



# UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE POSTGRADO

**EFFECTO DEL DESCENSO DEL NIVEL FREÁTICO SOBRE LA  
ANATOMÍA FOLIAR Y RELACIONES HÍDRICAS DE  
*Prosopis tamarugo* Phil.**

Tesis para optar al Título Profesional de Ingeniera Agrónoma y al Grado de  
Magíster en Ciencias Agropecuarias

**ANGELA DANIELA GONZÁLEZ CASTILLO**

Director de Tesis  
Marco Garrido Salinas

Profesores consejeros  
Carlos Muñoz Schick  
Paola Silva Candia

SANTIAGO – CHILE  
2020

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE POSTGRADO**

**EFFECTO DEL DESCENSO DEL NIVEL FREÁTICO SOBRE LA ANATOMÍA  
FOLIAR Y RELACIONES HÍDRICAS DE**  
*Prosopis tamarugo Phil.*

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al Título Profesional de  
Ingeniera Agrónoma y al Grado de Magíster en Ciencias Agropecuarias

**ANGELA DANIELA GONZÁLEZ CASTILLO**

Calificaciones	Calificaciones
(Memoria de Título)	(Tesis de Grado)

**DIRECTOR DE TESIS**

Marco Garrido Salinas

Ingeniero Agrónomo, Mg., Dr.

**PROFESORES CONSEJEROS**

Carlos Muñoz Schick

Ingeniero Agrónomo. MS., Ph.D.

Paola Silva Candia

Ingeniera Agrónoma. Mg., Dra.

Santiago, Chile  
2020

## AGRADECIMIENTO Y DEDICATORIA

Al finalizar esta etapa me gustaría agradecer a todas aquellas personas que me han apoyado y acompañado, contribuyendo a que este trabajo llegara a su fin.

Agradezco a Dios, primeramente, porque desde muy pequeña he visto y experimentado como me ha guiado y ha llenado mi vida de paz y propósito. A mis padres, Carlos y Patricia, por su amor incondicional y apoyo constante, por sus consejos y sabias palabras. Gracias a Daniel Ferrada, por su compañía, contención, amistad y amor.

Estoy muy agradecida de mi profesor guía, Marco Garrido, por toda su orientación, consejos y permanente apoyo a lo largo de este proceso. Gracias a Paulette Naulin, por su amabilidad, por su excelente disposición y guía, y por hacerme un espacio en su laboratorio para que yo pudiese trabajar y desarrollar mi tesis. Muy agradecida de Herman Silva y Edmundo Acevedo, por todos sus consejos y por alimentarme con sus experiencias de vida.

Un especial agradecimiento a todos mis amigos y compañeros, quienes me han brindado apoyo, ánimo y cariño en este caminar: Francisca Pareja, Javier Navarrete, Francis Azorin. También agradezco a mis compañeros y compañeras de los laboratorio “Relación Suelo-Agua-Planta” y “Biología de Plantas”.

Finalmente, gracias al proyecto FONDECYT N°1150799 por su financiamiento.

*A mis padres,*

*Carlos González y Patricia Castillo,*

*por su gran amor y dedicación.*

## INDICE

### Índice de contenidos

INTRODUCCIÓN .....	1
HIPÓTESIS .....	3
OBJETIVO GENERAL .....	3
OBJETIVOS ESPECIFICOS .....	3
MATERIALES Y METODOS .....	4
Lugar de estudio .....	4
Material biológico .....	4
Configuración experimental .....	4
Variables y estimaciones .....	6
Análisis estadístico .....	8
RESULTADOS .....	9
Descripción anatómica .....	9
Mediciones anatómicas .....	13
Mediciones fisiológicas .....	15
DISCUSIÓN .....	18
CONCLUSIONES .....	21
LITERATURA CITADA.....	22
ANEXOS .....	28
APÉNDICES.....	30

## Índice de figuras

<b>Figura 1.</b> Profundidad del nivel freático del área de estudio en el Salar de Llamara, norte de Chile desde 2005 a 2018. Pozo de observación PO-6 (~ 11 m de descenso del nivel freático desde 2005) y PO-1 (~ 1,5 m de descenso del nivel freático desde 2005) se encuentran a 500 m y 3 km del pozo de extracción de agua subterránea, respectivamente. El momento en que comienza el bombeo de agua subterránea, y el momento en que este estudio se llevó a cabo se indica con una flecha negra y gris, respectivamente. Adaptado de Garrido et al. (2020). 5	
<b>Figura 2.</b> Cortes transversales de la sección media foliolos de <i>P. tamarugo</i> , sometidos a ~ 1,5 m de DNF (A); ~ 11 m de DNF (B) en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. CAD, cutícula adaxial; CAB, cutícula abaxial, EAD, epidermis adaxial; EAB, epidermis abaxial; PEM, parénquima en empalizado; ESC, esclereidas; EI, espacios intercelulares, HV, haces vasculares. Imágenes tomada con un aumento de 20x. .... 10	
<b>Figura 3.</b> Presencia de tricomas en un corte transversal de foliolo de <i>P. tamarugo</i> sometido a ~ 1,5 m de DNF, establecido en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. Imagen tomada con un aumento de 20x..... 11	
<b>Figura 4.</b> Micrografía electrónica de barrido de foliolos de <i>P. tamarugo</i> sDNF, del Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. superficie foliolo en cara adaxial (A); superficie foliolo en cara abaxial (B); estoma en cara adaxial (C); estoma en cara abaxial (D). A y B, imágenes tomadas con un aumento de 200x; C y D, imágenes tomadas con aumento de 2400x. .... 11	
<b>Figura 5.</b> Micrografía electrónica de barrido de foliolos de <i>P. tamarugo</i> cDNF, del Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. superficie foliolo en cara adaxial (A); superficie foliolo en cara abaxial (B); estoma en cara adaxial (C); estoma en cara abaxial (D). A y B, imágenes tomadas con un aumento de 200x; C y D, imágenes tomadas con un aumento de 2400x. .... 12	
<b>Figura 6.</b> Estoma en corte transversal de un foliolo de <i>P. tamarugo</i> , del Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, norte de Chile. CO, célula oclusiva; CSE, cavidad subestomática. 12	
<b>Figura 7.</b> Análisis de componentes principales que muestra la relación existente entre las variables anatómicas, morfológicas y fisiológicas de <i>P. tamarugo</i> ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile, sometidos a dos condiciones de DNF. •, árboles sDNF; ○, árboles cDNF. GCI, grosor cutícula abaxial; GCS, grosor cutícula adaxial ; GEI, grosor epidermis abaxial; GES; grosor epidermis adaxial; GM, grosor mesófilo; EI, porcentaje de espacios intercelulares; NE, número de esclereidas; LCM, longitud células del mesófilo; ACM, ancho de células del mesófilo; gs, conductancia estomática; C13C, composición isotópica de <sup>13</sup> C; Po, potencial osmótico; Ptlp, potencial al punto de pérdida de turgor; Pmd, potencial hídrico de medio día; Ppd, potencial hídrico de pre-alba; C15N, composición isotópica de <sup>15</sup> N. .... 17	

## Índice de cuadros

<b>Cuadro 1.</b> Fracción de cobertura verde (FCV), altura de árbol (ALT) y área de copa (ArCopa) de los árboles de <i>P. tamarugo</i> establecidos en el Salar de Llamara considerados en el estudio. ....	5
<b>Cuadro 2.</b> Valores promedios del grosor de la cutícula y epidermis de folíolos de <i>P. tamarugo</i> en una condición con y sin descenso del nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.....	13
<b>Cuadro 3.</b> Valores medios de densidad estomática, longitud y ancho de estomas medidos en folíolos de <i>P. tamarugo</i> establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del tamarugal, Norte de Chile. ....	14
<b>Cuadro 4.</b> Valores promedios del grosor del mesófilo, longitud y ancho de las células del mesófilo, porcentaje de espacios intercelulares y número de esclereidas medidos en folíolos de <i>P. tamarugo</i> establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, norte de Chile.....	14
<b>Cuadro 5.</b> Valores medios de potenciales hídricos de pre-alba, medio día, punto pérdida de turgor, osmótico y conductancia estomática de <i>P. tamarugo</i> establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. ....	15
<b>Cuadro 6.</b> Valores medios de composición isotópica en <i>P. tamarugo</i> establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. ....	15

## Índice de anexos

<b>Anexo 1.</b> Gradación de alcohol y duración de cada fase de deshidratación. ....	28
<b>Anexo 2.</b> Proceso de desalcoholización y duración de cada fase. ....	28
<b>Anexo 3.</b> Proceso de tinción. ....	28
<b>Anexo 4.</b> Valores promedios de los nutrientes a nivel foliar en <i>P. tamarugo</i> establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, norte de Chile. ....	29

## Índice de apéndices

<b>Apéndice 1.</b> Autovalores y autovectores del ACP que asocia rasgos anatómicos y fisiológicos en <i>P. tamarugo</i> ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. ....	30
<b>Apéndice 2.</b> Matriz de covarianzas de ACP que asocia rasgos anatómicos y fisiológicos en <i>P. tamarugo</i> ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. ....	30

<b>Apéndice 3.</b> Biplot del ACP que asocia rasgos anatómicos y de arquitectura hidráulica en <i>P. tamarugo</i> ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.....	31
<b>Apéndice 4.</b> Autovalores y autovectores del ACP que asocia rasgos anatómicos y de arquitectura en <i>P. tamarugo</i> ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. ....	32
<b>Apéndice 5.</b> Matriz de covarianza de ACP que asocia rasgos anatómicos y de arquitectura hidráulica en <i>P. tamarugo</i> ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. ....	32
<b>Apéndice 6.</b> Biplot del ACP que asocia rasgos fisiológicos, anatómicos a nivel estomático y de arquitectura en <i>P. tamarugo</i> ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte Chile. ....	33
<b>Apéndice 7.</b> Autovalores y autovectores del ACP que asocia rasgos anatómicos a nivel estomático, fisiológicos y de arquitectura en <i>P. tamarugo</i> del Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. ....	34
<b>Apéndice 8.</b> Matriz de covarianza de ACP que asocia rasgos anatómicos a nivel estomático, fisiológicos y de arquitectura en <i>P. tamarugal</i> ubicas en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. ....	34
<b>Apéndice 9.</b> Valores medios de densidad estomática en foliolos de <i>P. tamarugo</i> establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del tamarugal, Norte de Chile. ....	35

## RESUMEN

*Prosopis tamarugo* Phil. es una especie arbórea, nativa de la Pampa del Tamarugal, que actualmente está en peligro de extinción, ya que el nivel freático de los acuíferos ha descendido producto de la extracción del agua subterránea para uso potable, minería y agricultura. Debido a que se desconoce la capacidad de respuesta foliar de la especie frente a descenso prolongado de nivel freático, el objetivo de este trabajo fue determinar las asociaciones anatomo-fisiológicas en *P. tamarugo* sometidos a dos niveles de descenso de nivel freático: ~ 1.5 m (descenso ligero a nulo) y ~11 m (descenso severo). En la zona con descenso severo del nivel freático *P. tamarugo* presenta un dosel disminuido, sin embargo, hay rasgos anatómicos foliares que presentan plasticidad fenotípica, tales como el grosor de la cutícula y la epidermis, la densidad y la dimensión de los estomas, el grosor del mesófilo, así como la longitud de las células parenquimáticas y la frecuencia de esclereidas, los cuales permiten que los árboles mantenga la conductancia estomática y la eficiencia intrínseca del uso del agua, así como un estado hídrico favorable, respecto aquellas plantas sometidas a un descenso de ligero del nivel freático. Por consiguiente, estos ajustes tienen un efecto homeostático sobre el desempeño de *P. tamarugo*.

**Palabras claves:** aclimatación, estrés hídrico, plasticidad fenotípica, freatófito, *Prosopis tamarugo* Phil.



## ABSTRACT

*Prosopis tamarugo* Phil. is a tree species native to the Pampa del Tamarugal, which is currently classified as endangered, since the phreatic level of the aquifers has decreased as a result of the groundwater extraction for drinking, mining and agriculture use. Because of the foliar response capacity of the species is unknown under a prolonged decrease in phreatic level, the aim of this work was to determine the anatomical-physiological associations in *P. tamarugo* subjected to two levels of decrease in phreatic level: ~ 1.5 m (slight to no decrease) and ~ 11 m (severe decrease). In the zone with severe decrease in phreatic level *P. tamarugo* presents a decreased canopy, however, there were foliar anatomical traits that show phenotypic plasticity, such as, the cuticle and the epidermis thickness, the stomata density and dimension, the mesophyll thickness, as well as, parenchymal cell length and sclereid frequency, which allow trees to maintain stomatal conductance and intrinsic water use efficiency, such as, a favorable water status, similar to those plants subjected to a slight decrease in the phreatic level. Consequently, these adjustments had a homeostatic effect on the performance of *P. tamarugo*.

**Keywords:** acclimation, water stress, phenotypic plasticity, phreatophyte, *Prosopis tamarugo* Phil.

## INTRODUCCIÓN

Producto de los cambios que ocurren en la naturaleza y de la exposición constante a estreses bióticos y abióticos, las plantas deben lograr mantener su capacidad para sobrevivir en el nicho ecológico en el cual se encuentran (Mohanta, 2017), debido a que la exposición a estrés reduce la tasa de algunos procesos fisiológicos por debajo de la tasa óptima que la planta podría sostener (Lambers et al., 2008). De hecho, en los ecosistemas forestales se ha reportado que un factor importante de estrés corresponde a la reducción prolongada del recurso hídrico disponible, que puede afectar el vigor y la supervivencia de los árboles (Vernon et al., 2018). Según Pugnaire et al. (1999) y Lambers et al. (2008), la planta tiene tres mecanismos de respuesta frente a una condición de estrés: respuestas fisiológicas y mecanismos de aclimatación que ocurren dentro del ciclo de vida de una planta, y mecanismos de adaptación que ocurren a través de las generaciones. Según Binks et al. (2016) las condiciones cambiantes asociadas al cambio climático ejercerán una presión de selección que afectará a la próxima generación de árboles que componen un bosque, pero la persistencia y supervivencia de la generación actual depende de su capacidad de aclimatación.

