

EFFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE LA ANATOMÍA RADICAL Y FOLIAR EN DOS GENOTIPOS DE ARROZ (*Oryza sativa* L.)

Miguel González Fuchs, Marina García y Damelis Jáuregui

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, estado Aragua. marinabotanica@gmail.com

COMPENDIO

Se estudió el efecto del déficit hídrico sobre la anatomía radical y foliar en arroz (*Oryza sativa* L.), a fin de aportar información útil para programas de mejoramiento genético destinados a la obtención de genotipos tolerantes a la sequía. Se evaluaron dos genotipos: 'Fonaiap-2000' ('F-2000') y 'Línea de Observación 2' ('LO2'), en un ensayo en cobertizo; la siembra se efectuó en tubos PVC llenos con una mezcla de suelo y arena que se mantuvo la humedad a capacidad de campo (CC); un mes después de la siembra, las plantas se separaron en dos lotes; en uno de ellos la humedad del sustrato se mantuvo a CC y en el otro se llevó a 50% de CC; transcurridos 30 días, se tomaron muestras de raíces y lámina foliar en tres plantas/tratamiento, se fijaron en FAA y se procesaron siguiendo protocolos clásicos usados en microscopía óptica. En ambos genotipos, el suministro restringido de agua provocó cambios en la estructura radical, entre los cuales resaltan: aparición de pelos radicales y células papilosas en la rizodermis; disminución en el espesor de la corteza y en la relación espesor de la corteza/diámetro de la estela e incremento en el grado de lignificación y en el diámetro de los elementos conductores del metaxilema. En 'F-2000' se aumentó la densidad de vasos xilemáticos y el diámetro de la estela, lo cual no se observó en 'LO2'. En cuanto a la anatomía de la lámina foliar, 'LO2' mostró aumento en la densidad estomática y reducción en la longitud de estomas en la epidermis abaxial e incremento en la densidad de micropelos en las dos epidermis foliares, por lo que se infiere que este genotipo parece ser más sensible a la sequía, mientras que 'F-2000' mostró mayor estabilidad en las características anatómicas foliares, bajo la condición de déficit hídrico.

PALABRAS CLAVE

Déficit hídrico, arroz, *Oryza sativa*, anatomía radical, anatomía foliar.

EFFECT OF WATER DEFICIT ON ROOT AND LEAF ANATOMY IN TWO RICE (*Oryza sativa* L.) GENOTYPES

ABSTRACT

The effect of water deficit on root and leaf anatomy in two genotypes of rice (*Oryza sativa* L.) was studied to provide useful information for breeding programs selecting drought resistant genotypes. Two genotypes were evaluated: 'Fonaiap-2000' ('F-2000') and 'Line Observation 2' ('LO2'), under greenhouse conditions; planting was carried out in PVC tubes filled with a mix of soil and sand maintained with humidity at field capacity (CC); one month after planting, the plants were separated in two groups, one was maintained at CC and the other one CC was reduced to 50%; after 30 days, samples of root and leaf blade were taken, fixed in FAA and processed using classical techniques for optical microscopy. In both genotypes, water deficit caused changes in root anatomy, among them: development of root hairs and papillose cells in the rhizodermi; decrease in the thickness of the cortex and the cortex thickness/stele diameter ratio; increased lignification and greater diameter of the metaxylem elements. The density of xylem vessels and stele diameter were increased in 'F-2000' but not in 'LO2'. Under water deficit 'LO2' showed an increased stomata density and a reduced length of stomata on the abaxial epidermis, and a higher microhair density in both leaf epidermises; these changes seem to be related with a high sensibility to drought in this genotype, while 'F-2000' showed greater stability in foliar anatomical characteristics under the condition of water deficit.

KEY WORDS

Water deficit, rice, *Oryza sativa*, root anatomy, leaf anatomy.

INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de agua es uno de los factores ambientales más importantes que limita la producción y calidad de los cultivos en todo el mundo (García *et al.* 2004, Medrano *et al.* 2007) y debido a ello, este es uno de los factores

de estrés ambiental más importante (Moreno 2009, García *et al.* 2009, Hu y Xiong 2014). La deficiencia hídrica puede presentarse en períodos cortos o extensos y provoca cambios fisiológicos y morfoanatómicos en las plantas (Torrealba 2010). Una de las estrategias para contrarrestar esta problemática mundial es implementar sistemas de mejoramiento dirigidos a la obtención de genotipos resistentes a las condiciones ambientales que imponen una limitación del suministro de agua (Hu y Xiong 2014).

La raíz juega un papel importante en condiciones de sequía (Abd Allah *et al.* 2010), ya que este es el órgano que absorbe el agua y los minerales disueltos en ella y los transporta a las partes aéreas. Cuando la planta crece bajo condiciones hídricas adversas, pueden producirse una serie de cambios para favorecer la búsqueda del agua (Alfonso 2006). Ante condiciones de déficit hídrico, pueden presentarse variaciones en el grosor de la raíz y en las características de los tejidos radicales (Luxova 1989). Algunos autores han reportado un mayor número de vasos de xilema por unidad de área de la estela en genotipos tolerantes a sequía (Kadam *et al.* 2015); asimismo, se ha evidenciado la presencia de vasos conductores de menor diámetro, lo cual ocasiona un incremento en la resistencia axial a la conducción del agua, pero reduce el riesgo de cavitación en el xilema (Abd Allah *et al.* 2010).

En ambientes con disponibilidad hídrica restringida, las características morfoanatómicas de la hoja también son fundamentales para la sobrevivencia de las plantas. Entre los caracteres histológicos foliares que se han asociado con el déficit hídrico, son de particular importancia las modificaciones en la epidermis, entre éstas, cambios en el tamaño y densidad de estomas, ubicación de éstos en cavidades, cutícula gruesa y cerosa, succulencia, aumento en la densidad de tricomas, entre otras (Ristic y Cass 1991, Silva *et al.* 1999). Estas características pueden influenciar la temperatura foliar y aumentar la resistencia al intercambio gaseoso, disminuyendo así la transpiración e incrementando la eficiencia en el uso del agua (Silva *et al.* 1999).

El arroz (*Oryza sativa* L.), es una de las especies cultivadas más importantes en el planeta, ya que constituye el alimento principal para dos tercios de la población mundial (Joshi 2015). La disponibilidad de agua constituye el factor abiótico de mayor incidencia sobre el desarrollo del arroz (García *et al.* 2009), debido a que este cultivo es sensible al déficit hídrico, evidenciándose los síntomas más característicos de este tipo de estrés durante la fase vegetativa, en la cual se produce reducción del tamaño de las plantas y en el número

de macollos, enrollamiento de la hoja, disminución del área foliar y de la capacidad fotosintética, entre otros. En la fase reproductiva, la caída de las flores y esterilidad de la panoja, así como el llenado incompleto de los granos, son los síntomas más comunes de déficit hídrico (García 2008, Torrealba 2010).

