



PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATOLICA DE CHILE
FACULTAD DE AGRONOMIA E INGENIERIA FORESTAL
DIRECCION DE INVESTIGACION Y POSTGRADO
MAGISTER EN FISIOLÓGIA Y PRODUCCIÓN VEGETAL

CARACTERIZACIÓN DE LA CONDUCTANCIA Y DENSIDAD ESTOMÁTICA
EN CUBRESUELOS NATIVOS E INTRODUCIDOS, PARA EVALUAR SU
POTENCIAL USO EN TECHOS VERDES

Tesis presentada como requisito para optar al grado de

Magister en Fisiología y Producción Vegetal

por:

Ana María Maturana Barrientos

Comité de Tesis

Profesor Guía: Ursula Steinfort, Ph. D.

Profesor Informante: Francisco Albornoz, Ph. D.

Profesor colaborador: Sergio Vera, Ph. D.

Mayo 2019
Santiago-Chile

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado gracias a los aportes del proyecto FONDECYT N° 1181610. Mis sinceros agradecimientos a todos quienes ayudaron en la realización de este proyecto de título: A mi profesora guía Dr. Ursula Steinfort por su constante apoyo y dedicación en mi formación profesional, quien no sólo me dio la oportunidad de desarrollar mi pasión por la investigación y se convirtió en mi mentora, sino que también en una muy preciada amiga. A los profesores Dr. Francisco Albornoz y Dr. Sergio Vera por el apoyo entregado a lo largo de todo este proceso, prestándome los recursos necesarios para obtener los resultados de este estudio. A los profesores MSc. Miguel Gómez y MSc. Ana María Mujica por su buena disposición a enseñarme y resolver mis dudas cuando lo solicité.

A la Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal y al Departamento de Ciencias Vegetales, que fueron mi segunda casa durante estos años de estudio.

También quiero agradecer con mucho cariño a mis compañeros de laboratorio, Alejandra, Gonzalo y Manuel, con quienes construí una linda amistad y me brindaron su apoyo hasta el último momento. A mis amigos por sus palabras de ánimo, largos días y noches de estudio y el cariño entregado durante todo este tiempo.

Por último, quiero agradecer a mi familia por siempre estar ahí, por brindarme su amor y contención constante. En especial a mis padres Alejandro y Ana María quienes siempre han creído en mí y me han alentado a perseguir mis sueños, sin importar que tan grandes puedan ser.

A quienes más admiro en la vida, mis padres

Índice

	Página
Abstract	5
Introducción	6
Materiales y métodos	8
<i>Material vegetal y condiciones experimentales</i>	8
<i>Radiación y contenido volumétrico de humedad</i>	9
<i>Conductancia estomática (g_s) y temperatura</i>	10
<i>Densidad estomática y longitud de apertura del poro estomático</i>	10
<i>Análisis de datos</i>	11
Resultados	11
<i>Conductancia estomática (g_s) y variables ambientales</i>	11
<i>Conductancia estomática (g_s) durante el día</i>	14
<i>Densidad y conductancia estomática</i>	17
Discusión	19
<i>Conductancia estomática (g_s) y variables ambientales</i>	19
<i>Conductancia (g_s) y densidad estomática en las especies</i>	21
<i>Conductancia estomática (g_s) durante el día</i>	23
<i>Sobrevivencia de las especies y recomendaciones para el potencial uso en techos verdes</i>	26
Conclusiones	27
Resumen	29
Referencias	30
Anexos	34

Índice de cuadros

	Página
Cuadro 1. Nombre científico, nombre común, exposición a la luz y procedencia nativa (N) o introducida (I) de las 10 especies de cubresuelos seleccionadas	9
Cuadro 2. Conductancia estomática promedio (g_s : mmol m ⁻² s ⁻¹) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos, en el ensayo con o sin riego durante los meses de octubre y diciembre	13
Cuadro 3. Conductancia estomática promedio (g_s : mmol m ⁻² s ⁻¹) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos, a las 8, 12, 16 y 20 horas, en el ensayo con o sin riego durante los meses de octubre y diciembre	14
Cuadro 4. Densidad estomática (estomas mm ⁻²) de la cara adaxial y abaxial, y longitud promedio del poro estomático (μm), para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo con riego	18
Cuadro 5. Conductancia estomática (g_s : mmol m ⁻² s ⁻¹) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo con riego, durante octubre y diciembre	18

Índice de figuras

	Página
Fig. 1. Conductancia estomática promedio (g_s promedio: $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, radiación PAR promedio del día (PAR promedio: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura promedio del aire ($^{\circ}\text{C}$) y contenido volumétrico de humedad (VWC promedio: %) en el ensayo con o sin riego durante los meses de octubre y diciembre	12
Fig. 2. Conductancia estomática promedio (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo con riego a las 8, 12, 16 y 20 horas, durante octubre	15
Fig. 3. Conductancia estomática promedio (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo sin riego a las 8, 12, 16 y 20 horas, durante octubre	16
Fig. 4. Conductancia estomática promedio (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo con riego a las 8, 12, 16 y 20 horas, durante diciembre	16
Fig. 5. Conductancia estomática promedio (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo sin riego a las 8, 12, 16 y 20 horas, durante diciembre	17
Fig. 6. Regresiones no lineales de conductancia estomática (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), densidad estomática (estomas mm^{-2}) y longitud promedio del poro estomático (μm)	19

Índice de anexos

	Página
Anexo 1. Esquema de los componentes de un techo verde	34
Anexo 2. Montaje y diseño experimental para ambos experimentos. A) Ensayo con riego y B) Ensayo sin riego. Ambos ensayos con diseño completamente al azar (DCA)	34
Anexo 3. Calendario de fechas de medición para el ensayo con o sin riego, durante octubre y diciembre	35
Anexo 4. Promedio de la temperatura mínima (°C) y máxima (°C) en los días de medición, durante octubre y diciembre	35
Anexo 5. Radiación PAR en los cuatro horarios de medición (8, 12, 16 y 20 horas), en los días de medición durante octubre y diciembre	35
Anexo 6. Modelos de regresión no lineal	36

Caracterización de la conductancia y densidad estomática en cubresuelos nativos e introducidos, para evaluar su potencial uso en techos verdes

Ana María Maturana Barrientos

Pontificia Universidad Católica de Chile

Abstract

Ana María Maturana Barrientos. Caracterización de la conductancia y densidad estomática en cubresuelos nativos e introducidos, para evaluar su potencial uso en techos verdes. Tesis, *Magister* en Fisiología y Producción Vegetal, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 37 pp. There's lack of information on the physiological characteristics that affect the cooling potential of the species used in green roofs. Therefore, the objective of this study is characterize stomatal conductance (g_s) and density in ten groundcover species, five native and five introduced, under two irrigation conditions, to evaluate their possible use in green roofs with emphasis on the cooling potential. g_s at four hours of the day, volumetric moisture content (VWC) and environmental conditions (t° and PAR) were measured in treatments with and without irrigation, during october and december. Stomatal density and stomatal pore length were determined by Wayer and Johansen's (1985) method. g_s was higher in the treatment with irrigation, and wasn't affected by the VWC, but affected by environmental conditions. g_s was higher in native species, particularly in *P. reptans* and *G. berterii*, which presented the highest values in average and along the day. *S. spurium* red, green and hybrid showed variations in g_s between the trials, which could be associated with an facultative CAM metabolism. On the other hand, stomatal density varied between the adaxial and abaxial face of some species. A positive relationship between g_s and stomatal density was established, and a negative relationship between stomatal density and stomatal pore length. This is relevant because: First, g_s can be transformed to stomatal resistance (r_s), and used in energy efficiency simulation models. Second, it opens the discussion about the incorporation of new species that require supplementary irrigation, but possess greater evaporative potential than succulents.

Key words: Green roofs, Groundcovers, Stomatal conductance, Stomatal density.

Introducción

Un techo verde es una estructura compleja que en la capa superior tiene vegetación (Anexo 1), siendo los más usados los de tipo extensivo (Vijayaraghavan, 2016; Razzaghmanesh *et al.*, 2014). Estos aportan beneficios ecológicos, absorben aguas-lluvia, mitigan el efecto de isla de calor urbana y mejoran la eficiencia energética al interior de edificios (Vahdati *et al.*, 2017; Vaz Monteiro *et al.*, 2017; Savi *et al.*, 2016; Van Mechelen *et al.*, 2014). Sobre este último beneficio, se han propuesto modelos de eficiencia energética, prediciendo reducciones del flujo de calor entrante de hasta 25% (Tabares-Velasco y Srebric, 2011; Sailor, 2008). El tipo de techo verde y la fisiología de las especies a utilizar determinan el potencial de enfriamiento de estos. Sin embargo, existe poca información empírica de dichas características fisiológicas, las cuales son (i) transpiración y apertura estomática, (ii) tipo de fotosíntesis de la planta, (iii) propiedades ópticas (reflectancia, absorción y transmisividad) de la luz, y (iv) arquitectura, índice de área foliar (LAI) y anatomía foliar (Vaz Monteiro *et al.*, 2017; Van Mechelen *et al.*, 2014; Blanusa *et al.*, 2013).

La transpiración (i) es el paso de agua desde el suelo, a través de la planta, y hacia la atmósfera en forma de vapor, enfriando a la planta misma y al aire circundante (Vaz Monteiro *et al.* 2017; MacIvor y Lundholm, 2011; Taiz y Zeiger, 1998c). El flujo de vapor de agua de un área conocida de la hoja se conoce como conductancia estomática (g_s ; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y su inverso es la resistencia estomática (r_s ; $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) (Domenghini *et al.*, 2013; Köerner *et al.*, 1979). Este flujo de vapor pasa a través de los estomas, estructuras compuestas por dos células de guarda que al hincharse abren el poro estomático, por lo que su grado de apertura y la densidad de estos afecta a la transpiración, g_s y r_s (Taiz y Zeiger, 1998c). La apertura estomática es modulada por señales de luz, temperatura, concentración interna de CO_2 (C_i) y estatus hídrico de la planta (Inoue y Kinoshita, 2017), mientras que la densidad estomática varía según especie (Durhman *et al.*, 2007; Strobel y Sundberg, 1983).

La fotosíntesis (ii) influye sobre el momento de la apertura estomática: especies C3 y C4 abren los estomas durante el día, con mayor diferencial de presión de vapor (VPD), por lo que tendrían un mayor efecto en la disipación de calor latente. En cambio las

especies CAM abren los estomas durante la noche, con menor VPD, aunque algunas son CAM facultativas y en condiciones óptimas se comportan como C3 (Von Caemmerer y Griffiths, 2009; Nelson y Sage, 2008). Las especies más utilizadas en techos verdes son del género *Sedum*, con fotosíntesis tipo CAM (Vahdati *et al.*, 2017; Vaz Monteiro *et al.*, 2017; Van Mechelen *et al.*, 2014).

