

ARTICULOS

Influencia de las raíces proteiformes en el desarrollo de plántulas de *Gevuina avellana* Mol. (*Proteaceae*)

Influence of proteoid roots in the development of
Gevuina avellana Mol. (*Proteaceae*) seedlings

C.D.O.: 181.36

CARLOS RAMIREZ, JANIS GRINBERGS, EDUARDO VALENZUELA,
CRISTINA SAN MARTIN

Institutos de Botánica y Microbiología, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile,
Casilla 567, Valdivia, Chile.

SUMMARY

Proteoid roots are clusters of rootlets which grow close to one another in longitudinal rows and which surround the root axis. In order to test their significance for the plant, the development of *Gevuina avellana* Mol. in greenhouses over sterilized volcanic ash soil was compared with the development of those plants grown on normal, non-sterilized volcanic ash soil.

The seedlings were obtained through sterile germination of seeds from the province of Valdivia and Llanquihue, Chile. Eight months after transplanting, the seedlings were removed to count the number of leaves and the number of proteoid clusters in each plant, to measure the size of the shoot and of the root, and to determine the dry weight of the various organs. Furthermore, chemical analyses of the foliar matter were performed.

The plants grown on sterilized soil did not form proteoid roots, while those grown in normal soil varied in the number of rootlet clusters present, depending on the origin of the seeds. Plants with proteoid roots presented greater development than plants lacking these roots. The greatest difference was found in biomass production rather than size, demonstrating that proteoid roots tend to favour *G. avellana's* development. The formation of proteoid roots is brought about by the soil's microorganisms and it depends on the genetic disposition of the plant. The proteoid roots did not show selectivity in the absorption of nutrients. Therefore, we postulate that the function of proteoid rootlets is to increase the absorption of water by the plant. This hypothesis is confirmed by field observations and by the literature.

RESUMEN

Las raíces proteiformes son conglomerados de raicillas que nacen muy próximas entre sí y en hileras longitudinales en torno a un eje. Con el propósito de comprobar su función en la planta, se comparó el desarrollo de plántulas de *Gevuina avellana* Mol. cultivadas en condiciones de invernadero, sobre suelo de escoria volcánica esterilizado y no esterilizado.

Las plántulas se obtuvieron por germinación, en condiciones estériles, de semillas provenientes de las provincias de Llanquihue y Valdivia, en la Décima Región de Chile. Los cultivos se cosecharon 226 días después del repique, para contabilizar el número de hojas y de conglomerados proteiformes por planta, medir el tamaño del vástago y la raíz y determinar el peso seco de los distintos órganos. Además, se realizaron análisis químicos del material foliar.

Las plantas cultivadas en suelo esterilizado no formaron raíces proteiformes; en cambio, aquellas cultivadas en suelo normal, las formaron en número variable según la procedencia de la semilla. Las plántulas con raíces proteiformes presentaron mayor desarrollo que aquellas que carecían de esas estructuras radicales. Las mayores diferencias se presentaron en la producción de biomasa. Por lo tanto, las raíces proteiformes son estructuras que favorecen el desarrollo de las plántulas de *G. avellana*. La formación de raíces proteiformes es provocada por microorganismos edáficos y depende de una predisposición genética de la planta. No se constató una absorción preferencial de nutrientes por las raíces proteiformes. Se postula que la función de los conglomerados proteiformes es la de aumentar la absorción de agua, lo que se confirma con observaciones en terreno y con la literatura.

INTRODUCCION

Las Proteáceas chilenas no forman comunidades puras, sino que se introducen en bosques de otras especies, especialmente cuando éstos son destruidos o cuando se presentan en áreas marginales (Weinberger, 1974). Así el avellano chileno (*Gemina avellana* Mol.) prospera en los bosques de coigüe y ulmo (*Nothofagus-Eucryphietum cordifoliae*) que coloniza las coladas de lava volcánica y los ñadis de la depresión intermedia (Oberdorfer, 1960). En ambos lugares se presenta una marcada sequía estival que el avellano puede sobrellevar gracias a las raíces proteiformes que posee. Las raíces proteiformes son un tipo anormal de ramificación que origina densos conglomerados de raicillas, con abundantes pelos radicales, dispuestos en torno a un eje (Purnell, 1960). Ellas son abundantes en la familia *Proteaceae*, pero también se encuentran, ocasionalmente, en las *Fabaceae*, *Mimosaceae* y *Casuarinaceae* (Lamont, 1972, 1982). Su distribución geográfica está restringida al hemisferio sur: Sudamérica, Sudáfrica y Australia (Lamont, 1982). En este último continente se ha realizado la mayor cantidad de estudios científicos sobre estas formaciones radicales; sin embargo, aún no se conoce el agente causante de ellas y sólo se han planteado diversas teorías sobre su posible función en la planta.

El presente trabajo intenta aclarar la función de estos conglomerados radicales, estudiando las diferencias existentes entre plántulas de *G. avellana* (avellano chileno) cultivadas en suelo estéril y no esterilizado, y de las cuales sólo las últimas presentaban raíces proteiformes (figura 1). En trabajos previos se había descrito la manera de obtener grandes cantidades de plántulas de esta especie, similares en edad y tamaño (Grinbergs *et al.*, 1986), y determinado el tiempo mínimo de formación de raíces en la plántula (Grinbergs *et al.*, 1987).