Una alternativa para disminuir la necesidad de riego intensivo en arroz es la búsqueda de materiales genéticos con capacidad para soportar un marcado déficit hídrico, a través de mecanismos de tolerancia a la sequía (Abd Allah 2010, Hu 2014, Kadam *et al.* 2015). Las adaptaciones que maximizan el rendimiento en condiciones de escasez de agua son numerosas y diversas, no obstante, se ha señalado que la planta ideotipo de arroz con resistencia a la sequía, debe poseer un sistema radical profundo; asimismo, la longitud total de la raíz, la densidad de vasos del xilema y su diámetro, se han correlacionado positivamente con la resistencia a la sequía en el campo, por lo que estas características se han sugerido como útiles en la selección de genotipos resistentes (Yambao *et al.* 1992, Henry 2012, Kadam *et al.* 2015). En cuanto a las características anatómicas foliares asociadas con la resistencia a la sequía, la información disponible en la literatura es muy escasa; se ha señalado que una menor distancia intervenal (Garzón *et al.* 2013), así como un mayor grosor de la lámina (Price *et al.* 2002, Garzón *et al.* 2013), pudieran estar asociados con una mejor tolerancia al déficit hídrico, pero las evidencias al respecto no son concluyentes.

Una de las limitantes para el cultivo de arroz de secano en el país, es la poca tolerancia al déficit hídrico en variedades de arroz con rendimiento alto (Ramírez *et al.* 2002, Degiovanni *et al.* 2010). Por otra parte, es muy poco lo que se conoce acerca del impacto del déficit hídrico sobre aspectos anatómicos de órganos vegetativos en los materiales genéticos de arroz que se cultivan en el país. Con base en estos señalamientos, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la sequía sobre la anatomía radical y foliar en dos genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.), a fin de aportar información que pueda ser de utilidad para programas de mejoramiento genético destinados a la obtención de materiales genéticos de arroz tolerantes a la sequía.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó en el cobertizo de la Cátedra de Morfoanatomía Vegetal, ubicado en el Instituto de Botánica Agrícola de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Las condiciones climáticas promedio dentro del umbráculo en el periodo en el que se condujo el ensayo

fueron las siguientes: densidad de flujo fotónico 648,83 mmol.m⁻².seg⁻¹, temperatura 28,3°C y humedad relativa 56,97%. Se utilizaron dos genotipos de arroz: 'FONAIAP-2000' ('F-2000') y 'Línea de Observación 2' ('LO2'). El primer genotipo se considera tolerante al déficit hídrico (Ghneim *et al.* 2006, García 2008, Torrealba 2010), mientras que el segundo es una línea promisoría cuyo comportamiento está siendo evaluado en ensayos de campo en la Estación Experimental INIA-Guárico, para definir su comportamiento ante la sequía.

El sustrato utilizado fue una mezcla de un suelo rico en materia orgánica y arena lavada de río en proporción 3:1; la desinfección del mismo se realizó con Basamid® Granulado (Dazomet 98%) a razón de 40 g/m² durante tres días, cubriéndolo con polietileno negro para permitir la circulación de gases en el interior del mismo. El sustrato se colocó en cilindros de aproximadamente 12 cm de diámetro y 50 cm de alto, construidos con tubo PVC. Para evitar la pérdida de sustrato se colocó una malla plástica en el extremo inferior de cada cilindro y se introdujo en el mismo una bobina (bolsa sin fondo) de polietileno negro; posteriormente, fueron llenados con una misma cantidad de sustrato, incorporándolo en dos partes; inicialmente se llenó cada cilindro hasta la mitad y se ejerció cierta presión al dejarlo caer por su propio peso a poca altura, con la finalidad de evitar la formación de espacios de aire sin llegar a compactar el material, y luego se procedió a llenar la mitad restante siguiendo el mismo procedimiento. Posteriormente, se registró el peso conjunto del cilindro y el sustrato en seco y se procedió al humedecimiento de éstos colocándolos en el interior de una tina con una lámina de agua de aproximadamente 20 cm, a fin de lograr la saturación de los mismos. Seguidamente, los cilindros fueron retirados del recipiente y se colocaron sobre un mesón donde se les permitió drenar durante dos días aproximadamente; luego se tomó el peso húmedo del sustrato, el cual se corresponde a su capacidad de campo (CC).

Se sembraron tres semillas por cilindro y luego de la emergencia se hizo un raleo dejando solo la plántula más vigorosa, tratando de garantizar la uniformidad de la población de plántulas (12 por cada genotipo). El riego se realizó diariamente de acuerdo a la cantidad de agua evapotranspirada y dicha cantidad se estimó usando el método gravimétrico, utilizando una balanza digital que permitió conocer el peso del cilindro con sustrato, de esta manera se aplicó solo la lámina de agua necesaria para mantener el nivel de humedad del sustrato a CC, durante la fase de establecimiento. A los 20 y 40 días después de la siembra, se fertilizó el sustrato con urea (55 mg/cilindro) y KCl (16 mg/cilindro), siguiendo el manual de fertilización propuesto por López *et al.* (2008) para arroz.

Los tratamientos fueron aplicados a partir del día 30 después de la siembra. Para ello, se utilizó un grupo de plantas de cada genotipo como tratamiento testigo (T0), y en éstas el riego se efectuó diariamente para mantenerlas a CC; en el otro grupo de plantas (tratamiento de déficit hídrico) el riego se efectuó con una frecuencia variable dependiendo del contenido de humedad del sustrato, manteniendo éste a 50% de la capacidad de campo, con la ayuda del método gravimétrico, según lo indicado anteriormente. El ensayo tuvo una duración de 60 días y se utilizó un diseño completamente aleatorizado, en un arreglo de tratamientos factorial 2x2, es decir, dos genotipos y dos regímenes de riego, con 6 repeticiones por tratamiento (cada repetición representada por una planta).

Luego de 30 días de iniciado el periodo de déficit hídrico, en la fase de máximo macollamiento, se seleccionaron aleatoriamente tres plantas por tratamiento y en éstas se tomaron muestras de aproximadamente 2 cm² en el tercio medio de la lámina foliar de la hoja más recientemente expandida; en estas mismas plantas se seleccionaron 5-6 raíces túrgidas de un diámetro similar, con su ápice meristemático, y se cortaron en las mismas los 4 cm más apicales. Todas las muestras fueron fijadas en FAA (formaldehído-ácido acético-etanol 70%).

El procesamiento del material vegetal se efectuó siguiendo protocolos clásicos usados en microscopía óptica (Johansen 1940, Roth 1964). En el caso de las raíces, se cortaron porciones de aproximadamente 5 mm a 30 mm del ápice meristemático y éstos se sometieron a un proceso de deshidratación en una batería ascendente de alcohol butílico terciario (ABT) partiendo de ABT al 70%, con intervalos de cambio de 15 a 30 min, luego las muestras fueron incluidas en parafina y posteriormente, se realizaron secciones transversales de aproximadamente 15 µm con un micrótopo de rotación. En el caso de la lámina foliar, se procedió de forma semejante, pero los intervalos de deshidratación fueron de 4 horas. La tinción de las secciones transversales de raíces y lámina foliar fue realizada en una batería de tinción con safranina acuosa al 1% y fastgreen al 0,5% en etanol, el montaje se realizó utilizando bálsamo de Canadá para la obtención de láminas permanentes. En el caso de la lámina foliar, también se realizaron macerados para la separación de las epidermis; para ello se empleó una solución de hipoclorito de sodio comercial al 1,5% durante 30 min aproximadamente. La tinción de las secciones paradérmicas se realizó con azul de toluidina acuosa (1%) y el montaje se efectuó en una solución de agua:glicerina (v:v), para la obtención de láminas semipermanentes.