Las propiedades ópticas (iii) influyen en el potencial de enfriamiento regulando la radiación transmitida hacia capas inferiores del techo verde. Por ende, una mayor reflectancia y una menor transmitancia reducen la carga energética del edificio (Vaz Monteiro *et al.*, 2017; Cameron *et al.*, 2014; Blanusa *et al.*, 2013).

Por último, la arquitectura de la planta, el LAI y la anatomía foliar (iv) influyen en las propiedades ópticas y en la transpiración. Un mayor LAI disminuye la radiación transmitida a las capas inferiores del techo verde, mientras las adaptaciones asociadas a la anatomía foliar, como tricomas, ceras, hojas suculentas, entre otros, producirían menor temperatura foliar, transpiración (Vaz Monteiro *et al.*, 2017; Blanusa *et al.*, 2013) y podrían alterar la radiación PAR absorbida por los cloroplastos (Falcioni *et al.*, 2017).

La falta de información sobre las características fisiológicas es debido al criterio de selección de especies en base a su sobrevivencia en condiciones áridas y sin riego, en vez de su potencial de enfriamiento. Por esto, es importante caracterizar y comparar especies suculentas utilizadas en techos verdes con otras que puedan presentar mayor potencial de enfriamiento, como las C3 (Vahdati *et al.*, 2017; Vaz Monteiro *et al.*, 2017; Rayner *et al.*, 2015; Van Mechelen *et al.*, 2015; Razzaghmanesh *et al.*, 2014). Particularmente, especies C3 y nativas de clima mediterráneo son interesantes, ya que podrían tener mayor g_s que las suculentas (Vaz Monteiro *et al.*, 2017; Blanusa *et al.*, 2013) y presentan adaptaciones que permiten su sobrevivencia en climas semi árido (Montenegro, 2000). Por lo tanto, el objetivo de este estudio es caracterizar la conductancia y densidad estomática en diez especies de cubresuelos nativos e introducidos bajo dos regímenes de riego, para evaluar su posible uso en techos verdes, con énfasis en el potencial de enfriamiento. En particular se espera que la conductancia estomática disminuya junto al contenido volumétrico de humedad, y que las especies nativas presenten mayor conductancia (ante condiciones de riego) y densidad estomática comparado con las introducidas.

Materiales y métodos

Material vegetal y condiciones experimentales

Se seleccionaron 10 especies de cubresuelos nativos e introducidos, con potencial para ser utilizados en techos verdes, basándose en su morfología y en su adaptabilidad a ambientes semi áridos (Cuadro 1). El material vegetal fue obtenido desde viveros comerciales. Las especies introducidas fueron propagadas entre el 13 y el 27 de Agosto, mediante estacas de 4 cm de largo con 4 a 6 hojas, untadas en una mezcla de IBA y Captan (Anasac Garden®) hasta 1 cm de altura desde la base. Las especies nativas recibieron un lavado de raíces entre los días 22 y 24 de Agosto, para eliminar el sustrato proveniente del vivero. Todo el material vegetal fue trasplantado en macetas de 2 L rellenas con una mezcla de sustrato compuesto por perlita y turba en proporción 2:3 (v:v). Las especies recibieron riego a capacidad de contenedor cada dos días, hasta el 3 de octubre. Luego se establecieron dos regímenes de riego, uno a capacidad de contenedor cada dos días y otro que no recibió más (Anexo 2). Cada experimento fue llevado a cabo paralelamente con las 10 especies, con 4 macetas por unidad experimental y 3 repeticiones en un diseño completamente al azar (DCA). Adicionalmente, se replicó cada ensayo a menor escala con 6 plantas por especie con el propósito de realizar mediciones destructivas del peso de plantas al final de las mediciones de octubre y diciembre (Anexo 3).

Cabe mencionar que las mediciones de diciembre en el ensayo sin riego sólo fueron aplicables a las especies introducidas, ya que las especies nativas no sobrevivieron. Los individuos de *G. magellanicum*, *S. radicans* y *P. reptans* murieron entre la semana 3 y 4, los de *P. caerulea* murieron entre la semana 5 y 6, y los de *G. berterii* murieron entre la semana 6 y 8, luego de cortar el riego.

Cuadro 1. Nombre científico, nombre común, exposición a la luz y procedencia nativa

Nombre científico	Nombre común	Exposición a la luz	Procedencia
<i>Aptenia cordifolia</i>	Aptenia	Sol	I
<i>Sedum spurium</i>	Sedum rojo	Sol	I
<i>Sedum spurium</i>	Sedum verde	Sol	I
<i>Sedum spurium</i>	Sedum híbrido	Sol	I
<i>Sedum palmeri</i>	Sedum palmeri	Sol	I
<i>Geum magellanicum</i>	Geum rojo	Sol – Semisombra	N
<i>Plumbago caerulea</i>	Plumbago chileno	Sol	N
<i>Selliera radicans</i>	Selliera	Sol	N
<i>Phyla reptans</i>	Tiqui tiqui	Sol	N
<i>Glandularia berterii</i>	Verbena chilena lila	Sol	N

Radiación y contenido volumétrico de humedad

La radiación fotosintéticamente activa (PAR) fue registrada con el sensor Smart PAR (HOBO®, United States). Para el contenido volumétrico de humedad (VWC) se seleccionó una maceta de cada repetición en ambos ensayos, la cual fue masada con una balanza durante tres días sin lluvia y con sol en los meses de octubre y diciembre de 2018 a las 10:00 horas (Anexo 3), para realizar un seguimiento de la pérdida de masa. Posteriormente, se extrajo la parte aérea y radical de las plantas y se masó, al igual que las macetas, para descontarlas de la masa total (maceta, sustrato, contenido de humedad, planta). Además, se pesaron 4 macetas sólo con sustrato como control. A fines de octubre y diciembre, se calculó la densidad aparente (g cm^{-3}) de la mezcla de sustrato utilizando las muestras control contenidas en las macetas de volumen conocido. Para esto, se masaron las muestras control con la humedad que contenían al momento de finalizar las mediciones de cada mes, y luego estas muestras fueron secadas en estufa a 105° C hasta obtener una masa constante (Ecc. 1).

Ecc.1.

$$\theta_v = \theta_g * DA$$

Donde θ_v es el contenido volumétrico de humedad (%), θ_g es el contenido gravimétrico de humedad descontando la masa de la planta (%), y DA es la densidad aparente del sustrato (g cm^{-3}).

Conductancia estomática (g_s) y temperatura

La conductancia estomática (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se midió con un porómetro foliar SC-1 (Decagon Devices, USA) en la cara adaxial y abaxial de una hoja central de una planta por unidad experimental, previamente etiquetada. Este mismo equipo entrega la temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$) al realizar la medición. En ambos experimentos las mediciones fueron tomadas en tres días sin lluvia y con sol, durante octubre y diciembre de 2018, a las 8:00, 12:00, 16:00 y 20:00 horas (Anexo 3).

Densidad estomática y longitud del poro estomático

Se determinó el número de estomas mm^{-2} en plantas del experimento con riego, basado en el método de Weyer y Johansen (1985). Las muestras fueron tomadas para la cara adaxial y abaxial desde hojas centrales de plantas del ensayo con riego, previamente etiquetadas. Se mezcló silicona dental y pasta activadora (Speedex Coltene®) en partes iguales sobre una superficie de vidrio plana, donde posteriormente las hojas fueron presionadas contra esta por 3 a 4 minutos, creando una impresión negativa. Luego se colocó una capa de barniz de uñas transparente sobre la impresión negativa y se dejó secar por una hora, para crear una impresión positiva. A continuación, tres muestras de esta impresión positiva fueron cortadas, removidas y colocadas en un portaobjetos para su observación bajo un microscopio óptico DM500 (Leica, Alemania) con una cámara ICC50 (Leica, Alemania). Una foto de cada muestra fue tomada en campo de visión 10X. Además, se colocó una barra de

medición de 200 μm para establecer una escala métrica y los estomas fueron cuantificados en un área determinada utilizando el software ImageJ (NIH, 1997).

Análisis de datos

Las variables fueron analizadas mediante un ANDEVA y una prueba de diferencia significativa mínima (LSD), cuando los efectos eran significativos en el software. Se realizaron análisis de regresión lineal para g_s , temperatura y VWC, y análisis de regresión no lineal para g_s , densidad estomática y longitud promedio del poro estomático. Los modelos de regresión no lineal utilizados corresponden a un modelo hiperbólico (g_s y densidad estomática) y exponencial (densidad estomática y longitud promedio del poro estomático; Anexo 3). El software estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2017) fue utilizado para desarrollar los análisis.

Resultados

Conductancia estomática (g_s) y variables ambientales

El promedio de conductancia estomática (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) fue un 27% y 59% mayor en el ensayo con riego comparado con el sin riego en los meses de octubre y diciembre, respectivamente (Fig. 1). La g_s promedio no se vio afectada por el contenido volumétrico de humedad (VWC), tanto en el ensayo con riego ($p = 0.99$; $R^2 = 0,81$; $n = 30$) como en el ensayo sin riego ($p = 0.39$; $R^2 = 0,56$; $n = 15$), en los meses de octubre y diciembre. Sin embargo, la g_s promedio sí varió de acuerdo a la temperatura promedio y la radiación PAR diaria en ambos ensayos, en los meses de octubre y diciembre (Fig. 1). La temperatura promedio fue mayor en diciembre (T° promedio: $29,8^\circ \text{C}$; T° máxima: $32,0^\circ \text{C}$; T° mínima: $28,3^\circ \text{C}$) que en octubre (T° promedio: $28,2^\circ \text{C}$; T° máxima: $29,7^\circ \text{C}$; T° mínima: $25,8^\circ \text{C}$), sin diferencias entre los ensayos en el respectivo mes (Anexo 4). La radiación PAR promedio fue 6% mayor en diciembre que

en octubre. Sin embargo, durante octubre, la radiación PAR promedio fue 27% mayor en el ensayo con riego que en el ensayo sin riego, mientras que en diciembre no hubo diferencias (Anexo 5).

De acuerdo a los análisis de regresión lineal, durante octubre en el ensayo con riego, la g_s promedio aumenta $2,27 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con el aumento de cada $^{\circ}\text{C}$ de temperatura promedio ($p = 0,0046$; $n = 360$; $R^2 = 0,02$) y $0,07 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por cada $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de aumento en la radiación PAR diaria ($p < 0,0001$; $n = 360$; $R^2 = 0,08$). En el ensayo con riego durante diciembre, la g_s promedio aumenta $1,52 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con el aumento de cada $^{\circ}\text{C}$ de temperatura promedio ($p = 0,0165$; $n = 359$; $R^2 = 0,02$) y $0,03 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por cada $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de aumento en la radiación PAR diaria ($p = 0,0188$; $n = 359$; $R^2 = 0,02$). En el ensayo sin riego durante octubre, la g_s promedio aumenta $1,75 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con el aumento de cada $^{\circ}\text{C}$ de temperatura promedio ($p = 0,0318$; $n = 354$; $R^2 = 0,01$) y disminuye $0,04 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por cada $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de aumento en la radiación PAR diaria ($p = 0,0062$; $n = 354$; $R^2 = 0,02$). En el ensayo sin riego durante diciembre, la g_s promedio disminuye $0,97 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con el aumento de cada $^{\circ}\text{C}$ de temperatura promedio ($p < 0,0001$; $n = 179$; $R^2 = 0,37$) y disminuye $0,01 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por cada $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de aumento en la radiación PAR diaria ($p < 0,0001$; $n = 179$; $R^2 = 0,18$).