MATERIAL Y METODO

Se trabajó con frutos de avellano procedentes de Tres Chiflones, en la Cordillera de la Costa de la provincia de Valdivia y de las riberas del Lago Chapo, en la provincia de Llanquihue (figura 2). Ambos lugares se ubican en la Décima Región de Los Lagos, Chile. Los frutos fueron colectados en el mes de marzo de 1986.

Las semillas fueron sembradas en frascos, sobre un sustrato estéril de agar-agar al 0.7% en agua destilada, el 18 de abril de 1986. La germinación se realizó en condiciones estériles, según las ins-

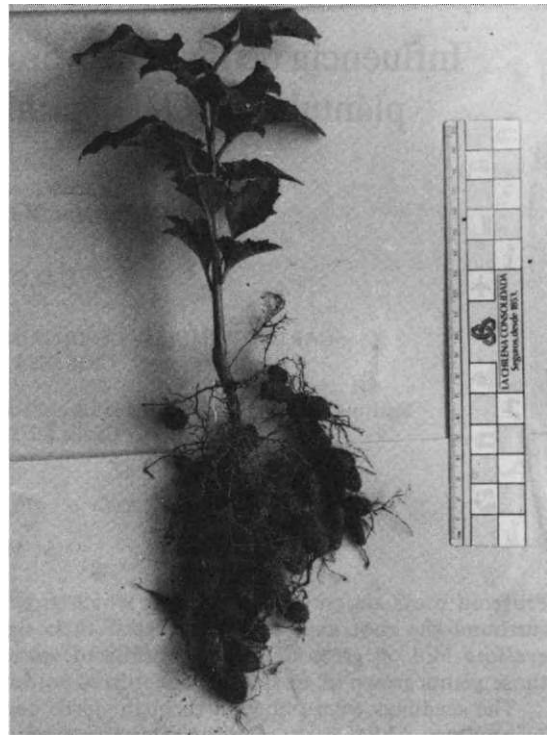


Fig. 1. Plántula de *Gevuina avellana* con raíces proteiformes creciendo en suelo no esterilizado.

Gevuina avellana seedling with proteoid roots in non sterilized soil.

tracciones de Grinbergs *et al.* (1986). Las radículas alcanzaron 1 cm de largo, 22 días después de la siembra, entre el 10 y el 20 de mayo. El repique de las plántulas se realizó el 25 del mismo mes.

Las plántulas obtenidas se repicaron en macetas plásticas de 1.000 ml de capacidad, llenas hasta 1 cm, bajo el borde con suelo de escoria volcánica, provenientes del lugar "Las Cascadas", ubicado en la ribera norte del lago Llanquihue, en la provincia de Osorno (figura 2). Se trata de un suelo franco-arenoso, con escasa materia orgánica, sobre el cual crecen avellanos con grandes conglomerados proteiformes en sus raíces. El suelo fue humedecido y parte de él esterilizado en autoclave a 120°C, durante 1 hora. De manera que se instalaron 80 macetas, con una plántula cada una, de cada procedencia, 40 en suelo estéril y 40 en suelo no esterilizado. Durante el transcurso de la investigación los cultivos sufrieron el ataque de *Fusarium*, el cual provocó la muerte de varias plántulas, quedando finalmente 105 macetas, repartidas como se indica en el cuadro 1.

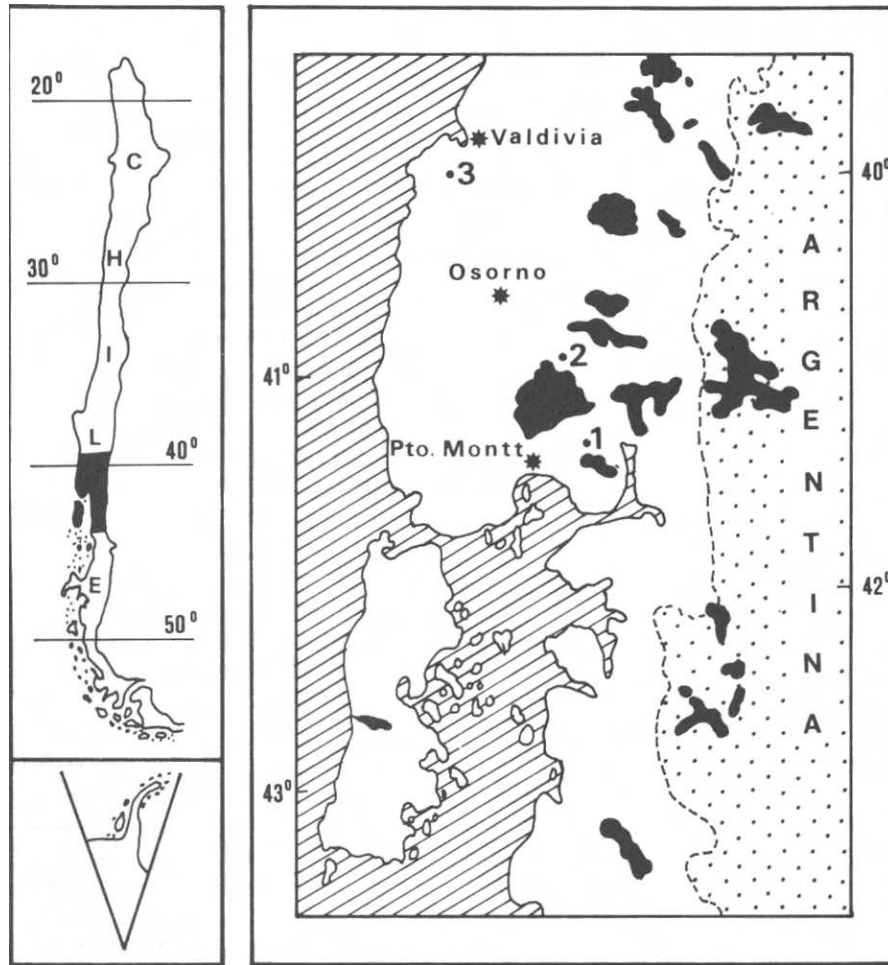


Fig. 2. Décima Región de Chile. Lugares de colecta de frutos y suelos: 1 = Lago Chapo, 2 = Las Cascadas, 3 = Tres Chiflones.