Todas las preparaciones microscópicas fueron estudiadas bajo un microscopio óptico calibrado, el cual se usó para describir los tejidos presentes en ambos órganos, así como también para medir algunas variables anatómicas cuantitativas radicales y foliares, empleando un ocular micrométrico. Se tomaron un total de 30 observaciones por cada tratamiento. Las variables cuantitativas que se determinaron fueron, en el caso de la raíz: grosor de la epidermis, espesor de la corteza, diámetro de la estela, relación espesor de la corteza/diámetro de la estela; diámetro de la raíz; densidad de vasos amplios de metaxilema ubicados en la periferia de la estela y diámetro de éstos. En el caso de la lámina foliar se determinó: espesor de la cutícula más epidermis (adaxial y abaxial); espesor del parénquima clorofiliano en la región adyacente a los haces vasculares de 2^{do} orden (entre las células buliformes); distancia intervenal entre haces de 2^{do} orden; grosor de la lámina foliar; densidad de estomas; longitud de estomas; densidad de micropelos, macropelos, aguijones y papilas grandes (aprox. 15 µm de diámetro). Adicionalmente, con la ayuda de una cámara digital incorporada al microscopio, se capturaron imágenes ilustrativas de la anatomía radical y foliar en cada uno de los tratamientos utilizados. Las imágenes obtenidas fueron editadas con el software Adobe Photoshop Versión 8®.

Los resultados de las variables anatómicas cuantitativas determinadas, fueron organizados en una bases de datos y posteriormente se realizó un análisis de varianza (ANAVAR) de acuerdo al diseño propuesto empleando el software estadístico InfoStat versión estudiantil 2014. En el caso de aquellas variables en las que se apreciaron diferencias significativas entre los tratamientos, se efectuó la prueba de medias de Tukey.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

ANATOMÍA RADICAL EN PLANTAS DEL TRATAMIENTO CONTROL

La estructura anatómica de la raíz en sección transversal, resultó similar en ambos genotipos (Figs. 1A, 2A). La epidermis está constituida por una capa de células de forma predominantemente cuadrangular, pero también se apreciaron algunas células en forma de copa; a continuación se observa la exodermis la cual está conformada por una capa de células de menor tamaño, en comparación a las células epidérmicas, las mismas presentan la pared tangencial externa ligeramente engrosada; por debajo de la exodermis se observó una capa de tejido esclerenquimático, con células pequeñas de forma irregular y con paredes ligeramente engrosadas las cuales conforman una

vaina esclerenquimática (Figs. 1C y 2C). La porción central de la corteza está constituida por parénquima aerífero, donde se notan espacios intercelulares grandes o cámaras aeríferas, que se extienden desde la vaina esclerenquimática hasta la endodermis; en algunas porciones de la corteza central hay franjas de células parenquimáticas intactas, de forma globosa y con paredes delgadas, mientras que en otras zonas se aprecian lamelas constituidas por restos de las paredes de las células desintegradas (Figs. 1A, 1C, 2A y 2C). En la parte más interna de la corteza se observó la endodermis, constituida por un estrato de células, muchas de éstas bastante pequeñas y de forma aún no completamente definida (Figs. 1E y 2E). La estela está delimitada externamente por el periciclo, conformado por un estrato de células de paredes delgadas (Figs. 1E y 2E). El tejido vascular se apreció poco diferenciado en ambos genotipos, representado por elementos de protoxilema y metaxilema dispuestos radialmente y alternando con los elementos del floema; en los vasos metaxilemáticos se evidenció un grado incipiente de lignificación en ambos genotipos, de igual forma, en el centro de la estela se observaron de 1 a 3 vasos de metaxilema de mayor diámetro pero de paredes bastante delgadas, de modo que en algunos casos éstos se apreciaron colapsados, a causa de la falta de diferenciación de los mismos (Figs. 1E y 2E). El arreglo histológico descrito para la raíz de los dos genotipos, se corresponde en general con lo reportado por Morita y Nemoto (1995) para *O. sativa*.

Los resultados obtenidos en cuanto a las variables anatómicas cuantitativas determinadas en la raíz se muestran en la Tabla I. Tal como allí se observa, no se encontraron diferencias significativas entre las medias de éstas para las plantas del tratamiento control, exceptuando la densidad de vasos amplios de metaxilema por unidad de área de estela, la cual fue significativamente mayor en 'LO2', en comparación con 'F-2000', sin diferencias en cuanto al diámetro de éstos. Tomando en consideración que las raíces con mayor densidad de vasos poseen una mejor capacidad para el transporte de agua y minerales a distancias largas (Luxova 1989), es de esperarse que el primer genotipo tenga mayor potencial para la conducción de agua hacia la parte aérea, en comparación con el segundo, bajo condiciones de déficit hídrico.

EFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE LA ANATOMÍA RADICAL

La deficiencia hídrica restringida provocó algunos cambios de tipo estructural en las raíces, los cuales fueron similares en los dos genotipos. Se apreció una epidermis discontinua, con células colapsadas, en comparación al tratamiento control; asimismo se observó en este tejido la presencia de numerosos pelos

radicales y células papilosas, lo cual no se evidenció en las plantas del tratamiento testigo (Figs. 1B, 1D, 2B y 2D); estas formas celulares proveen una mayor superficie de contacto con la rizósfera, lo cual podría conferir ventajas en cuanto a la capacidad para la absorción de agua y nutrientes en plantas creciendo en sustratos con bajo potencial hídrico (Robbins y Dinneny 2015). El grosor de la epidermis presentó un incremento significativo bajo la condición de déficit hídrico solo en 'F-2000' (Tabla I), lo cual podría considerarse como indicativo de un aumento en el grado de succulencia de este tejido en dicho genotipo. Asimismo, en muchas zonas de la circunferencia de la raíz se notó que la exodermis sustituyó a la rizodermis (Figs. 1D y 2D), observándose sus células colapsadas y achatadas, principalmente en el genotipo 'LO2'. Por debajo de la exodermis se observó el anillo esclerenquimático, pero éste fue más evidente en el genotipo 'LO2' (Fig. 2D), en el cual se apreciaron células de mayor tamaño y más lignificadas en comparación al tratamiento control, lo que coincide con los resultados obtenidos por algunos autores en arroz (Mostajeran y Rahimi-Eichi 2009, Henry *et al.* 2012). Por el contrario, en 'F-2000' las células del anillo esclerenquimático se apreciaron fuertemente colapsadas, de modo que se hizo difícil distinguirlas en la sección transversal de la raíz (Fig. 1D).

