

NUEVOS ANTECEDENTES SOBRE DESARROLLO TEMPRANO, MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DE LAS RAÍCES PROTEIFORMES DE GEVUINA AVELLANA

Carlos Ramirez G.¹, Eduardo Valenzuela F.² y Cristina San Martín P.¹

¹Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias, Instituto de Botánica, Casilla 567, Valdivia, Chile.

²Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias, Instituto de Microbiología, Casilla 567, Valdivia, Chile.

ABSTRACT

New data about the early development, morphology and anatomy of the proteoid roots of *Gevuina avellana*.

Key words: Proteoid roots, development, morphology, anatomy, *Gevuina*, Chile.

The early development, morphology and anatomy of the proteoid roots were studied in a *Gevuina avellana* population of 50 seedlings cultivated in greenhouse on volcanic ash soil. The results were compared with those of proteoid roots from adult plants collected in the field. A large difference was determined between the size of the proteoid cluster from seedlings and those from adult plants; the number of proteoid clusters per seedling showed a large variation. A direct correlation was found between the number of seedling proteoid roots per cluster and the age of the seedling. The origin, development and decay of the proteoid roots cluster, were described. The active life of proteoid roots is less than three months. The proteoid roots, which were the central axis of the cluster, show a similar anatomy to that of normal roots, but have whorly ramifications. The proteoid rootlets with neotenic characteristics show a simpler morphology and anatomy than the normal rootlets. They have abundant and long root hairs and they are capable of agglomerating soil, contributing to its structure.

RESUMEN

Palabras claves: Raíces proteiformes, desarrollo, morfología, anatomía, *Gevuina*, Chile.

Se estudió el desarrollo temprano, la morfología y la anatomía de las raíces proteiformes en una población de 50 plántulas de *Gevuina avellana* cultivadas en invernadero sobre suelo de escoria volcánica. Los resultados se compararon con los de raíces proteiformes provenientes de individuos adultos colectadas en terreno. Se constató una gran diferencia de tamaño entre los conglomerados proteiformes de plántulas y los de individuos adultos y también una gran variación en el número de conglomerados por plántula. Sólo se encontró una relación directa entre el número de conglomerados por plántula y la edad de la misma. Se describen la formación, desarrollo y muerte de los conglomerados proteiformes, cuya vida activa va de dos a tres meses. Las raíces proteiformes, eje central de los conglomerados, muestran una anatomía semejante a las raíces normales pero tienen ramificación en verticilos. Las raicillas proteiformes, con características neoténicas, presentan morfología y anatomía más simple que las raicillas normales. Ellas tienen abundantes y largos pelos radicales y son capaces de aglomerar suelo contribuyendo a formar su estructura.

INTRODUCCION

Las raíces proteiformes son densos conglomerados de raicillas que se describieron por primera vez en la familia *Proteaceae* (Purnell, 1960) de la cual obtienen su nombre. Ellas se producen por una ramificación anormal de la raíz, que se realiza en 6 hileras en torno al eje y que además, lleva gran cantidad de raicillas muy próximas entre sí (Lamont, 1972). Normalmente las especies con raíces proteiformes son pioneras, creciendo en suelos poco desarrollados, con deficiencias nutricionales y exceso de drenaje. Ellas facilitan y aumentan la absorción de agua y nutrientes, especialmente de fósforo (Smith y Jooste, 1986; Grierson y Altiwill, 1989; Aitken *et al.*, 1992; Johnson *et al.*, 1994, 1996) y por ello, son abundantes en suelos pobres en nutrientes (Purnell, 1960). También se ha informado su presencia en otras familias de plantas, tales como, *Casuarinaceae*, *Fabaceae*, *Betulaceae*, *Myricaceae*, *Mimosaceae*, *Eleagnaceae* y *Moraceae* (Lamont, 1972, 1982; Skene, 1998; Johnson *et al.*, 1996). Estas raíces se han descrito y estudiado fundamentalmente en plantas australianas y sudafricanas. En Sudamérica se ha prospectado específicamente en Chile, donde se presentan en las seis especies de Proteáceas que existen (Grinbergs *et al.*, 1986). Dichas

especies son pioneras y además, tienen importancia ornamental (Rodríguez, *et al.*, 1995). Entre ellas son interesantes las que presenta el árbol endémico *Gevuina avellana* Mol. (Avellano), tanto por su tamaño y definición, que lo hacen un buen material de experimentación (Grinbergs *et al.*, 1987), como también por la importancia económica de los frutos (Halloy y Brown, 1993; Halloy *et al.*, 1996; Medel y Medel, 2000).

Debido a que aún se desconocen aspectos básicos del origen y la estructura de estas raíces chilenas se estudiaron el desarrollo temprano de raíces proteiformes en plántulas de *Gevuina avellana* y la morfología y anatomía de ellas, en conglomerados proteiformes de árboles adultos de la misma especie.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

Para el estudio de la morfología y anatomía se utilizó conglomerados proteiformes de árboles adultos colectados en el terreno, en tres lugares con distinto tipo de suelo: Las Cascadas en la ribera Norte del lago Llanquihue, con un suelo arenoso de escoria volcánica, Tres Chiflones y Chaihuín en la Cordillera de la Costa, al Sur de la ciudad de Valdivia, en la provincia homónima

Cuadro 1. Características físico-químicas de los suelos citados.