Tenth region, Chile. Places of fruits and soils collection. 1 = Lake Chapo, 2 = Las Cascadas, 3 = Tres Chiflones.

CUADRO 1

Plántulas de *Gevuina avellana* de cada procedencia cultivadas en diferentes condiciones de suelo.

Gevuina avellana seedlings from each of its origin, grown in different soil conditions.

Procedencia/ suelo:	Esterilizado	No esterilizado	Total
Tres Chiflones	21	30	51
Lago Chapo	40	14	54
Total	61	44	105

Los cultivos se mantuvieron 226 días. El desarrollo de raíces proteiformes se controló desenterrando las plántulas a los 58 y 77 días, después del repique. En estas ocasiones pudieron contaminarse los suelos y plantas esterilizados; sin embargo, como se verá en los resultados, el efecto fue mínimo.

Los cultivos se cosecharon el 6 de enero de 1987. Se midió el tamaño del vástago y de la raíz y se contabilizó el número de hojas y de conglomerados proteiformes de cada plántula. Posteriormente se reunieron todas las plántulas de cada procedencia y tratamiento, sorteando sus órganos en: hojas, tallos, raíces normales y proteiformes. Este material se secó durante 3 días a 80°C y, después de enfriado, se determinó su peso seco. El material foliar y radical fue molido y sometido a análisis químicos para determinar ceniza, pro-

teína bruta, extracto etéreo, fibra cruda, extracto no nitrogenado y fósforo, por los métodos tradicionales.

RESULTADOS Y DISCUSION

Las plántulas de la procedencia Tres Chiflones se desarrollaron mejor en el suelo no esterilizado, presentando un promedio de 5.8 conglomerados por individuo (cuadro 2). La raíz presentó un mayor desarrollo que el vástago, duplicando el tamaño de este último. Cada plántula formó un promedio de 8.6 hojas. En el suelo estéril el desarrollo de todos los órganos fue menor y la mayor diferencia con los cultivos no esterilizados se presentó a nivel radical (16.5 cm). Sólo una, de las

21 plántulas cultivadas en estas condiciones, presentó un pequeño conglomerado proteiforme en el último control, seguramente debido a una contaminación durante los primeros controles o a una insuficiente esterilización del suelo.

El comportamiento de las plántulas de Lago Chapo fue similar (cuadro 3), presentando un mayor crecimiento aquellas cultivadas en suelos no esterilizados. El mejor desarrollo lo presentó la raíz, con 46,3 cm. El número promedio de hojas por plántula fue levemente inferior a la procedencia de Tres Chiflones; sin embargo, la formación de conglomerados proteiformes fue superior, alcanzando un promedio de 13.8 conglomerados por planta. En condiciones estériles el desarrollo de los órganos fue menor, produciéndose la mayor diferencia en la raíz. En este caso, de las 40

CUADRO 2

Tamaño de la raíz y el vástago y número de hojas y de conglomerados proteiformes por plántula de *Gevuina avellana* de la procedencia Tres Chiflones, cultivada en suelo normal (n = 30) y esterilizado (n = 21).

Size of shoot and root and number of leaves and of proteoid clusters in each *Gevuina avellana* from Tres Chiflones grown in normal (n = 30) and sterilized soil (n = 21).

Organo/suelo:	No esterilizado	Esterilizado	Diferencia
Raíz (cm)	40.94 ± 15.19	24.39 ± 9.34	16.55
Vástago (cm)	19.11 ± 2.06	13.10 ± 1.70	6.01
Hojas (N°)	8.63 ± 0.94	7.95 ± 2.03	0.68
Conglomerados (N°)	5.80 ± 2.32	0.04	5.76

± = desviación estándar.

CUADRO 3

Tamaño de la raíz y del vástago y número de hojas y de conglomerados proteiformes por plántula de *Gevuina avellana* de la procedencia Lago Chapo, cultivada en suelo normal (n = 14) y esterilizado (n = 40).

Size of shoot and root and number of leaves and of proteoid cluster in each *Gevuina avellana* from Lago Chapo grown in normal (n = 14) and sterilized soil (n = 40).

Organo/suelo:	No esterilizado	Esterilizado	Diferencia
Raíz (cm)	46.36 ± 16.73	27.08 ± 9.38	19.28
Vástago (cm)	18.60 ± 3.15	14.53 ± 1.83	4.07
Hojas (N°)	7.64 ± 1.23	6.43 ± 1.30	1.21
Conglomerados (N°)	13.82 ± 7.98	0.04	13.81

± = desviación estándar.

plántulas cultivadas sólo una presentó dos conglomerados proteiformes, lo que también puede atribuirse a una contaminación.