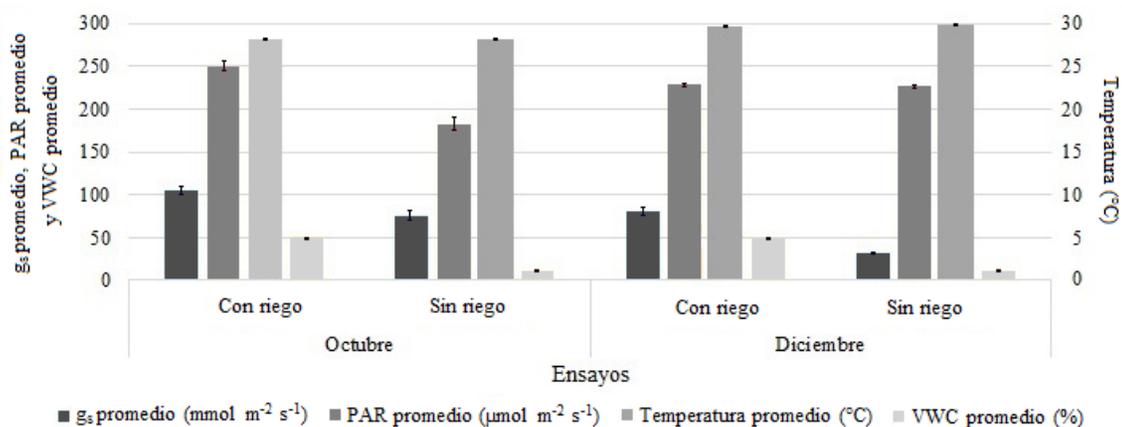


Fig. 1. Conductancia estomática promedio (g_s promedio: $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, radiación PAR promedio del día (PAR promedio: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), temperatura promedio del aire ($^{\circ}\text{C}$) y contenido volumétrico de humedad (VWC promedio: %) en el ensayo con o sin riego durante los meses de octubre y diciembre. Media \pm E.E. ($p < 0,05$).

La g_s promedio varió entre las especies en octubre y diciembre en ambos ensayos, siendo mayor en las especies nativas con respecto a las introducidas. Durante octubre, las especies con mayor g_s fueron *P. reptans*, *G. berterii*, *S. radicans*, *G. magellanicum* y *S. spurium* híbrido, tanto para el ensayo con y sin riego. Estas especies fueron un 58% y 37% mayor en promedio a las especies con menor g_s en el ensayo con riego (*A. cordifolia*, *S. spurium* verde y *S. palmeri*) y del ensayo sin riego (*A. cordifolia*, *S. spurium* rojo, *S. spurium* verde, *S. palmeri* y *P. caerulea*), respectivamente. Durante diciembre, la especie *G. berterii* obtuvo la mayor g_s y fue un 75% mayor con respecto al promedio de las especies introducidas, que tuvieron la menor g_s , en el ensayo con riego. En el ensayo sin riego, donde sólo sobrevivieron las especies introducidas, las especies con mayor g_s promedio (*A. cordifolia*, *S. spurium* verde y *S. palmeri*) tuvieron un 10% mayor g_s promedio con respecto a las especies de menor g_s (*S. spurium* rojo e híbrido) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Conductancia estomática promedio (g_s : mmol m⁻² s⁻¹) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos, en el ensayo con o sin riego durante los meses de octubre y diciembre.

Especie	g_s octubre				g_s diciembre							
	Con riego (n = 36)		Sin riego (n = 36)		Con riego (n = 36)		Sin riego (n = 36)					
<i>A. cordifolia</i>	49,9	± 4,1	D	44,0	± 2,3	D	40,1	± 2,3	D	34,6	± 1,0	A
<i>S. spurium</i> rojo	86,7	± 11,7	C	72,9	± 14,0	BCD	42,2	± 2,6	D	31,0	± 0,8	B
<i>S. spurium</i> verde	62,1	± 5,3	CD	61,2	± 8,8	CD	49,5	± 2,8	D	32,8	± 1,3	AB
<i>S. spurium</i> híbrido	128,2	± 13,1	AB	90,0	± 12,9	ABC	45,2	± 2,3	D	30,8	± 1,0	B
<i>S. palmeri</i>	57,9	± 5,5	D	44,0	± 3,1	D	38,8	± 1,3	D	36,0	± 1,9	A
<i>G. magellanicum</i>	142,8	± 10,2	AB	88,5	± 11,0	ABC	108,3	± 4,8	C	N.D.		
<i>P. caerulea</i>	116,7	± 8,4	B	75,2	± 5,2	BCD	91,1	± 5,2	C	N.D.		
<i>S. radicans</i>	127,2	± 11,2	AB	79,6	± 9,4	ABC	130,3	± 8,0	B	N.D.		
<i>G. berterii</i>	128,6	± 6,9	AB	108,6	± 11,9	A	170,3	± 10,4	A	N.D.		
<i>P. reptans</i>	146,2	± 15,0	A	104,1	± 25,0	AB	98,1	± 11,5	C	N.D.		

Media ± E.E. ($p < 0,05$). Letras distintas indican diferencias significativas en las mediciones. N.D. significa "No disponible".

Conductancia estomática (g_s) durante el día

Durante el día, el promedio de g_s varía en ambos ensayos. En el ensayo con riego varía en un 61% y 44%, mientras que en el ensayo sin riego varía en un 37% y 32%, en los meses de octubre y diciembre respectivamente (Cuadro 3). El ensayo con riego, tanto en octubre como en diciembre, presentó la mayor g_s entre las 8 y 12 horas, y menor a las 20 horas. El ensayo sin riego durante octubre presentó la mayor g_s a las 8, 12 y 16 horas, mientras que la menor fue a las 20 horas. En este mismo ensayo, durante diciembre, la g_s fue mayor entre las 8 horas, y menor entre las 12 y 16 horas. Cabe recordar que las especies nativas del ensayo sin riego murieron antes de tomar las mediciones de diciembre, por lo que estas sólo consideran las especies introducidas.

Cuadro 3. Conductancia estomática promedio (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos, a las 8, 12, 16 y 20 horas, en el ensayo con o sin riego durante los meses de octubre y diciembre.

Horas (h)	g_s octubre		g_s diciembre			
	Con riego (n = 90)	Sin riego (n = 90)	Con riego (n = 90)	Sin riego (n = 45)	Sin riego (n = 45)	
8	135,9 ± 6,3 A	81,6 ± 5,5 A	100,3 ± 5,7 A	40,0 ± 1,4 A		
12	133,3 ± 9,1 A	83,4 ± 8,6 A	86,8 ± 6,9 AB	29,0 ± 0,6 C		
16	96,0 ± 5,5 B	90,1 ± 11,2 A	81,9 ± 6,8 B	27,3 ± 0,6 C		
20	53,4 ± 2,0 C	51,5 ± 1,8 B	55,9 ± 2,7 C	35,9 ± 0,5 B		

Media ± E.E. ($p < 0.05$). Letras distintas indican diferencias significativas en las mediciones.

Durante octubre, la especie que presentó mayor variación en la g_s durante el día fue *P. reptans* con un 79% entre las 16 y las 20 horas en el ensayo con riego, mientras que en el ensayo sin riego la variación fue de un 74% entre las 16 y las 20 horas. La especie con menor variación en la g_s durante el día fue *A. cordifolia* con un 43% entre

las 8 y las 20 horas, en el ensayo con riego, mientras que en el ensayo sin riego la variación fue de un 25% entre las 8 y las 16 horas (Fig. 2 y 3).

Durante diciembre, la especie que presentó mayor variación en la g_s durante el día fue *P. reptans* con un 61% entre las 12 y las 20 horas en el ensayo con riego, mientras que en el ensayo sin riego la especie con mayor variación fue *S. palmeri* con un 41% entre las 8 y las 16 horas. Las especies con menor variación en la g_s durante el día fueron *S. spurium* rojo e híbrido, ambos con un 30% entre las 8 y las 20 horas, en el ensayo con riego, mientras que en el ensayo sin riego la especie con menor variación fue *S. spurium* rojo con un 23% entre las 8 y las 16 horas (Fig. 4 y 5).

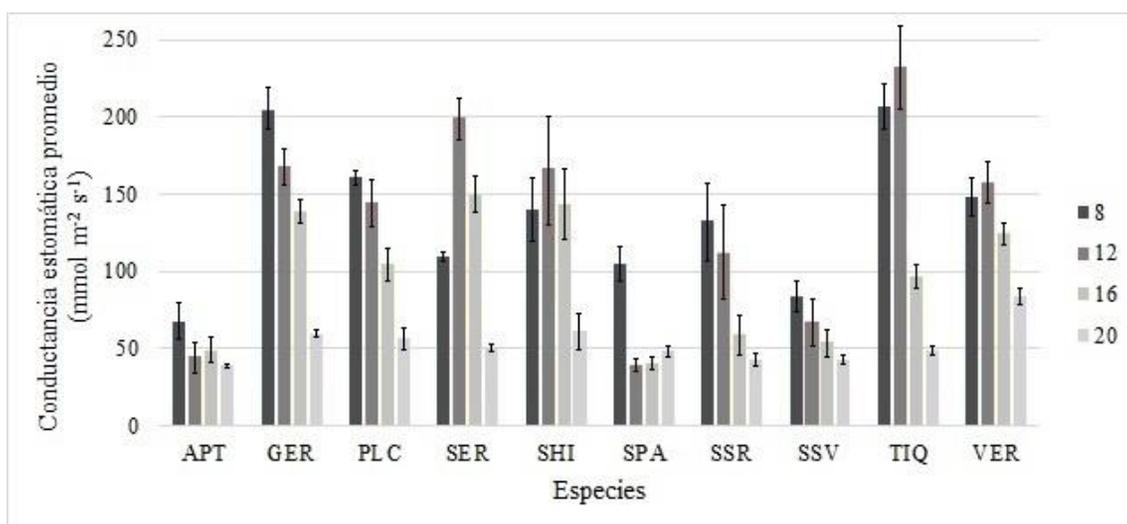


Fig. 2. Conductancia estomática promedio (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo con riego a las 8, 12, 16 y 20 horas, durante octubre. Media \pm E.E. ($p < 0,05$). APT: *A. cordifolia*; GER: *G. magellanicum*; PLC: *P. caerulea*; SER: *S. radicans*; SHI: *S. spurium* var. híbrido; SPA: *S. palmeri*; SSR: *S. spurium* var, rojo; SSV: *S. spurium* var. verde; TIQ: *P. reptans*; VER: *G. berterii*.