Table 1. Physical and Chemical properties of the cited soils.

| Características / Suelos: | Escoria volcánica | Rojo arcilloso | Laja descompuesta |
|-----------------------------|-------------------|----------------|-------------------|
| PH 1:2,5 (en agua) | 6,2 | 5,7 | 5,1 |
| % Carbono orgánico | 1,36 | 1,91 | 0,78 |
| % Materia orgánica | 2,34 | 3,29 | 1,34 |
| CIC | 9,28 | 40,25 | 10,56 |
| K intercambiable (meq/100) | 0,09 | 0,10 | 0,05 |
| Na intercambiable (meq/100) | 0,27 | 0,41 | 0,24 |
| Ca intercambiable (meq/100) | 1,49 | 0,78 | 0,82 |
| Mg intercambiable (meq/100) | 0,78 | 0,66 | 0,47 |
| % Saturación de bases | 28,36 | 4,84 | 14,98 |
| P aprovechable (ppm) | 16,10 | 2,45 | 0,53 |
| % Nitrógeno total | 0,23 | 0,25 | 0,29 |

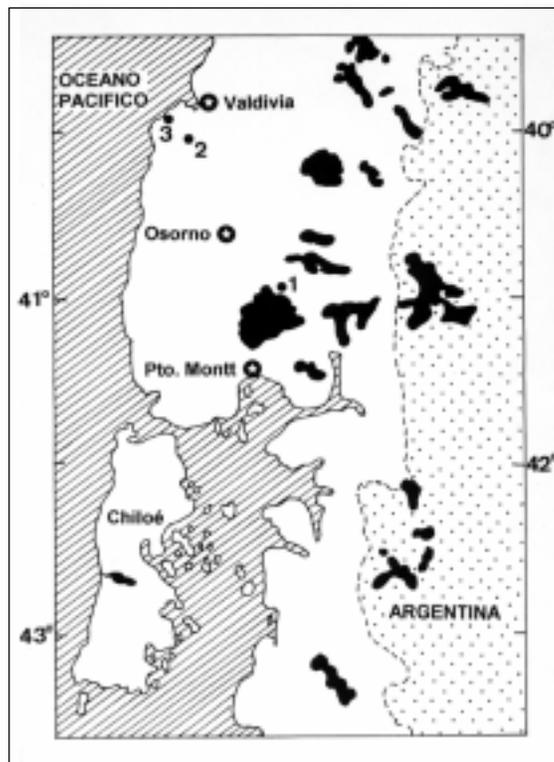


Figura 1. Décima región de Chile. Lugares de colecta de frutos, raíces y suelos: 1 = Las Cascadas, 2 = Tres Chiflones, 3 = Chaihuín.

Figure 1. Tenth region of Chile. Sites of fruits, roots and soils collection: 1 = Las cascadas, 2 = Tres Chiflones, 3 = Chaihuín.

(Figura 1). El primero con un suelo del tipo rojo arcilloso y el segundo, con un suelo esquelético de piedra laja descompuesta (esquistos micáceos). Los resultados de los análisis físico-químico de estos suelos se muestran en la Cuadro 1. Todos ellos presentan bajo contenido en materia orgánica y deficiencias en nutrientes (Weinberger, 1971).

Métodos

Para el estudio del desarrollo temprano de las raíces proteiformes de *Gevuina avellana* se trabajó con 50 plántulas, cultivadas en macetas plásticas de 1000 ml de capacidad, sobre suelo de escoria volcánica (Cuadro 1). Las plántulas se obtuvieron a partir de frutos (nueces) colectados en las riberas del lago Llanquihue, provincia de Osorno, Décima Región de Chile (Figura 1), mediante germinación "in vitro" de las semillas sin pericarpo y en condiciones estériles, según Grinbergs *et al.* (1986), para

asegurar la formación de una población homogénea lo que no es posible por métodos tradicionales (López *et al.*, 1986) Posteriormente, fueron repicadas de a una por maceta, y mantenidas en invernadero con un regadío frecuente con agua potable. En esta población juvenil mantenida en invernadero, se controló directamente la formación y el desarrollo temprano de las raíces proteiformes, desenterrando las plantas en cada control. La manipulación de las plántulas se realizó en una atmósfera saturada y en el menor tiempo posible para evitar daños en ellas.

En los conglomerados de árboles adultos provenientes de escoria volcánica se hicieron mediciones morfométricas, se obtuvo material para cortes histológicos y se determinó la proporción de raíces proteiformes y no proteiformes así como su capacidad para aglomerar suelo. El tamaño (largo y ancho) de los conglomerados y el patrón de ramificación

de ellos, se determinó en individuos adultos. La clasificación de raíces proteiformes usada, en este trabajo corresponde a Lamont (1983). El recuento de raicillas se realizó en trozos de 1 cm de conglomerados proteiformes, separándolas en placas de Petri, con agua. Los conglomerados se separaron en viejos (en disgregación) y maduros (firmes y funcionales), y se compararon con raíces no proteiformes, determinando el peso seco y la capacidad de aglomerar suelo, mediante calcinación (Ramírez *et al.*, 1990). Los valores se indican acompañados de la desviación estándar entre paréntesis.

Los cortes histológicos se realizaron manualmente en material fijado en una solución de formalina, alcohol etílico y ácido acético (FAA), y con micrótopo, previa inclusión en parafina sólida. Se hicieron secciones transversales de raíces proteiformes y normales y de raicillas proteiformes. De estas últimas se realizaron también cortes longitudinales de *Gevuina avellana* proveniente de Las Cascadas. Los cortes fueron observados al microscopio óptico, con varias tinciones que permitieron diferenciar los tejidos. Se usó Sudan IV para teñir de rojo la endodermis con suberina, Floroglucina ácida para teñir de rojo los tejidos con lignina, con Cloruro férrico para identificar células con taninos, y lugol para el almidón. Las preparaciones teñidas se montaron en glicerina-gelatina, para preservarlas por un período corto de tiempo. Las preparaciones fijas se teñieron con safranina azul astral y se montaron en Entellan Merck (Gerlach, 1984).