En estas mediciones, una alta variación fue presentada por el tamaño de las raíces (entre 34 y 38%) y la menor por aquel de los tallos(10a 17%). El número de hojas presentó una variación intermedia (10 a 25%). La producción de conglomerados proteiformes en los cultivos sobre suelo no esterilizado presentó la mayor variación (entre 40 y 57%).

Al comparar el crecimiento de ambas procedencias (figura 3) no se aprecian diferencias significativas entre ellas, presentando las dos un mejor desarrollo en los cultivos sobre suelo no estéril. Como en ambos casos estos cultivos presentaron conglomerados proteiformes, con gran probabilidad, se puede atribuir a ellos la mayor eficiencia presentada por las plántulas en suelos normales, sin esterilizar. De la misma manera, se aprecia con esto la importancia que los microorganismos del suelo ejercen sobre la formación de conglomerados proteiformes, ya que éstos no se formaron en suelos esterilizados y, por consiguiente, en ausencia de ellos.

Al considerar el peso seco de las plántulas las diferencias, entre aquellas cultivadas en suelo esterilizado y no esterilizado, se hacen mayores. En este caso, el mayor peso seco se presentó en las hojas. En las plántulas de Tres Chiflones, cultivadas en suelo no esterilizado, el peso de las hojas por individuo llegó a 0.705 g y se redujo a un tercio en aquellas cultivadas en sustrato esterilizado (cuadro 4). La raíz presentó un extraordinario desarrollo en los suelos no esterilizados, con valores próximos a los de las hojas. En cambio, en el suelo esterilizado formó escasa biomasa.

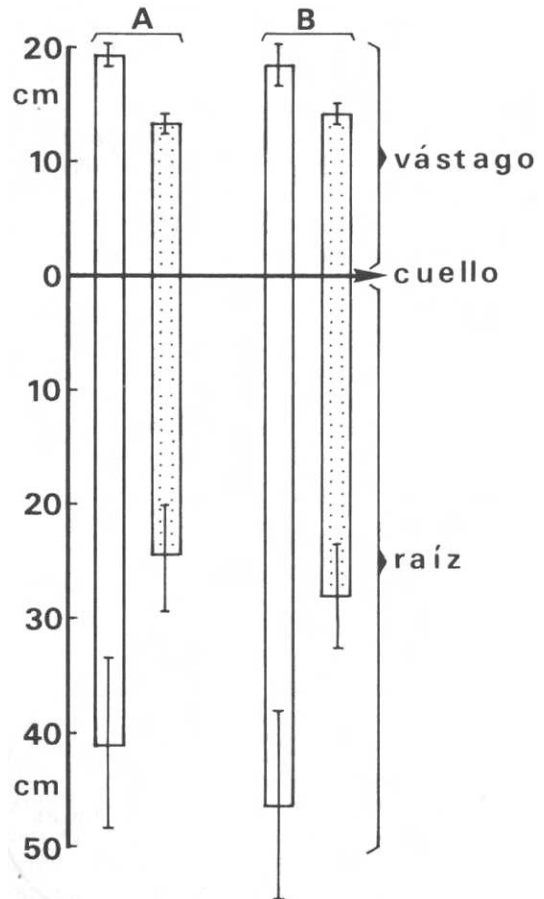


Fig. 3. Tamaño del vástago y la raíz de plántulas de *Gevuina avellana* cultivadas en suelo esterilizado (barras blancas) y normal (barras punteadas). Procedencia de las semillas: A = Tres Chiflones, B = Lago Chapo.

Size of the shoots and roots of *Gevuina avellana* seedlings grown in sterilized soil (white bars) and in normal soil (dotted bars). Origin of the seeds: A = Tres Chiflones, B = Lake Chapo.

CUADRO 4

Peso seco (g) de los órganos de plántulas de *Gevuina avellana* de la procedencia Tres Chiflones, cultivadas en suelo normal (n = 30) y esterilizado (n = 21).

Dry weight (g) of the organs of *Gevuina avellana* seedlings from Tres Chiflones grown in normal (n = 30) and sterilized soil (n = 21)

Organo/suelo:	No esterilizado	Esterilizado	Diferencia
Hojas	0.705	0.263	0.442
Tallos	0.294	0.099	0.195
Raíz	0.280	0.057	0.223
Conglomerados	0.330	0	0.330
Total	1.609	0.419	1.190

La procedencia de Lago Chapo produjo más biomasa en los dos suelos (cuadro 5). En el suelo no esterilizado la mayor biomasa se presentó en las raíces y la menor en el tallo. Los cultivos en suelo esterilizado presentaron una producción de biomasa mucho menor que aquellos sobre suelo no esterilizado.

La figura 4 esquematiza los porcentajes de biomasa por órgano en todos los cultivos. En

aquellos sobre suelo esterilizado de ambas procedencias, la mayor biomasa corresponde a las hojas, con más del 50% del peso seco total. La raíz presentó un menor peso seco y los valores del tallo presentaron una posición intermedia. En los cultivos sobre suelo no esterilizado la biomasa radical adquiere mayor importancia y en la procedencia de Lago Chapo supera levemente el 50% del peso seco de la plántula. Las hojas disminuyen considerablemente su participación relativa en la biomasa total.

Comparando la producción total de biomasa de los cultivos (figura 5) se observa que la procedencia de Lago Chapo presenta valores más altos en ambos suelos. Muy grande es la diferencia entre los cultivos en suelo no esterilizado. La cantidad de biomasa medida guarda estrecha relación con el número de conglomerados proteiformes presentes en el sistema radical. Esto sugiere que las raíces proteiformes influyen positivamente en la producción de biomasa de la planta. Esta influencia positiva no se observa en el tamaño del vástago, ni en el de la raíz, ni menos en el número de hojas. La mayor biomasa se encuentra en un aumento de la ramificación radical y de la superficie foliar. Efectivamente, las plántulas mantenidas en suelos no esterilizados presentaban hojas más grandes.