Un ecosistema forestal altamente afectado en su disponibilidad de agua es la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal, ubicada en el Desierto de Atacama, norte de Chile (Calderón et al., 2015). Este ecosistema se caracteriza por la virtual ausencia de precipitaciones, con < 1 mm al año (Jordan, 1987), por lo que la única fuente significativa de agua son las napas freáticas. Naturalmente se pueden generar cambios en la profundidad del nivel freático, no obstante, las alteraciones antropogénicas pueden exacerbar estas fluctuaciones y, por tanto, afectar la vegetación dependiente de las napas freáticas (Naumburg et al., 2005). En el Salar de Llamara ubicado en el extremo sur de la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal, el agua subterránea comenzó a ser extraída a partir del 14 de febrero del 2006 por la industria minera SQM (Ortiz, 2010), afectando la vegetación del bosque espinoso, en el que predomina *Prosopis tamarugo* Phil. (Luebert y Pliscoff, 2006), una especie estrictamente freatófita (Aravena y Acevedo, 1985).

En respuesta al agotamiento del agua subterránea el *P. tamarugo* ha tenido que aclimatarse para lograr sobrevivir a través de cambios morfo-fisiológicos y estructurales (Garrido et al., 2018). La aclimatación describe los cambios morfológicos y fisiológicos que ocurren durante el ciclo de vida de una planta como consecuencia de la exposición a un factor estresante permitiéndole a la planta compensar la disminución del desempeño de ciertos procesos fisiológicos (Lambers et al., 2008). En el caso de *P. tamarugo* se observa que luego de experimentar el descenso del nivel freático durante un periodo prolongado, los árboles alteran su patrón de crecimiento adoptando una estructura arbustiva (Garrido et al., 2019). A nivel de rama, las plantas despliegan un control activo sobre el dosel favoreciendo la defoliación, junto a una disminución del tamaño de las hojas y un incremento de la masa foliar específica (Garrido et al., 2018). A nivel de tejido vascular, se aprecia una mayor densidad de vasos xilemáticos, junto a una ligera disminución en el área de estos. Estos ajustes tuvieron un efecto homeostático respecto del estado hídrico de los árboles sometidos a descenso de nivel freático (Garrido et al., 2020).

Acevedo (2007), plantea que el *P. tamarugo* ha tenido que desarrollar ciertas adaptaciones

morfo-fisiológicas y anatómicas para tolerar el ambiente de estrés en el cual se encuentra, y si bien hay una serie de estudios fisiológicos y morfológicos, los estudios que relacionen el efecto del nivel freático a la anatomía foliar son escasos, siendo la hoja el órgano más plástico en respuesta a las condiciones ambientales (Levitt, 1980). Se ha evidenciado que las estructuras presentes en la lámina foliar reflejan los efectos del estrés hídrico más claramente que las estructuras presentes a nivel de tallo y/o raíz (Ennajeh et al., 2010). En ese sentido Nobel (2009) señala que en un corte transversal de una hoja angiosperma de metabolismo fotosintético C<sub>3</sub> hay una sucesión de tejidos y células, los cuales influyen en el intercambio gaseoso (CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O, principalmente), con efectos sobre la fotosíntesis y la transpiración de las plantas. Cabe señalar que las resistencias difusivas determinadas por la resistencia de la capa límite, estomática y cuticular, son comunes para la difusión de agua y CO<sub>2</sub>, mientras que una cuarta resistencia a nivel de mesófilo, i.e. anatómica, afecta sólo la difusión de CO<sub>2</sub> (Kirkham, 2014). La resistencia cuticular está dada por la cutícula presente en las hojas, la cual está conformada por una capa cerosa que cubre las células epidérmicas y participa en la reducción de la pérdida de agua a través de las paredes celulares, proceso denominado transpiración cuticular (Nobel, 2009). La resistencia estomática, por su parte, está influenciada por los estomas, aperturas de la epidermis delimitadas por dos células oclusivas (Esau, 1965), que participan activamente en el proceso de intercambio gaseoso, controlando la salida de vapor de agua a través de las hojas y, simultáneamente la entrada de CO<sub>2</sub> (Nobel, 2009). La resistencia del mesófilo está dada por las células de empalizada y esponjosas, estando las primeras altamente asociadas a la función fotosintética por contener cerca del 70% de los cloroplastos (Nobel, 2009).

Cuando la disponibilidad de agua es escasa, las plantas modifican su anatomía foliar y de esta manera los componentes de difusión como una estrategia de aclimatación a la condición de estrés (Castro et al., 2009). Esto se ha informado en especies cultivadas como: olivo, maracuyá, poroto y también en especies forestales (Bosabalidis et al., 2002; Souza et al., 2018; Silva et al., 2014; Binks et al., 2016). Bosabalidis et al. (2002) observaron que en plantas de olivo sometidas a estrés hídrico disminuyó el porcentaje de espacios intercelulares y aumentó el número de tricomas, la densidad estomática, la densidad de las células del mesófilo, de empalizada y esponjosas, con un consecuente aumento en la cantidad de cloroplastos presentes en la hoja. Se piensa que estos ajustes maximizan la asimilación de CO<sub>2</sub> y reducen la tasa de la transpiración en una condición de déficit hídrico. Souza et al. (2018) al estudiar cinco especies de *Passiflora* spp. sometidas a déficit hídrico, observaron que disminuyó el número de hojas, área foliar y en algunos casos se redujo el tamaño de los estomas. Estos podrían ser mecanismo que reducen la superficie transpirativa y el área expuesta a la radiación solar, mientras que aumentos en el parénquima empalizado y parénquima esponjoso podrían permitir la mantención de la capacidad fotosintética a bajos potenciales hídricos (Souza et al., 2018) por una mayor fijación de CO<sub>2</sub> y uniformidad en la absorción de la luz (Castro et al., 2009).

Se postula que los ajustes morfo-anatómicos a nivel foliar, como resultado de un proceso de aclimatación producto de un estrés ambiental, como es el descenso del nivel freático, contribuyen a una mantención homeostática del estado hídrico e intercambio gaseoso de *P. tamarugo* Phil. establecido en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal.

## HIPÓTESIS

*Prosopis tamarugo* Phil. sometido a un descenso del nivel freático, realiza ajustes fisiológicos y anatómicos en los tejidos foliares como mecanismo de aclimatación.

## OBJETIVO GENERAL

Determinar las asociaciones anatomo-fisiológicas en *Prosopis tamarugo* Phil. sometidos a dos niveles de descenso de nivel freático.

## OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Determinar el efecto del descenso del nivel freático sobre la anatomía de los tejidos foliares de *Prosopis tamarugo* Phil.
2. Determinar el efecto del descenso del nivel freático sobre variables fisiológicas como las relaciones hídricas y el intercambio gaseoso en *Prosopis tamarugo* Phil.
3. Estudiar las asociaciones que existen entre los cambios en la anatomía foliar y el desempeño de *P. tamarugo* Phil. sometido a estrés hídrico producto del descenso de la nivel freático.

## MATERIALES Y METODOS

### Lugar de estudio

El estudio fue realizado en el bosque natural de *P. tamarugo* presente en el Salar de Llamara, ubicado en el extremo sur de la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal, en el Desierto de Atacama, entre las latitudes 19°33' y 21°50' S. Este ecosistema tiene un bioclima tropical hiper desértico, con una alta oscilación térmica, baja humedad relativa, una alta radiación incidente (Pliscoff y Leubert, 2006) y se caracteriza por tener suelos salinos y alcalinos (54 – 500 dS m<sup>-1</sup> y pH de 8.4) (Santibáñez et al., 1982). La zona está conformada por una cuenca endorreica delimitada por la Cordillera de los Andes y la Cordillera de la Costa y por la presencia de un acuífero subterráneo de 40 km de ancho (Peralta, 1983). En el 2006 se inició un proceso de extracción de agua subterránea en el Salar de Llamara por parte de la industria minera chilena S.Q.M, lo que generó un cono de depresión en el nivel freático y por consiguiente distintos niveles de descenso de la napa. Este descenso ha sido monitoreado desde el inicio de la extracción de agua a través de pozos de observación ubicados en un transecto longitudinal desde los sitios de extracción de agua. El monitoreo involucra mediciones mensuales de los niveles de los acuíferos, volúmenes de agua, flujo extraídos desde los pozos de extracción, entre otros, y tiene como objetivo determinar los impactos durante la operación del proyecto (SQM, 2017).

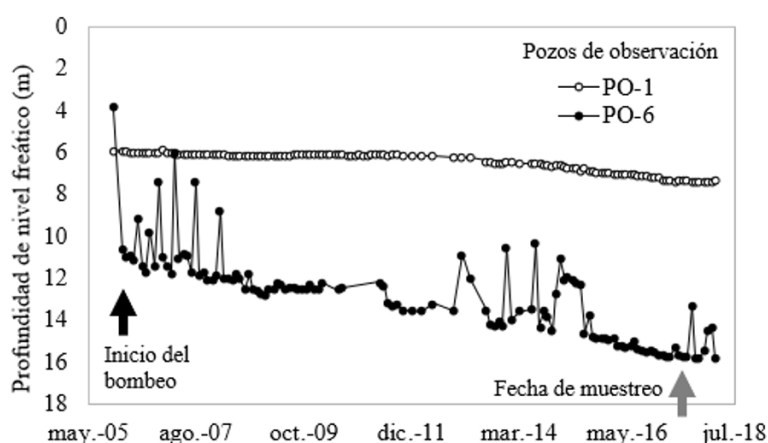
### Material biológico

Se estudiaron árboles de *P. tamarugo* de edad desconocida establecidos en el Salar de Llamara. El muestreo y las mediciones fisiológicas fueron realizados el año 2017 durante el mes de noviembre, cuando la especie tiene un activo crecimiento vegetativo (Sudzuki, 1985). Se muestrearon hojas y ramillas (crecimiento de la temporada) de la cara de exposición noreste de cada árbol, siendo esta cara la que tiene las condiciones microclimáticas más estables durante el día (radiación y viento). En particular, las hojas se encontraban completamente expandidas, y en una condición fitosanitaria y nutricional aparentemente saludable

### Configuración experimental

A partir del gradiente de profundidad del agua subterránea causada por la presencia de pozos de extracción de agua, se seleccionaron dos zonas de estudio: (i) con descenso del nivel freático (cDNF), una zona con presencia de árboles que han experimentado un descenso severo de la profundidad del nivel freático (~11 m), la cual es monitoreada con un pozo de observación ubicado a 500 m de los puntos de extracción de agua (PO-6; Fig. 1) y (ii) sin descenso del nivel freático (sDNF), una zona con presencia de árboles que han

experimentado un descenso ligero a nulo de profundidad de nivel freático ( $\sim 1.5$  m), ubicada a 3 Km de los puntos de extracción de agua (PO-1; Fig. 1).



**Figura 1.** Profundidad del nivel freático del área de estudio en el Salar de Llamara, norte de Chile desde 2005 a 2018. Pozo de observación PO-6 ( $\sim 11$  m de descenso del nivel freático desde 2005) y PO-1 ( $\sim 1,5$  m de descenso del nivel freático desde 2005) se encuentran a 500 m y 3 km del pozo de extracción de agua subterránea, respectivamente. El momento en que comienza el bombeo de agua subterránea, y el momento en que este estudio se llevó a cabo se indica con una flecha negra y gris, respectivamente. Adaptado de Garrido et al. (2020).

En cada sitio se seleccionaron 4 árboles de *P. tamarugo* de estructura globosa los cuales fueron marcados y registradas sus coordenadas en GPS (GPSMAP®64, Garmin). Cada árbol corresponde a una unidad experimental y los rasgos dasométricos de altura, área de copa y fracción de cobertura verde (Área foliar de un árbol, respecto al área total del mismo) pueden observarse en el Cuadro 1.

**Cuadro 1.** Fracción de cobertura verde (FCV), altura de árbol (ALT) y área de copa (ArCopa) de los árboles de *P. tamarugo* establecidos en el Salar de Llamara considerados en el estudio.

DNF	Árbol	FCV	ALT (m)	ArCopa (m <sup>2</sup> )
-	-	-		
sDNF	A05	0,53	14,3	748,3
sDNF	A06	0,72	13,3	648,1
sDNF	A07	0,51	7,3	200,0
sDNF	A08	0.31	10,2	535,8
Promedio		0,52	11,3	533,1
D.E.		0,16	3,1	238,3
CV (%)		30,8	28,0	44,7
cDNF	LL102	0,31	2,8	49,3

cDNF	LL105	0,54	5,1	287,0
cDNF	LLA01	0,31	4,5	156,6
cDNF	LLA19	0,34	3,2	24,7
Promedio		0,38	3,9	129,4
D.E.		0,11	1,1	119,6
CV (%)		28,9	28,5	92,5
p-valor		0,0045	0,0045	0,0023

Fuente: Ayamante (2018)

## VARIABLES Y ESTIMACIONES

### Anatomía foliar

Se muestrearon 10 hojas de la cara noreste de cada árbol a 1,5 m de altura. Las muestras fueron fijadas en alcohol de 70° y mantenidas en un ambiente fresco, para luego ser analizadas en el laboratorio de Biología de Plantas de la Facultad de Ciencias Forestales y de la Naturaleza, y en la Unidad de Microscopía Electrónica del CESAT, Facultad de Medicina, de la Universidad de Chile.

Para realizar el estudio anatómico se utilizaron las técnicas de microscopía electrónica de barrido y microscopía óptica, las cuales permiten estudiar cortes paradermales y transversales de hoja, respectivamente (Amano y Cevallos, 2015; Johansen, 1940).

**Anatomía foliar en superficie.** Para el análisis a través de microscopía electrónica de barrido, los folíolos fueron fijados en glutaraldehído (2,5 – 3%) y luego fueron sometidos a un proceso de deshidratación con acetato. Posteriormente fueron secadas a través del método de secado del punto crítico (Equipo Polaron, England) y se colocaron sobre una barra de metal, para revestirlas con una película delgada de oro y paladio (Metalizador Polaron 5000, England), obteniendo fotografías de alta resolución y nitidez (Amano y Cevallos, 2015).