RESULTADOS Y DISCUSION

Crecimiento de plántulas

Los cultivos de las 50 plántulas se mantuvieron 483 días, y al final de este período, la raíz presentó un tamaño promedio de 60 cm (32,5), con una variación de 156 cm como máximo y un mínimo de 12,2 cm. El tallo creció mucho menos, alcanzando a un tercio del tamaño de la raíz. Su tamaño promedio fue de 21 cm (3,0), con un máximo de 31,3 y un mínimo de 14,8 cm. Este mínimo correspondió a una planta sin raíces proteiformes. El número de hojas por

individuo mostró escasa variación, con un promedio de 8,3 hojas/individuo, variando entre 12 y 6.

De las 50 plántulas cultivadas sólo dos no produjeron raíces proteiformes, es decir, un 4% de la población. Las plantas que no produjeron raíces proteiformes presentaron tamaño caular y radical inferior al promedio, lo que indica que tuvieron un desarrollo menor que el resto. La población produjo un total de 846 conglomerados proteiformes con un promedio de 16,9 (8,4) conglomerados por planta. El número de conglomerados por plántula fue muy variable. El mayor número fue de 34 y el mínimo de 0, y en este rango estuvieron representadas 25 cantidades diferentes. Esta gran variación ha sido ya citada por Ramírez *et al.* (1990). No se constató relación alguna entre el número de conglomerados proteiformes y los tamaños de la raíz y el vástago, ni tampoco con el número de hojas por planta. La única correlación positiva se presentó con la edad de la plántula (valor de $r = 0,98$), contabilizados a partir del repique de las plántulas en las macetas. Este tipo de correlación ha también sido documentada por Lamont (1983) en especies de Proteáceas australianas.

Formación y desarrollo de raíces proteiformes

La formación de conglomerados proteiformes en todas las plántulas siguió un patrón muy parecido. En la Figura 2 se muestran sólo las curvas de formación de conglomerados proteiformes en los cuatro individuos que presentaron un mayor número de ellos. En esas curvas se observa un rápido aumento hasta los 250 días después del repique de las plántulas, luego hay un período de menor intensidad de formación hasta los 370 días, y más tarde, nuevamente aparece un rápido ascenso de las curvas. Las formas de las curvas sugieren una formación de raíces proteiformes discontinuada en el tiempo, lo cual se ve confirmado por el hecho de que los primeros conglomerados se formaron muy cerca del cuello y los últimos más abajo, en la mitad de la raíz. Un efecto estacional no pudo presentarse en estos cultivos porque se mantuvieron en invernadero en condiciones de temperatura y humedad óptimas, por lo que estos

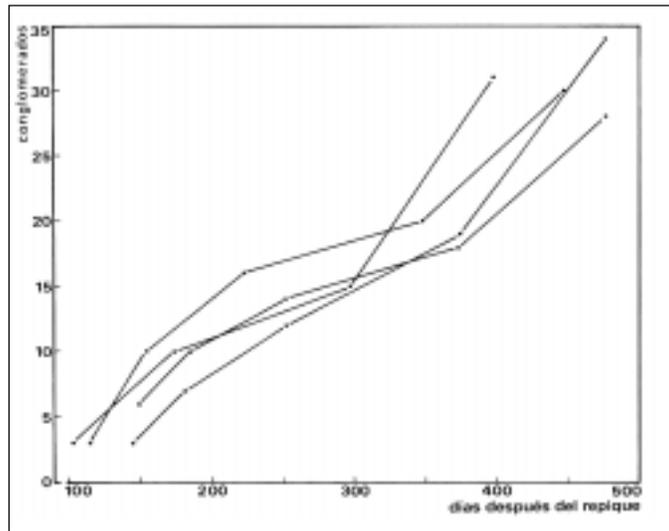


Figura 2. Curvas de formación de conglomerados proteiformes en cuatro plántulas de Gevuina avellana.
Figure 2. Curves of Proteoid roots clusters formation in four Gevuina avellana seedlings.

dos períodos de formación de conglomerados deben tener su causa en un ritmo endógeno, propio de la especie (Purnell, 1960). Ocasionalmente, se ha citado la humedad como factor desencadenante de la formación de conglomerados proteiformes (Lamont, 1976).

Morfología de las raíces proteiformes

El sistema radical del avellano juvenil y adulto está formado por raíces normales y proteiformes (Figura 3). Estas últimas son densos conglomerados locales de raicillas dispuestas en hileras en torno al eje. De esta forma, un conglomerado proteiforme está formado por una raíz proteiforme, que corresponde al eje central, y una gran cantidad de raicillas proteiformes, que emergen del eje, disponiéndose en filas muy próximas entre sí (Figura 4). Al parecer, los conglomerados proteiformes se producen a intervalos de tiempo y distancias variables según la especie (Purnell, 1960).