En la corteza central, ambos genotipos presentaron predominantemente grandes cámaras aeríferas, siendo mucho menos frecuente la presencia de células parenquimáticas intactas en esta región, tal como se observó en el tratamiento control. El desarrollo de aerénquima puede jugar un papel importante en el control del flujo de agua desde la raíz hacia la rizósfera, ya que reduce la conductancia hidráulica radial en la raíz, aspecto este de relevancia en condiciones de sequía (Robbins y Dinneny 2015). En arroz, de manera similar a lo encontrado en esta investigación, Singh *et al.* (2013), apreciaron una mayor formación de aerénquima en variedades de arroz sometidas a condiciones de sequía. Yang *et al.* (2012) concluyeron que la formación de aerénquima en la corteza de la raíz en plantas de arroz que crecen en ambientes con déficit hídrico, también disminuye el transporte radial hacia el xilema, lo cual afecta la absorción de agua y nutrientes disueltos en ella. En los dos genotipos el déficit hídrico provocó una disminución significativa en el espesor de la corteza. Un comportamiento similar fue observado por Zhu *et al.* (2010) y por Singh *et al.* (2013) en maíz y arroz, respectivamente; estos autores consideran que esta estrategia pudiera estar dirigida a reducir el costo metabólico implicado en el mantenimiento de tejidos vivos en esta región de la raíz.

En los dos genotipos, el déficit hídrico provocó mayor precocidad en la maduración de la endodermis, tejido en el que se observó claramente suberización y lignificación en la pared tangencial interna de sus células (Figs. 1F y 2F), lo cual no se evidenció en el tratamiento control. Estos resultados coinciden con los obtenidos por otros autores en arroz bajo condiciones de déficit hídrico (Mostajeran y Rahimi-Eichi 2009, Henry *et al.* 2012). Se ha sugerido que un mayor grado de diferenciación celular en los tejidos de la corteza y la estela, podría jugar un papel preventivo contra la desecación (Robbins y Dinney 2015).

El diámetro de la estela registró un aumento altamente significativo en 'F-2000', con respecto a las plantas control, mientras que en el genotipo 'LO2' no se detectaron diferencias significativas entre los dos tratamientos, mientras que la relación espesor de la corteza/diámetro de la estela se redujo significativamente en ambos genotipos; también se observó una disminución del diámetro total de la raíz, pero sin diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos (Tabla I). Estos resultados son similares a los obtenidos por Henry *et al.* (2012) y Kadam *et al.* (2015), quienes encontraron que el déficit hídrico causó una disminución en el diámetro de la sección transversal de la raíz, mientras que el diámetro de la estela aumentó. Uga *et al.* (2009) consideran que los cultivares de arroz que presentan una estela más amplia y mayor área ocupada por el xilema, serían materiales genéticos promisorios para el mejoramiento de arroz ante condiciones de suplencia hídrica restringida.

En los dos genotipos se pudo apreciar la formación de raíces laterales lo cual no se observó en el tratamiento control; esta respuesta parece ser común en plantas sometidas a condiciones de sequía, como mecanismo para aumentar la capacidad para absorber agua y mantener el crecimiento bajo condiciones de déficit hídrico (Robbins y Dinney 2015). Asimismo, se distinguió claramente el periciclo uniestratificado, pero discontinuo, ya que éste está interrumpido por los elementos del protoxilema (Figs. 1F y 2F). Igualmente, ambos genotipos presentaron un grado de diferenciación notablemente mayor en el tejido xilemático, siendo evidente la presencia de vasos amplios del metaxilema de paredes más gruesas y lignificadas, tanto en la periferia como en la parte central de la estela, en comparación al tratamiento testigo (Figs. 1F y 2F). Mostajeran y Rahimi-Eichi (2009), señalan que en las raíces expuestas a un ambiente con baja disponibilidad de agua, se acelera la velocidad de diferenciación del tejido xilemático y aumenta el grosor de la pared celular de los elementos básicos de conducción de ese tejido, lo cual coincide con lo evidenciado en el presente estudio.

Con respecto a la densidad de los vasos amplios de metaxilema ubicados en la región periférica de la estela, en 'LO2' no se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos, mientras que en 'F-2000', esta variable se incrementó significativamente con el tratamiento de déficit hídrico (Tabla I). Estos resultados coinciden con los hallazgos de Abd Allah *et al.* (2010) y difieren de lo obtenido por Henry *et al.* (2012) en arroz, ya que estos últimos autores observaron una disminución en la densidad de vasos a medida que aumentaba la severidad de la sequía. Tomando en consideración que las raíces con mayor densidad de vasos tienen mejor capacidad para el transporte de agua y minerales (Luxova 1989), se puede inferir que 'F-2000' mostró mejor comportamiento que 'LO2', bajo la condición de sequía, tomando en cuenta esta variable. Con respecto al diámetro de los vasos, el déficit hídrico ocasionó un incremento significativo en el mismo en ambos genotipos (Tabla I). Resultados similares fueron observados en arroz por Singh *et al.* (2013), quienes señalan que la presencia de vasos más amplios es una ventaja desde el punto de vista de la conducción del agua hacia el vástago, ya que se sabe que la conductividad hidráulica es directamente proporcional al radio de éstos. Sin embargo, el aumento en el diámetro de los vasos amplios del metaxilema también incrementa su vulnerabilidad a la cavitación (Luxova 1989). En el caso específico del arroz, se ha reportado que las raíces son altamente susceptibles a éste fenómeno (Stiller *et al.* 2003, Ahmadi *et al.* 2014).