Las variables medidas en las superficies abaxiales y adaxiales fueron la longitud y ancho de los estomas ( $\mu\text{m}$ ), y la densidad de estomas (estomas/ $\text{mm}^2$ ).

**Anatomía foliar en corte transversal.** Para el análisis a través de microscopía óptica, de las muestras previamente fijadas en alcohol de 70°, se seleccionó 1 folíolo de la zona media de cada hoja, los cuales fueron deshidratados en concentraciones crecientes de alcohol (Anexo 1). Posteriormente, se realizó una etapa de desalcoholización, donde se sustituyó el alcohol por Neo-Clear (sustituto del xilol) (Anexo 2).

Se realizaron sucesivos baños de parafina fundida, hasta conformar bloques histológicos y se procedió a la obtención de cortes con un micrótopo rotatorio manual (E. Leitz; Wetzlar). Los cortes fueron de un grosor de 10  $\mu\text{m}$  y se depositaron sobre un baño de agua caliente a 39°C y fueron adheridos sobre portaobjetos. Finalmente, los cortes fueron sometidos a una batería de tinciones, conformada por safranina (tinción de paredes lignificadas y cutículas) y fast-

green (tinción de la celulosa de las paredes celulares) (Villarroya, 2012; Johansen, 1940) (Anexo 3), con su posterior montaje y observación en un microscopio óptico trilocular (Carl Zeiss Axiostar 10-031) (Johansen, 1940). Para el análisis fotográfico se seleccionaron 3 cortes por foliolo, los cuales fueron analizados a través del programa Image J (Schindelin et al., 2015), con un total de 120 unidades submuestrales analizadas por sitio de estudio.

Las variables medidas en un corte transversal de hoja fueron el grosor de la cutícula ( $\mu\text{m}$ ), grosor de la epidermis ( $\mu\text{m}$ ), grosor del mesófilo ( $\mu\text{m}$ ), longitud células del mesófilo ( $\mu\text{m}$ ), ancho células del mesófilo ( $\mu\text{m}$ ), espacios intercelulares (%), longitud de tricomas ( $\mu\text{m}$ ).

## Relaciones hídricas e intercambio gaseoso

**Potencial hídrico y conductancia estomática.** Se midió el potencial hídrico en pre-alba ( $\Psi_{pd}$ ) y al mediodía ( $\Psi_{md}$ ) en tres ramillas terminales con una cámara de presión tipo Scholander (modelo 1505D EXP; PMS Instrument Company). Las ramillas fueron muestreadas a 1,5 m de altura en la cara noreste de cada árbol. El  $\Psi_{pd}$  fue medido alrededor de las 6:00 h, mientras que el  $\Psi_{md}$  se midió entre las 13:30 y 15:00 h. En el caso de las medidas de mediodía, las ramillas fueron cubiertas con una bolsa plástica y aluminio durante 2 horas previo a la medición de potencial. Esto tuvo como objetivo suprimir la transpiración y permitir que el potencial hídrico de la hoja se equilibrara con el potencial hídrico del xilema.

La conductancia estomática se midió con un porómetro de estado estacionario (DECAGON Devices, Steady State Diffusion Leaf Porometer Model SC-1) en 4 hojas por árbol en el mismo rango horario en que se midió el  $\Psi_{md}$ . Las hojas en las que se realizó la medición estaban completamente expandidas, en un aparente buen estado fitosanitario y expuestas a radiación.

**Curvas presión volumen.** De cada árbol se muestrearon dos ramillas de 4 cm de longitud, aproximadamente. La curva presión volumen relaciona el inverso multiplicativo del potencial hídrico de la ramilla ( $\Psi_{ramilla}$ , -MPa) y su déficit relativo de agua (1-CRA) en un ciclo de deshidratación sobre mesón (Sack et al., 2003; Tyree and Hammel, 1972). Las ramillas fueron puestas en agua destilada y cubiertas con plástico y aluminio durante 12 horas para hidratarlas y obtener su peso a turgor máximo (PT). El potencial hídrico de cada ramilla fue medido con una cámara de presión tipo Scholander (modelo 1505D EXP; PMS Instrument Company) e inmediatamente después cada ramilla fue pesada para obtener su peso fresco (PF). Estas medidas se realizaron cada 10 min hasta alcanzar un potencial hídrico de ramilla de aproximadamente -4 MPa. Finalmente, las ramillas fueron secadas en estufa durante 48 horas a 70°C para obtener su peso seco (PS). El contenido relativo de agua (CRA) de las ramillas fue calculado como sigue:

$$CRA = \frac{PF - PS}{PT - PS}$$

El potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{tpp}$ ; -MPa) fue estimado como el punto en que la relación  $\Psi_{ramilla}^{-1} \sim (1-CRA)$  se hizo lineal, y el potencial osmótico a turgor máximo



( $\Psi_0$ ; -MPa) fue estimado como la intersección de la relación lineal mencionada anteriormente, con el eje y (inverso multiplicativo del potencial hídrico de ramilla).

**Composición isotópica de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ .** Se realizó un muestro de ~50 g (peso fresco) de hojas de la temporada de la cara noreste de cada árbol a una altura de 1,5 m. Las muestras fueron secadas en estufa a 60°C en un horno de aire forzado (Venticell, Grupo MMM) hasta peso constante, y luego se trituraron con un mortero hasta obtener un polvo fino el cual fue encapsulado en una cápsula de estaño. Se midió la composición isotópica de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  de cada muestra utilizando el procedimiento estándar en el Laboratorio de Isótopos Estables de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile con un espectrómetro de masas de relación isotópica (IRMS) modelo INTEGRA2 (Sercon Ltd Cheshire, UK).

### **Análisis estadístico**

La comparación de las diferentes variables medidas entre condición de descenso de nivel freático se realizó a través de una Prueba t-Student. Se comprobaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianza de cada variable, y se realizó una transformación con  $\text{Log}_{10}$  en la variable conductancia estomática. Las variables densidad estomática (cara adaxial y abaxial) y composición isotópica de  $^{13}\text{C}$  fueron analizadas a través de análisis no paramétrico Kruskal-Wallis. Para explorar las asociaciones entre las observaciones histológicas y las variables fisiológicas, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con el software Infostat.

## RESULTADOS

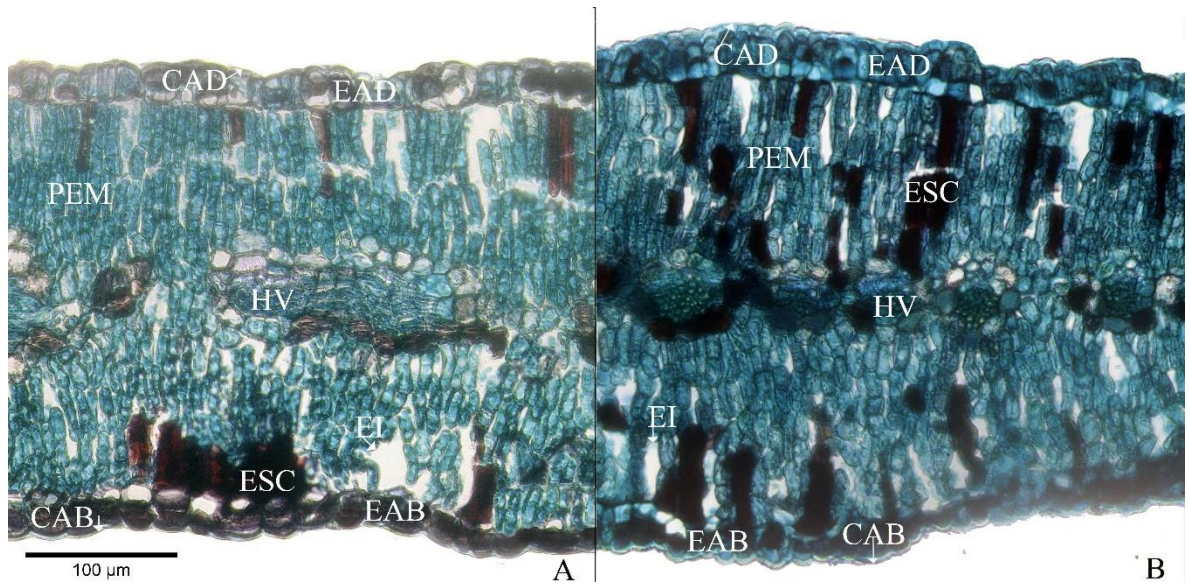
### Descripción anatómica

*P. tamarugo* está conformado por folíolos que se caracterizan por tener una epidermis uniestratificada, con células irregulares en cuanto a forma y tamaño (Fig. 1 y 2). Dicha epidermis está cubierta por una cutícula de grosor variable, la cual adopta una configuración rugosa tanto en la cara adaxial, como abaxial, con sinuosidades más pronunciadas y prominentes en la cara inferior de los folíolos, mientras que, en la cara superior, la superficie cuticular tiene una configuración más lisa (Fig. 3 y 4).

Los folíolos presentan una estructura anfiestomática, es decir, los estomas están presentes en ambas epidermis del folíolo, y se ubican al mismo nivel de las células epidérmicas o ligeramente hundidos (Fig. 3, 4 y 5), los cuales presentan dos células adyacentes, que corresponden a las células anexas o subsidiarias (Fig. 5).

Asimismo, las muestras analizadas poseen tricomas en ambas superficies y en los márgenes de los folíolos. Estos apéndices epidérmicos corresponden a tricomas simples, unicelulares, no secretores (Fig. 2).

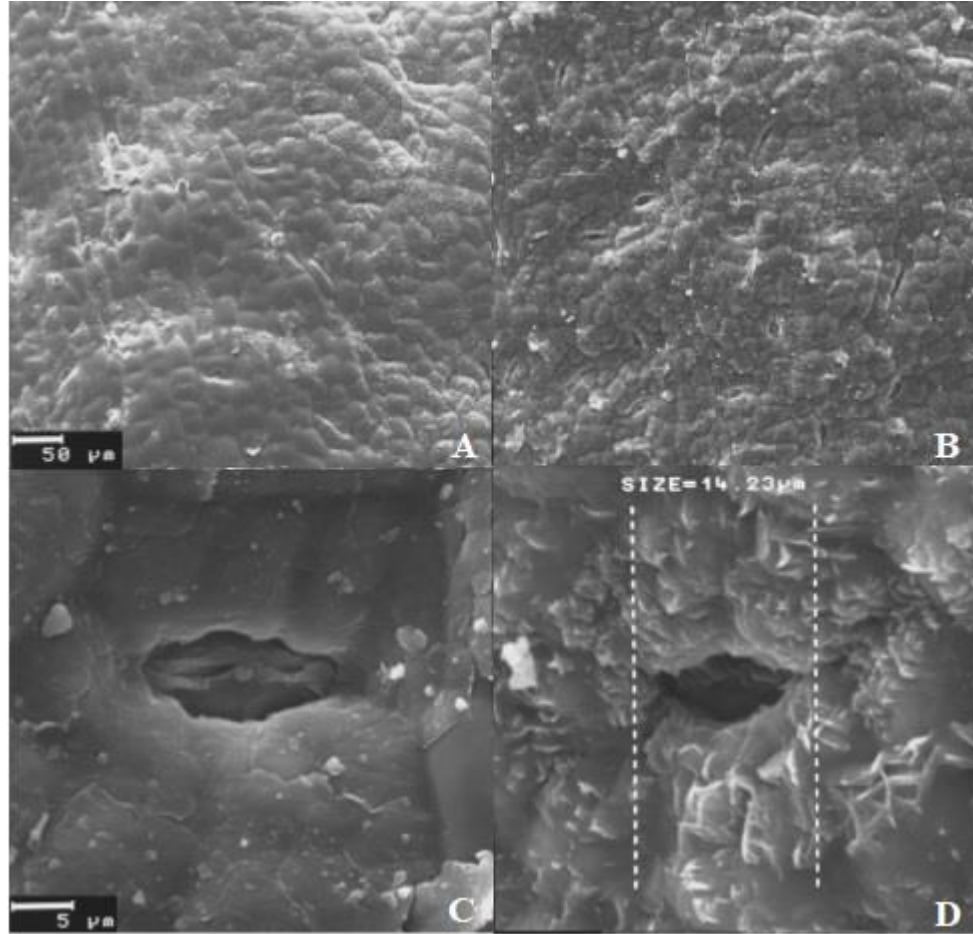
El mesófilo de esta especie es de tipo isolateral (Fig. 1), conformado principalmente por parénquima en empalizada, lo cual es confirmado por Sudzuki (1985) y Delatorre (1996). Las células parenquimáticas presentes en la cara adaxial resultaron tener una mayor longitud que las células presentes en la cara abaxial. Además, es notoria la presencia de células esclerenquimáticas a lo largo del mesófilo, específicamente del tipo macrosclereida, caracterizadas por ser células alargadas, asimismo, el mesófilo tiene 7 – 15 haces vasculares por folíolo.