Los conglomerados proteiformes pueden ser simples o compuestos. En el primer caso se disponen aislados en series secuenciales y en el segundo, en forma de grupos de conglomerados. Estos grupos pueden ser cerrados, cuando de la raíz proteiforme, nacen nuevos conglomerados proteiformes laterales, y abiertos, cuando los grupos se originan en raíces normales, no proteiformes (Lamont, 1983). Como se

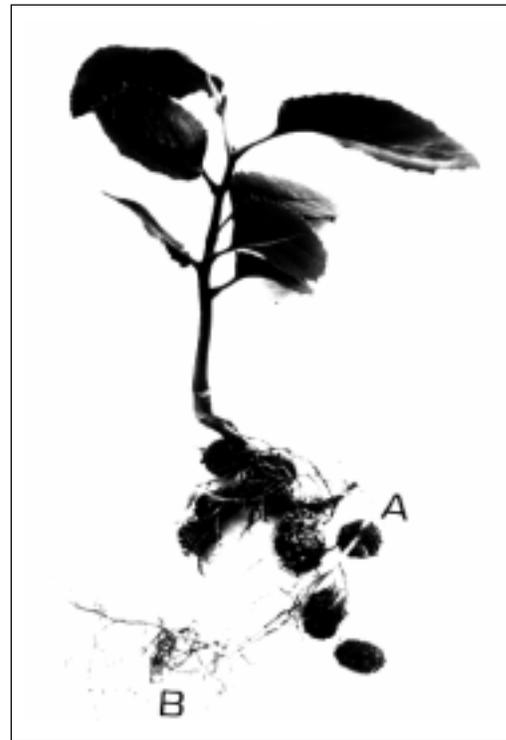


Figura 3. Plántula de Gevuina avellana con conglomerados de raíces proteiformes (parte superior, A) y raíces normales (parte inferior, B).

Figure 3. Gevuina avellana seedlings with proteoid roots cluster (upper part, A) and ordinary roots (lower part, B).

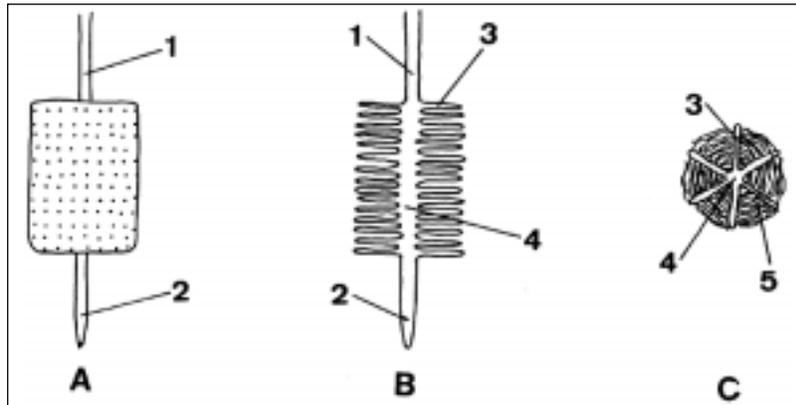


Figura 4. Esquema (A), corte longitudinal (B) y corte transversal (C) de un conglomerado proteiforme: 1 = raíz normal, 2 = meristema radical, 3 = raicillas proteiformes, 4 = raíz proteiforme, 5 = pelos radicales.
Figure 4. Outline (A) longitudinal section (B) and transverse section (C) of a proteoid roots cluster: 1 = ordinary roots, 2 = root meristem, 3 = root hairs.

comprobó en este estudio en *Gevuina avellana* aparecen conglomerados proteiformes simples en la plántula y compuestos en los individuos adultos. En este último caso, pueden ser abiertos o cerrados, o de ambos tipos. Especialmente notoria es la diferencia, en cuanto al tamaño (Figura 5) y a la disposición, entre los

conglomerados de plántulas y los adultos (Figuras 6 y 7). Además, el patrón de ramificación de las raíces que portan conglomerados suele ser diferente en los distintos suelos, como lo demuestran las figuras citadas.

El tamaño de los conglomerados proteiformes

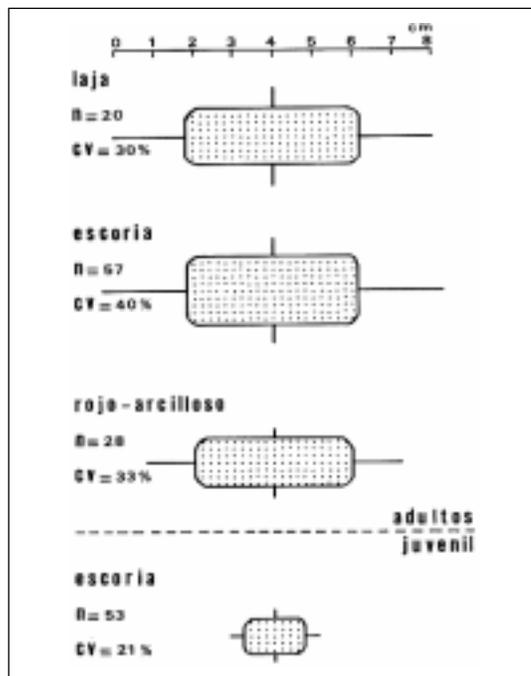


Figura 5. Tamaño promedio (punteado) y máximo (líneas) de conglomerados proteiformes de árboles adultos de *Gevuina avellana* en diferentes suelos y de plántulas en suelo de escoria volcánica. CV = coeficiente de variación.
Figure 5. Average (pointed) and maximum (lines) size of *Gevuina avellana* adult tree in different soils and of seedlings in volcanic ash soil. CV = Variation coefficient.

