 | 23 | 61,5 |
| 26-VIII | 81 | 7 | 44 |
| 27-VIII | 95,9 | 42 | 68.95 |
| 28-VIII | 97 | 47 | 72 |
| 29-VIII | 98 | 47 | 72,5 |
| 30-VIII | 90 | 29 | 59,5 |
| 31-VIII | 93,9 | 29,8 | 61,8 |
| 1 ^o -IX | 90,0 | 20 | 55 |
| 2 -IX | 94 | 29 | 61,5 |
| 3 -IX | 92 | 10,1 | 51,1 |
| 4 -IX | 84 | 11 | 47,5 |
| 5 -IX | 86 | 21 | 53,5 |
| 6 -IX | 94 | 39 | 66,5 |
| 7 -IX | 97 | 26,3 | 61,6 |
| 8 -IX | 92 | 28 | 60 |

| Fecha | H.R. máx. (%) | H.R. mín. (%) | H.R. media (%) |
|-------|---------------|---------------|----------------|
| 9 -IX | 72,5 | 17 | 44,7 |
| 10-IX | 81 | 13 | 47 |
| 11-IX | 83,9 | 10 | 46,9 |
| 12-IX | 93 | 36,8 | 64,9 |
| 13-IX | 98,8 | 63 | 80,9 |
| 14-IX | 87 | 7,0 | 47 |
| 15-IX | 74 | 3,0 | 38,5 |
| 16-IX | 85 | 19,5 | 52,2 |
| 17-IX | 92 | 58 | 75 |
| 18-IX | 96 | 51 | 73,5 |
| 19-IX | 96,2 | 16,8 | 56,5 |
| 20-IX | 96,0 | 41 | 68,5 |
| 21-IX | 88 | 12,5 | 50,2 |
| 22-IX | 86 | 38 | 62 |
| 23-IX | 98,5 | 71 | 84,7 |
| 24-IX | 88 | 32,8 | 60,4 |
| 25-IX | 94,9 | 58,8 | 76,8 |
| 26-IX | 96,5 | 41 | 68,7 |
| 27-IX | 96,3 | 28,4 | 62,3 |
| 28-IX | 86,4 | 46,5 | 66,4 |
| 29-IX | 88 | 40,0 | 64 |
| 6 -X | 95 | 62 | 77 |
| 7 -X | 96,5 | 18,9 | 57,7 |
| 8 -X | 90 | 26,7 | 58,35 |
| 9 -X | 88 | 19 | 53,5 |
| 10-X | 94 | 34,8 | 64,4 |
| 11-X | 96 | 16 | 56 |
| 12-X | 88,2 | 15 | 51,6 |
| 13-X | 86,8 | 16 | 51,4 |

| Fecha | H.R. máx. (%) | H.R. mín. (%) | H.R. media (%) |
|-------|---------------|---------------|----------------|
| 14-X | 94 | 33 | 63,2 |
| 15-X | 94,9 | 34 | 64,4 |
| 16-X | 96 | 56 | 76 |
| 17-X | 92 | 31 | 61,5 |
| 18-X | 86,5 | 23 | 54,7 |
| 19-X | 88,4 | 23 | 55,7 |
| 20-X | 92 | 52 | 72 |
| 21-X | 87,0 | 23 | 55 |
| 22-X | 89 | 23,0 | 56 |
| 23-X | 99,9 | 21 | 60,4 |
| 24-X | 87,3 | 21,0 | 54,1 |
| 25-X | 86 | 21,8 | 53,9 |
| 26-X | 92,5 | 14,8 | 53,6 |
| 27-X | 90 | 20 | 55 |
| 28-X | 88 | 31 | 59,5 |
| 29-X | 92,5 | 27 | 59,7 |
| 30-X | 89 | 9,9 | 49,4 |
| 31-X | 72,0 | 10,0 | 41 |
| 10-XI | 92 | 28 | 60 |
| 2 -XI | 93 | 22 | 57,5 |
| 3 -XI | 93 | 22 | 57,5 |
| 4 -XI | 84 | 33 | 42 |
| 5 -XI | 85 | 9,0 | 47 |
| 6 -XI | 84,5 | 37 | 60,7 |
| 7 -XI | 98 | 59 | 78,5 |
| 8 -XI | 90,8 | 26,3 | 58,5 |
| 10-XI | 83,0 | 17 | 50 |
| 11-XI | 89,5 | 11 | 50 |
| 12-XI | 80 | 9 | 44,5 |