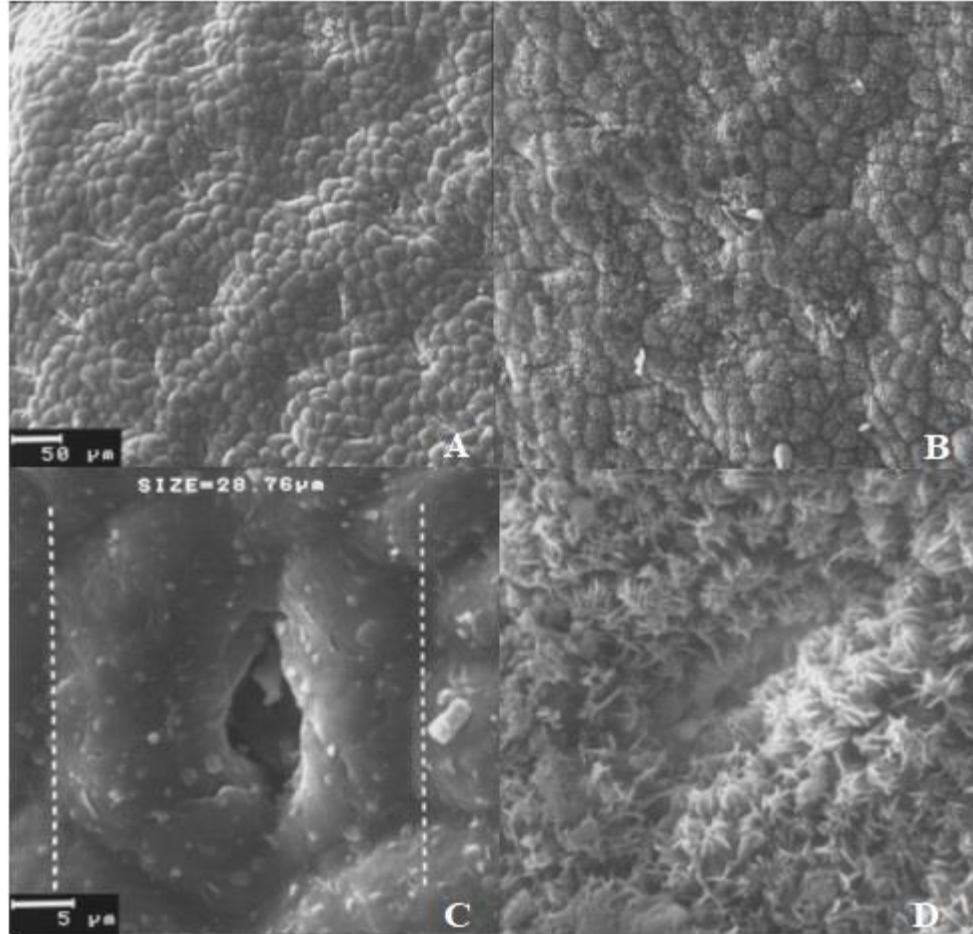
**Figura 2.** Cortes transversales de la sección media foliolos de *P. tamarugo*, sometidos a ~ 1,5 m de DNF (A); ~ 11 m de DNF (B) en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. CAD, cutícula adaxial; CAB, cutícula abaxial, EAD, epidermis adaxial; EAB, epidermis abaxial; PEM, parénquima en empalizada; ESC, esclereidas; EI, espacios intercelulares, HV, haces vasculares. Imágenes tomada con un aumento de 20x.



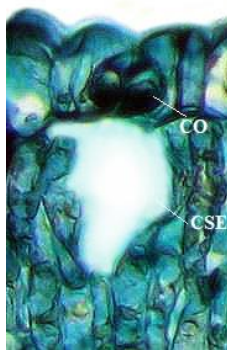
**Figura 3.** Presencia de tricomas en un corte transversal de foliolo de *P. tamarugo* sometido a ~ 1,5 m de DNF, establecido en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. Imagen tomada con un aumento de 20x.



**Figura 4.** Micrografía electrónica de barrido de foliolos de *P. tamarugo* sDNF, del Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. superficie foliolo en cara adaxial (A); superficie foliolo en cara abaxial (B); estoma en cara adaxial (C); estoma en cara abaxial (D). A y B, imágenes tomadas con un aumento de 200x; C y D, imágenes tomadas con aumento de 2400x.



**Figura 5.** Micrografía electrónica de barrido de foliolo de *P. tamarugo* cDNF, del Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile. superficie foliolo en cara adaxial (A); superficie foliolo en cara abaxial (B); estoma en cara adaxial (C); estoma en cara abaxial (D). A y B, imágenes tomadas con un aumento de 200x; C y D, imágenes tomadas con un aumento de 2400x.



**Figura 6.** Estoma en corte transversal de un foliolo de *P. tamarugo*, del Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, norte de Chile. CO, célula oclusiva; CSE, cavidad subestomática.



## Mediciones anatómicas

### Cutícula, epidermis y tricomas

Los individuos de *P. tamarugo* que estaban sometidos a un mayor descenso del nivel freático desarrollaron una cutícula más gruesa, lo que se observó tanto en la cutícula adaxial como en la abaxial, con un grosor 19 y 34% mayor en la condición cDNF. Asimismo, se observa una mayor presencia de repliegues cuticulares, con sinuosidades más pronunciadas en cDNF, respecto a sDNF

No se observaron diferencias significativas entre sDNF y cDNF para el grosor de la epidermis adaxial, sin embargo, la epidermis abaxial tuvo un grosor 8.9% mayor en la condición cDNF (Cuadro 2, Fig. 2).

Los tricomas se lograron apreciar en ambas caras del foliolo y en ambas condiciones de descenso del nivel freático, y la longitud de estos se mantuvo constante independiente del descenso del nivel freático (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Valores promedios del grosor de la cutícula y epidermis de foliolos de *P. tamarugo* en una condición con y sin descenso del nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.

DNF	Grosor cutícula	Grosor epidermis	Long. Tricomas *
	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )
<b>Adaxial</b>			
sDNF	1,91 $\pm$ 0,15	19,58 $\pm$ 0,89	23,49 $\pm$ 12,40
cDNF	2,36 $\pm$ 0,18	22,15 $\pm$ 1,15	22,05 $\pm$ 4,91
p-valor	0,0998	0,1266	0,7477
<b>Abaxial</b>			
sDNF	2,27 $\pm$ 0,25	19,83 $\pm$ 0,46	21,94 $\pm$ 25,26
cDNF	3,45 $\pm$ 0,29	21,79 $\pm$ 0,60	15,55 $\pm$ 14,49
p-valor	0,0172	0,0415	0,6207

sDNF, sin descenso de nivel freático; cDNF. con descenso de nivel freático. \*, las medias fueron calculadas a partir de las muestras histológicas con presencia de tricomas.

### Estomas

Independiente del nivel freático la cara adaxial de los foliolos tuvo una mayor densidad estomática que la abaxial ( $p < 0,0001$ ) (Apéndice 9). Sin embargo, en cDNF esta densidad estomática fue menor, pasando de 205 a 155 estomas  $\text{mm}^{-2}$  ( $p = 0,057$ ), mientras que en la cara abaxial la densidad de estomas no fue diferente entre condición de descenso de nivel freático (Cuadro 3).

Con respecto a las dimensiones de los estomas, la longitud de estos fue mayor en la cara adaxial en cDNF, mientras que el ancho de los estomas se mantuvo relativamente constante. En la cara abaxial no se observaron diferencias estadísticamente significativas en el ancho de los estomas, sin embargo, la longitud de los estomas fue levemente menor en cDNF, aunque al 10% de significancia (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Valores medios de densidad estomática, longitud y ancho de estomas medidos en folíolos de *P. tamarugo* establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del tamarugal, Norte de Chile.

DNF	Densidad estomática	Longitud estoma	Ancho estomas
	(n mm <sup>-2</sup> )	(µm)	(µm)
<b>Adaxial</b>			
sDNF	204,8 ± 3,04	25,74 ± 0,54	22,87 ± 1,08
cDNF	155,2 ± 2,78	33,92 ± 1,25	24,95 ± 2,32
p-valor	0,0571	0,0033	0,5052
<b>Abaxial</b>			
sDNF	71,09 ± 1,65	22,59 ± 0,66	18,22 ± 0,70
cDNF	76,95 ± 3,97	21,21 ± 0,31	17,22 ± 0,18
p-valor	0,4571	0,0907	0,1789

sDNF, sin descenso de nivel freático; cDNF, con descenso de nivel freático.

### Mesófilo

El grosor del mesófilo en cDNF fue un 15% mayor que sDNF ( $p = 0.064$ ). Las células del mesófilo en cDNF tuvieron una mayor longitud ( $p = 0.0452$ ), no obstante, el ancho se mantuvo constante (Cuadro 4). En el mesófilo también se desarrollaron células esclerenquimáticas del tipo macrosclereidas, y en cDNF la frecuencia de estas se fue mayor en un 51 % respecto de sDNF (Fig. 2, cuadro 5).

Los espacios intercelulares sufrieron alteraciones en función del descenso nivel freático. Los folíolos presentes en la condición sDNF desarrollaron un mayor porcentaje de espacios intercelulares, doblando el porcentaje de espacios intercelulares observado en cDNF (Cuadro 4)

**Cuadro 4.** Valores promedios del grosor del mesófilo, longitud y ancho de las células del mesófilo, porcentaje de espacios intercelulares y número de esclereidas medidos en folíolos de *P. tamarugo* establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, norte de Chile.

DNF	Grosor mesófilo	LCM	ACM	NE	EI
	(µm)	(µm)	(µm)	(n mm <sup>-2</sup> )	(%)
sDNF	22,05 ± 28,31	19,67 ± 0,53	8,70 ± 0,29	104 ± 28	4,30 ± 0,29
cDNF	261,88 ± 55,59	23,11 ± 2,18	9,11 ± 0,32	201 ± 44	2,19 ± 0,15
p-valor	0,0649	0,0452	0,1789	0,0104	0,0006

sDNF, sin descenso de nivel freático; cDNF, con descenso de nivel freático; LCM, longitud células del mesófilo; ACM, ancho células del mesófilo; NE, número de esclereidas; EI, porcentaje de espacios intercelulares.

## Mediciones fisiológicas

### Relaciones hídricas

Los árboles de *P. tamarugo* no tuvieron un comportamiento diferencial en condiciones de descenso del nivel freático contrastantes en cuanto al potencial hídrico de pre-alba, de mediodía y conductancia estomática (Cuadro 5).

Respecto de los rasgos estimados a partir de las curvas presión volumen, se observaron diferencias significativas en el potencial osmótico a turgor máximo y potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor, siendo ambas variables menores (más negativas) en cDNF ( $p = 0.011$  y  $0.093$ , respectivamente) (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Valores medios de potenciales hídricos de pre-alba, medio día, punto pérdida de turgor, osmótico y conductancia estomática de *P. tamarugo* establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.

DNF	$\Psi_{pd}$ (MPa)	$\Psi_{md}$ (MPa)	$\Psi_{t/p}$ (MPa)	$\Psi_o$ (MPa)	$g_s$ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
sDNF	$-1,73 \pm 0,30$	$-2,58 \pm 0,19$	$-2,04 \pm 0,20$	$-1,07 \pm 0,04$	$0,16 \pm 0,06$
cDNF	$-2,11 \pm 0,09$	$-3,06 \pm 0,16$	$-2,89 \pm 0,19$	$-1,65 \pm 0,15$	$0,12 \pm 0,02$
p-valor	0,2878	0,1184	0,0931	0,0111	0,5542

$\Psi_{pd}$ , potencial hídrico de pre-alba;  $\Psi_{md}$ , potencial hídrico de medio día;  $\Psi_{t/p}$ , potencial en el punto de pérdida de turgor;  $\Psi_o$ , potencial osmótico;  $g_s$ , conductancia estomática. sDNF: sin descenso de nivel freático; cDNF: con descenso de nivel freático.

### Isotopos estables

Al analizar los isotopos estables de nitrógeno y de carbono, no se observaron diferencias en términos de composición isotópica  $^{15}\text{N}$  y de  $^{13}\text{C}$  entre condiciones de descenso de nivel freático contrastantes (Cuadro 6).

**Cuadro 6.** Valores medios de composición isotópica en *P. tamarugo* establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.

DNF	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
sDNF	$0,94 \pm 0,32$	$-24,63 \pm 0,68$
cDNF	$2,16 \pm 0,79$	$-25,84 \pm 0,10$

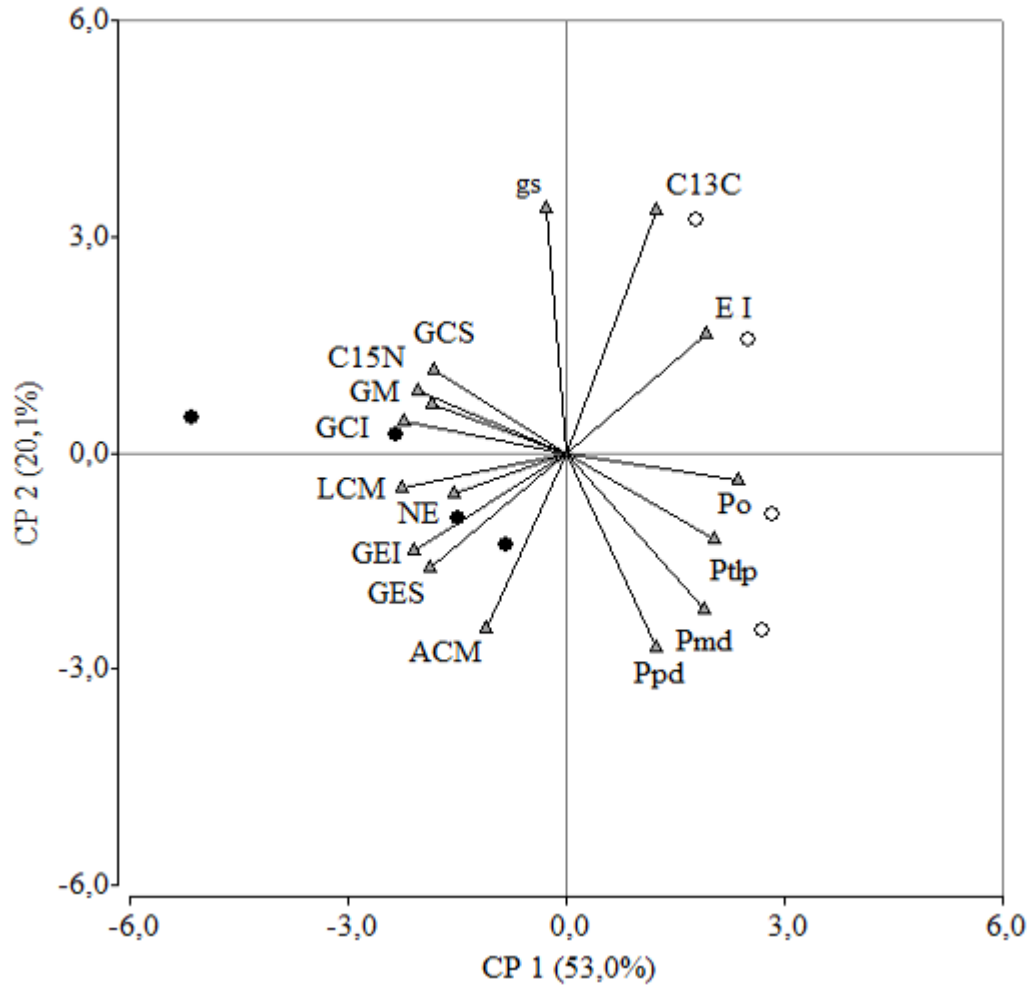


p-valor	0,2050	0,2286
$\delta^{15}\text{N}$ , composición isotópica de $^{15}\text{N}$ ; $\delta^{13}\text{C}$ , composición isotópica de $^{13}\text{C}$ ; N, contenido de nitrógeno; C, contenido de carbono; sDNF: sin descenso de nivel freático; cDNF: con descenso de nivel freático.		