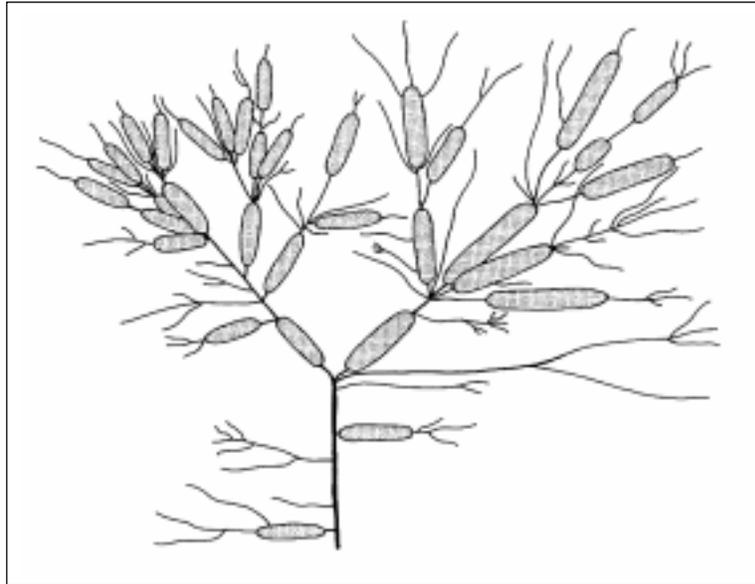


Figura 6. Patrón de ramificación de raíces de un árbol adulto de Gevuina avellana en suelo de escoria volcánica.
Figure 6. Roots ramification pattern of a adult tree of Gevuina avellana in vulcanic ash soil.

del avellano es muy variable (Figuras 5), coincidiendo con lo planteado por González (1990) para otras Proteáceas chilenas. En plántulas alcanza a 1,5 cm de largo como promedio, con un máximo de 2,3 cm. En individuos adultos, los conglomerados son de

mayor tamaño, observándose variaciones según el tipo de suelo en el que crece la planta. El largo promedio fue de 4 cm en suelo rojo arcilloso, de 4,3 cm en escoria volcánica y de 4,4 cm en piedra laja descompuesta. El tamaño máximo encontrado fue de 8,6 cm, en suelo de escoria

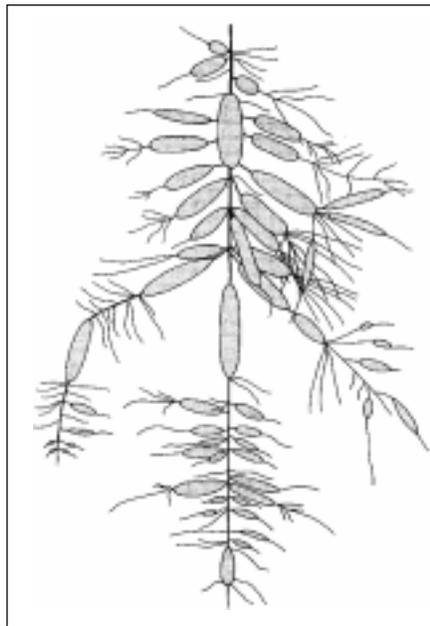


Figura 7. Patrón de ramificación de raíces de un árbol adulto de Gevuina avellana en suelo rojo arcilloso.
Figure 7. Roots ramification pattern of a adult tree of Gevuina avellana in red loam soil.

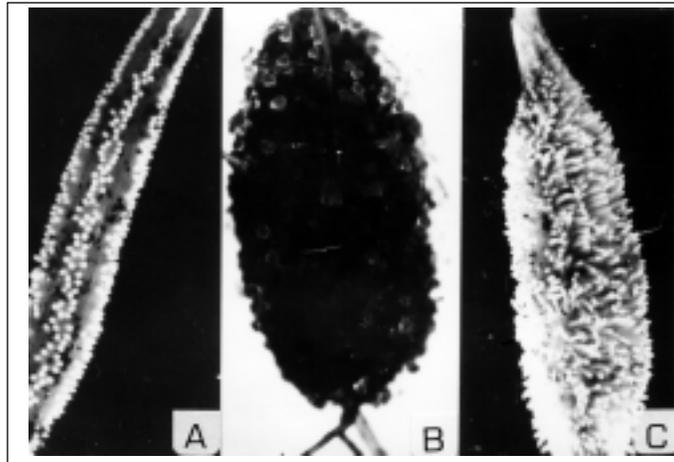


Figura 8. Conglomerados proteiformes de *Gevuina avellana*: A = joven, B = viejo y C = maduro.
Figure 8. Proteoid roots cluster of *Gevuina avellana*: A = young, B = old and C = mature.

volcánica. Como se puede observar en la Figura 5, el tamaño promedio no es muy diferente en los distintos suelos, pero en cambio, los tamaños máximos difieren de manera considerable, presentándose los mayores en el suelo de escoria volcánica con mayor contenido en materia orgánica y fósforo aprovechable (Cuadro 1) y los menores, en el rojo arcilloso (Weinberger y Binsack, 1970).

En 1 cm de raíz proteiforme de *Gevuina avellana* adulto proveniente de Las cascadas, se encontró un promedio de 476,75 (49,31) raicillas proteiformes. Llevando este valor al tamaño de los conglomerados proteiformes, se tiene que uno de plántula presentaría alrededor de 676 raicillas proteiformes, mientras que en un adulto llegarían a 1863 raicillas por conglomerado. Los conglomerados de mayor tamaño prospectados en suelo de escoria volcánica, presentarían 3756 raicillas proteiformes. Estas cifras dan una idea del enorme aumento de la superficie de absorción que confieren a la planta las raíces proteiformes (Lamont, 1993) y que se reflejan en el alto consumo de agua de la especie (Huber *et al.*, 1986).