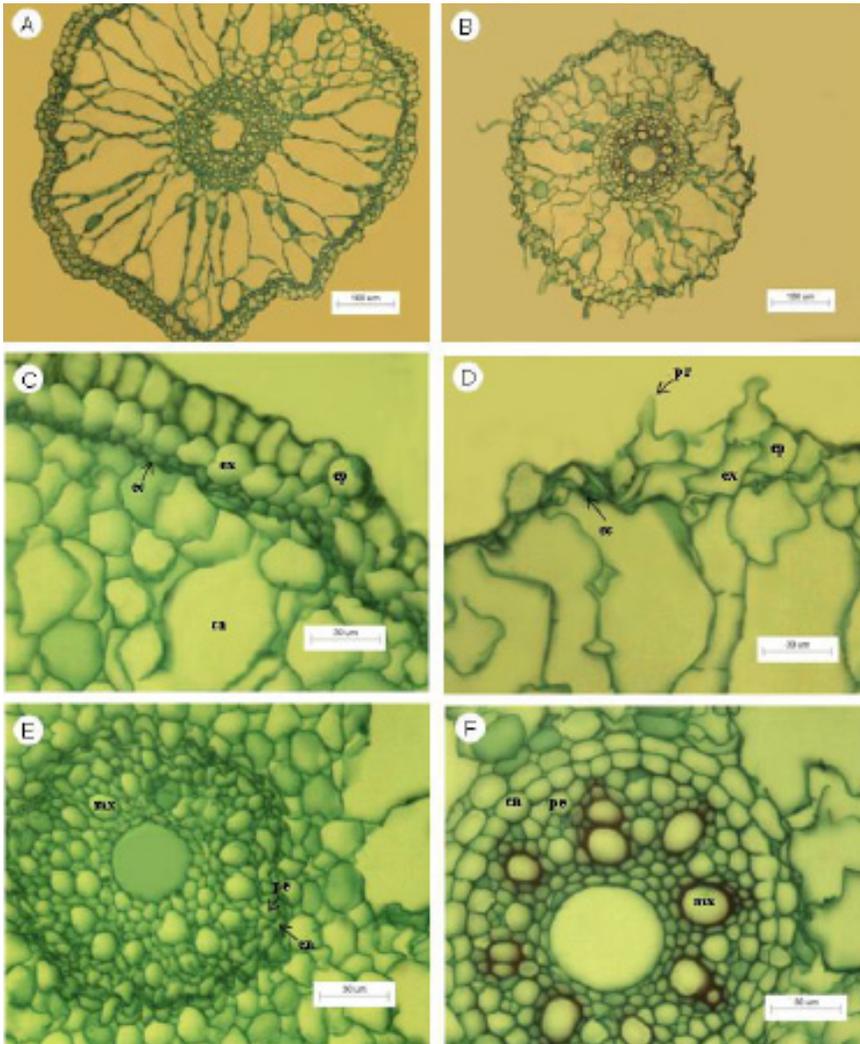


Fig. 1. Sección transversal de la raíz en plantas de arroz 'FONAIAP-2000' sometidas a dos condiciones de suplencia hídrica. A y B. Vista general en el tratamiento control y en el de déficit hídrico. C y D. Detalle de la epidermis y parte de la corteza en el tratamiento control y en el de déficit hídrico. E y F. Detalle del cilindro vascular en el tratamiento control y en el de déficit hídrico. ep: epidermis; ex: exodermis; ec: capa de esclerenquima; pr: pelo radical; ca: cámara aerífera; en: endodermis; pe: periciclo; mx: metaxilema.

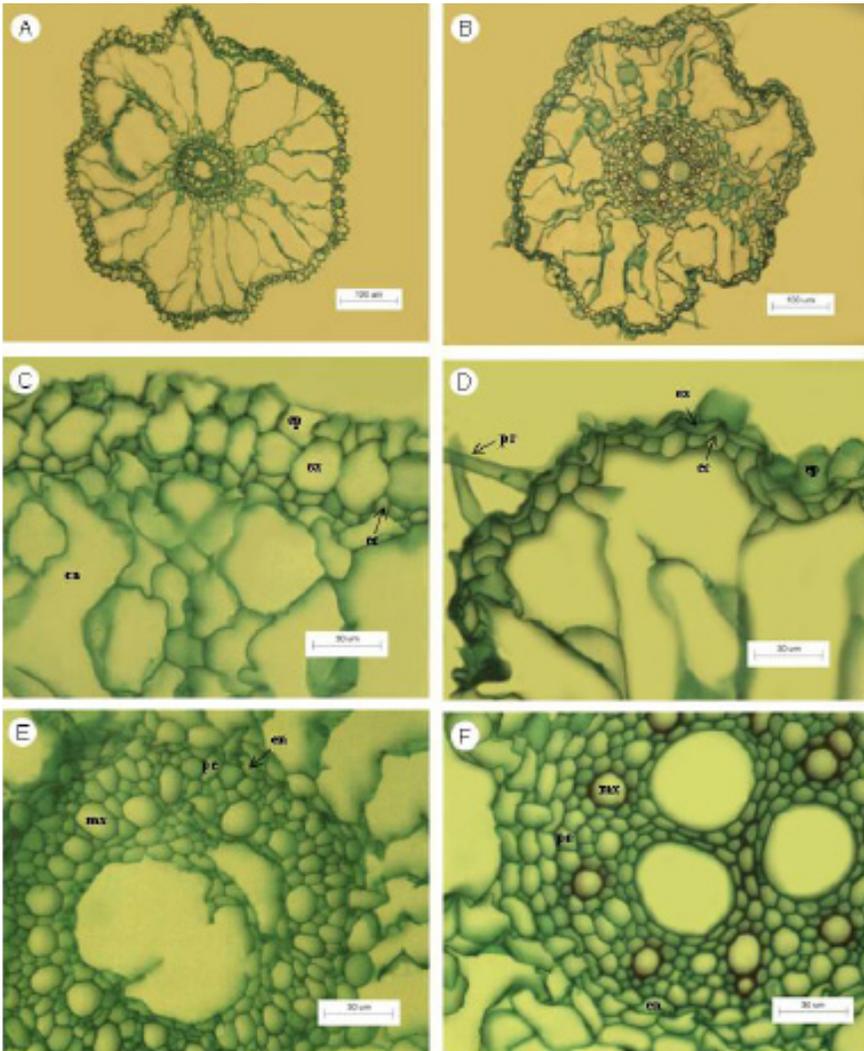


Fig. 2. Sección transversal de la raíz en plantas de arroz ‘Línea de Observación 2’ sometidas a dos condiciones de suplencia hídrica. A y B. Vista general en el tratamiento control y en el de déficit hídrico. C y D. Detalle de la epidermis y parte de la corteza en el tratamiento control y en el de déficit hídrico. E y F. Detalle del cilindro vascular en el tratamiento control y en el de déficit hídrico. ep: epidermis; ex: exodermis; ec: capa de esclerénquima; pr: pelo radical; ca: cámara aerífera; en: endodermis; pe: periciclo; mx: metaxilema.

Tabla I. Valores promedio para las variables anatómicas cuantitativas medidas en la raíz en dos genotipos de arroz sometidos a déficit hídrico.

Genotipo	Tratamiento	Grosor epidermis (μm)	Espesor corteza (μm)	Diámetro estela (μm)	Diámetro total (μm)	Relación corteza/estela	Número vasos/ mm^2 estela	Diámetro de vasos (μm)
'F-2000'	Control	15,30 b	258,13 a	113,92 b	387,35 a	2,27 a	96,41 c	11,77 b
	Déficit	18,05 a	220,83 b	129,91 a	362,57 a	1,70 b	106,67 b	16,31 a
'LO2'	Control	17,05 ab	250,67 a	118,08 ab	380,12 a	2,16 a	123,87 a	12,30 b
	Déficit	17,45 ab	218,71 b	126,05 ab	350,95 a	1,79 b	121,29 a	16,87 a

Letras distintas dentro de cada columna indican diferencias altamente significativas ($p < 0,01$), de acuerdo a la prueba de medias de Tukey.