### Asociación entre rasgos anatómicos y fisiológicos

El modelo de análisis de componentes principales logra explicar en un 73.1% la variación total observada, y se pueden identificar claramente las condiciones de DNF. A la derecha del biplot se encuentran aquellos árboles sDNF y a la izquierda del biplot, los árboles cDNF. Las variables con un mayor peso relativo en el CP<sub>1</sub> fueron el  $\Psi_o$ , LCM y el GEI, siendo estas variables las determinantes en la separación de los grupos de descenso de nivel freático. En el CP<sub>2</sub> las variables que tuvieron un mayor peso relativo fueron la  $g_s$ , la  $\delta^{13}\text{C}$  y el  $\Psi_{pd}$ , (Apéndice 1).

Se presentaron asociación entre los rasgos anatómicos y los rasgos fisiológicos del *P. tamarugo*. A nivel de relaciones hídricas, el  $\Psi_{tip}$  se asoció negativamente con el GCI ( $p = 0,0239$ ), la LCM ( $p = 0,0498$ ) y al 10% de significancia con el GCS ( $p = 0,0713$ ) y el GM ( $p = 0,0723$ ). El  $\Psi_o$  se asoció negativamente al GCI ( $p = 0,0771$ ), al GEI ( $p = 0,0283$ ), y a la LCM ( $p = 0,0224$ ) y al 10% de significancia con GCS ( $p = 0,0713$ ), GM ( $p = 0,0964$ ) y al NE ( $0,0806$ ). Además, se asoció positivamente al E.I ( $p = 0,0381$ ). El  $\Psi_{md}$  se correlacionó negativamente con el GCS ( $p = 0,0224$ ) y al 10% de significancia con el GCI ( $0,0864$ ). Asimismo, hubo asociaciones entre los rasgos anatómicos y la composición isotópica de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$ . La  $\delta^{15}\text{N}$  se asoció positivamente al GCI ( $p = 0,0404$ ), GEI ( $p = 0,0205$ ), GES ( $p = 0,0260$ ) y a la LCM ( $p = 0,0486$ ), mientras que  $\delta^{13}\text{C}$  se asoció al GES ( $p = 0,0544$ ) y se asoció al 10% de significancia con GEI ( $p = 0,0745$ ) y E.I ( $p = 0,0705$ ) (Fig. 7, apéndice 2).



**Figura 7.** Análisis de componentes principales que muestra la relación existente entre las variables anatómicas, morfológicas y fisiológicas de *P. tamarugo* ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile, sometidos a dos condiciones de DNF. •, árboles sDNF; ○, árboles cDNF. GCI, grosor cutícula abaxial; GCS, grosor cutícula adaxial; GEI, grosor epidermis abaxial; GES; grosor epidermis adaxial; GM, grosor mesófilo; EI, porcentaje de espacios intercelulares; NE, número de esclereidas; LCM, longitud células del mesófilo; ACM, ancho de células del mesófilo; gs, conductancia estomática; C13C, composición isotópica de  $^{13}\text{C}$ ; Po, potencial osmótico; Ptp, potencial al punto de pérdida de turgor; Pmd, potencial hídrico de medio día; Ppd, potencial hídrico de pre-alba; C15N, composición isotópica de  $^{15}\text{N}$ .

## DISCUSIÓN

Contrario a lo observado por Sudzuki (1985) y Benavente (2005), los folíolos no son glabros (Fig. 3), sino que hay presencia de tricomas en la cara adaxial, como abaxial y la longitud de estos se mantiene constante entre condiciones de DNF contrastantes. Según Evert (2006), la presencia de tricomas incrementa la reflexión de la radiación solar, disminuyendo así la temperatura de la hoja y, además, incrementan el grosor de la capa límite, por lo que serían útiles en la condición de extrema aridez y alta radiación del Desierto de Atacama.

En las hojas de las plantas dicotiledóneas, los estomas suelen ser más numerosos en la superficie abaxial, que en la adaxial (Kirkham, 2014), no obstante, en los folíolos de *P. tamarugo*, la mayor densidad de estomas se encontró en la cara adaxial (Apéndice 1). Además, en cDNF la densidad estomática fue menor y longitud de estomas mayor, respecto de la condición control. Estomas grandes se describen como estomas de respuesta lenta, los cuales permiten un aumento gradual de la conductancia estomática en una condición de déficit hídrico, disminuyendo la pérdida de agua (Franks et al., 2009; Aasamaa y Söber 2011). También se ha propuesto que un menor número de estomas hace a la hoja más eficiente energéticamente (Raven, 2014) y maximiza la conductancia por unidad estomática (Maherali et al., 2002). No obstante, existe una alta plasticidad de estos rasgos estomáticos, lo que ha quedado en evidencia en diversos estudios (Quarrie y Jones, 1979; Xu y Zhou 2008; Franks et al., 2009; Fraser et al., 2009; Silva et al., 2009). Pese a lo observado en términos de longitud y densidad estomática en *P. tamarugo*, la  $g_s$  medida por porimetría no cambió entre condiciones de DNF.

Los árboles sometidos a un descenso de ~ 11 m, desarrollaron una cutícula engrosada (Cuadro 2), además de una mayor presencia de repliegues y ceras verticales (Fig. 5). Según Hull y Bleckmann (1977) y Hull (1979) la estructura cuticular de *P. tamarugo* corresponde a un rasgo adaptativo xeromórfico altamente efectivo en minimizar la pérdida de agua, favorecer la EUA y reducir el sobrecalentamiento foliar. Aumentar la intensidad del rasgo bajo DNF permitiría controlar el estado hídrico de la planta (Javelle et al., 2011) al aumentar la resistencia cuticular (Nobel, 2008; Kosma et al., 2007). El GCI y GCS se asociaron negativamente al  $\Psi_{\text{tlp}}$ ,  $\Psi_o$  y al  $\Psi_{\text{md}}$  (Fig. 7, apéndice 2), por lo que a nivel foliar coexiste una estrategia de evasión (aumento del grosor cuticular) y de tolerancia al estrés hídrico. Maréchaux et al. (2015) plantea que un menor  $\Psi_{\text{tlp}}$  contribuye a una mayor tolerancia al déficit hídrico, mientras que un descenso del  $\Psi_o$  corresponde a una estrategia de acumulación activa de solutos, que permite conservar el agua en los tejidos (Chartzoulakis et al., 2002) y por consiguiente la mantención del turgor celular, otorgando tolerancia al déficit hídrico (Merchant et al., 2007).

Asimismo, en los individuos ubicados en la zona cDNF se observó un incremento en el GEI (Cuadro 2), la cual actúa como una barrera defensiva contra las altas tasas de radiación, ataque de patógenos y lesiones mecánicas (Castro et al., 2009). Debido a que los árboles en la zona cDNF presentaron una menor altura, una estructura más arbustiva y una menor área de copa (Cuadro 1), con copas abiertas y dispersas, las hojas estuvieron más expuestas a la radiación directa (Garrido, 2020) y a lesiones mecánicas generadas por el viento (Poblete et al., 1991), un mayor GEI en cDNF cumpliría una función de protección relevante. Además,

la mayor frecuencia de tejido esclerenquimático (específicamente macrosclereidas) en el mesófilo de *P. tamarugo* en cDNF evidencia exposición a daño mecánico, ya que estas células alargadas y de forma columnar, otorgan resistencia mecánica por su gran dureza, de modo que las demás células no sufran daños, además de favorecer la distribución de la luz a lo largo del mesófilo (Bosabalidis y Kofidis, 2002). Una epidermis abaxial de mayor grosor es consecuente con la condición paraheliotrópica de *P. tamarugo* (Chávez et al., 2013), ya que, durante el día es esta cara la de mayor exposición a las condiciones ambientales. El paraheliotropismo se define como la capacidad de una planta para realizar movimientos foliares diurnos, orientando sus hojas en forma paralela a los rayos directos del sol, reduciendo así la radiación solar incidente (Donahue y Berg, 1990). El paraheliotropismo es un mecanismo que protege a las plantas contra el fotodaño, ya que las hojas se pliegan, manteniendo la temperatura de la hoja dentro de límites óptimos, reduciendo la tasa de transpiración y la fotoinhibición, y, además, permite maximizar la tasa de asimilación (Lambers et al., 2008). La capacidad paraheliotrópica de *P. tamarugo* permite poner en contexto algunos ajustes anatómicos observados en este estudio. Los folíolos cDNF presentaron una plasticidad fenotípica a nivel cuticular, epidérmico y estomático. Por tanto, un mayor incremento en el grosor de la cutícula de la epidermis en la cara abaxial, resulta coherente, debido a que la cara abaxial es la superficie que queda más expuesta al ambiente cuando ocurren los movimientos paraheliotrópicos, mientras que una menor densidad y un mayor tamaño de estomas en la cara adaxial se podría explicar debido al plegamiento de las hojas, que pudo verse afectado negativamente por el estrés hídrico (Chávez et al. 2013).

Los folíolos de *P. tamarugo* expresaron un incremento en el GM y en la LCM en cDNF (Cuadro 4), además de una asociación positiva entre ambas variables (Fig. 7, apéndice 2). En términos de función, dicha modificación podría estar relacionada a la actividad fotosintética de *P. tamarugo*, ya que, a mayor desarrollo de tejido parenquimático, hay un mayor número de cloroplastos (Toscano et al., 2018) y, por consiguiente, hay una mayor fijación de CO<sub>2</sub> (Castro et al., 2009). De hecho, no se observaron diferencias en  $\delta^{13}\text{C}$  entre las condiciones de DNF, por lo que la eficiencia intrínseca del uso del agua, es decir, la relación entre la tasa de asimilación y la apertura estomática ( $\text{WUE}_i = A_n/g_s$ ) (Farquhar y Richards, 1984), se mantiene constante y asimismo la tasa de asimilación por unidad de área foliar. Por otra parte, el grosor del mesófilo está asociado a la función foliar relativa al movimiento de agua líquida, medida como conductancia hidráulica foliar. Esta variable disminuye a medida que aumenta la distancia de flujo extra-xilemático de agua en la hoja, siendo una de las vías de flujo de mayor resistencia en el continuo suelo-planta-atmósfera (Brodribb et al., 2007). Además,  $\Psi_o$ ,  $\Psi_{tp}$  se asociaron negativamente con GM ( $p < 0,1$ ) y LCM ( $p < 0,05$ ) (Fig. 7, apéndice 2), demostrándose una compensación entre eficiencia y seguridad respecto del flujo de agua a través de la hoja (Brodribb et al., 2007; Johnson et al., 2018). Es así como hojas de *P. tamarugo* en cDNF tendrían una menor conductancia hidráulica foliar, pero una mayor tolerancia a la deshidratación que individuos en sDNF.

Por otro lado, LCM se asoció positivamente a la  $\delta^{15}\text{N}$  (Fig. 7, apéndice 2). Las plantas al incorporar N inorgánico ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ) discriminan contra  $^{15}\text{N}$ , tanto en la absorción, el transporte, como en la asimilación (Evans, 2001). La abundancia natural de este isótopo parece verse afectada por tensiones abióticas, como lo es la disponibilidad de agua (Handley et al., 1999), en base a esto, diversos estudios indican que la  $\delta^{15}\text{N}$  puede disminuir (Handley et al., 1999; Robinson et al., 2000) o aumentar (Ellis et al., 2002; Lopes y Araus, 2006) en

condiciones de estrés hídrico, respecto a las mediciones realizadas en las plantas control. Es más, no están del todo claro los patrones de variación en la  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (Kang et al., 2011). Gouveia et al. (2019), plantean que la  $\delta^{15}\text{N}$  revela la capacidad de la planta de retener N en sus tejidos durante el estrés hídrico y, además, se ha visto que existe una relación entre la  $\delta^{15}\text{N}$  y la tolerancia al estrés hídrico (Robinson et al., 2000). Cabe resaltar que no se observaron diferencias en cuanto a la concentración de N foliar y a la  $\delta^{15}\text{N}$  (Anexo 4, Cuadro 6) entre condiciones de DNF, lo cual se puede explicar producto de que el  $\Psi_{pd}$ , que representa el contenido máximo de agua disponible en el suelo (Richter, 1997), no varía entre condiciones probablemente porque luego de 12 años de exposición a descenso del nivel freático los árboles han optimizado la relación demanda/suministro de agua (Garrido et al. 2018). Por tanto, la disponibilidad de agua no habría limitado el fraccionamiento isotópico de  $^{15}\text{N}$  y se habría mantenido así, la concentración de N foliar. La mantención del N foliar entre condiciones de DNF a su vez podría tener un efecto en la mantención de la capacidad fotosintética en *P. tamarugo*, ya que Sugiharto et al. (1990) observaron una correlación positiva entre la capacidad fotosintética y la concentración de N a nivel foliar.