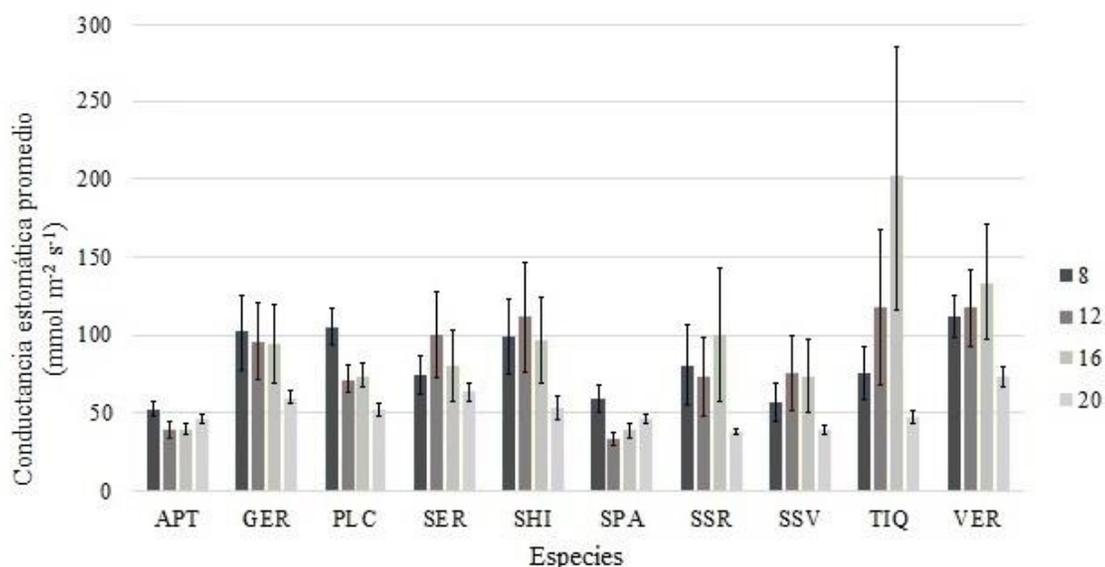


Fig. 3. Conductancia estomática promedio (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo sin riego a las 8, 12, 16 y 20 horas, durante octubre. Media \pm E.E. ($p < 0,05$). APT: *A. cordifolia*; GER: *G. magellanicum*; PLC: *P. caerulea*; SER: *S. radicans*; SHI: *S. spurium* var. híbrido; SPA: *S. palmeri*; SSR: *S. spurium* var. rojo; SSV: *S. spurium* var. verde; TIQ: *P. reptans*; VER: *G. berterii*.

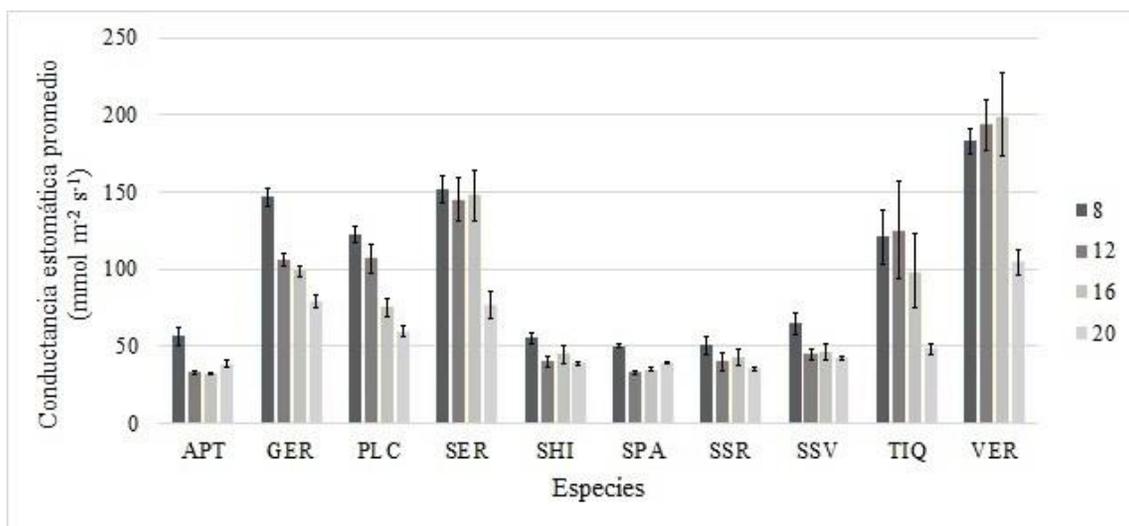


Fig. 4. Conductancia estomática promedio (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo con riego a las 8, 12, 16 y 20 horas, durante diciembre. Media \pm E.E. ($p < 0,05$). APT: *A. cordifolia*; GER: *G. magellanicum*; PLC: *P. caerulea*; SER: *S. radicans*; SHI: *S. spurium* var. híbrido; SPA: *S. palmeri*; SSR: *S. spurium* var. rojo; SSV: *S. spurium* var. verde; TIQ: *P. reptans*; VER: *G. berterii*.

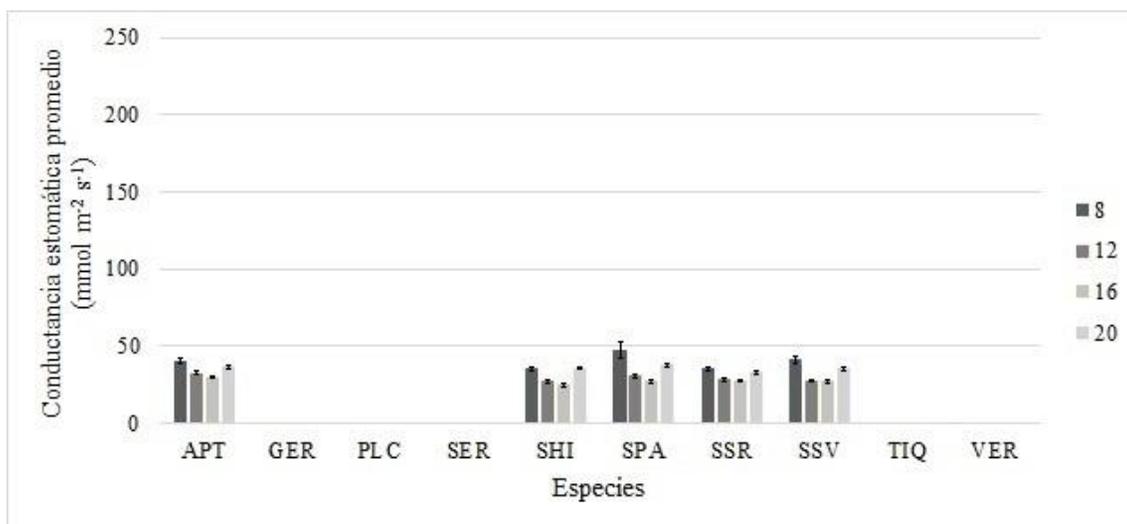


Fig. 5. Conductancia estomática promedio (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo sin riego a las 8, 12, 16 y 20 horas, durante diciembre. Media \pm E.E. ($p < 0,05$). APT: *A. cordifolia*; GER: *G. magellanicum*; PLC: *P. caerulea*; SER: *S. radicans*; SHI: *S. spurium* var. híbrido; SPA: *S. palmeri*; SSR: *S. spurium* var. rojo; SSV: *S. spurium* var. verde; TIQ: *P. reptans*; VER: *G. berterii*.

Densidad y conductancia estomática (g_s)

Las especies *A. cordifolia*, *S. spurium* híbrido, *G. magellanicum* y *P. caerulea*, presentaron mayor densidad estomática en la cara abaxial que en la adaxial, mientras que en las demás especies no hay diferencia entre ambas caras. Por otra parte, la longitud promedio del poro estomático no varía entre la cara adaxial y abaxial (Cuadro 4). En el ensayo con riego, las especies nativas (excepto *P. reptans*) y la especie *S. spurium* híbrido presentaron mayor g_s en la cara abaxial, siendo un 48% mayor en promedio que en la cara adaxial, durante octubre. Durante diciembre, sólo las especies *G. magellanicum*, *P. caerulea* y *G. berterii* mantuvieron mayor g_s en la cara abaxial (43% mayor), mientras que *S. palmeri* presentó mayor g_s en la cara adaxial, siendo un 11% mayor en la abaxial (Cuadro 5).

Cuadro 4. Densidad estomática (estomas mm⁻²) de la cara adaxial y abaxial, y longitud promedio del poro estomático (µm), para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo con riego.

Especie	Densidad estomática (estomas mm ⁻²)								Longitud promedio del poro estomático (µm)					
	Cara adaxial				Cara abaxial									
<i>A. cordifolia</i>	16,6	±	3,4	E	b	55,6	±	10,4	CD	a	32,9	±	1,8	A
<i>S. spurium</i> rojo	41,7	±	5,2	CDE		35,1	±	1,6	D		25,9	±	0,6	BC
<i>S. spurium</i> verde	31,5	±	4,0	DE		34,8	±	1,9	D		33,1	±	1,9	A
<i>S. spurium</i> híbrido	27,5	±	3,6	E	b	51,2	±	5,4	CD	a	29,2	±	1,1	B
<i>S. palmeri</i>	31,0	±	4,6	DE		28,7	±	1,5	D		23,9	±	0,5	C
<i>G. magellanicum</i>	56,5	±	2,5	CD	b	132,0	±	14,4	BC	a	23,0	±	1,4	C
<i>P. caerulea</i>	33,7	±	3,1	DE	b	101,4	±	14,0	CD	a	19,2	±	0,8	D
<i>S. radicans</i>	65,2	±	11,5	C		69,1	±	3,9	CD		18,4	±	0,3	D
<i>G. berterii</i>	133,9	±	14,3	B		365,9	±	85,7	A		18,2	±	1,9	D
<i>P. reptans</i>	199,6	±	20,6	A		209,2	±	17,1	B		13,8	±	0,8	E

Media ± E.E. (p<0.05). Letras mayúsculas indican diferencias entre las especies, mientras que letras minúsculas indican diferencias entre caras de una misma especie.

Cuadro 5. Conductancia estomática (g_s : mmol m⁻² s⁻¹) de la cara adaxial y abaxial, para las diez especies de cubresuelos nativos e introducidos en el ensayo con riego, durante octubre y diciembre.