Las raicillas proteiformes emergen en forma simultánea, en hileras que provocan grandes grietas longitudinales en la corteza primaria de la raíz proteiforme, la que reacciona con un aumento en la concentración de taninos en las células reservantes de la corteza primaria formando así una barrera contra infecciones.

Normalmente, crecen más rápido las de la parte central, lo que en un principio da al conjunto una forma ovoide, pero posteriormente, todas alcanzan el mismo tamaño, alrededor de 1 cm de largo y hasta 2 mm de diámetro (Figura 8). El conglomerado proteiforme se forma siempre aproximadamente 2 cm más atrás del ápice del eje, el que posteriormente, sigue creciendo.

Anatomía de la raíz normal

Las raicillas no proteiformes de la plántula presentan una rizodermis uniestratificada, con escasos pelos radicales. Bajo ella aparece una exodermis con dos hileras de células. La corteza primaria está formada por 5 estratos de grandes células parenquimáticas reservantes. La endodermis consta de una capa de células. El periciclo, más al interior, suele presentar dos filas de células. El haz conductor radial es exarca, presentando seis radios de xilema y otros tantos de floema (Figura 9A). En la médula hay células con taninos.

Anatomía de la raíz proteiforme

La raíz proteiforme, es decir, el eje central del conglomerado, tiene una anatomía similar a la normal descrita, y las raicillas proteiformes brotan endógenamente desde el periciclo, opuestas a los radios del xilema, de manera que al corte transversal aparecen en verticilos de a seis (Figura 10). Consecuentemente las raicillas proteiformes se disponen en la plántula en seis

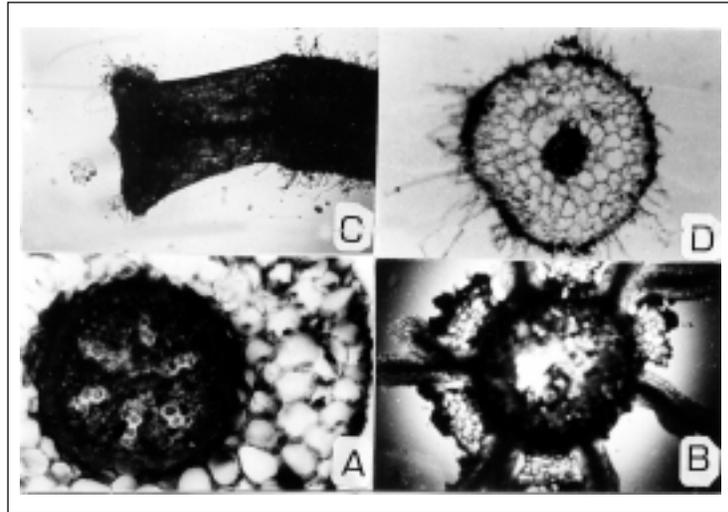


Figura 9. Raíz y raicillas proteiformes de *Gevuina avellana*. A = Corte transversal de raíz con haz conductor central exarca. B = Ramificación en verticilos de la raíz. C = Apice de una raicilla, D = Corte transversal de una raicilla con pelos radicales.

Figure 9. Proteoid roots and rootlets of *Gevuina avellana*. A = Transverse section of the root with exarc vascular bundles. B = Whorls ramification of the root. C = Apex of a proteoid rootlet, D = Transverse section of a proteoid rootlet with root hairs.

hileras longitudinales. En el avellano adulto se produce un aumento del número de radios radicales, por un desplazamiento del lugar de emergencia de cada verticilo, de manera que cada hilera puede llevar hasta 3 filas paralelas de raicillas proteiformes (Figura 8A). Así, en un conglomerado proteiforme adulto pueden encontrarse hasta 18 hileras de raicillas proteiformes que dan una forma cilíndrica al conglomerado. La formación de las raicillas descritas, se inicia cuando la raíz proteiforme aún presenta crecimiento primario, completándose cuando el eje inicia su crecimiento secundario. La raíz proteiforme puede originar también raicillas normales, que sobrepasan el tamaño de las proteiformes, como lo señala Lamont (1983). Un esquema de la raíz proteiforme y de su ramificación en verticilos se presenta en la Figura 10.

Morfología y anatomía de las raicillas proteiformes

Las raicillas proteiformes presentan una morfología y anatomía más simple que las no proteiformes, además tiene un crecimiento determinado, comportándose como formas neoténicas, que detienen tempranamente su

desarrollo primario, sin llegar a lignificarse (Takhtajan, 1973). Carecen de caliptra, presentan crecimiento limitado y no forman tejidos secundarios. Al corte transversal se observa una rizodermis con abundantes pelos radicales, cuyo largo es igual al largo de la raicilla (alrededor de 1 cm) y con el extremo algo ramificado (Figura 9D). Bajo ella hay una hilera de células con contenido más denso, la hipodermis y luego una corteza primaria de grandes células parenquimáticas, con unos cuatro estratos celulares. La endodermis es uniestratificada y está formada por escasas células grandes con tanino. El periciclo está integrado por un estrato de células. El haz conductor radial es tetarca, presentando 4 radios de xilema con escasas células floemáticas intercaladas entre ellos (Figura 9A). Hacia el extremo distal de la raicilla el haz conductor se reduce a diarca, hasta desaparecer.