Esta directa relación entre el número de conglomerados y la producción de biomasa indica que ellos tienen una influencia favorable sobre la planta. Por otro lado, la diferencia en la formación de conglomerados proteiformes entre plantas de distinta procedencia podría señalar una predisposición genética de las plántulas para formar más o menos conglomerados proteiformes. En cambio, en la germinación no se constataron diferencias entre semillas con distinto origen geográfico (Grinbergs *et al.*, 1986).

Estos resultados contradicen aquellos de Lamont (1983), quien no encontró relación entre

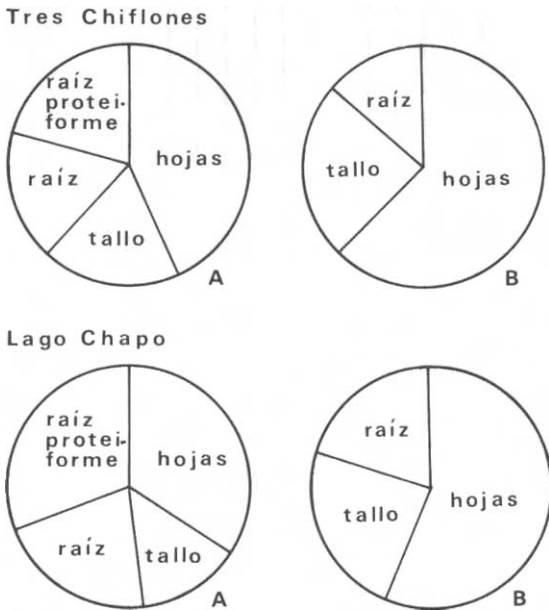


Fig. 4. Contribución porcentual de los distintos órganos al peso seco total de plántulas de *Gevuina avellana* cultivadas en suelo normal (A) y esterilizado (B).

Percentual contribution of the different organs to total dry weight. (A) *Gevuina avellana* seedlings grown in normal soil, (B) *Gevuina avellana* seedlings grown in sterilized soil.

CUADRO 5

Peso seco (g) de los órganos de plántulas de *Gevuina avellana* de la procedencia Lago Chapo, cultivadas en suelo normal (n = 14) y esterilizado (n = 40).

Dry weight (g) of the organs of *Gevuina avellana* seedlings from Lago Chapo grown in normal (n = 14) and sterilized soil (n = 40).

Organo/suelo:	No esterilizado	Esterilizado	Diferencia
Hojas	0.996	0.358	0.638
Tallos	0.407	0.150	0.257
Raíz	0.604	0.124	0.480
Conglomerados	0.904	0	0.904
Total	2.911	0.632	2.279

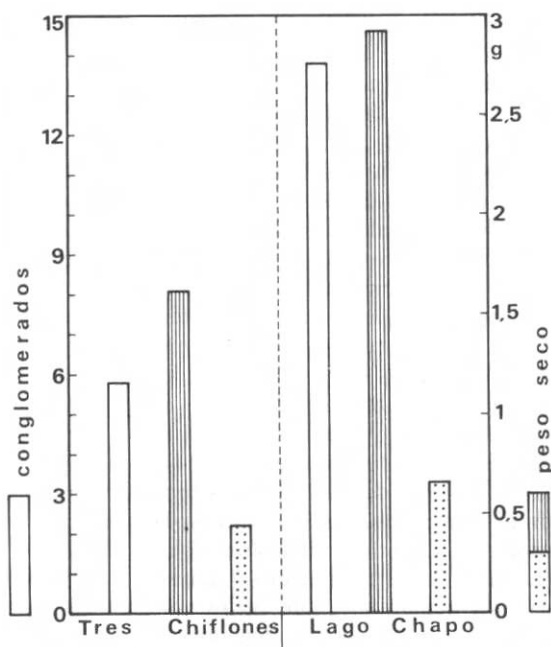


Fig. 5. Número de conglomerados proteiformes por plántula de *Gevuina avellana* cultivada en suelos normales (barras blancas) y peso seco total de la misma (barras achuradas), comparado con el peso seco total de otras cultivadas en suelo esterilizado (barras punteadas).

Number of proteoid cluster in each *Gevuina avellana* seedling grown in normal soil (white bars), its total dry weight (shaded bars) compared with the total dry weight of the plants grown in sterilized soil (dotted bars).

la abundancia de raíces proteiformes y el peso seco de las plantas, por lo menos en los primeros años de vida. Sin embargo, están de acuerdo con los de Malajczuck y Bowen (1974), quienes en cultivos de *Banksia grandis* encontraron el doble de biomasa en plántulas con raíces proteiformes. Lamont (1981) objeta estos resultados por la corta duración de los cultivos (4 meses) y porque podría ser que el mayor desarrollo de las plántulas en suelos no esterilizados sea la causa de la formación de raíces proteiformes, y no al revés. Ambas objeciones no pueden aplicarse a las plántulas de *G. avellana*, porque con 7 meses de cultivo hay tiempo más que suficiente para la formación de conglomerados proteiformes y porque sólo se ha podido constatar correlación positiva entre la edad de las plántulas y el número de conglomerados proteiformes (Grinbergs *et al.*, 1987). Según estos autores no existe relación entre el tamaño de las plantas y el número de conglomerados proteiformes que ellas portan.