Especies	octubre				diciembre											
	g_s adaxial (n = 36)		g_s abaxial (n = 36)		g_s adaxial (n = 36)		g_s abaxial (n = 36)									
<i>A. cordifolia</i>	50,7	±	4,3		49,1	±	4,6	41,1	±	1,5		39,1	±	3,6		
<i>S. spurium</i> rojo	89,1	±	12,2		84,3	±	12,9	44,7	±	2,5		39,5	±	3,3		
<i>S. spurium</i> verde	61,0	±	3,7		60,2	±	7,6	49,4	±	2,0		49,6	±	4,1		
<i>S. spurium</i> híbrido	90,5	±	10,7	B	165,8	±	16,2	A	43,6	±	1,7		46,8	±	3,8	
<i>S. palmeri</i>	63,9	±	5,7		51,9	±	5,9		40,9	±	1,4	A	36,6	±	1,6	B
<i>G. magellanicum</i>	94,8	±	6,1	B	190,8	±	15,4	A	70,0	±	3,1	B	146,6	±	7,5	A
<i>P. caerulea</i>	47,1	±	2,7	B	186,3	±	15,6	A	50,9	±	2,5	B	131,2	±	8,7	A
<i>S. radicans</i>	99,6	±	12,3	B	154,7	±	13,4	A	126,8	±	11,9		133,7	±	9,1	
<i>G. berterii</i>	108,9	±	6,7	B	148,2	±	8,7	A	147,8	±	7,9	B	192,8	±	13,8	A
<i>P. reptans</i>	132,1	±	13,9		160,3	±	17,8		81,4	±	8,8		114,8	±	16,1	

Media ± E.E. (p<0.05). Letras distintas indican diferencias entre las caras de las especies para octubre y diciembre.

La g_s aumenta en la medida que la densidad estomática es mayor ($p = 0,0003$; $b_0 = 178,1$; $b_1 = 55,3$; $n = 30$; Fig. 6A), mientras que la densidad estomática disminuye con el aumento de la longitud del poro estomático ($p = 0,0001$; $b_0 = 942,4$; $b_1 = -0,11$; $n = 30$; Fig. 6B).

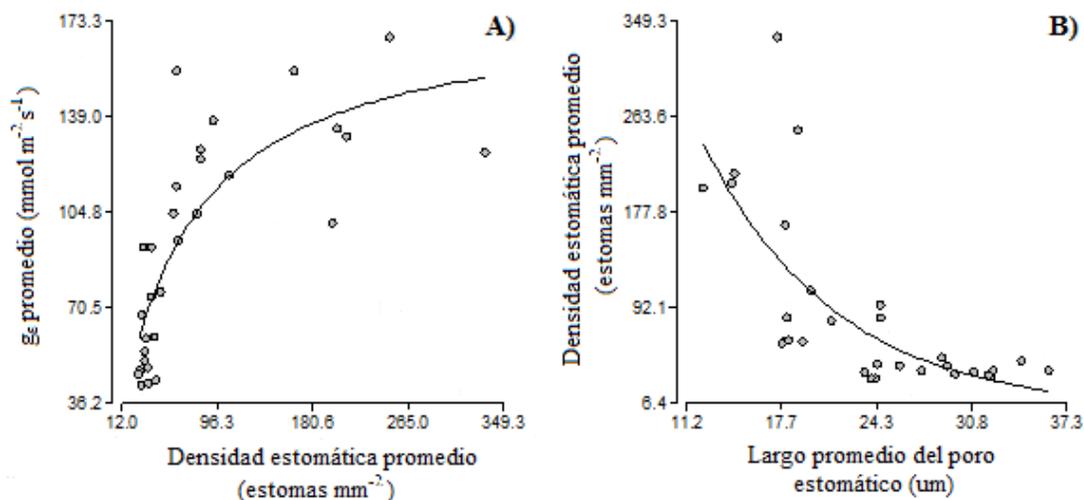


Fig. 6. Regresiones no lineales de conductancia estomática (g_s : $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), densidad estomática (estomas mm^{-2}) y longitud promedio del poro estomático (μm). A) Regresión no lineal (hiperbólico) de conductancia estomática promedio y densidad estomática promedio para las especies. b_0 y b_1 presentan valor $p < 0,05$. B) Regresión no lineal (exponencial) de la densidad estomática promedio y la longitud promedio del poro estomático para las especies. b_0 y b_1 presentan valor $p < 0,05$.

Discusión

Conductancia estomática (g_s) y variables ambientales

De acuerdo con lo esperado, la conductancia estomática promedio (g_s) fue mayor en el ensayo con riego que en el ensayo sin riego, durante octubre y diciembre. También, octubre fue el mes con mayor g_s , tanto en el ensayo con y sin riego. Esto se debe al

efecto de la temperatura promedio y a la radiación PAR diaria. La difusión de agua hacia la atmósfera (en última instancia) ocurre por el diferencial en los gradientes de concentración de vapor de agua interno y externo de la hoja. Con el aumento de temperatura, el punto de saturación de vapor también lo hace y de forma exponencial, incrementando el diferencial de presión de vapor (VPD) entre la hoja y la atmósfera cuando el riego es óptimo. Lo anterior se refleja en valores de g_s mayores (Urban *et al.*, 2017; Taiz y Zeiger, 1998c; Körner *et al.*, 1979). Por su parte, la luz estimula la apertura estomática de dos formas: a través del estímulo de fotorreceptores asociados a la luz azul (fototropinas), y mediante la fotosíntesis generada en los cloroplastos de las células del mesófilo y de guarda. Las fototropinas desencadenan una serie de señales que activan la bomba H^+ -ATPasa, la cual a su vez produce cambios en el gradiente electroquímico, permitiendo la acumulación de iones como K^+ , Cl^- y malato²⁻ al interior de las células de guarda, disminuyendo el potencial hídrico (Ψ_w) en estas. La disminución en el Ψ_w aumenta el ingreso de agua y el turgor de las células de guarda, generando la apertura estomática. Por otra parte, la fotosíntesis produce sacarosa, el soluto más importante en la mantención de la apertura estomática durante el día, la cual al acumularse al interior de las células de guarda, disminuye el Ψ_w como se explica previamente (Inoue y Kinoshita, 2017; Taiz y Zeiger, 1998d).

Cuando se restringe el riego de forma prolongada, el estatus hídrico de la planta cambia y el potencial hídrico (Ψ_w) disminuye, de modo tal que los estomas reducen su apertura preveniendo la deshidratación (Inoue y Kinoshita, 2017; Taiz y Zeiger, 1998c). Este proceso está controlado por la acumulación de ácido abscísico (ABA) al interior de las células de guarda, el cual se transloca principalmente desde las raíces, y en segunda instancia desde las células del mesófilo. Con el estímulo lumínico, que promueve la acidificación del estroma y facilita la salida de ABA hacia el apoplasto, este se acumula en las células de guarda, generando la transducción de señales para el cierre estomático (Inoue y Kinoshita, 2017; Taiz y Zeiger, 1998e).

Los modelos de regresión lineal de temperatura promedio y radiación PAR promedio, con respecto a la g_s promedio fueron significativos, pero presentaron valores de ajuste (R^2) bajos. Esto significa que el modelo lineal explica la relación entre estas variables, aunque la variabilidad en los datos disminuye el ajuste. Esto puede deberse a que

tanto la temperatura, la radiación PAR y la g_s promedio son altamente variables durante el día, así como esta última también varía entre especies. Es posible que al relacionar estos factores mediante modelos no lineales y separar el efecto entre especies, el ajuste aumente. Sin embargo, como estos modelos se utilizaron para evaluar el comportamiento de la g_s de un modo más general, fueron considerados válidos con un valor $p < 0,05$.

La g_s no se vio afectada por el VWC, esto posiblemente al bajo número de muestras obtenidas en octubre y diciembre, ya que se utilizaron métodos destructivos para determinar esta variable al final de cada mes. De acuerdo a Tabares-Velasco y Srebric (2011), el VWC es uno de los factores más importantes sobre la evapotranspiración de las especies evaluadas para un techo verde, lo que no se reflejó en este estudio.

Conductancia (g_s) y densidad estomática en las especies

Los valores de g_s obtenidos en este estudio son bajos según lo reportado por otros autores para especies C3 y CAM. Vaz Monteiro *et al.* (2017) reportó conductancias estomáticas entre 171 y 376 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para las especies no suculentas, y valores entre 80 y 130 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el mix de Sedum utilizado en su estudio, en condiciones de riego. Blanusa *et al.* (2013) reportó valores, para especies C3, entre 217 y 233 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en condiciones de riego óptimo, y entre 66 y 147 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sin riego.

Conductancias estomáticas más altas se asocian a mayor consumo de agua (Catalano de Sousa *et al.*, 2016), por lo que las plantas poseen distintos mecanismos para sobrevivir cuando hay escasez hídrica. Algunos de estos mecanismos son la presencia de ceras, cutículas gruesas y tricomas en las hojas, almacenamiento de agua en los tejidos, inducción del metabolismo CAM en especies facultativas, entre otros (Vaz Monteiro *et al.*, 2017; Raimondo *et al.*, 2015; Blanusa *et al.*, 2013; Nelson y Sage, 2008). Investigar la presencia de estos mecanismos de defensa mediante un estudio histológico, y relacionarlo con g_s , permitiría determinar el grado de adaptación de estas especies al estrés hídrico.

Es probable que las especies *S. spurium* rojo, verde e híbrido presenten un metabolismo CAM facultativo, lo que explicaría los mayores valores de g_s cuando el contenido de humedad del sustrato es mayor, y menores valores de g_s a medida que el sustrato se seca (Nelson y Sage, 2008). Esto podría ser beneficioso en un techo verde ya que si se suministra riego suplementario, estas especies podrían tener conductancias estomáticas altas y por ende un mayor potencial de enfriamiento. Por otra parte, ante una restricción hídrica, estas especies podrían sobrevivir cambiando de metabolismo fotosintético a CAM. Se ha descrito que el nivel de succulencia de las hojas estaría relacionado a un mayor compromiso CAM de las especies, esto fundamentado en que la superficie de células del mesófilo expuestas al espacio aéreo intracelular sería menor, por lo que los sitios de evaporación internos serían menos (Zambrano *et al.*, 2014; Nelson y Sage, 2008). Realizar un estudio sobre la absorción de CO_2 a lo largo del día, considerando la duración de las cuatro fases CAM y con distintos niveles de riego, al igual que determinar la anatomía foliar interna, podría esclarecer esta situación (Zambrano *et al.*, 2014; Nelson y Sage, 2008).

Otro aspecto importante es la densidad estomática y la longitud del poro estomático en las especies evaluadas en este estudio. Los valores de densidad estomática obtenidos en este estudio concuerdan con los reportados por otros autores, quienes señalan que en especies suculentas oscila entre 10 y 100 estomas por mm^2 (Sundberg, 1985), mientras que para especies no suculentas oscila entre 50 y 500 estomas por mm^2 (Lallana y Lallana, 2003). Además, la densidad estomática varió entre las caras adaxial y abaxial de la hoja en las especies *A. cordifolia*, *S. spurium* híbrido, *G. magellanicum* y *P. caerulea*, con un comportamiento hipostomático, es decir, con más estomas en la cara abaxial que adaxial (Lallana y Lallana, 2003). Estas y otras especies presentaron variación en la g_s promedio entre la cara adaxial y abaxial. El-Sharkawy *et al.* (1985) describe una relación entre la distribución estomática en las caras de la hoja y el nivel de sensibilidad de los estomas asociado al déficit de presión de vapor (VPD) en especies C3 y C4. En su estudio, las especies hipostomáticas mostraron una mayor sensibilidad al aumento de VPD, produciéndose un mayor cierre estomático. Esto ocurriría por una baja resistencia hidráulica entre las células de guarda y las células epidermales, generándose una respuesta coordinada entre los estomas de la misma

cara (El-Sharkawy *et al.*, 1985). Sin embargo, esto también se relaciona con la g_s máxima obtenida en las especies que experimentaron menores conductancias con el aumento de VPD (por ende, más sensibles), presentando las mayores conductancias máximas (El-Sharkawy *et al.*, 1985). Esto podría explicar que las especies *S. spurium* híbrido, *S. radicans*, *G. magellanicum*, *P. caerulea*, y *G. berterii* presentaran mayor g_s promedio en la cara abaxial que en la cara adaxial, en el ensayo con riego.