| Fecha | H.R. máx. (%) | H.R. mín. (%) | H.R. media (%) |
|---------------------|---------------|---------------|----------------|
| 13-XI | 86 | 26 | 56 |
| 14-XI | 90 | 22 | 56 |
| 15-XI | 98,1 | 25 | 61,5 |
| 16-XI | 89,8 | 24 | 56,9 |
| 17-XI | 94 | 51 | 72,5 |
| 18-XI | 92 | 19 | 55,5 |
| 19-XI | 94 | 30 | 62 |
| 20-XI | 92,5 | 26 | 59,2 |
| 21-XI | 75 | 16,5 | 45,7 |
| 22-XI | 87 | 10,8 | 48,9 |
| 23-XI | 86 | 28 | 57 |
| 24-XI | 80 | 15 | 47,55 |
| 25-XI | 89 | 25 | 57,0 |
| 26-XI | 91 | 19,9 | 55,4 |
| 27-XI | 89 | 27 | 58 |
| 28-XI | 88,9 | 19 | 53,9 |
| 29-XI | 87 | 11 | 49 |
| 30-XI | 86 | 28 | 57 |
| 1 ^o -XII | 90 | 41 | 65,5 |
| 2 -XII | 86,3 | 18 | 52,1 |
| 3 -XII | 86 | 13,5 | 49,7 |
| 4 -XII | 85 | 13 | 49 |
| 5 -XII | 87 | 16 | 51,5 |
| 6 -XII | 84 | 8 | 46 |
| 7 -XII | 79 | 13 | 46 |
| 8 -XII | 87 | 8 | 47,5 |
| 9 -XII | 93 | 23 | 58 |
| 10-XII | 84 | 19 | 51,5 |
| 11-XII | 87 | 17 | 52 |

| Fecha | H.R. máx.(%) | H.R. mín.(%) | H.R. media(%) |
|--------|--------------|--------------|---------------|
| 12-XII | 84 | 11 | 47,5 |
| 13-XII | 88 | 19 | 53,5 |
| 14-XII | 86 | 10 | 46 |
| 15-XII | 76 | 21 | 48,5 |
| 16-XII | 81 | 22 | 51,5 |
| 17-XII | 87 | 36 | 61,5 |
| 18-XII | 85 | 8 | 46,5 |
| 19-XII | 82 | 8,9 | 45,4 |
| 20-XII | 76 | 4 | 40 |
| 21-XII | 73 | 11 | 42 |
| 22-XII | 70 | 12 | 34,1 |

APENDICE D

Fotomicrografías electrónicas al microscopio electrónico de barrido del órgano foliar de A. repanda Phil.

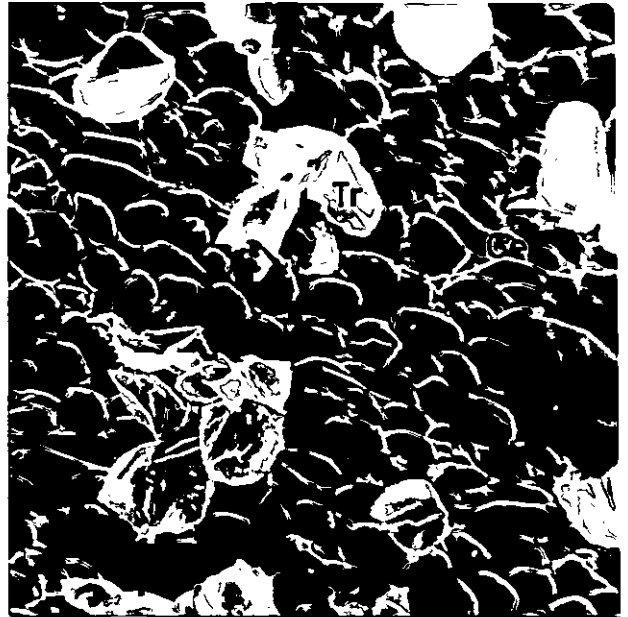
FIGURA 32 A y B.- Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido mostrando visión panorámica de la hoja de Atriplex, donde se observan los tricomas de tipo vesicular. A: hoja madura de A. repanda del tratamiento húmedo. 300 x y B: hoja madura del tratamiento seco. 280 x. (Tr: tricomas, Ce: células epidérmicas).

FIGURA 33 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. 650 x. B: tratamiento seco, tricomas en distintos estados de hidratación. 560 x. (V: vesícula, P: pie o pedicelo).