En el mesófilo, el porcentaje de EI fue menor en la condición cDNF, lo que se asoció positivamente a la  $\delta^{13}\text{C}$  y al  $\Psi_o$  (Fig. 7, apéndice 2). Flexas et al. (2007) han propuesto que uno de los componentes que define la  $g_m$  (conductancia del mesófilo) para la difusión de  $\text{CO}_2$  corresponde a los EI. Un menor EI estaría asociado a una menor  $g_m$  y, por consiguiente, a una menor asimilación de  $\text{CO}_2$  (Loreto et al., 1992), sin embargo, eso se podría compensar con un mayor tamaño de células, ya que Sasahara (1982) demostró que existe una correlación positiva entre el tamaño celular y la fotosíntesis. En *P. tamarugo* la asociación del EI con la  $\delta^{13}\text{C}$  se explicaría por su incidencia sobre la capacidad fotosintética. Mientras que la asociación positiva entre  $\Psi_o$  y el EI, indica que la osmorregulación tendría incidencia en el EI. Lo cual es confirmado por Levit y Zaken (1975), ya que plantean que los cambios de turgencia celular inciden sobre la cantidad de espacios intercelulares. Una menor turgencia celular, la cual sería mantenida por la osmorregulación (Hsiao et al., 1976), generaría un mayor contacto entre las células y, por consiguiente, se reduciría el EI (Levit y Zaken, 1975).

## CONCLUSIONES

Los árboles de *P. tamarugo* sometidos a un descenso del nivel freático durante 12 años en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, muestran una serie de ajustes que contribuyen a su aclimatación. La aclimatación es posible debido a la plasticidad fenotípica expresada en estos individuos, entendida como la capacidad de un genotipo de expresar fenotipos alternativos basados en respuesta a diferentes condiciones ambientales.

Los individuos despliegan una estrategia que consiste en mantener un dosel funcional, pero disminuido, el cual logra mantener la conductancia estomática y la eficiencia intrínseca del uso del agua, así como un estado hídrico relativamente óptimo respecto a la condición control. Esto se sostiene sobre el desarrollo de ajustes anatómicos, tales como cutícula y epidermis engrosada, menor densidad y mayor tamaño de estomas, y a nivel del mesófilo, mayor grosor del tejido y de las células parenquimáticas, así como una mayor proporción de esclereidas, los cuales logran asociarse a las variables fisiológicas en estudio y permiten que *P. tamarugo* se aclimate y adquiera un mayor grado de tolerancia al estrés hídrico.

Estos ajustes se ven complementados con modificaciones de su arquitectura hidráulica (árboles más pequeños y de menor relación dosel/tronco) que cumplen con optimizar la relación demanda/suministro de agua bajo las condiciones de estudio.

Es importante destacar que el descenso del nivel freático es sostenido en el tiempo, por lo que es probable que el deterioro del bosque continúe. En base a esto, es necesario continuar estudiando este ecosistema, para evaluar los límites de la capacidad de aclimatación de esta especie.

## LITERATURA CITADA

- Aasamaa, K. and Söber, A. 2011. Stomatal Sensitivities to Changes in Leaf Water Potential, Air Humidity, CO<sub>2</sub> Concentration and Light Intensity, and the Effect of Abscisic Acid on the Sensitivities in Six Temperate Deciduous Tree Species. *Environmental and Experimental Botany*, 71, 72-78.
- Acevedo, E., M. Ortiz, N. Franck, y P.Sanguinetti. 2007. Relaciones hídricas de *Prosopis tamarugo* Phil. Uso de isótopos estables (Water Relations of *Prosopis tamarugo* Phil. Use of Stable Isotopes). Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas. Santiago, Chile.
- Amano, J y L. Cevallos. 2015. Introducción a la microscopia electrónica: principio – aplicaciones. 3° Edición. Instituto nacional en Salud pública. Ecuador.
- Aravena, R., and E. Acevedo. 1985. The use of environmental isotopes oxigen-18 and deuterium in the study of water relations of *Prosopis tamarugo* Phil. In “The Current State of Knowledge of *Prosopis tamarugo*”, ed. M. Habit. NewYork, NY: Food and Agriculture Organization of The United Nations: 251–256.
- Ayamante, J. 2018. Estudio de la arquitectura hidráulica de *Prosopis tamarugo* Phi. En dos condiciones hídricas en la Pampa del tamarugal. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agronómicas. Tesis Ingeniero en Recursos Naturales Renovables. Santiago, Chile.
- Benavente, S. 2005. Carácteres anatómicos foliares de *Prosopis tamarugo* y *Prosopis chilensis*, dos especies congénicas con distribución geográfica restringida al límite septentrional y meridional del género *Prosopis* en Chile. Pontificia Universidad de Católica de Chile, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal. Tesis Ingeniero Agrónomo. Santiago, Chile. 25p.
- Binks, O., Meir, P., Rowland, L., da Costa, A., Vasconcelos, S., de Oliveira, A., Ferreira, L., and M. Mencuccini. 2016. Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. *Tree Physiology*, 36(12): 1550-1561.
- Bosabalidis, A., and G. Kofidis. 2002. Comparative effect of drought on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant science*. 163(2): 373 – 379.
- Brodribb, T., Field, T., Jordan, J. .2007. Leaf Maximum Photosynthetic Rate and Venation Are Linked by Hydraulics. *Plant Physiology* 144 (4):1890-1898
- Camargo, M., and R. Marengo. 2011. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazonica*, 41(2): 205-212.
- Calderón, G., Garrido, M., and E. Acevedo. 2015. *Prosopis tamarugo* Phil.: a native tree from the Atacama Desert groundwater table depth thres holds for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*, 88.
- Castro, E., Pereira, F., and R. Paiva. 2009. Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos. *Lavras: UFLA*, 9: 4.
- Chartzoulakis, K., Patakas, A., Kofidis, G., Bosabalidis, A., and A. Nastou. 2002. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado

cultivars. *Scientia horticultrae*, 95(1-2): 39-50.

Chávez, R., Clevers, J., Herold, M., Ortiz, M., and E. Acevedo. 2013. Modelling the spectral response of the desert tree *Prosopis tamarugo* to water stress. *Int.J. Appl. Earth Obs. Geoinformation* 21: 53–61.

Delatorre, J. 1996. Efecto de la temperatura y del déficit hídrico sobre la fotosíntesis de *Prosopis chilensis* (Mol) Stuntz y *Prosopis tamarugo* (Phil). Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agronómicas. Tesis doctoral. Santiago, Chile. 75p.

Donahue, R. and V.S. Berg. 1990. Leaf orientation of soybean seedlings. II. Receptor sites and light stimuli. *Crop Science* 30: 638-643.

Ellis, R., Forster, B., Gordon, D., Handley, L., Keith, R., Lawrence, P., and G. Young. 2002. Phenotype/genotype associations for yield and salt tolerance in a barley mapping population segregating for two dwarfing genes. *Journal of Experimental Botany*, 53(371): 1163-1176.

Ennajeh, M., Vadel, A., Cochard, H., and H. Khemira. 2010. Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 85(4): 289-294.

Esau, K. 1965. *Plant anatomy*. Segunda edición. Nueva York: Wiley. 779p.

Evans, R. 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in plant science*, 6(3): 121-126.

Evert, R. 2006. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. John Wiley & Sons.

Farquhar, G., R. Richards. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Functional Plant Biology*, 11(6), 539-552.

Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Diaz, A., Galmés, J., and H. Medrano. 2008. Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub>: current knowledge and future prospects. *Plant, cell & environment*, 31(5): 602-621.

Franks, P., Paul D., and J. David. 2009. Beerling. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, cell & environment*, 32(12): 1737-1748.

Fraser, L., Greenall, A., Carlyle, C., Turkington, R., and C. Friedman. 2009. Adaptive phenotypic plasticity of *Pseudoroegneria spicata*: response of stomatal density, leaf area and biomass to changes in water supply and increased temperature. *Annals of Botany*, 103(5): 769-775.

Garrido, M., Silva, P., and E. Acevedo. 2016. Water relations and foliar isotopic composition of *Prosopis tamarugo* Phil., and endemic tree of the Atacama Desert growing at three levels of water table depth. *Frontiers in Plant Science*, 7:1-10.

Garrido, M., Silva, H., Franck, N., Arenas, J., and E. Acevedo. 2018. Evaluation of morpho-physiological traits adjustment of *Prosopis tamarugo* under long-term groundwater depletion in the hyper-arid Atacama Desert. *Frontiers in plant science*, 9: 453.



- Garrido, M., Bown, H., Ayamante, J., Orell, M., Sánchez, A., and E. Acevedo. 2020. The adjustment of *Prosopis tamarugo* hydraulic architecture traits has a homeostatic effect over its performance under descent of phreatic level in the Atacama Desert. *Trees*, 34(1): 89-99.
- Gouveia, C., Ganança, J., Slaski, J., Lebot, V., and M. de Carvalho. 2019. Variation of carbon and isotope natural abundances ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) of whole-plant sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) subjected to prolonged water stress. *Journal of plant physiology*, 243, 153052.
- Handley, L., Austin, A., Stewart, G., Robinson, D., Scrimgeour, C., Raven, J., and S. Schmidt. 1999. The  $^{15}\text{N}$  natural abundance ( $\delta^{15}\text{N}$ ) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Functional Plant Biology*, 26(2): 185-199.
- Hull, H., and C. Bleckmann. 1977. An unusual epicuticular wax ultrastructure on leaves of *Prosopis tamarugo* (Leguminosae). *American Journal of Botany*, 64(9): 1083-1091.
- Hull, H., Went, F., and C. Bleckmann. 1979. Environmental modification of epicuticular wax structure of *Prosopis* leaves. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 14(2): 39-42.
- Hülkamp, M. 2000. Cell morphogenesis: How plants split hairs. *Current Biology*, 10(8): R308-R310.
- Hsiao, C., Acevedo, E., Fereres, E., and W. Henderson. 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 273(927): 479-500
- Javelle, M., Vernoud, V., Rogowsky, P and G, Ingram. 2011. Epidermis: The formation and functions of a fundamental plant tissue. *New Phytol*, 189(1): 17-39.
- Johansen, D. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw Hill Book co., Nueva York y Londres.
- Johnson D., Berry Z., Baker K., Smith D., McCulloh K., and J. Domec. 2018. Leaf hydraulic parameters are more plastic in species that experience a wider range of leaf water potentials. *Funct Ecol*. 32: 894–903.
- Jordan, M. 1987. *In vitro* culture of *Prosopis* species. In *Cell and tissue culture in forestry*. Springer, 370-384.
- Kang, H., Liu, C., Yu, W., Wu, L., Chen, D., Sun, X., ... and X. Zhu. 2011. Variation in foliar  $\delta^{15}\text{N}$  among oriental oak (*Quercus variabilis*) stands over eastern China: patterns and interactions. *Journal of Geochemical Exploration*, 110(1): 8-14.
- Kirkham, M. 2014. Leaf anatomy and leaf elasticity, *Principles of Soil and Plant Water Relations*. 500p.
- Kosma D, and M. Jenks. 2007. Eco-physiological and molecular-genetic determinants of plant cuticle function in drought and salt stress tolerance. Springer: 91–120.
- Lambers, H., Chapin III, F., and T. Pons. 2008. *Plant physiological ecology*. Springer Science & Business Media.
- Levitt, J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. 2nd ed., Academic Press, New

York.

Levitt, J., and R. Zaken. 1975. Effects of small water stresses on cell turgor and intercellular space. *Physiologia Plantarum*, 34(3): 273-279.

Lopes, M., and J. Araus. 2006. Nitrogen source and water regime effects on durum wheat photosynthesis and stable carbon and nitrogen isotope composition. *Physiologia Plantarum*, 126(3): 435-445.

Loreto, F., Harley, P., Di Marco, G., and T. Sharkey. 1992. Estimation of mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> flux by three different methods. *Plant physiology*, 98(4): 1437-1443.

Maherali, H., Reid, C., Polley, H., Johnson, H., and Jackson, R. 2002. Stomatal acclimation over a subambient to elevated CO<sub>2</sub> gradient in a C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> grassland. *Plant, Cell & Environment*. 25 (4): 557-566.

Maréchaux, I., Bartlett, M., Sack, L., Baraloto, C., Engel, J., Joetzjer, E., and J. Chave. 2015. Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology*, 29(10): 1268-1277.

Merchant, A., Callister, A., Arndt, S., Tausz, M., and M. Adams. 2007. Contrasting physiological responses of six *Eucalyptus* species to water deficit. *Annals of Botany*, 100(7): 1507-1515.

Mohanta, K., Bashir, T., Hashem, A., and F. Allah. 2017. Systems biology approach in plant abiotic stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*. 121: 58 -73.

Naumburg, E., Mata-Gonzalez, R., Hunter, R., McIendon, T., and D. Martin. 2005. Phreatophytic vegetation and groundwater fluctuations: a review of current research and application of ecosystem response modeling with an emphasis on Great Basin vegetation. *Environmental Management*, 35(6): 726-740.

Nobel, P. 2009. Cells and diffusion, Physicochemical & environmental plant physiology. Academic press.

Ortiz, M. 2010. Nivel freático en la pampa del tamarugal y crecimiento de *Prosopis tamarugo* Phil. Tesis doctoral. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas. Santiago, Chile. 93p.

Peralta, F. 1983. Recursos hídricos de la Pampa del Tamarugal. Seminario Desarrollo de Zonas Desérticas de Chile. FAO. Iquique, Chile.

Pliscoff, P., y Leubert, F. 2006. Sinopsis Bioclimática y Vegetacional de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.

Poblete, V., Campos, V. González, L. and G. Montenegro. 1991. Anatomical leaf adaptations in vascular plants of a salt marsh in the Atacama Desert (Chile). *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 65-75.

Pugnaire, F., Serrano, L., and J. Pardo. 1999. Constraints by Water Stress on Plant Growth, Handbook of Plant and Crop Stress. Segunda edición. University of Arizona, Tucson, Arizona, USA: Marcel Dekker, inc, 1265 p.