En este estudio se determinó que la g_s aumenta de forma hiperbólica con el aumento en la densidad estomática, así como la densidad estomática disminuye con el aumento de la longitud del poro estomático, como ocurre por ejemplo en *G. berterii*. Esta relación entre densidad estomática y tamaño del poro estomático ha sido descrita con anterioridad en especies C3 donde el límite espacial de la hoja determinará que, a mayor número de estomas en la superficie foliar, estos serán más pequeños (Zambrano *et al.*, 2014). Por otra parte, las especies CAM producirían estomas de mayor tamaño como estrategia para optimizar el uso de sus recursos, ya que producir más estomas pero de menor tamaño implica un mayor costo metabólico que sólo podría ser compensado con mayores tasas fotosintéticas y en condiciones hídricas no limitantes (Zambrano *et al.*, 2014).

Conductancia estomática (g_s) durante el día

En este estudio la g_s varió durante el día entre ensayos y entre especies. Se estudiaron cinco especies de cubresuelos nativos (presumiblemente C3) y cinco introducidos (presumiblemente CAM), bajo dos tratamientos de riego (con y sin riego). Estos ensayos se evaluaron durante dos meses (octubre y diciembre) y en cuatro horarios distintos (8, 12, 16 y 20 horas), donde la temperatura y la radiación PAR varió. Como se explicó anteriormente, el VWC no tuvo efecto sobre la g_s , mientras que la temperatura y la radiación PAR sí, posiblemente modulando la apertura y cierre de los estomas a través del VPD, del estímulo de fotorreceptores y de la regulación del ABA (Inoue y Kinoshita, 2017; Urban *et al.*, 2017). También, potenciales diferencias anatómicas podrían explicar las diferencias en la g_s promedio entre las especies. Por lo

tanto, la discusión se centra en los factores que provocan diferencias en la g_s durante el día, asociado al metabolismo fotosintético.

Las especies C3 se caracterizan por fijar el CO_2 a través de la enzima Ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa (Rubisco), abriendo los estomas durante el día y cerrándolos durante la noche, compensando así la pérdida de agua con la fotosíntesis neta (Taiz y Zeiger, 1998c). En cambio, las especies CAM realizan la fotosíntesis mediante procesos que están espacio-temporalmente separados y con respuestas estomáticas distintas (Von Caemmerer y Griffiths, 2009; Nelson y Sage, 2008; Taiz y Zeiger, 1998a). En especies CAM, durante la fase I, los estomas se abren para permitir el ingreso de CO_2 al interior de la hoja mediante difusión. La enzima PEP-Carboxilasa (PEPc) almacena el CO_2 al interior de las vacuolas en forma de malato, y durante el día lo descarboxila para que pueda ser fijado por la Rubisco en la fase III. Lo anterior genera altas concentraciones internas de CO_2 (C_i) e induce el cierre estomático en esta fase (Von Caemmerer y Griffiths, 2009; Nelson y Sage, 2008). La fase II (dominada inicialmente por la actividad de PEPc) y la fase IV (dominada inicialmente por la actividad de la Rubisco) corresponden a estados transitorios de intercambio del CO_2 entre ambas enzimas (Nelson y Sage, 2008). La fase II ocurre al amanecer, mientras que la fase IV ocurre durante la tarde, y los estomas pueden estar abiertos en estas dos fases (Von Caemmerer y Griffiths, 2009). Las especies con mayor compromiso CAM fijan más del 70% del CO_2 durante la fase I, por lo que los estomas permanecen cerrados durante el día para evitar la deshidratación (Nelson y Sage, 2008; Taiz y Zeiger, 1998a). Las especies con menor compromiso CAM fijan menos de 1/3 del CO_2 durante la fase I, por lo que en condiciones óptimas pueden compensar la menor fijación de CO_2 abriendo los estomas durante la fase IV (Von Caemmerer y Griffiths, 2009; Nelson y Sage, 2008).

En el ensayo con riego, durante octubre, el comportamiento de la g_s durante el día en todas las especies (excepto *A. cordifolia* y *S. palmeri*) es consistente con el metabolismo fotosintético C3. Durante la mañana (8 horas), la baja C_i , el estímulo lumínico y el bajo VPD permiten que los estomas se abran (g_s máxima). Al medio día (12 horas), cuando la radiación PAR es máxima y la temperatura es mayor, las especies menos sensibles a la pérdida de agua (*P. caerulea*, *S. spurium* rojo, verde e

híbrido, *P. reptans* y *G. berterii*) mantienen los estomas abiertos, conservando altos valores de g_s como los de la mañana, mientras ingresa el CO_2 . En cambio, las especies más sensibles (*G. magellanicum*) optimizarían el gasto de agua en función de la fotosíntesis, reduciendo la g_s (Taiz y Zeiger, 1998c). Durante la tarde (16 horas), la g_s disminuye en la mayoría de las especies. Esto podría ocurrir por una limitación de la tasa fotosintética debido a la menor radiación PAR (Taiz y Zeiger, 1998b). Las especies C3 entonces comenzarían a cerrar sus estomas ya que no se compensa la pérdida de agua con mayores ganancias netas de fotosíntesis (Taiz y Zeiger, 1998c). Durante la noche (20 horas), ante la ausencia de fotosíntesis, los estomas permanecen cerrados, disminuyendo la g_s y la C_i hasta el día siguiente (Taiz y Zeiger, 1998c). Este comportamiento es similar en el ensayo con riego durante diciembre, aunque sólo *P. caerulea*, *S. radicans* y *G. berterii* mantuvieron altos valores de g_s entre el medio día y la tarde. Durante octubre, en el ensayo sin riego, la mayoría de las especies presentó menores valores de g_s , sin variación durante el día. Posteriormente, las especies nativas no sobrevivieron en el ensayo sin riego, por lo que no fueron evaluadas durante diciembre.

Las especies *A. cordifolia* y *S. palmeri*, en el ensayo con riego, presentaron bajos valores de g_s en comparación a las demás especies durante el día. Estas especies sólo presentaron mayores valores relativos de g_s a las 8 horas, mientras que durante el resto del día no hubo diferencias en su g_s . Este comportamiento es más consistente con el metabolismo CAM, en donde la mayor conductancia durante la mañana (8 horas) estaría dado por la apertura de los estomas durante la fase II, mientras que durante el resto del día los valores de g_s serían menores producto del cierre estomático durante la fase III (Von Caemmerer y Griffiths, 2009; Nelson y Sage, 2008). Los bajos valores de g_s durante la tarde (16 horas) indican que los estomas se mantuvieron cerrados a pesar de las condiciones de riego óptimo, lo que sugiere un mayor compromiso CAM en estas especies (Von Caemmerer y Griffiths, 2009). En el ensayo con riego, durante diciembre, *S. spurium* rojo, verde e híbrido disminuyeron sus valores de g_s en general, presentando un comportamiento similar al de *A. cordifolia* y *S. palmeri*. Este comportamiento en la g_s podría indicar un metabolismo CAM facultativo en estas especies, el cual podría haberse gatillado por altas temperaturas, alta

radiación PAR o estrés hídrico (Nelson y Sage, 2008). Esto sería más evidente en el ensayo sin riego durante diciembre, en donde los valores de g_s fueron muy bajos durante el día, y los mayores valores relativos se lograron a las 8 (fase II) y 20 horas (fase I).

Sobrevivencia de las especies y recomendaciones para el potencial uso en techos verdes

Las especies nativas presentaron mayor g_s que las especies introducidas en los ensayos con riego durante octubre y diciembre, y en el ensayo sin riego durante octubre. En particular, las especies *P. reptans* y *G. berterii* presentaron los mayores valores de g_s , así como la mayor variación durante el día, con los valores más altos entre las 8 y las 16 horas, en los ensayos con riego. Esto es beneficioso, ya que permitiría reducir la temperatura del sustrato y del aire circundante en momentos del día donde las cargas energéticas que llegan a los techos son altas, traduciéndose en una mayor eficiencia en el uso del aire acondicionado dentro de los edificios (Blanusa *et al.*, 2013). Sin embargo, estas especies no son capaces de sobrevivir ante largos períodos de sequía, por lo que no se recomiendan en techos que no cuenten con un sistema de riego suplementario. En cambio, especies suculentas introducidas, como *A. cordifolia* y *S. palmeri*, presentaron bajos valores de g_s , lo que les permitió sobrevivir durante octubre y diciembre en el ensayo sin riego, pero tendrían un menor potencial de enfriamiento evaporativo (Vaz Monteiro *et al.*, 2017; Blanusa *et al.*, 2013). En el ensayo de Vaz Monteiro *et al.* (2017), el flujo de calor latente (LE) fue mayor en todas las especies en comparación al calor sensible (H) y al flujo de calor del sustrato (G) durante el día, lo que evidencia la importancia de la g_s en la reducción de las cargas energéticas que llegan a los edificios. Por lo tanto, el costo en términos de sustentabilidad que implicaría un sistema de riego suplementario, necesario para la sobrevivencia de las especies nativas, podría ser compensado por su mayor potencial de enfriamiento, lo que se llevaría a una mayor eficiencia en el consumo energético al

interior de los edificios (Blanusa *et al.*, 2013). Lo anterior debería ser evaluado mediante un balance en términos económicos y energéticos.

Las especies *S. spurium* rojo, verde e híbrido presentaron un comportamiento en la g_s similar al de especies CAM facultativas. Este aspecto es relevante, ya que son especies que cuando poseen riegos óptimos, pueden tener g_s más altas como especies C3. En cambio, cuando el riego es subóptimo, la g_s disminuye, lo que permite que estas especies sobrevivan (Von Caemmerer y Griffiths, 2009; Nelson y Sage, 2008). Por lo tanto, podrían ser utilizadas en techos verdes con o sin riego suplementario, con mejor desempeño en términos de enfriamiento evaporativo en este último escenario.

Por otra parte, esta información obtenida de g_s puede transformarse a valores de resistencia estomática (r_s) utilizando la ecuación de Köerner *et al.* (1985), y utilizarse como un *input* en modelos de simulación energética, como los de Sailor (2008), y Tabares-Velasco y Srebric (2011).