Al comparar la composición química de las hojas de plantas de avellano con raíces proteiformes y sin ellas no se observan grandes diferencias. La ceniza total, proteína bruta, extracto etéreo y la fibra cruda son superiores en aquellas plantas sin raíces proteiformes cultivadas en suelo esterilizado (cuadro 6). Sólo el extracto libre de nitrógeno presentó valores mayores en las hojas de plántulas con raíces proteiformes. Este diferente contenido en hidratos de carbono sugiere una mayor eficiencia en la fotosíntesis de plántulas con raíces proteiformes. Seguramente estas estructuras radicales contribuyen a aumentar la absorción de agua, elevando de esta manera la tasa fotosintética.

CUADRO 6

Composición química de las hojas de *Gevuina avellana* (valores en %).

Chemical composition of leaves of *Gevuina avellana* (values in %).

Hojas de Contenido en	Adulto con raíces proteiformes	Juvenil con raíces proteiformes	Juvenil sin raíces proteiformes
Ceniza total	3.70	7.30	7.70
Proteína bruta	10.35	7.80	11.12
Extracto etéreo	1.65	2.37	3.68
Fibra cruda	20.44	16.90	18.25
Extracto no nitrogenado	63.80	65.63	59.35

No obstante, no es posible descartar un efecto fitotóxico de compuestos formados al autoclavar el suelo (Liegel, 1986). En los cultivos sobre suelos no esterilizados y con raíces proteiformes se observó un mayor consumo de agua, ya que el suelo de la maceta se secaba con mayor rapidez, lo que podría atribuirse también a la hidrofobia provocada por el proceso de autoclavado (Liegel, 1986). Lo anterior se confirma con observaciones de terreno, donde los conglomerados proteiformes se presentan de un color más claro, como si el suelo retenido por ellos se encontrara muy lixiviado. En todo caso, esta función de las raíces proteiformes de *G. avellana* deberá comprobarse con experimentos especialmente diseñados.

Lo anterior explica el que esta especie colonice lugares con condiciones xerotérmicas, especialmente en Chile central (Weinberger, 1974; San Martín *et al.*, 1984), donde el avellano convive con elementos esclerófilos. El avellano presenta, además, una alta resistencia estructural a la sequía, con una transpiración mínima muy baja (Weinberger *et al.*, 1973), condicionada por abundantes estomas de cierre hermético y una cutícula impermeable, altamente eficiente. Sus raíces proteiformes, con un gran desarrollo estacional, le permiten actuar como un hemixerófito típico (Diels y Mattick, 1958), que puede captar mucha agua cuando hay disponibilidad de ella. Esto permite su adaptación al clima seco de Chile central y la colonización de biótopos extremos, como son los de escoria volcánica, en el centro-sur de Chile. Esto se ve favorecido también por la distribución de las raíces proteiformes en las capas superficiales del suelo, donde pueden captar rápidamente el agua de lluvia antes que percole (Grinbergs *et al.*, 1987). Además, los conglomerados proteiformes son más abundantes y de mayor tamaño en suelos arenosos, con poca capacidad de retención de agua. La posibilidad de que las raíces proteiformes aumenten la resistencia a la sequía había sido insinuada, anteriormente, por Lamont (1977).

El porcentaje de ceniza total de los conglomerados proteiformes fue de 95%; en cambio en las raíces no proteiformes alcanzó sólo a un 16%, es decir, un 79% de las cenizas de las raíces proteiformes corresponde a suelo aglomerado por ellas. Considerando el suelo aglomerado, las raíces proteiformes constituyen del 84.8 al 87.6% del sistema radical de una plántula de *G. avellana*. Por el contrario, si se elimina el suelo aglomerado las raíces proteiformes pasan a corresponder del 54 al 59.9% del sistema radical. Esto explica la gran producción de biomasa radical en plántulas con conglomerados proteiformes.

Kausch y Heinrich (1955) establecieron que bajo las mismas condiciones el cociente vástago/raíz es constante. Esta relación varía al cambiar el con-

tenido hídrico o la proporción de nutrientes en el suelo (Steubing y Alberdi, 1973). Así, un bajo índice indica un mayor desarrollo de la raíz y, con ello, condiciones desfavorables para la planta (Ramírez y Añazco, 1982). Esto no tiene validez para plantas con raíces proteiformes, ya que un bajo índice caracteriza el desarrollo de los conglomerados, los cuales, como ya se ha visto, aumentan la eficiencia fotosintética de la planta, la que produce mayor biomasa. Las plántulas de *G. avellana* cultivadas en suelo normal presentaron valores de relación vástago/raíz 1.63 (Tres Chiflones) y de 0.93 (Lago Chapo); mientras que en suelo esterilizado, donde las plántulas no presentaron conglomerados proteiformes, estos valores fueron de 6.35 (Tres Chiflones) y de 4.09 (Lago Chapo).