ANATOMÍA DE LA LÁMINA FOLIAR EN PLANTAS DEL TRATAMIENTO CONTROL

La anatomía observada en la lámina foliar fue muy similar en los dos genotipos, con relación a los tejidos presentes y su disposición; la misma se corresponde con el arreglo histológico descrito por Diamont *et al.* (2005) para *Oryza sativa*. En la sección transversal de la lámina se pudo apreciar que ambas epidermis están conformadas por un estrato de células epidérmicas típicas, de forma globosa y/o cuadrangular; en la cara adaxial, se observaron células buliformes en la zona intervenal, las cuales se disponen en forma de abanico y están organizadas en grupos de tres a cuatro, siendo las células centrales las más grandes; las mismas son de paredes delgadas y penetran hacia el mesofilo (Figs. 3A y 4A). ‘LO2’ presentó cutícula más pared más gruesa en la cara adaxial, en comparación con ‘F-2000’, mientras que en la epidermis abaxial ocurrió lo contrario (Tabla II). Es de hacer notar que las cutículas más gruesas brindan una mayor protección contra el incremento excesivo de la temperatura en la hoja, contribuyendo así a disminuir la transpiración, sobre todo cuando los estomas se encuentran cerrados (Ristic y Jenks 2002, Colombo *et al.* 2007, Batista *et al.* 2010). En vista frontal, en ambas epidermis se visualizaron células epidérmicas típicas, las cuales son alargadas, con paredes sinuosas y están dispuestas en forma paralela a la nervadura central de la hoja. Además, en ambas superficies foliares se observó la presencia de cuatro tipos de tricomas: micropelos, macropelos, aguijones y papilas (Figs. 3C, 3E, 4C y 4E). En la epidermis adaxial de ‘F-2000’ se evidenció mayor densidad de micropelos en comparación a ‘LO2’, mientras que en la epidermis abaxial las diferencias entre los genotipos no fueron significativas bajo la condición control (Tabla III). La morfología de los micropelos es similar en los dos genotipos, éstos son bicelulares y se caracterizan por presentar una célula distal caediza, más larga que la basal y de pared delgada (Fig. 3C). En lo que respecta a los aguijones, los mismos son unicelulares, de pared gruesa, lignificada y ápice corto y puntiagudo (Fig. 3C); en ambos genotipos, la mayor densidad de aguijones se evidenció en la epidermis adaxial, sin diferencias significativas entre ellos, mientras que en la epidermis abaxial la densidad de aguijones fue significativamente mayor en ‘LO2’ (Tabla III). En la epidermis abaxial se detectaron papilas de tres tamaños (Figs. 3E y 4E): grandes (aprox. 15 μm de diámetro), medianas (aprox. 10 μm de diámetro) y pequeñas (aprox. 5 μm de diámetro), en tanto que en la epidermis adaxial solo se detectaron papilas pequeñas (Figs. 3C y 4C); la densidad de papilas grandes resultó similar en los dos genotipos estudiados, mientras que la presencia de macropelos

en ambas epidermis fue escasa. Fue evidente el carácter anfiestomático de la hoja, siendo la densidad estomática mayor en la epidermis abaxial (Tabla III). Los estomas se encuentran ubicados en la región intercostal de la lámina, siempre adyacentes a las nervaduras, éstos son de tipo paracítico, con células acompañantes en forma de domo.

El arreglo de los tejidos en el mesofilo fue de tipo isofacial, estando esta zona conformada fundamentalmente por parénquima clorofiliano bastante denso, con presencia de células fusoides o translúcidas (Figs. 3A, 4A). El espesor del mesofilo resultó mayor en 'F-2000', en comparación con 'LO2'; esta característica podría estar vinculada con la tolerancia a la sequía que se ha demostrado para el primer genotipo (Ghneim *et al.* 2006, García 2008, Torrealba 2010); un resultado similar fue encontrado por Price *et al.* (2002) al evaluar los caracteres foliares asociados con la tolerancia a déficit hídrico en arroz. El sistema vascular de la lámina foliar está constituido por haces colaterales cerrados de primer y segundo orden, rodeados por una vaina parenquimática, los mismos son transcurrentes, con extensiones de parénquima y/o esclerénquima (fibras) hacia la epidermis adaxial y de esclerénquima hacia la epidermis abaxial (Figs. 3C y 3D). La relación entre los haces de primer y segundo orden observada fue de 1:5 en 'F-2000' y de 1:6 en 'LO2'.

EFFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE LA ANATOMÍA DE LA LÁMINA FOLIAR

A nivel estructural no se observaron diferencias en el arreglo de los tejidos de la lámina foliar bajo la condición de estrés por déficit hídrico, respecto a las plantas del tratamiento control. No obstante, desde el punto de vista de las variables cuantitativas, si se detectaron algunos cambios anatómicos. Se evidenció un incremento altamente significativo en el grosor de la epidermis adaxial en ambos genotipos, bajo la condición de déficit hídrico (Tabla II); este comportamiento podría interpretarse como un aumento en la succulencia de este tejido. También se observó una disminución en el grosor de la cutícula más pared abaxial en 'F-2000' (Tabla II). En cuanto a la primera característica, se han observado diferentes respuestas ante el déficit hídrico en otros cultivos; al respecto, Ristic y Cass (1991) y Batista *et al.* (2010), similarmente a lo observado en este estudio, apreciaron un incremento del espesor de la epidermis adaxial en maíz y café respectivamente, bajo condiciones de déficit hídrico, mientras que Vieira (2004), observó en *Hedyosmum brasiliense* Miq. una disminución en el tamaño de las células epidérmicas, bajo esta condición.

En cuanto a los estomas, en la epidermis adaxial el déficit hídrico provocó una disminución significativa en su densidad, en ambos genotipos, siendo ésta de mayor magnitud en 'F-2000', mientras que el tamaño de éstos se redujo en dicho genotipo y no varió en 'LO2'; en la epidermis abaxial, 'F-2000' no mostró cambios para esas dos variables, pero en 'LO2' ocurrió un aumento significativo en la densidad de estomas y una reducción en la longitud de éstos (Tabla III). El aumento en la densidad de estomas acompañado de una reducción en el tamaño de los mismos, podría compensar la pérdida de área foliar que comúnmente ocurre en plantas que crecen bajo condiciones de sequía (Xu y Zhou 2008, Batista *et al.* 2010), ya que una mayor densidad de estomas de menor tamaño, se ha relacionado con una mejor eficiencia en la captación de CO₂ para la fotosíntesis y una reducción en la transpiración foliar (Xu y Zhou 2008). Las diferencias observadas en cuanto al efecto del déficit hídrico en estas variables en la epidermis adaxial y la abaxial de 'LO2', pudieran deberse a una estrategia para reducir la transpiración, mientras que en 'F-2000', considerado como un genotipo tolerante a la sequía (Ghneim *et al.* 2006, García 2008, Torrealba 2010), estas características se afectaron menos, lo que posiblemente esté vinculado a la presencia de otros mecanismos para enfrentar el déficit hídrico en este último genotipo.

En lo que respecta a la densidad de micropelos, bajo la condición de déficit hídrico se evidenció un aumento significativo en ambas epidermis de 'LO2', mientras que en 'F-2000' no se apreciaron cambios significativos en esta variable. Por el contrario, la densidad de aguijones disminuyó en las dos epidermis de 'LO2' y solo en la epidermis abaxial en 'F-2000' (Tabla III). Estos resultados coinciden con lo obtenido por Silva y Acevedo (1984) en *Atriplex repanda* Phil. La pubescencia disminuye la absorción de luz y permite una mejor disipación de la energía radiante, de esta manera la plantas pueden regular mejor la temperatura foliar y reducir la pérdida de agua por transpiración (Colombo *et al.* 2007). El aumento en la densidad de micropelos en ambas epidermis que se evidenció en 'LO2', pudiera ser favorable para este genotipo ya que esa característica se ha vinculado con la disminución en la transpiración foliar (Silva y Acevedo 1984); en 'F-2000' esta variable no se afectó, lo cual posiblemente esté relacionado con la presencia de otros caracteres, de tipo estructural o fisiológico, relacionados con tolerancia al déficit hídrico a este genotipo. Por otra parte, la densidad de aguijones no parece estar asociada con la respuesta de los genotipos estudiados ante la sequía.