Sería interesante evaluar estas especies (*P. reptans*, *G. berterii*, *S. spurium* rojo, verde e híbrido), en condiciones reales de un techo verde, donde los efectos ambientales son más intensos (Razzaghmanesh *et al.*, 2014; Van Mechelen *et al.*, 2014). De ser así, se deberían considerar otros factores que estarían afectando la fisiología detrás del potencial de enfriamiento de las especies, como son las propiedades ópticas, el índice de área foliar (LAI), el porcentaje de cobertura, el potencial hídrico de la planta y de la hoja, la concentración interna de CO₂ durante el día, la anatomía foliar, entre otros.

Conclusiones

Hay poca información sobre las características fisiológicas que influyen en el potencial de enfriamiento de las especies utilizadas en techos verdes, ya que se seleccionan por su capacidad de sobrevivencia. En este estudio se caracterizó el comportamiento de la conductancia estomática (g_s) en diez especies de cubresuelos utilizadas en techos verdes, cinco especies nativas y cinco suculentas introducidas, ante escenarios con y sin riego ya que la mayoría de los techos verdes extensivos no poseen un sistema de

riego. Los resultados muestran que g_s es mayor en el ensayo con riego que en el sin riego, aunque estadísticamente no hay efecto del contenido volumétrico de humedad sobre esta variable, pero sí de la temperatura y la radiación PAR. De acuerdo con la hipótesis, g_s promedio fue mayor en las especies nativas que en las introducidas, lo que se asociaría a que estas últimas tendrían más estrategias de sobrevivencia ante restricciones hídricas. Por otro lado, la hipótesis de que las especies nativas tendrían mayor densidad estomática y por ende mayor g_s es parcialmente cierta, ya que se cumple para *P. reptans* y *G. berterii*, pero no para las otras especies nativas con menor densidad estomática. Sin embargo, existe una relación positiva en la g_s ante el aumento de la densidad estomática, mientras que esta última disminuye con el aumento de longitud del poro estomático. Durante el día, g_s varía entre las especies, lo que tendría relación con factores ambientales y el efecto del metabolismo fotosintético en la apertura estomática. Las especies nativas tuvieron un comportamiento similar al de especies C3, abriendo sus estomas durante la mañana, variando la apertura durante el medio día según la sensibilidad ante la pérdida de agua, y reduciendo su apertura durante la tarde y la noche. Las especies *A. cordifolia* y *S. palmeri* mostraron un comportamiento similar al de especies CAM, mientras que *S. spurium* rojo, verde e híbrido mostraron comportamientos intermedios entre el metabolismo C3 y CAM, dependiendo del ensayo. Este último caso podría ser beneficioso en un techo verde, ya que en condiciones óptimas estas especies tendrían mayor g_s y potencial de enfriamiento, mientras que ante una restricción hídrica se adaptarían para sobrevivir. La información de este estudio es relevante porque: Primero, entrega datos empíricos sobre el comportamiento de g_s en plantas. Segundo, se establecen distintos mecanismos que estarían modulando la respuesta estomática que finalmente es la que determina el comportamiento de la g_s . Por último, el comportamiento en la g_s de las especies nativas abre espacio a discutir sobre la incorporación de especies que requieran riego suplementario, pero que posean mayor potencial de enfriamiento que las suculentas, lo que podría compensar este *input* extra. Líneas de investigación futuras deberían considerar esta situación y evaluar la relación entre estos factores. Las especies más interesantes para continuar estudiando son *P. reptans*, *G. berterii*, *S. spurium* rojo, verde e híbrido, ya que las dos primeras tendrían un mayor potencial

de enfriamiento evaporativo, mientras que las tres últimas presentarían un comportamiento CAM facultativo. Evaluar su desempeño en condiciones reales determinaría su verdadero efecto sobre la eficiencia energética en los edificios, cuando tienen riego.

Resumen

Falta información sobre las características fisiológicas que afectan el potencial de enfriamiento de las especies utilizadas en techos verdes. Por lo tanto, el objetivo de este estudio es caracterizar la conductancia (g_s) y densidad estomática en especies de cubresuelos, cinco nativas y cinco introducidas, en dos condiciones de riego, para evaluar su posible uso en techos verdes, con énfasis en el potencial de enfriamiento. Se midió g_s en cuatro horarios, contenido volumétrico de humedad (VWC) y condiciones ambientales (t° y PAR), en tratamientos con y sin riego, durante octubre y diciembre. La densidad estomática y longitud de poros estomáticos se determinaron mediante el método de Wayer y Johansen (1985). g_s fue mayor en el tratamiento con riego, y no se vio afectada por VWC, pero sí por las condiciones ambientales. g_s fue mayor en las especies nativas, particularmente en *P. reptans* y *G. berterii*, que presentaron valores promedio más altos y durante el día. *S. spurium* rojo, verde e híbrido mostraron variaciones en g_s entre los ensayos, que podrían asociarse al metabolismo CAM facultativo. La densidad estomática adaxial y abaxial varió en algunas especies. Se estableció una relación positiva entre g_s y densidad estomática, y una negativa entre densidad estomática y longitud del poro estomático. Esto es relevante porque: Primero, g_s puede transformarse a resistencia estomática (r_s) y usarse en modelos de simulación de eficiencia energética. Segundo, abre la discusión sobre incorporar nuevas especies que requieren riego suplementario, pero poseen mayor potencial de enfriamiento evaporativo que las suculentas.

Palabras clave: Techos verdes, Cubresuelos, Conductancia estomática, Densidad estomática.

Referencias

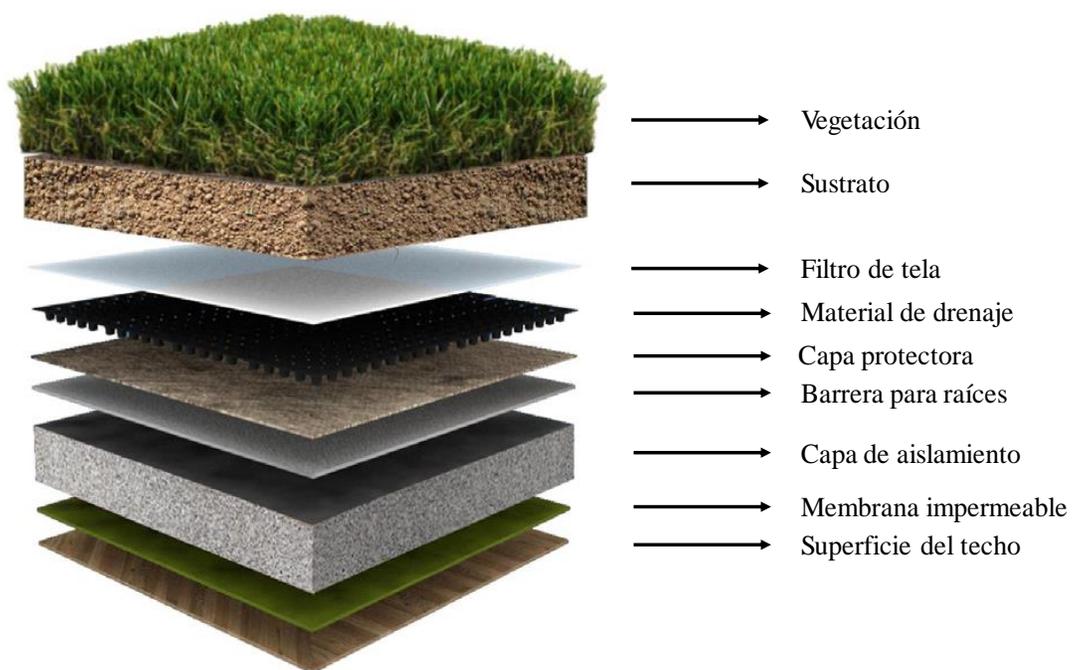
- Blanusa, T., Vaz Monteiro, M., Fantozzi, F.; Vysini, E; Li, Y. y Cameron, R. W. F. 2013. Alternatives to Sedum on green roofs: Can broad leaf perennial plants offer better 'cooling service'? Buildings and environment. 59: 99 – 106.
- Butler, C. y Orians, C. M. 2011. Sedum cools and can improve neighboring plant performance during water deficit on a green roof. Ecological engineering. 37: 1796 – 1803.
- Cameron, R. W. F., Taylor, J. E. y Emmet, M. R. 2014. What's 'cool' in the world of green facades? How plant choice influences the cooling properties of green walls. Building and environment. 73: 198 – 207.
- Catalano de Sousa, M. R., Montalto, F. A. y Palmer, M. I. 2016. Potential climate change impacts on green infrastructure vegetation. Urban forestry & urban greening. 20: 128 – 139.
- Domenghini, J. C., Bremer, D. J., Fry, J. D. y Davis, G. L. 2013. Prolonged drought and recovery responses of Kentucky bluegrass and ornamental groundcovers. HortScience. 48(9): 1209 – 1215.
- Di Rienzo, J., Balzarini, M., Gonzalez, L., Casanoves, F., Tablada, M. y Robledo, C. W. 2017. InfoStat (Versión 2017e) [Software]. Recuperado de Universidad Nacional de Córdoba: <https://www.infostat.com.ar/index.php?mod=page&id=37>
- Durhman, A. K., Rowe, D. B. y Rugh, C. L. 2007. Effect of substrate depth on initial growth, coverage, and survival of 25 succulent green roof plant taxa. HortScience. 42(3): 588 – 595.
- Falcioni, R., Moriwaki, T., Bonato, C. M., De Souza, L. A., Nanni, M. R. y Antunes, W. C. 2017. Distinct growth light and gibberillin regimes alter leaf anatomy and reveal their influence on leaf optical properties. Environmental and experimental botany. 140: 86-95.
- Garbez, M., Symoneaux, R., Belin, É., Caraglio, Y., Chéné, Y., Donés, N., Durand, J. B., Hunault, G., Relion, D., Sigogne, M., Rousseau, D. y Galopin, G. 2018. Ornamental plants architectural characteristics in relation to visual sensory

- attributes: a new approach on the rose bush for objective evaluation of the visual quality. *Eur. J. Hortic. Sci.* 83(3): 187 – 201.
- Garrison, N. y Horowitz, C. 2012. Looking up: how green roofs and cool roofs can reduce energy use, address climate change, and protect water resources in southern California. Emmett Center on Climate Change and the environment at UCLA School of Law. R:12-06-B.
- Inoue, S. y Kinoshita, T. 2017. Blue light regulation of stomatal opening and the plasma membrane H⁺-ATPase. *Plant Physiology*.174: 531 – 538.
- Köerner, C. H., Scheel, J. A. y Bauer, H. 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Ynthetica*. 13(1): 45 – 82.
- Lallana, V. y Lallana, M. 2003. Manual de prácticas de fisiología vegetal. Facultad de ciencia agropecuaria-UNER, pp. 23 – 25.
- Maclvor, J. S. y Lundholm, J. 2011. Performance evaluation of native plants suited to extensive green roof conditions in a maritime climate. *Ecological engineering*. 37: 407 – 4017.
- Montenegro, G. 2000. Chile nuestra flora útil: Guía de plantas de uso apícola, en medicina folklórica, artesanal y ornamental. (1ª ed.). Santiago, Chile: Ediciones universidad católica de Chile.
- National Institute of Health (NIH). 1997. ImageJ [Software]. Recuperado de <https://imagej.nih.gov/ij/index.html>
- Nelson, E. A. y Sage, R. F. 2008. Functional constraints of CAM leaf anatomy: tight cell packing is associated with increased CAM function across a gradient of CAM expression. *Journal of experimental botany*. 59(7): 1841 – 1850.
- Patil, P., Biradar, P., Bhagawathi, A. U. y Hejjegar, I. S. 2018. A review on leaf area index of horticulture crops and its importance. *Int.J.Curr.Microbiol.App.Sci* 7(4): 505 – 513.
- Raimondo, F., Trifilo, P., Lo Gullo, M. A., Andri, S. Savi, T. y Nardini, A. 2015. Plant performance on mediterranean green roofs: interaction of species-specific hydraulic strategies and substrate water relations. *AoB Plants*. 7: 1 – 12. Recuperado de <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv007>