Como las raicillas proteiformes no presentan crecimiento secundario en grosor, tienen una vida corta, que oscila entre 3 y 4 meses. Cuando recién brotan no forman aún pelos radicales; estos aparecen más tarde, cuando las raicillas alcanzan su tamaño definitivo. En un comienzo son de color blanco y luego se tornan pardas,

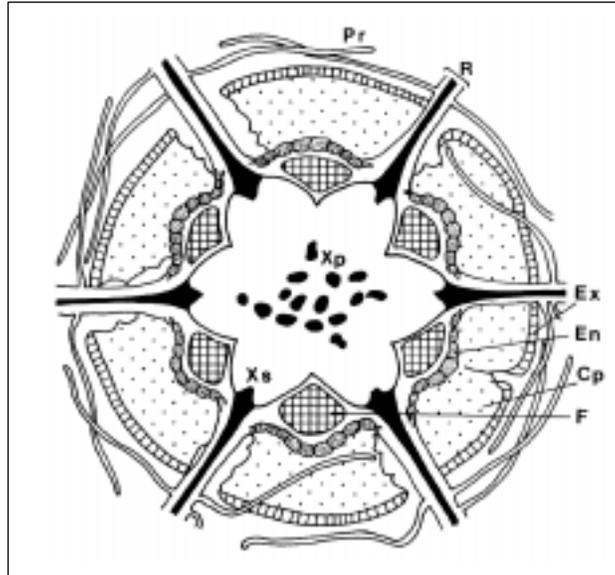


Figura 10. Esquema anatómico de la sección transversal de un conglomerado proteiforme. Pr = pelos radicales, R = raicillas proteiformes, Ex = hipodermis, En = endodermis, Cp = corteza primaria, F = floema, Xp = protoxilema, Xs = xilema.

Figura 10. Anatomic outline of a proteoid roots cluster transverse section. Pr = root hairs, R = proteoid rootlets, Ex = hypodermis, Cp = primary cortex, F = phloem, Xp = protoxylem, Xs = xilem.

por la acumulación de taninos (Figura 8C). Cuando están finalizando su ciclo de vida se forman estructuras claviformes en el ápice (Figuras 8B y 9B), que son muy frágiles y sobresalen de la superficie del conglomerado proteiforme. Al parecer se forman por la acción del cono vegetativo, que comienza un nuevo período de crecimiento, el que sin embargo, se detiene tempranamente, ante la carencia de nutrientes debido seguramente, a la falta de elementos floemáticos. En estas estructuras

normalmente no se forman pelos radicales y cuando aparecen son pequeños y deformes. Las estructuras claviformes marcan el inicio de la disgregación del conglomerado proteiforme, cuyas raicillas desaparecen totalmente, quedando sólo la raíz proteiforme lignificada. Las estructuras claviformes se mucilaginizan y son invadidas por una gran cantidad de microorganismos. Estas estructuras no se han descrito en las raíces proteiformes de especies de Proteáceas investigadas tanto en Australia como en Sudáfrica.

Cuadro 2. Porcentaje de Materia orgánica y Ceniza en raíces normales y proteiformes de plántulas y adultos de Gevuina avellana.

Table 2. Organic matter and ash percentage of ordinary and proteoid roots of young and adult plants of Gevuina avellana.

| Ejemplares | Plántulas | | Adulto | |
|---------------------|------------------|--------|------------------|--------|
| | Materia orgánica | Ceniza | Materia orgánica | Ceniza |
| Raíces normales | 88,5 | 11,5 | 95,0 | 5,0 |
| Proteiformes nuevas | 14,0 | 86,0 | 21,0 | 79,0 |
| Proteiformes viejas | - | - | 32,0 | 68,0 |

Capacidad de aglomerar suelo de las raíces proteiformes

Las raicillas proteiformes maduras aglomeran gran cantidad de suelo, formando agregados estables, que semejan grandes nódulos que contribuyen a otorgar estructura al suelo (Ramírez *et al.*, 1990). Al envejecer pierden esta capacidad de aglomerar suelo y los agregados se disgregan. El Cuadro 2 muestra la capacidad de aglomerar suelo medida por la cantidad de ceniza de los conglomerados. Las raíces no proteiformes de plántulas presentan hasta un 11,5% de ceniza, las proteiformes, un 86% y este valor desciende en los conglomerados nuevos y viejos de individuos adultos a 79% y 68%, respectivamente. En un árbol adulto de *Gevuina avellana*, las raíces proteiformes maduras corresponden a un 77% del sistema radical activo, las viejas a un 5% y las no proteiformes (normales) a un 18%.

CONCLUSIONES

De lo planteado en los capítulos anteriores es posible extraer las siguientes conclusiones:

- Aunque la presencia de raíces proteiformes es frecuente en *Gevuina avellana*, un 4% de la población cultivada no presentó raíces proteiformes.
- Se presentó una gran variación en el tamaño y número de conglomerados proteiformes por plántula.
- Sólo se encontró una relación directa entre la edad y el número de conglomerados proteiformes.
- Los conglomerados proteiformes se producen en intervalos de tiempo con un ritmo específico.
- *Gevuina avellana* presenta raíces normales, proteiformes simples y compuestas, abiertas y cerradas.
- Se encontró una gran diferencia en el tamaño de los conglomerados proteiformes de la plántula cultivada «ex situ» en relación con los individuos adultos colectados «in situ».
- Mediciones en longitud de las raíces proteiformes indican que ellas aumentaron considerablemente la superficie de absorción de la planta.

- Las raicillas proteiformes son formas neoténicas de morfología y anatomía más simples que las raíces normales, tienen crecimiento en longitud limitado y carecen de crecimiento secundario.