32 A



32 B



33 A



33 B

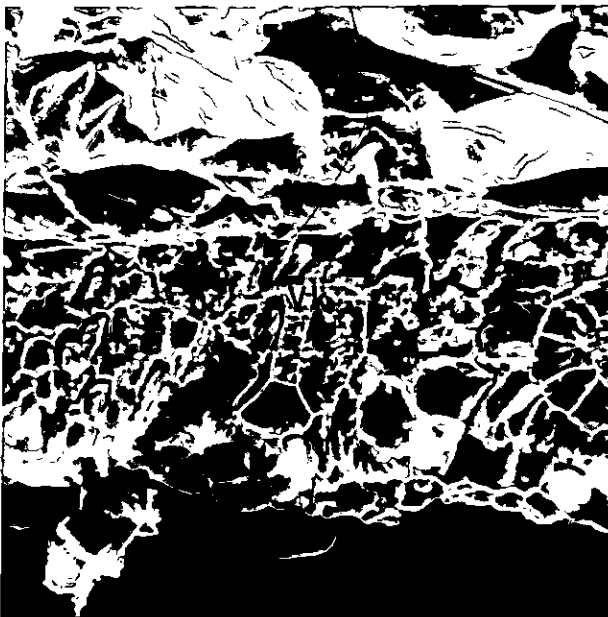
FIGURA 34 A y B.- Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido de la superficie de la hoja de Atriplex, donde se observan cristales, la relación del complejo estomático con respecto al resto de las células epidérmicas y tricomas vesiculares. A: tratamiento húmedo. 600 x. B: Tratamiento seco. 560 x. (Es: estoma, Tr: tricoma, Cr: cristales).

FIGURA 35 A y B.- Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido mostrando sección transversal de la hoja de Atriplex. A: tratamiento húmedo. 320 x. B: tratamiento seco. 300 x. (Vk: venación "Kranz", Cr: cristales).

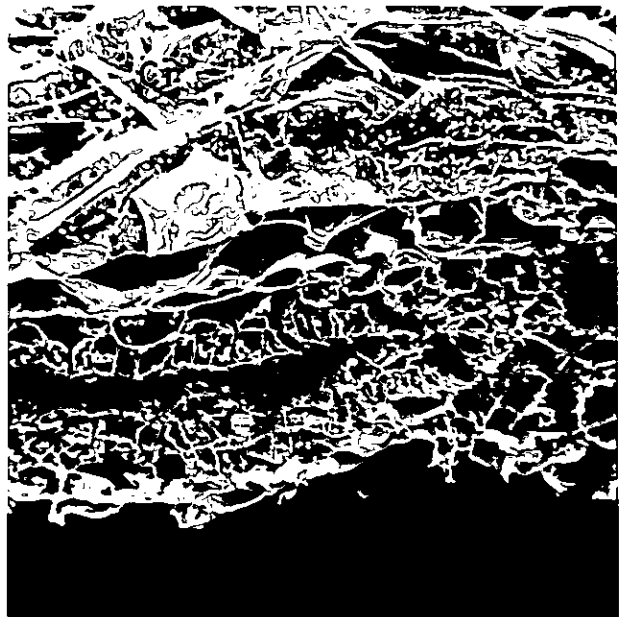
34 A



34 B



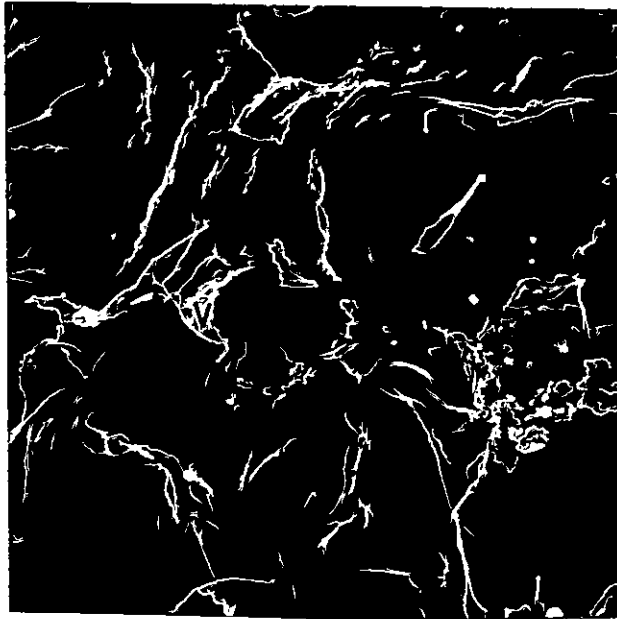
35 A



35 B

FIGURA 36 A y B.- Fotomicrografía electrónica al microscopio de barrido. A: Cristales de Cloruros de sodio y potasio en el interior vesículas rotas y resto de paredes celulares. 950 x. B: Sección ampliada de una vesícula y resto de paredes celulares, donde se observan las formas cúbicas de los cristales de NaCl y KCl. 1400 x. (V: vesícula, Cr: cristales).