En ambos genotipos ocurrió una disminución significativa en la distancia intervenal bajo la condición de déficit hídrico (Tabla II), siendo la magnitud de la misma ligeramente mayor en 'F-2000' (18,9%), con respecto a 'LO2' (13,8%). Estos resultados coinciden con lo obtenido en arroz por Garzón *et al.* (2013); de igual manera, Carmo *et al.* (2009) encontraron una respuesta similar en *Zoysia japonica* Steud., un pasto con características de tolerancia a la sequía. El acortamiento de la distancia entre los haces vasculares, indica una mejor vascularización de este órgano, lo cual podría representar un aumento en la capacidad de transporte de agua a los tejidos foliares.

Tabla II. Valores promedio para las variables anatómicas cuantitativas medidas en la sección transversal de la lámina foliar en dos genotipos de arroz sometidos a déficit hídrico.

Genotipo	Tratamiento	Grosor cutícula + pared (µm)		Grosor de la epidermis (µm)		Espesor del mesófilo (µm)	Espesor de la lámina (µm)	Distancia intervenal (µm)
		Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial			
'F-2000'	Control	2,37 b	3,07 a	8,67 b	8,77 a	71,00 a	93,43 a	156,92 a
	Déficit	2,10 b	2,38 b	10,52 a	9,05 a	68,83 ab	91,69 a	127,33 b
'LO2'	Control	3,13 a	2,43 b	8,87 b	8,67 a	66,97 b	89,94 a	153,08 a
	Déficit	3,06 a	2,42 b	10,35 a	8,72 a	65,52 b	89,8 a	132,02 b

Letras distintas dentro de cada columna indican diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$), de acuerdo a la prueba de medias de Tukey.

Tabla III. Valores promedio para las variables anatómicas medidas en vista frontal de las epidermis en dos genotipos de arroz sometidos a déficit hídrico.

Genotipo	Tratamiento	Densidad micropelos (N°/mm ²)		Densidad agujeros (N°/mm ²)		Densidad macropelos (N°/mm ²)		Densidad papilas (N°/mm ²)		Densidad estomática (N°/mm ²)		Longitud estomas (µm)	
		Ep. Adax.	Ep. Abax.	Ep. Adax.	Ep. Abax.	Ep. Adaxial	Ep. Abaxial	Ep. Abaxial	Ep. Abaxial	Ep. Abaxial	Ep. Abaxial	Ep. Adaxial	Ep. Abaxial
'F-2000'	Control	55,80 a	63,14 ab	73,98 a	17,40 b	1,88 a	121,98 a	283,16 ab	398,85 b	24,13 a	22,57 b		
	Déficit	68,36 a	83,55 a	70,90 a	8,67 c	1,10 a	130,74 a	231,13 c	393,31 b	22,76 b	22,21 b		
'LO2'	Control	32,28 b	58,26 b	80,06 a	32,70 a	1,56 a	126,17 a	298,04 a	362,59 c	24,23 a	24,70 a		
	Déficit	60,24 a	83,16 a	61,05 b	10,14 c	1,63 a	123,32 a	265,50 b	443,79 a	24,52 a	22,61 b		

Letras distintas dentro de cada columna indican diferencias altamente significativas ($p < 0,01$), de acuerdo a la prueba de medias de Tukey.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio, confirmaron la presencia de plasticidad en caracteres anatómicos, tanto de la raíz como de la lámina foliar, de los genotipos evaluados en respuesta a la sequía. En el primer órgano, los cambios más notables fueron: aparición de pelos radicales y células papilosas en la rizodermis, así como de raíces laterales; mayor desarrollo de aerénquima; maduración precoz de la endodermis y de los elementos de conducción del xilema, así como un mayor grado de desarrollo de este último tejido. En cuanto a la hoja, aumentó la densidad de micropelos en ambas epidermis y la densidad de estomas en la epidermis abaxial de 'LO2', lo cual parece estar asociado con un mecanismo para reducir la transpiración, mientras que el acortamiento en la distancia intervenal que ocurrió en los dos genotipos podría mejorar el suministro de agua a este órgano. Con base en este estudio, se concluye que desde el punto de vista anatómico, la mayor tolerancia de 'F2000' respecto a 'LO2', parece estar asociada con una más alta densidad de vasos xilemáticos en la raíz y mayor diámetro de la estela, mientras que a nivel de la lámina foliar, no se evidenciaron características anatómicas que puedan relacionarse con la mejor tolerancia al déficit hídrico del primer genotipo.

AGRADECIMIENTO

Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela, por el financiamiento otorgado para esta investigación a través del Proyecto No. PG-01-8133-2011. Asimismo a la Investigadora Gelis Torrealba, del INIA-Guárico, por sus importantes sugerencias en cuanto a la selección del material genético a evaluar y el manejo agronómico del mismo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abd Allah, A., S. Badawy, B. Zayed and A. El Gohary. 2010. The Role of root system traits in the drought tolerance of rice (*Oryza sativa* L.). World Acad. Sci. Eng. Technol. 68: 1378-1382.
- Ahmadi, N., A. Audebert, M. Bennett, A. Bishop, A. Costa de Oliveira, B. Courtois, A. Diedhiou, A. Dievart, P. Gantet, A. Ghesquiere, E. Guiderdoni, A. Henry, Y. Inukai, L. Kochian, L. Laplaze, M. Lucas, D. Luu, B. Manneh, X. Mo, R. Muthurajan, C. Perin, A. Price, S. Robin, H. Sentenac, B. Sineh, Y. Uga, A. Alienor, A. Very, M. Wissuwa, P. Wu

- and J. Xu. 2014. Review: The roots of future rice harvests. *Rice* 7, art. 29 [9 p.]. [On line]. <http://www.thericejournal.com/content/pdf/s12284-014-0029-y.pdf>. DOI: 10.1186/s12284-014-0029-y.
- Alfonso, R. 2006. Mejoramiento para la resistencia a la sequía en el cultivo de arroz. 1^{er} curso de capacitación en mejoramiento en arroz [Documento en línea]. <http://www.fao/untad/arroz/html>
- Batista, L., R. Guimaraes, F. Pereira, G. Rodrigues e E. de Castro. 2010. Anatomía foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. *Rev. Ciênc. Agron.* 41: 475-481.
- Carmo, A., A. Francisco, S. Powers, A. Keys, L. Ascensao, M. Parry and M. Abarca. 2009. Grasses of different C-4 subtypes reveal leaf traits related to drought tolerance in their natural habitats: changes in structure, water potential, and amino acid content. *Am. J. Bot.* 96: 1222-1235.
- Colombo, R., O. Marín, O. Irazábal y W. Tezara. 2007. Relaciones hídricas, fotosíntesis y anatomía foliar de dos especies del género *Calotropis*. *Interciencia* 32: 791-796.
- Degiovanni, V., C. Martínez y F. Motta. 2010. Producción eco-eficiente del arroz en América Latina. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Colombia. 513 p.
- Diamont, D., N. Mariño y J. Askue. 2005. Diferencias anatómicas en hojas de dos especies del género *Oryza* (*Oryza rufipogon* Griff. y *Oryza sativa* L. cv. FONAIAP1) en tres fases del ciclo ontogenético. *Agron. Trop.* 55: 569-585.
- García, F. 2008. Caracterización morfoanatómica de genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.) en condiciones de estrés hídrico. Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 89 p.
- García, A., M. Dorado, I. Pérez, R. Cun, T. López y E. Montilla. 2009. Acumulación de biomasa seca en diferentes órganos de la planta de arroz en condiciones de déficit hídrico. *Agron. Trop.* 59: 15-24.
- García, D., C. Petzall y M. Castrillo. 2004. Respuestas al déficit hídrico en las variedades de tomate Río Grande y Pera Quibor. *Agron. Trop.* 54: 411-431.