Se ha sugerido que las raíces proteiformes tendrían una activa participación en la liberación y posterior absorción del fósforo fijado en el suelo (Lamont, 1982). El cuadro 7 muestra las propiedades físico-químicas de suelos volcánicos tomados directamente de los conglomerados proteiformes y de lugares adyacentes, sin raíces. En el suelo de los conglomerados el pH es ligeramente más ácido y presenta una mayor capacidad de intercambio catiónico. El menor porcentaje de saturación de bases señala un suelo lixiviado. El fósforo aprovechable disminuyó considerablemente en los conglomerados proteiformes. Sin embargo, las hojas de plántulas sin raíces proteiformes presentaron mayor contenido en fósforo que aquellas con raíces proteiformes (0.107 y 0.078%, respectivamente), por lo que no es posible suponer una absorción mayor de él por parte de las raíces proteiformes. No obstante, si se considera que las plantas con raíces proteiformes presentaron entre 3 y 4 veces más biomasa que aquellas sin raíces proteiformes, es indudable que en las primeras hay un mayor contenido absoluto de fósforo, aun cuando su contenido porcentual relativo sea menor. Beadle (1968) comprobó que las raíces proteiformes no presentan una capacidad especial para absorber fósforo fijado. Además, las Proteáceas tienen bajos contenidos de fósforo, ya que de 53 especies leñosas perennifolias analizadas por Alberdi *et al.* (1977) *G. avellana* se sitúa entre aquellas con muy bajos niveles de fósforo foliar, junto con *Lomatia hirsuta*, otra planta de la misma familia.

Lo anterior vuelve a sugerir que las raíces proteiformes aumentan la absorción del agua, y con ello la eficiencia de la fotosíntesis. A esto se suma el hecho de que las raíces proteiformes presentan gran cantidad de pelos radicales, de un tamaño mayor al normal (Lamont, 1983). Además, la formación de ellas depende del contenido de agua del suelo y puede inducirse al regar en la estación seca (Lamont, 1976). También se ha sugie-

CUADRO 7

Propiedades del suelo volcánico de "Las Cascadas" tomado fuera y dentro de conglomerados proteiformes de *Gevuina avellana*.

Properties of volcanic ash soil from "Las Cascadas" taken from inside and outside of the proteoid cluster of adult *Gevuina avellana* plant.

Suelo de:	Fuera de los conglomerados	Dentro de los conglomerados
Propiedades		
pH 1:2.5 (en agua)	6.00	5.90
% carbono orgánico	2.54	2.49
% materia orgánica	4.38	4.29
*Capacidad intercambio catiónico	8.08	14.54
*Potasio intercambiable	0.06	0.15
*Sodio intercambiable	0.22	0.27
*Calcio intercambiable	1.11	1.84
*Magnesio intercambiable	0.91	0.81
% saturación de bases	28.47	21.11
Fósforo aprovechable (ppm)	3.29	0.84
% nitrógeno total	0.11	0.17

* = meg/100.

rido que las raíces proteiformes actuarían como un reservorio hídrico (Lamont, 1982), en forma parecida al mecanismo propuesto por Mooney *et al.* (1980) para el tamarugo (*Prosopis tamarugo*), en el norte de Chile, pero por la corta vida de las raíces proteiformes es difícil suponerles una función almacenadora de agua. En todo caso, la posesión de raíces proteiformes da ventajas a la planta en la competencia por agua y nutrientes, ya que ellas aumentan en forma considerable la superficie de absorción. El agua absorbida lleva nutrientes disueltos, aun cuando las raíces proteiformes no tengan capacidad especial para captarlos.

Según Lamont (1974) el proceso de esterilización en autoclave podría provocar los siguientes cambios en el suelo, que incidirían en la formación de raíces proteiformes: a) aumento de la disponibilidad de nutrientes, b) formación de sustancias inhibitorias de las raíces, c) destrucción de sustancias necesarias para iniciar la formación de raíces y d) eliminación de los microorganismos. Se ha comprobado que la primera posibilidad existe (Liegel, 1986). En cambio, la segunda es dudosa, porque debería inhibirse también la formación de raíces no proteiformes, lo que no sucede. Como extractos acuosos de suelo no esterilizado no inducen la formación de raíces proteiformes, la tercera posibilidad tampoco es válida. Del análisis anterior, el mismo autor concluye que los microorganismos del suelo son los responsables directos

de la formación de raíces proteiformes, aunque sin infectarlas. Sin embargo, los efectos negativos de su ausencia pueden ser confundidos con cambios provocados por la esterilización de los suelos (Liegel, 1986). La importancia de los microorganismos en la formación de las raíces proteiformes ha sido comprobada, además, por Malajczuck y Bowen (1974) y por Lamont *et al.* (1984). Lo anterior permite suponer que las diferencias en peso seco, observadas entre los cultivos esterilizados y no esterilizados de plántulas de *G. avellana*, se deben a la acción de las raíces proteiformes antes que a un cambio en la disponibilidad de nutrientes en el suelo. No obstante, existe la posibilidad de que el auto clavado de los suelos haya provocado cambios que influyeron en el menor desarrollo de las plántulas cultivadas en suelos esterilizados (Liegel, 1986). Además, los 226 días que se mantuvieron los cultivos es tiempo suficiente para que todas las plántulas o por lo menos el 95% de ellas haya formado raíces proteiformes (Grinbergs *et al.*, 1987).