36 A



36 B



APENDICE E

EUA estimada a partir de parámetros morfo-
anatómicos

EUA estimada a partir de parámetros morfo-anatómicos

El ejemplo siguiente de cálculo de flujos para vapor de agua y CO_2 se basó en las mediciones morfo-anatómicas y condiciones microambientales de temperatura foliar y humedad relativa ambiental a los 222 días del trasplante.

Para el cálculo de la concentración de vapor de agua en la hoja y en la atmósfera, se consideraron las siguientes condiciones: temperatura foliar: T.H = 31.6°C , T.S. = 31.1°C ; temperatura ambiental = 29.2°C y H.R ambiental 50.6%. La concentración de vapor de agua actual correspondió a $14.56 \text{ ugr cm}^{-3}$. Si la temperatura foliar fue de 31.6°C , la concentración de vapor de agua a saturación correspondió a $32.07 \text{ ugr cm}^{-3}$. Por lo tanto, la diferencia de concentración de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera fue de $17.51 \text{ ugr cm}^{-3}$. Dado que las temperaturas foliares eran similares en ambos tratamientos, se consideró sólo un valor para la diferencia de concentración de vapor de agua. Con los antecedentes señalados, se calculó el flujo de vapor de agua de acuerdo a: $J_{\text{v.agua}} = \Delta C_{\text{v.agua}} / \text{resistencia total}$.

Para calcular el flujo de CO_2 , se supuso que la concentración de CO_2 intracelular igual a 0, basado en que para las plantas C4 los aportes por respiración y foto-respiración son mínimos, de manera que C_{CO_2} fue igual a 340 ppm ó $13 \text{ nmoles cm}^{-3}$, que dividido por la resistencia total al CO_2 proporciona el valor de flujo o fotosíntesis neta.

Los flujos de vapor de agua y CO_2 y los valores correspondientes de EUA, se señalan en el Cuadro 21.

CUADRO 21

Transpiración, fotosíntesis neta y eficiencia en el uso del agua

| Tiempo (días) | $J_{\text{v. agua}}$ ($\mu\text{gr cm}^{-2}\text{seg}^{-1}$) | | J_{CO_2} ($\text{nmoles cm}^{-2}\text{seg}^{-1}$) | | EUA ($\text{mgr CO}_2/\text{gr H}_2\text{O}$) | |
|---------------|---|--------|---|--------|--|-------|
| | T.H | T.S | T.H | T.S | T.H | T.S |
| 103 | 5.05 | 4.80 | 0.6309 | 0.6203 | 5.5 | 5.6 |
| | *(3.90) | (3.40) | | | ** (5.4) | (4.7) |
| 168 | 7.41 | 5.42 | 0.6707 | 0.6763 | 4.1 | 5.5 |
| | (6.94) | (5.55) | | | (4.2) | (4.1) |
| 222 | 6.39 | 4.82 | 0.6482 | 0.6922 | 4.7 | 6.2 |
| | (5.85) | (4.60) | | | (4.9) | (5.2) |

*() Valores de transpiración obtenidos por pesada rápida.

** () Valores de EUA deducidos de la relación MS producida y cantidad de agua transpirada.

APENDICE F
Análisis foliar

Análisis foliar

Con el objeto de cuantificar la influencia del factor hídrico en los niveles de algunos nutrientes esenciales (N, P, K, Na y Cl), se realizó el análisis foliar para cada cosecha y ambos tratamientos (n = 16), a los 0 - 33 - 69 - 103 118 - 133 - 148 - 212 días del trasplante. Se determinaron los siguientes parámetros:

- Materia seca (MS): obtenida a 70°C por 48 horas en estufa con circulación de aire.
- Materia orgánica (MO): tratamiento a 550°C en horno por 6 horas (calcinación de la materia seca para la obtención de cenizas solubles).
- Mineralizado: solubilización de cenizas provenientes de la calcinación (MO) en solución ácida (HCl, HNO₃ y H₂O, 1:1:8) (8).
- Nitrógeno total (N): por método de micro Kjeldhal (27).
- Fósforo (P): por método colorimétrico en espectrofotómetro Spectronic 70. (15).
- Sodio (Na) y Potasio (K): por fotometría de llama, en fotómetro Coleman (31).
- Cloruros: mineralización en HNO₃ y aplicación del método de Volhard (31).