- Garzón, P., M. García, G. García, G. Torrealba y G. Martínez. 2013. Efecto del estrés hídrico sobre la anatomía caulinar y foliar en dos genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.). Memorias del XX Congreso Venezolano de Botánica, Universidad Nacional Experimental del Táchira, San Cristóbal, Venezuela.
- Gneim, T., A. Rosales, M. Aguilar, A. Pieters, I. Pérez y G. Torrealba. 2006. Identificación de cultivares de arroz con alta capacidad de ajuste osmótico para el mejoramiento genético de la tolerancia a la sequía. *Agron. Trop.* 56: 677-687.
- Henry, A. 2012. IRRI's drought stress research in rice with emphasis on roots: accomplishments over the last 50 years. *Pl. Root* 7: 92-106.
- Henry, A., A. Cal, T. Batoto, R. Torres and R. Serraj. 2012. Root attributes affecting water uptake of rice (*Oryza sativa*) under drought. *J. Exp. Bot.* 63: 695-709.
- Hu, H. and L. Xiong. 2014. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Ann. Rev. Plant Biol.* 65: 715-741.
- Johansen, D. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill. New York, USA. 523 p.
- Joshi, M. 2015. *Text book of field crops*. PHI Learning. New Delhi, India. 753 p.
- Kadam, N., X. Yin, P. Bindraban, P. Struik and K. Jagadish. 2015. Does morphological and anatomical plasticity during the vegetative stage make what more tolerant of water deficit stress than rice?. *Pl. Physiol.* 167: 1389-1401.
- López, I., N. Alfonzo, N. Gómez, M. Navas y P. Yánez. 2008. *Manual de alternativas de recomendaciones de fertilizantes para cultivos prioritarios en Venezuela*. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Maracay, Venezuela. 400 p.
- Luxova, M. 1989. The vascular system in the roots of barley and its hydraulic aspect. *In*: Loughman, B., O. Gasparikova and J. Kolek (Eds.). *Structural and functional aspects of transport in roots*. 15-20. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. The Netherlands. 292 p.
- Medrano, H., J. Bota, J. Cifre, J. Flexas, M. Ribas y J. Gulías. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas* 43: 63-84.

- Moreno, L. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agron. Colomb.* 27: 179-191.
- Mostajeran, A. and V. Rahimi-Eichi. 2009. Effects of drought stress on growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars and accumulation of proline and soluble sugars in sheath and blades of their different ages leaves. *J. Agric. & Environ. Sci.* 5: 264-272.
- Morita, S. and K. Nemoto. 1995. Morphology and anatomy of rice roots with special reference to coordination in organ and histogenesis. *In*: Baluska, F., M. Ciamporová, O. Gasparíková and P. Barlow (Eds.). *Structure and functions of roots.* 75-86. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 354 p.
- Price, A., J. Cairins, P. Horton, H. Jones and H. Griffiths. 2002. Linking drought-resistance mechanism to drought avoidance in upland rice using a QTL approach: progress and new opportunities to integrate stomatal and mesophyll responses. *J. Exp. Bot.* 53: 989-1004.
- Ramírez, E., R. Alfonso, I. Franco y S. Rodríguez. 2002. Fenología de la planta de arroz bajo condiciones de estrés hídrico en diferentes fenofases y durante todo el ciclo. *Revista Cubana del Arroz* 4: 64-70.
- Ristic, Z. and D. Cass. 1991. Leaf anatomy of *Zea mays* L. in response to water shortage and high temperature: a comparison of drought-resistant and drought-sensitive lines. *Bot. Gaz.* 152: 173-185.
- Ristic, Z. and M. Jenks. 2002. Leaf cuticle and water loss in maize lines differing in dehydration avoidance. *J. Plant Physiol.* 159: 645-651.
- Robbins, N. and J. Dinneny. 2015. The divining root: moisture-driven responses of roots at the micro-and macro-scale. *J. Exp. Bot.* 66: 2145-2154.
- Roth, I. 1964. *Microtecnia vegetal.* Ediciones de la Biblioteca Central, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 88 p.
- Silva, H., J. Martínez, C. Baginsky y M. Pinto. 1999. Efecto del déficit hídrico en la anatomía foliar de seis cultivares de poroto (*Phaseolus vulgaris*). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72: 219-235.
- Silva, H. y E. Acevedo. 1984. Adaptaciones anatomomorfológicas foliares al déficit hídrico en *Atriplex repanda* Phil. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 57: 69-78.

- Singh, A., M. Shamim and K. Singh. 2013. Genotypic variation in root anatomy, starch accumulation, and protein induction in upland rice (*Oryza sativa*) varieties under water stress. Agricultural Research NAAS (National Academy of Agricultural Sciences) [On line]. <http://springer.libdl.ir/article/10.1007/s40003-012-0043-5/fulltext.html>
- Stiller, V., H. Lafitte and J. Sperry. 2003. Hydraulic properties of rice and the response of gas exchange to water stress. *Pl. Physiol.* 132:1698-1706.
- Torrealba, G. 2010. Identificación de marcadores moleculares asociados a tolerancia al estrés hídrico en arroz (*Oryza sativa* L.). Tesis Doctoral. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 199 p.
- Vieira, A. 2004. Efeitos do estresse hídrico em plantas jovens de *Hedyosmum brasiliense* Mart. (Chloranthaceae). Tesis de Maestria. Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina. Brasil. 59 p.
- Uga, Y., K. Ebana, J. Abe, S. Morita, K. Okuno and M. Yano. 2009. Variation in root morphology and anatomy among accessions of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) with different genetic backgrounds. *Breeding Sci.* 59: 87-93.
- Xu, Z. and G. Zhou. 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *J. Exp. Bot.* 59: 3317-3325.
- Yambao, E., K. Ingram and J. Real. 1992. Root xylem influence on the water relations and drought resistance of rice. *J. Exp. Bot.* 43: 925-932.
- Yang, X., Y. Li, B. Ren, L. Ding, C. Gao, Q. Shen and S. Guo. 2012. Drought induced root aerenchyma formation and restricts water uptake in rice seedlings supplied with nitrate. *Pl. Cell Physiol.* 53: 495-504.
- Zhu, J., K. Brown and J. Lynch. 2010. Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Pl. Cell Environ.* 33: 740-749.