CONCLUSIONES

De acuerdo a los resultados presentados, analizados y discutidos en el capítulo anterior, se pueden extraer las siguientes conclusiones sobre la

influencia de las raíces proteiformes en el desarrollo de plántulas de *G. avellana*:

1. Las raíces proteiformes no se producen en suelos esterilizados, lo que confirma la importancia de los microorganismos edáficos en su formación; 2. Las raíces proteiformes no provocan un aumento significativo del tamaño del vástago de las plántulas que las poseen; 3. Las raíces proteiformes provocan un aumento considerable de la biomasa total de la plántula, el que está en relación directa con el número de conglomerados proteiformes presentes; 4. En las plántulas con raíces proteiformes se constató un aumento del porcentaje de hidratos de carbono, lo que permite suponer una mayor eficiencia en la fotosíntesis; 5. La presencia de raíces proteiformes no provoca un aumento en el contenido de fósforo foliar o radical; 6. Al parecer las raíces proteiformes sólo aumentan la absorción de agua de las plántulas, lo cual incide en un aumento de la producción de biomasa; 7. La relación vástago/raíz disminuye considerablemente en las plantas con raíces proteiformes, sin que ello indique condiciones desfavorables para ellas; 8. Se sugiere una predisposición genética a formar mayor o menor cantidad de conglomerados proteiformes.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo económico de la Dirección de Investigación y Desarrollo de la Universidad Austral de Chile (Proyecto N° RS-85-27) y del Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyectos FONDECYT N° 1038/85 y N° 90-0067) y la ayuda técnica de G. Ulrich que cuidó los cultivos, de M. Polette que confeccionó las fotografías y de P. Araya que tradujo el resumen al inglés.

BIBLIOGRAFIA

- ALBERDI, M.; WEINBERGER, P. y RAMIREZ, C. 1977. "Contenidos en fósforo foliar de especies leñosas siempreverdes en relación a su grado de esclerofilia", *Agro Sur* 5 (1): 62-68.
- BEADLE, N.C.W. 1968. "Some aspects of the ecology and physiology of Australian xeromorphic plants", *Australian Journal of Science* 30: 348-355.
- DIELS, L. y MATTICK, F. 1958. *Planzengeographie*. Walter De Gruyter & Co., Berlin, 194 pp.
- GRINBERGS, J.; VALENZUELA, E. y RAMIREZ, C. 1986. "Germinación *in vitro* de *Gevuina avellana* Mol. (*Proteaceae*)", *Bosque* 7 (2): 95-101.
- GRINBERGS, J.; VALENZUELA, E. y RAMIREZ, C. 1987. "Formación y desarrollo de raíces proteiformes en plántulas de *Gevuina avellana* Mol", *Agro Sur* 15 (1): 1-9.
- KAUSCH, W. y HEINRICH, E. 1955. "Beziehungen zwischen transpiration und Wurzelwerk", *Planta* 53: 434-448.
- LAMONT, B. 1972. "The morphology and anatomy of proteoid roots in the genus *Hakea*", *Australian Journal of Botany* 20: 155-174.
- LAMONT, B. 1974. "Soil microorganisms and the formation of proteoid roots", *Australian Journal of Botany* 22: 681-688.
- LAMONT, B. 1976. "The effects of seasonality and waterlogging on the root systems of a number of *Hakea* species", *Australian Journal of Botany* 24: 691-702.
- LAMONT, B. 1977. "Proteoid roots", *Australian Plants* 9 (72): 161-164.
- LAMONT, B. 1981. "Specialized roots of non-symbiotic origin in heatlands". In: R.L. SPECHT (ed.) *Heatlands and related shrublands of the world*: 183-195. Elsevier Scientific Pub. Co., Amsterdam.
- LAMONT, B. 1982. "Mechanisms for enhancing nutrients 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*", *Journal of South African Botany* 49 (2): 103-123.
- LAMONT, B.; BROWN, G. y MITCHELL, D.T. 1984. "Structure, environmental effects on their formation, and function of proteoid roots in *Leucadendron lauroolum* (*Proteaceae*)", *New Phytologist* 97: 381-390.
- LIEGEL, L.H. 1986. "Effects of sterilization procedures on the biological, chemical, physical properties of soils: a review", *Turrialba* 36 (1): 11-19.
- MALAJCZUK, N. y BOWEN, G.D. 1974. "Proteoid roots are microbially induced", *Nature* 251: 316-317.
- MOONEY, H.; GULMON, S.; RUNDEL, P. y EHLERINGER, J. 1980. "Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the Northern Atacama desert", *Oecologia* 44: 177-180.
- OBERDORFER, E. 1960. "Pflanzensoziologische Studien in Chile - Ein Vergleich mit Europa", *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208.
- PURNELL, H.M. 1960. "Studies of the family *Proteaceae*. I. Anatomy and morphology of the roots of some Victorian species", *Australian Journal of Botany* 8: 38-50.
- RAMIREZ, C. y AÑAZCO, N. 1982. "Variaciones estacionales en el desarrollo de *Scirpus californicus*, *Typha angustifolia* y *Phragmites communis* en pantanos valdivianos, Chile", *Agro Sur* 10 (2): 111-123.
- SAN MARTIN, J.; FIGUEROA, H. y RAMIREZ, C. 1984. "Estudio fitosociológico de los bosques de ruil (*Nothofagus alessandrii* Espinosa) en Chile Central", *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 171-200.
- STEUBING, L. y ALBERDI, M. 1973. "Untersuchungen der potentiellen Stickstoff-Mineralisation in Trumao Böden und einem Pseudogley", *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 133 (3): 193-201.
- WEINBERGER, P. 1974. "Verbreitung und Wasserhaushalt araukano-patagonischer Proteaceen in Beziehung zu mikroklimatischen Faktoren", *Flora* 163: 251-264.
- WEINBERGER, P.; ROMERO, M. y OLIVA, M. 1973. "Untersuchungen über die Dürresistenz patagonischer immergrüner Gehölze", *Vegetatio* 28: 75-98.