Los porcentajes de materia orgánica (MO), N, P, K, Na, y Cl para A. repanda, se presentan en el Cuadro 22.

El análisis de los elementos nutritivos en ambos tratamientos, demuestra diferencias significativas sólo en Cl ($P \leq 0.05$), en el resto de los elementos no se detectaron diferencias, en general, se observó una gradual disminución hacia el final del período experimental.

Las cantidades de N, expresadas en base a gr de MS señalaron valores de 3.4 a 1.4%, en tanto para P fueron de 0.34 a 0.19% resultados similares a los reportados en literatura (6, 10) para condiciones similares de invernadero.

El nivel de fósforo en las hojas fue del mismo orden que para plantas mesófitas (6) mientras que el nivel de Nitrógeno fue similar al de las especies herbáceas fijadoras de nitrógeno, las leguminosas. Este último aspecto, ha sido señalado con referencia al valor de A. repanda como planta forrajera, incluso comparable a la alfalfa.

Los altos niveles de los iones monovalentes son de especial interés, particularmente los valores de Na y K. El Na aparentemente no es esencial como nutriente (6). El potasio, entra a la planta más rápidamente que el sodio,

CUADRO 22

Contenidos de MO, P, K, Na y Cl en hojas de A. repanda. (Los datos expresados en porcentaje (%)) en base a peso seco, a 70°C

| Tiempo (días) | MO (%) | | N (%) | | P (%) | | K (%) | | Na (%) | | Cl (%) | |
|---------------|--------|------|-------|-----|-------|-------|-------|------|--------|------|--------|-------|
| | T.H | T.S | T.H | T.S | T.H | T.S | T.H | T.S | T.H | T.S | T.H | T.S |
| 0 | 91.6 | | 2.62 | | 0.319 | | 3.34 | | 2.35 | | 0.75 | |
| 33 | 90.4 | | 3.37 | | 0.342 | | 4.10 | | 1.87 | | 0.34 | |
| 69 | 90.8 | | 3.10 | | 0.334 | | 3.63 | | 1.90 | | 0.56 | |
| *103 | 90.7 | 91.2 | 2.3 | 3.1 | 0.295 | 0.257 | 4.22 | 4.34 | 1.61 | 1.30 | 0.36 | 0.37 |
| 118 | 89.6 | 89.5 | 2.3 | 2.7 | 0.256 | 0.264 | 3.72 | 4.33 | 1.61 | 1.45 | 0.56 | 0.56 |
| 133 | 89.1 | 90.8 | 2.3 | 2.4 | 0.235 | 0.225 | 3.74 | 3.23 | 1.41 | 1.14 | 0.37a | 0.56b |
| 143 | 89.0 | 90.8 | 1.9 | 2.3 | 0.264 | 0.235 | 3.66 | 4.03 | 0.98 | 1.17 | 0.37a | 0.55b |
| 184 | 89.3 | 90.8 | 1.5 | 1.8 | 0.235 | 0.235 | 2.80 | 3.48 | 0.95 | 0.82 | 0.36a | 0.56b |
| 212 | 90.2 | 89.9 | 1.4 | 1.4 | 0.214 | 0.193 | 3.09 | 2.92 | 0.57 | 0.54 | 0.37a | 0.56b |

Valores asociados a diferentes letras son diferentes (prueba de t) para $P \leq 0.05$

* Se diferencian los tratamientos.

siendo absorbido en cantidades que pueden ser tóxicos para la planta. Bajo estas condiciones el Na es considerado esencial para el crecimiento de las plantas de Atriplex, ya que su función sería la de protección ante concentraciones letales de K, retardando su absorción.

Los resultados permiten comprobar la existencia de altas concentraciones a nivel foliar de K, Na y Cl, en concentraciones suficientes para inducir el ajuste osmótico observado en Atriplex repanda. En un estudio realizado por Ashby (6) en especies de Atriplex, detectó que el NaCl acelera el crecimiento, formación de flores y fructificación, atribuyendo ventajas adaptativas y competitivas con otras especies en áreas donde el aporte de agua es limitado. Según Greenway y Osmond (33), el crecimiento observado en estas especies, puede ser debido al aumento en la presión de turgor inducido por una alta tasa de transporte de solutos hacia las células en crecimiento y que el Cl⁻ podría estimular la síntesis de polisacáridos y proteínas bajo estas condiciones.