- Quarrie, S., and H. Jones. 1977. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *Journal of Experimental Botany*, 28(1): 192-203.
- Raven, J. A. 2014. Speedy small stomata? *Journal of Experimental Botany* 65: 1415–1424.
- Richter, H. 1997. Water relations of plants in the field: some comments on the measurement of selected parameters. *Journal of Experimental Botany*, 48(1): 1-7.
- Robinson, D., Handley, L., Scrimgeour, C., Gordon, D., Forster, B., and R. Ellis. 2000. Using stable isotope natural abundances ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) to integrate the stress responses of wild barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch.) genotypes. *Journal of Experimental Botany*, 51(342): 41-50.
- Sack, L., Cowan, P., Jaikumar, N., and N. Holbrook. 2003. The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*.
- Santibañez, F., Luzio, W., Verw, W., Etienne, M., and S. Lailhacar. 1982. Análisis de los Ecosistemas de la I Región. CORFO, Santiago. p 195
- Sasahara, T. 1982. Changes in Size and Number of Mesophyll Cells, Nitrogen Content and Photosynthesis with Leaf Order in Brassica spp. *Annals of Botany*, 50(3): 379-383.
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., ... and J. Tinevez. 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature methods*, 9(7): 676.
- Silva, E., Nogueira, R., Vale, F., Araújo, F., and M. Pimenta. 2009. Stomatal changes induced by intermittent drought in four umbu tree genotypes. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 21(1): 33-42.
- Silva, H., Sagardia, S., Ortiz, M., Franck, N., Opazo, M., Quiroz, M., Baginsky, C., and C. Tapia. 2014. Relationships between leaf anatomy, morphology, and water use efficiency in *Aloe vera* (L) Burm f. as a function of water availability. *Revista chilena de historia natural*, 87:1-10.
- Soquimich. 2017. Sustainability report. SQM, The Worldwide business formula. Santiago, Chile.
- Souza, P. Lima, L., Soares, T. de Jesus, O., Coelho, M. and E. Girardi. 2018. Biometric, physiological and anatomical responses of *Passiflora spp.* to controlled water deficit. *Scientia Horticulturae*, 229: 77-90.
- Sudzuki, F. 1985. Influencia del medio ambiente sobre la anatomía foliar de *Prosopis tamarugo* Phil. Estado actual del conocimiento sobre *Prosopis tamarugo* Phil. FAO. 483p.
- Sugiharto, B., Miyata, K., Nakamoto, H., Sasakawa, H., and Sugiyama, T. 1990. Regulation of expression of carbon-assimilating enzymes by nitrogen in maize leaf. *Plant Physiology*, 92(4): 963-969.
- Torres, M., and M. Elena. 1985. Fijación biológica de nitrógeno en *Prosopis tamarugo* y *Prosopis alba*. Mesa Redonda.
- Toscano, S., Ferrante, A., Tribulato, A., and D. Romano. 2018. Leaf physiological and

anatomical responses of *Lantana* and *Ligustrum* species under different water availability. *Plant Physiology and Biochemistry*, 127: 380-392.

Vernon, M., Sherriff, R., van Mantgem, P., and J. Kane. 2018. Thinning, tree-growth, and resistance to multi-year drought in a mixed-conifer forest of northern California. *Forest Ecology and Management*, 422: 190-198.

Tyree, M., and H. Hammel. 1972. The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-Bomb Technique. *Journal of Experimental Botany*, 23, 267-282.

Villarroya, D. 2012. Aplicación de técnicas de microscopía a la determinación de cambios anatómicos derivados del déficit de hierro en *Medicago truncatula*. Universidad de Zaragoza. Tesis de maestría. Zaragoza, España. 45p.

Xu, Z., and Zhou, G. 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of experimental botany*. 59(12): 3317-3325.

## ANEXOS

**Anexo 1.** Gradación de alcohol y duración de cada fase de deshidratación.

Gradación de alcohol	Tiempo
Alcohol 85°	12 horas
Alcohol 90°	12 horas
Alcohol 100° I	12 horas
Alcohol 100° II	3 horas
Alcohol 100° III	3 horas

**Anexo 2.** Proceso de desalcoholización y duración de cada fase.

Alcohol (100 cc)	Neo-clear cc	Tiempo
97,5	2,5	3 horas
95	5,0	3 horas
85	15,0	3 horas
75	25,0	3 horas
50	50,0	3 horas
25	75,0	3 horas
-	100 I	3 horas
-	100 II	3 horas

**Anexo 3.** Proceso de tinción.

<b>Remoción parafina</b>	NeoClear I	20 min
	Neo Clear II	15 min
<b>Hidratación</b>	Etanol 100°	5 min
	95°	5 min
	70°	5 min
	50°	5 min
	Agua destilada (3 cambios)	5 min c/u
<b>Tinción</b>	Ácido tánico	10 min
	Agua destilada	5 min
	Cloruro férrico (3 cambios)	3 min c/u
	Agua destilada (3 cambios)	5 min c/u
	Etanol 50° I	3 min
	II	3 min
	III	3 min
	Safranina	2–24 hrs
	Enjuague saf Agua destilada	3 min
	Etanol 50°	3 min
	Etanol 70° ac (5gotas ácido clorhídrico cada 100)	3 min
	Etanol 70°	3 min
	Etanol 95°	3 min

	Etanol 100°	3 min
<b>Tinción</b>	Etanol + Fast-Green	2 seg
	Etanol + NeoClear (1:3)	5 min
	NeoClear I	5 min
	NeoClear II	5 min

**Anexo 4.** Valores promedios de los nutrientes a nivel foliar en *P. tamarugo* establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, norte de Chile.

	N*	P	K**	Cu**	Zn	Mn	Fe*	Mg	Ca
<b>DNF</b>	(%)	(%)	(%)	(ppm)	(ppm)	(ppm)	(ppm)	(ppm)	(ppm)
sDNF	0,42	0,25	1,13	11,75	43,25	50,50	2,36	0,41	0,94
cDNF	0,38	0,22	0,88	14,75	55,75	65,25	2,42	0,34	1,83
pvalor	0,152	0,176	0,200	0,285	0,046	0,418	0,352	0,334	0,082

sDNF, sin descenso de nivel freático; cDNF, con descenso de nivel freático; N, nitrógeno; P, fosforo; K, potasio; Cu, cobre; Zn, zinc; Mn, manganeso; Fe, hierro; Mg, magnesio; Ca, calcio. \*, datos transformados en log10; \*\*, análisis no paramétrico de Kruskal Wallis.

## APÉNDICES

**Apéndice 1.** Autovalores y autovectores del ACP que asocia rasgos anatómicos y fisiológicos en *P. tamarugo* ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.

Autovalores				Autovectores		
Lambda	Valor	Proporción	Prop Acum	Variables	e1	e2
1	8,49	0,53	0,53	GCI	-0,31	0,06
2	3,22	0,20	0,73	GCS	-0,25	0,16
3	1,51	0,09	0,83	GEI	-0,29	-0,19
4	1,20	0,07	0,90	GES	-0,26	-0,22
5	0,97	0,06	0,96	GM	-0,26	0,09
6	0,42	0,03	0,99	E.I	0,27	0,23
7	0,19	0,01	1,00	NE	-0,21	-0,08
8	0,00	0,00	1,00	LCM	-0,31	-0,07
9	0,00	0,00	1,00	ACM	-0,15	-0,33
10	0,00	0,00	1,00	Ppa	0,17	-0,37
11	0,00	0,00	1,00	Pt1p	0,28	-0,17
12	0,00	0,00	1,00	Po	0,33	-0,05
13	0,00	0,00	1,00	Pmd	0,26	-0,30
14	0,00	0,00	1,00	gs	-0,04	0,47
15	0,00	0,00	1,00	C15N	-0,28	0,12
16	0,00	0,00	1,00	C13C	0,17	0,46

**Apéndice 2.** Matriz de covarianzas de ACP que asocia rasgos anatómicos y fisiológicos en *P. tamarugo* ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.

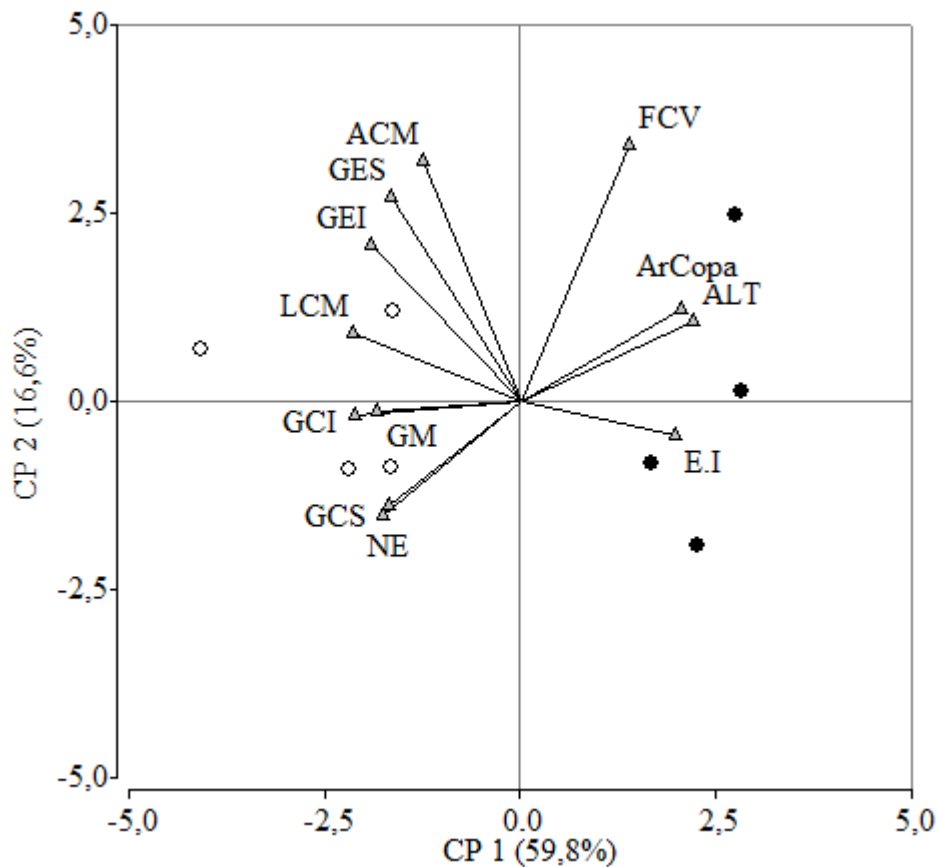
### Matriz de correlación/Coefficientes

	GCI	GCS	GEI	GES	GM	E.I	NE	LCM	ACM	Ppa	Pt1p	Po	Pmd	gs	C15N	C13C
GCI	1,00															
GCS	0,48	1,00														
GEI	0,62	0,57	1,00													
GES	0,55	0,44	0,96	1,00												
GM	0,83	0,40	0,41	0,42	1,00											
E.I	-0,66	-0,52	-0,72	-0,55	-0,40	1,00										
NE	0,48	0,61	0,44	0,20	0,27	-0,89	1,00									
LCM	0,91	0,53	0,75	0,75	0,85	-0,66	0,38	1,00								
ACM	0,31	0,16	0,63	0,63	0,39	-0,59	0,32	0,51	1,00							
Ppa	-0,51	-0,57	-0,13	-0,03	-0,69	0,16	-0,29	-0,41	-0,15	1,00						
Pt1p	-0,77	-0,67	-0,50	-0,43	-0,66	0,47	-0,47	-0,71	0,10	0,43	1,00					
Po	-0,85	-0,69	-0,76	-0,64	-0,63	0,73	-0,65	-0,78	-0,22	0,42	0,90	1,00				
Pmd	-0,64	-0,80	-0,45	-0,30	-0,55	0,44	-0,58	-0,50	0,05	0,71	0,85	0,85	1,00			
gs	0,21	0,27	-0,01	-0,06	0,11	0,30	-0,22	0,01	-0,33	-0,58	-0,17	-0,14	-0,44	1,00		
C15N	0,73	0,56	0,79	0,77	0,52	-0,38	0,18	0,71	0,15	-0,35	-0,75	-0,84	-0,70	0,45	1,00	
C13C	-0,37	-0,10	-0,66	-0,70	-0,25	0,67	-0,37	-0,57	-0,58	-0,40	0,28	0,43	-0,06	0,71	-0,26	1,00

## Matriz de correlación/Probabilidades

	GCI	GCS	GEI	GES	GM	E.I	NE	LCM	ACM	Ppa	Pt1p	Po	Fmd	gs	C15N	C13C
GCI																
GCS	0,2305															
GEI	0,1038	0,1387														
GES	0,1596	0,2786	0,0002													
GM	0,0108	0,3265	0,3154	0,2960												
E.I	0,0721	0,1878	0,0462	0,1593	0,3223											
NE	0,2288	0,1089	0,2809	0,6374	0,5254	0,0034										
LCM	0,0015	0,1803	0,0339	0,0328	0,0069	0,0776	0,3473									
ACM	0,4618	0,7046	0,0947	0,0957	0,3416	0,1237	0,4406	0,1935								
Ppa	0,1917	0,1408	0,7631	0,9409	0,0582	0,7063	0,4899	0,3100	0,7262							
Pt1p	0,0239	0,0713	0,2091	0,2856	0,0723	0,2407	0,2408	0,0498	0,8141	0,2819						
Po	0,0071	0,0575	0,0283	0,0866	0,0964	0,0381	0,0806	0,0224	0,6071	0,3060	0,0024					
Fmd	0,0864	0,0177	0,2580	0,4718	0,1590	0,2742	0,1342	0,2066	0,8996	0,0508	0,0077	0,0082				
gs	0,6255	0,5123	0,9744	0,8870	0,7997	0,4749	0,5952	0,9760	0,4193	0,1301	0,6946	0,7347	0,2785			
C15N	0,0404	0,1483	0,0205	0,0260	0,1832	0,3534	0,6656	0,0486	0,7290	0,3885	0,0329	0,0096	0,0528	0,2684		
C13C	0,3697	0,8103	0,0745	0,0544	0,5521	0,0705	0,3723	0,1367	0,1341	0,3240	0,5084	0,2909	0,8862	0,0478	0,5358	

**Apéndice 3.** Biplot del ACP que asocia rasgos anatómicos y de arquitectura hidráulica en *P. tamarugo* ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.



Análisis de componentes principales que muestra la relación existente entre las variables de arquitectura hidráulica y variables anatómicas foliares en *P. tamarugo* establecidos en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile, sometidos a dos condiciones de DNF. •, árboles sDNF; ○, árboles cDNF; ALT, altura de planta; ArCopa, área de copa; FCV, fracción cobertura verde; GCI, grosor cutícula abaxial; GCS, grosor cutícula adaxial; GEI, grosor epidermis abaxial; GES, grosor epidermis adaxial; GM, grosor mesófilo; GEM, grosor parénquima en empalizada; GESP, grosor parénquima esponjoso; E.I, porcentaje de espacios



intercelulares; NE, número de esclereidas; LCM, longitud células del mesófilo; ACE, ancho células del mesófilo.