- Las raíces proteiformes muestran una alta capacidad para aglomerar suelo, contribuyendo a formar la estructura biogénica del mismo.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Señora Mireille Polette que colaboró en el trabajo fotográfico. Agradecemos también a la Dirección de Investigación y Desarrollo de la Universidad Austral de Chile (Proyecto DID-UACH N° S-97-05) y al Servicio Alemán de Intercambio Académico DAAD, que financió una estadía Karlsruhe (Alemania).

BIBLIOGRAFIA

- AITKEN, R.L.; MOODY, P.W.; COMPTON B.L.; GALLAGHER, E.C. 1992. Plant and soil diagnostic test for assessing the phosphorus status of seedling *Macadamia integrifolia*. Australian Journal of Agronomic Research 43: 191-201.
- GERLACH, D. 1984. Botanische Mikrotechnik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 311 pp.
- GONZALEZ, M.F. 1990. Estudio comparativo de las raíces de las Proteáceas chilenas cultivadas en el Jardín Botánico de la Universidad Austral de Chile, Tesis, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 72 pp.
- GRIERSON, P.F.; ATTIWILL, P.M. 1989. Chemical characteristics of the proteoid root mat of *Banksia integrifolia*. Australian Journal of Botany 37: 137-143.
- GRINBERGS J.; VALENZUELA, E.; RAMIREZ, C. 1986. Germinación «in vitro» de *Gevuina avellana* Mol. (Proteaceae). Bosque 7 (2): 95-101.
- GRINBERGS, J.; VALENZUELA, E.; RAMIREZ, C. 1987. Formación y desarrollo de raíces proteiformes en plántulas de *Gevuina avellana* Mol. Agro Sur 15 (1): 1-9.
- HALLOY, S.; BROWN, B. 1993. *Gevuina nut*, a cool climate macadamia. Crop & Food 42: 1-2.
- HALLOY, S.; GRAU, A.; MCKENZIE, B. 1996. *Gevuina nut* (*Gevuina avellana*, Proteaceae), a cool climate alternative to *Macadamia*. Economic Botany 50: 224-235.
- HUBER, A.; OYARZUN, C.E., OÑATE, M.M. 1986.

- Factores reguladores de la transpiración potencial de algunas especies arbóreas del bosque siempre verde en el Sur de Chile. *Turrialba* 36 (3): 329-336.
- JOHNSON J.F.; ALLAN, D.L.; VANCE, C.P. 1994. Phosphorus stress-induced proteoid roots show altered metabolism in *Lupinus albus*. *Plant Physiology* 104: 657-665.
- JOHNSON, J.; ALLAN, D.; CARROLL, P.; WEIBLEN, G. 1996. Root carbon dioxide fixation by phosphorus-deficient *Lupinus albus*. *Plant Physiology* 112: 19-30.
- LAMONT, B. 1972. The morphology and anatomy of proteoid roots in the genus *Hakea*. *Australian Journal of Botany* 20: 155-174.
- LAMONT; B. 1976. The effects of seasonality and waterlogging on the roots systems of a number of *Hakea* species. *Australian Journal of Botany* 24: 691-702.
- LAMONT, B. 1982. Mechanisms for enhancing nutrient uptake in plants with particular reference to Mediterranean South Africa and Western Australia. *The Botanical Review* 48 (3): 597-689.
- LAMONT, B. 1983. Proteoid roots in the South African Proteaceae. *South African Journal of Botany* 49 (2): 103-123.
- LAMONT, B. 1993. Why are hairy root cluster so abundant in the most nutrient-impoverished soils of Australia. *Plant & Soil* 156: 269-272.
- LOPEZ, J.; JIMENEZ, G.; REYES, B. 1986. Algunos antecedentes sobre cosecha, procesamiento y viverización de varias especies nativas (II parte y final). *Documento Técnico Chile Forestal* 15: 1-8.
- MEDEL, F.; MEDEL, R. 2000. *Gevuina avellana* Mol.: Características y mejoramiento genético de un frutal de nuez nativo para el mercado internacional. *Revista Frutícola* 21 (2): 37-46.
- PURNELL, H.M. 1960. Studies of the family Proteaceae. I. Anatomy and morphology of the roots of some *Victoria* species. *Australian Journal of Botany* 8: 38-50.
- RAMIREZ, C.; GRINBERGS, J.; VALENZUELA, E.; SAN MARTIN, C. 1990. Influencia de las raíces proteiformes en el desarrollo de plántulas de *Gevuina avellana* Mol. (Proteaceae). *Bosque* 11 (1): 11-20.
- RODRIGUEZ, G.; RODRIGUEZ, R.; BARRALES, H.L. 1995. *Plantas ornamentales chilenas*. Editorial Universidad de Concepción, Concepción. 230 pp.
- SKENE, K. 1998. Cluster roots: some ecological considerations. *Journal of Ecology* 86: 1060-1064.
- SMITH, A.J.; JOOSTE, J.H. 1986. Phosphate absorption by excised ordinary and proteoid root of *Protea compacta* R. Br. *South African Journal of Botany* 52: 549-551.
- TAHKTAJAN, A. 1973. *Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 189 pp.
- WEINBERGER, P. 1971. Charakteristische Eigenschaften und die Fruchtbarkeit südchilenischer Graslandböden auf vulkanischen Aschen. *Der Tropenlandwirt* 72: 51-71.
- WEINBERG, P.; BINSACK, R. 1970. Zur Entstehung und Verbreitung der Aschenböden in Südchile. *Der Tropenlandwirt* 71: 19-31.