- Rayner, J. P., Farrell, C., Raynor, K. J., Murphy, S. M. y Williams, N. S. G. 2015. Plant establishment on a green roof under extreme hot and dry conditions: the importance of leaf succulence in plant selection. *Urban forestry & urban greening*. 15: 6 – 14.
- Razzaghmanesh, M., Beecham, S. y Brien, C. J. 2014. Developing resilient Green roofs in a dry climate. *Science of the total environment*. 490: 579 – 589.
- Sailor, D. J. 2008. A green roof model for building energy simulation programs. *Energy and buildings*. 40: 1466 – 1478.
- Savi, T., Dal Borgo, A., Love, V. L., Andri, S., Tetriach, M. y Nardini, A. 2016. Drought versus heat: what's the major constraint on Mediterranean green roof plants? *Science of the total environment*. 566-567: 753 – 760.
- Strobel, D. W. y Sundberg, M. D. 1983. Stomatal density in leaves of various xerophytes – A preliminary study. *Jour. Minn. Acad. Sci.* 49: 7 – 9.
- Sundberg, M. 1985. Trends in distribution and size of stomata in desert plants. *Desert plants*. 7: 154 – 157.
- Tabares-Velasco, P. C. y Srebric, J. 2012. A heat transfer model for assesment of plant based roofing systems in summer conditions. *Building and environment*. 49: 310 – 323.
- Taiz, L. y Zeiger E. 1998a. Photosynthesis: carbon reactions. En L. Taiz y E. Zeiger (Eds.), *Plant physiology* (2a ed., pp. 195 - 225). Massachusetts, MA: Sinauer associates.
- Taiz, L. y Zeiger E. 1998b. Photosynthesis: the light reactions. En L. Taiz y E. Zeiger (Eds.), *Plant physiology* (2a ed., pp. 155 - 193). Massachusetts, MA: Sinauer associates.
- Taiz, L. y Zeiger E. 1998c. Water balance of plants. En L. Taiz y E. Zeiger (Eds.), *Plant physiology* (2a ed., pp. 81 - 101). Massachusetts, MA: Sinauer associates.
- Taiz, L. y Zeiger E. 1998d. Blue-light responses: Stomatal movements and morphogenesis. En L. Taiz y E. Zeiger (Eds.), *Plant physiology* (2a ed., pp. 517 - 541). Massachusetts, MA: Sinauer associates.
- Taiz, L. y Zeiger E. 1998e. Stress physiology. En L. Taiz y E. Zeiger (Eds.), *Plant physiology* (2a ed., pp. 725 - 757). Massachusetts, MA: Sinauer associates.

- Urban, J., Ingwers, M., McGuire, M. A. y Teskey, R. O. 2017. Stomatal conductance increases with rising temperatures. *Plant signaling and behavior*. 12(8). Recuperado de <https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1356534>.
- Vahdati, N., Tehranifar, A. y Kazemi, F. 2017. Assessing chilling and drought tolerance of different plant genera on extensive green roofs in an arid climate region in Iran. *Journal of environmental management*. 192: 215 – 223.
- Van Mechelen, C., Dutoit, T., Kattge, J. y Hermy, M. 2014. Plant trait analysis delivers an extensive list of potential green roof species for Mediterranean France. *Ecological engineering*. 67: 48 – 59.
- Van Mechelen, C., Dutoit, T. y Hermy, M. 2015. Vegetation development on different extensive Green roof types in a mediterranean and temperate maritime climate. *Ecological engineering*. 82: 571 – 582.
- Vaz Monteiro, M., Blanusa, T., Verhoef, A., Richardson, M., Hadley, P. y Cameron, R. W. F. 2017. Functional green roofs: importance of plant choice in maximizing summertime environmental cooling and substrate insulation potential. *Energy and buildings*. 141: 56 – 68.
- Von Caemmerer, S. y Griffiths, H. 2009. Stomatal response to CO₂ during a diel Crassulacean acid metabolism cycle in *Kalanchoe daigremontiana* and *Kalanchoe pinnata*. *Plant, cell and environment*. 32: 567 – 576.
- Vijayaraghavan, K. 2016. Green roofs: a critical review on the role of components, benefits, limitations and trends. *Renewable and sustainable energy reviews*. 57: 740 – 752.
- Weyer, J. y Johansen, L. 1985. Accurate estimation of stomatal aperture from silicone rubber impressions. *New phytologist*. 101: 109 – 115.
- Wong, N. H., Chen, Y., Ong, C. L., Sia, A. 2003. Investigation of thermal benefits of rooftop garden in the tropical environment. *Build Environ*. 38: 261 – 270.
- Zambrano, V. A. B., Lawson, T., Olmos, E., Fernández-García, N. y Borland, A. M. 2014. Leaf anatomical traits wich accommodate the facultative engagement of crassulacean acid metabolism in tropical trees of the genus *Clusia*. *Journal of experimental botany*. 65(13): 3513 – 3523.

Anexos



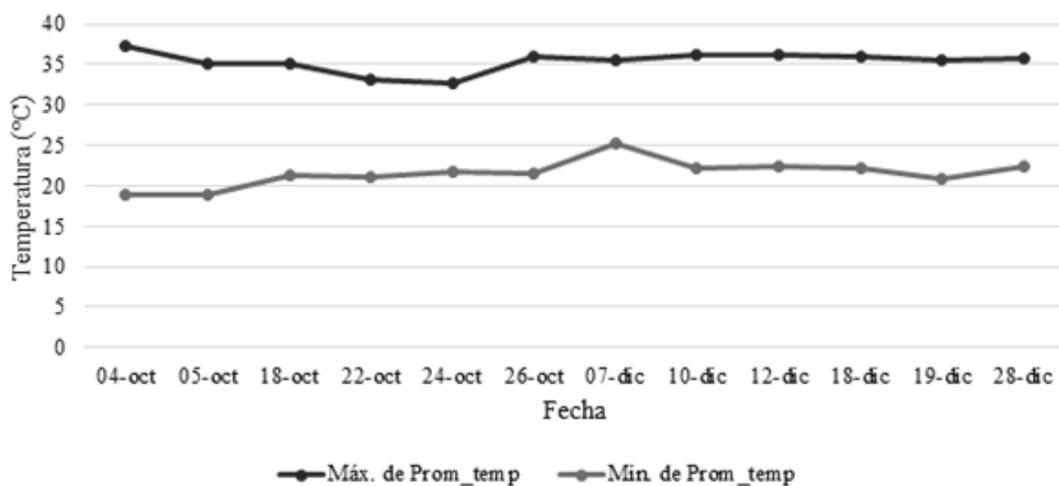
Anexo 1. Esquema de los componentes de un techo verde. Adaptado de Vijayaraghavan *et al.* (2016).



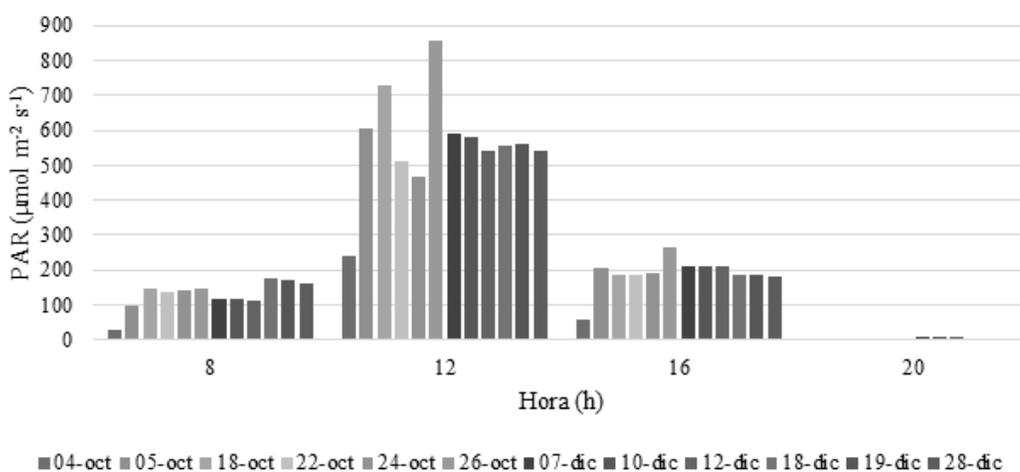
Anexo 2. Montaje y diseño experimental para ambos experimentos. A) Ensayo con riego y B) Ensayo sin riego. Ambos ensayos con diseño completamente al azar (DCA).

Anexo 3. Calendario de fechas de medición para el ensayo con o sin riego, durante octubre y diciembre.

Mes	Ensayo con riego	Ensayo sin riego
Octubre	5, 19 y 26	4, 18 y 24
Diciembre	18, 19 y 28	7, 10 y 12



Anexo 4. Promedio de la temperatura mínima (Mín. de Prom_temp: °C) y máxima (Máx. de Prom_temp: °C) en los días de medición, durante octubre y diciembre



Anexo 5. Radiación PAR en los cuatro horarios de medición (8, 12, 16 y 20 horas), en los días de medición durante octubre y diciembre.

Anexo 6. Modelos de regresión no lineal

Se utilizaron modelos de regresión no lineal para analizar el comportamiento de la conductancia estomática (g_s) con respecto a la densidad estomática (Ecc. 1) y de esta última con respecto a la longitud promedio del poro estomático (Ecc. 2).

Ecc.1.
$$y = b_0 \cdot \text{DSProm} / (b_1 + \text{DSProm})$$

Donde “y” corresponde a la conductancia estomática promedio, DSProm corresponde a la densidad estomática promedio, b_0 y b_1 corresponden a los estimadores de los parámetros de regresión ($b_0=178.13$; $b_1=55.28$).

Ecc.2.
$$y = b_0 \cdot \exp(b_1 \cdot \text{LPProm})$$

Donde “y” corresponde a la densidad estomática promedio, LPProm corresponde a la longitud promedio del poro estomático, b_0 y b_1 corresponden a los estimadores de los parámetros de regresión ($b_0=942.41$; $b_1=-0.11$).