**Apéndice 4.** Autovalores y autovectores del ACP que asocia rasgos anatómicos y de arquitectura en *P. tamarugo* ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.

<b>Autovalores</b>				<b>Autovectores</b>		
Lambda	Valor	Proporción	Prop Acum	Variables	e1	e2
1	7,18	0,60	0,60	GCI	-0,33	-0,03
2	1,99	0,17	0,76	GCS	-0,27	-0,23
3	1,20	0,10	0,87	GEI	-0,30	0,32
4	0,80	0,07	0,93	GES	-0,26	0,42
5	0,42	0,03	0,97	GM	-0,29	-0,02
6	0,32	0,03	0,99	E.I	0,31	-0,07
7	0,08	0,01	1,00	NE	-0,26	-0,22
8	0,00	0,00	1,00	LCM	-0,33	0,14
9	0,00	0,00	1,00	ACM	-0,19	0,50
10	0,00	0,00	1,00	FCV	0,22	0,53
11	0,00	0,00	1,00	ALT	0,35	0,17
12	0,00	0,00	1,00	ArCopa	0,32	0,19

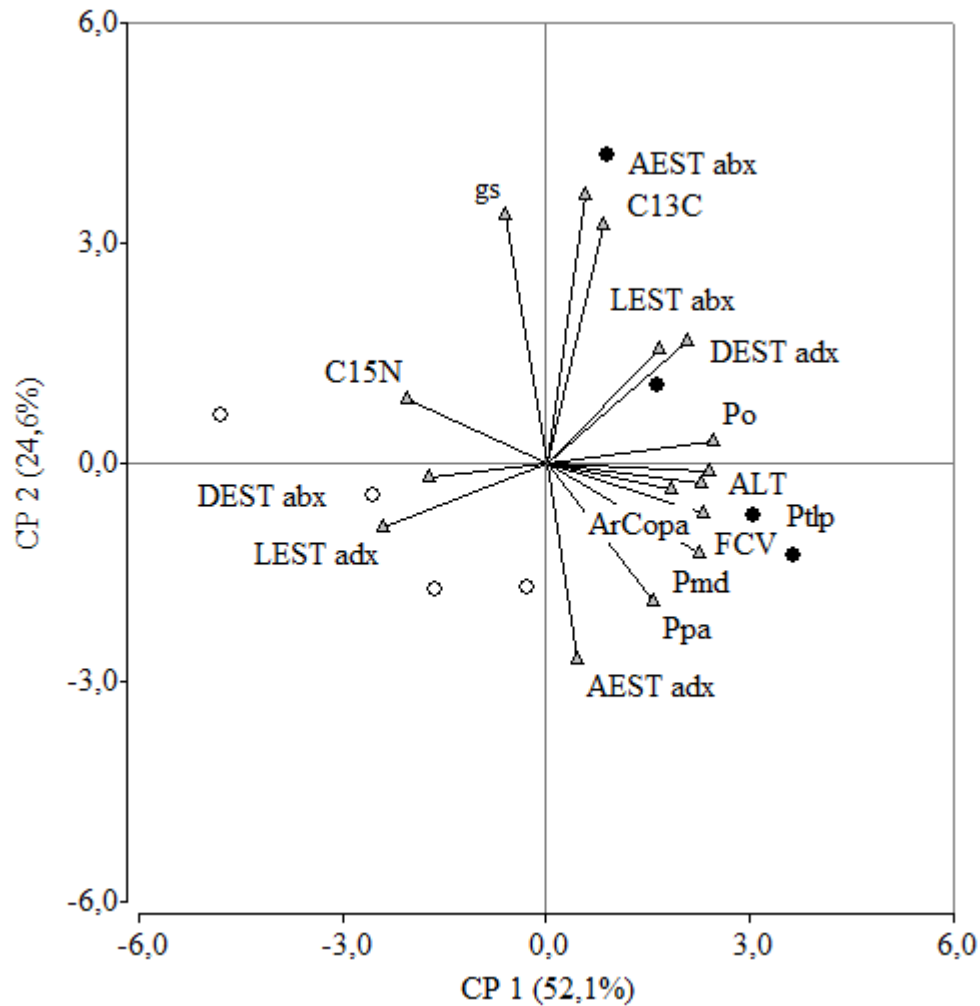
**Apéndice 5.** Matriz de covarianza de ACP que asocia rasgos anatómicos y de arquitectura hidráulica en *P. tamarugo* ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.

<b>Matriz de correlación/Coeficientes</b>												
	GCI	GCS	GEI	GES	GM	E.I	NE	LCM	ACM	FCV	ALT	ArCopa
GCI	1,00											
GCS	0,48	1,00										
GEI	0,62	0,57	1,00									
GES	0,55	0,44	0,96	1,00								
GM	0,83	0,40	0,41	0,42	1,00							
E.I	-0,66	-0,52	-0,72	-0,55	-0,40	1,00						
NE	0,48	0,61	0,44	0,20	0,27	-0,89	1,00					
LCM	0,91	0,53	0,75	0,75	0,85	-0,66	0,38	1,00				
ACM	0,31	0,16	0,63	0,63	0,39	-0,59	0,32	0,51	1,00			
FCV	-0,51	-0,76	-0,19	-0,05	-0,44	0,39	-0,60	-0,41	0,29	1,00		
ALT	-0,82	-0,70	-0,59	-0,44	-0,79	0,69	-0,70	-0,73	-0,38	0,64	1,00	
ArCopa	-0,79	-0,63	-0,55	-0,40	-0,72	0,59	-0,62	-0,65	-0,26	0,60	0,97	1,00

## Matriz de correlación/Probabilidades

	GCI	GCS	GEI	GES	GM	E.I	NE	LCM	ACM	FCV	ALT	ArCopa
GCI												
GCS	0,2305											
GEI	0,1038	0,1387										
GES	0,1596	0,2786	0,0002									
GM	0,0108	0,3265	0,3154	0,2960								
E.I	0,0721	0,1878	0,0462	0,1593	0,3223							
NE	0,2288	0,1089	0,2809	0,6374	0,5254	0,0034						
LCM	0,0015	0,1803	0,0339	0,0328	0,0069	0,0776	0,3473					
ACM	0,4618	0,7046	0,0947	0,0957	0,3416	0,1237	0,4406	0,1935				
FCV	0,2011	0,0283	0,6592	0,9011	0,2763	0,3380	0,1125	0,3109	0,4937			
ALT	0,0121	0,0524	0,1263	0,2758	0,0206	0,0571	0,0546	0,0380	0,3562	0,0881		
ArCopa	0,0184	0,0964	0,1588	0,3277	0,0426	0,1198	0,1045	0,0834	0,5319	0,1181	<0,0001	

**Apéndice 6.** Biplot del ACP que asocia rasgos fisiológicos, anatómicos a nivel estomático y de arquitectura en *P. tamarugo* ubicados en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte Chile.



Análisis de componentes principales que muestra la relación existente entre las variables fisiológicas, de arquitectura hidráulica y variables anatómicas foliares a nivel estomático de *P. tamarugo* establecidos en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile, sometidos a dos condiciones de DNF. •, árboles sDNF; ○, árboles cDNF; ALT, altura de planta; ArCopa, área de copa; FCV, fracción cobertura verde; LEST adx, longitud estoma cara adaxial; AEST adx, ancho estoma cara adaxial; DEST adx, densidad estomática cara adaxial; LEST abx, longitud estoma cara abaxial; AEST abx, ancho estoma cara abaxial; DEST abx, densidad estomática cara abaxial; gs, conductancia estomática; C13C, composición isotópica de <sup>13</sup>C; Po, potencial osmótico; Ptlp, potencial al punto de pérdida de turgor; Pmd, potencial hídrico de medio día; Ppa, potencial hídrico de prealba; C15N, composición isotópica de <sup>15</sup>N.

**Apéndice 7.** Autovalores y autovectores del ACP que asocia rasgos anatómicos a nivel estomático, fisiológicos y de arquitectura en *P. tamarugo* del Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.

Autovalores				Autovectores		
Lambda	Valor	Proporción	Prop Acum	Variables	e1	e2
1	8,33	0,52	0,52	FCV	0,25	-0,05
2	3,93	0,25	0,77	ALT	0,32	-0,02
3	1,81	0,11	0,88	ArCopa	0,31	-0,09
4	0,94	0,06	0,94	LEST adx	-0,32	-0,12
5	0,58	0,04	0,97	AEST adx	0,06	-0,36
6	0,34	0,02	1,00	DEST adx	0,28	0,22
7	0,08	4,9E-03	1,00	LEST abx	0,22	0,21
8	0,00	0,00	1,00	AEST abx	0,08	0,49
9	0,00	0,00	1,00	DEST abx	-0,23	-0,03
10	0,00	0,00	1,00	Ppa	0,21	-0,26
11	0,00	0,00	1,00	Ptlp	0,31	-0,04
12	0,00	0,00	1,00	Po	0,33	0,04
13	0,00	0,00	1,00	Pmd	0,31	-0,17
14	0,00	0,00	1,00	gs	-0,08	0,46
15	0,00	0,00	1,00	C15N	-0,28	0,11
16	0,00	0,00	1,00	C13C	0,11	0,44

**Apéndice 8.** Matriz de covarianza de ACP que asocia rasgos anatómicos a nivel estomático, fisiológicos y de arquitectura en *P. tamarugo* ubicadas en el Salar de Llamara, Pampa del Tamarugal, Norte de Chile.

Matriz de correlación/Coeficientes																
	FCV	ALT	ArCopa	LEST adx	AEST adx	DEST adx	LEST abx	AEST abx	DEST abx	Ppa	Ptlp	Po	Pmd	gs	C15N	C13C
FCV	1,00															
ALT	0,64	1,00														
ArCopa	0,60	0,97	1,00													
LEST adx	-0,54	-0,88	-0,80	1,00												
AEST adx	0,13	-0,02	0,10	0,05	1,00											
DEST adx	0,51	0,85	0,75	-0,89	-0,43	1,00										
LEST abx	0,43	0,48	0,35	-0,74	-0,07	0,70	1,00									
AEST abx	0,09	0,17	0,02	-0,43	-0,64	0,59	0,52	1,00								
DEST abx	-0,21	-0,49	-0,44	0,69	-0,46	-0,37	-0,59	-0,20	1,00							
Ppa	0,47	0,76	0,76	-0,53	0,17	0,44	0,15	-0,38	-0,28	1,00						
Ptlp	0,85	0,75	0,75	-0,69	0,36	0,56	0,49	0,15	-0,59	0,43	1,00					
Po	0,68	0,86	0,86	-0,87	0,18	0,77	0,61	0,30	-0,62	0,42	0,90	1,00				
Pmd	0,82	0,86	0,90	-0,71	0,28	0,59	0,32	-0,11	-0,37	0,71	0,85	0,85	1,00			
gs	-0,13	-0,22	-0,35	0,06	-0,70	0,17	0,06	0,85	0,15	-0,58	-0,17	-0,14	-0,44	1,00		
C15N	-0,39	-0,63	-0,69	0,70	-0,60	-0,39	-0,45	0,03	0,80	-0,35	-0,75	-0,84	-0,70	0,45	1,00	
C13C	0,03	0,19	0,07	-0,49	-0,33	0,51	0,55	0,92	-0,49	-0,40	0,28	0,43	-0,06	0,71	-0,26	1,00

## Matriz de correlación/Probabilidades

	FCV	ALT	ArCopa	LEST adx	AEST adx	DEST adx	LEST abx	AEST abx	DEST abx	Ppa	Pt1p	Po	Pmd	gs	C15N	C13C
FCV																
ALT	0,0881															
ArCopa	0,1181	<0,0001														
LEST adx	0,1709	0,0035	0,0171													
AEST adx	0,7580	0,9563	0,8115	0,9047												
DEST adx	0,1925	0,0073	0,0331	0,0030	0,2875											
LEST abx	0,2886	0,2265	0,4023	0,0343	0,8602	0,0512										
AEST abx	0,8364	0,6934	0,9712	0,2920	0,0846	0,1221	0,1830									
DEST abx	0,6227	0,2193	0,2765	0,0558	0,2486	0,3694	0,1270	0,6311								
Ppa	0,2365	0,0273	0,0294	0,1781	0,6886	0,2779	0,7314	0,3555	0,4969							
Pt1p	0,0071	0,0325	0,0332	0,0565	0,3801	0,1528	0,2126	0,7308	0,1269	0,2819						
Po	0,0625	0,0060	0,0059	0,0050	0,6765	0,0265	0,1103	0,4733	0,1035	0,3060	0,0024					
Pmd	0,0132	0,0056	0,0023	0,0484	0,5024	0,1241	0,4449	0,7929	0,3731	0,0508	0,0077	0,0082				
gs	0,7628	0,5966	0,3971	0,8927	0,0542	0,6796	0,8961	0,0080	0,7252	0,1301	0,6946	0,7347	0,2785			
C15N	0,3415	0,0934	0,0572	0,0523	0,1142	0,3356	0,2641	0,9360	0,0178	0,3885	0,0329	0,0096	0,0528	0,2684		
C13C	0,9396	0,6591	0,8609	0,2176	0,4200	0,1942	0,1573	0,0011	0,2213	0,3240	0,5084	0,2909	0,8862	0,0478	0,5358	

**Apéndice 9.** Valores medios de densidad estomática en folíolos de *P. tamarugo* establecido en dos condiciones de descenso de nivel freático en el Salar de Llamara, Pampa del tamarugal, Norte de Chile.

DNF	Densidad estomática
	(n mm <sup>-2</sup> )
<b>sDNF</b>	
adaxial	204,8 ± 3,04
abaxial	71,09 ± 1,65
p-valor	<0,0001
<b>cDNF</b>	
adaxial	155,15 ± 2,78
abaxial	76,95 ± 3,97
p-valor	<0,0001

sDNF, sin descenso de nivel freático; cDNF, con descenso de nivel freático.