

DESCRIPCIÓN MICROSCÓPICA DE LA MORFOLOGÍA FOLIAR DE *Neltuma chilensis* (molina) C.E. Hughes & G.P. Lewis

Cristian Fonseca-Salvo¹, Carlos Coros-Villca^{1,4}, Samuel Valdebenito²,
Guillermo Fernández-Bunster^{3,4} y Jonathan Aránguiz-Rodríguez^{1,4}

RESUMEN

Neltuma chilensis, árbol nativo de la zona Central de Chile, es históricamente valorado por su importancia ecológica, cultural y por su resiliencia frente a la sequía. Este estudio tiene como objetivo caracterizar la morfología foliar microscópica de esta especie mediante el uso de técnicas histológicas. Las hojas se recolectaron en la región de Valparaíso, Chile, procesadas y analizadas mediante diversas técnicas de tinción, analizándose estructuras histológicas y afinidad tintorial. Se observó una epidermis uniestratificada con tricomas no glandulares, de forma cónica, e indicios de estomas en la superficie adaxial, mesófilo dorsiventral con parénquima en empalizada y lagunar, nervadura central con esclerénquima lignificado, floema y xilema con traqueidas. También se identificaron idioblastos densos y grumosos con presencia de mucílago, probablemente implicados en la retención hídrica. Estos hallazgos aportan información sobre las estructuras anatómicas relacionadas con la adaptación de *N. chilensis* a condiciones abióticas extremas, tales como sequías, climas con alta fluctuación de temperaturas máximas y mínimas.

Palabras clave adicionales: Anatomía foliar, descripción histológica, morfología, técnicas histológicas

ABSTRACT

Microscopic description of the foliar morphology of *Neltuma chilensis* (Molina) C.E. Hughes & G.P. Lewis

Neltuma chilensis, a native tree of Central Chile, is historically valued for its ecological and cultural importance, as well as for its resilience to drought. This study aims to characterize the microscopic foliar morphology of this species using histological techniques. Leaves were collected in the Region of Valparaíso, Chile, processed, and analyzed using various staining techniques, examining histological structures and staining affinity. A uniseriate epidermis with non-glandular, conical trichomes and stomata on the adaxial surface was observed; a dorsiventral mesophyll with palisade and spongy parenchyma; and a midrib containing lignified sclerenchyma, phloem, and xylem with tracheids. Dense, granular idioblasts containing mucilage were also identified, likely involved in water retention. These findings provide information on the anatomical structures associated with the adaptation of *N. chilensis* to extreme abiotic conditions, such as drought and climates with high fluctuations between maximum and minimum temperatures.

Additional Keywords: Foliar anatomy, histological description, histological techniques, morphology

Editor Asociado: Dra. Georgina Vargas-Simón

INTRODUCCIÓN

El algarrobo chileno, denominado previamente como *Prosopis chilensis* (Hughes *et al.*, 2023), y hoy en día *Neltuma chilensis*, es un árbol espinoso de la familia Fabaceae (Aguilar *et al.*, 2020) que se distribuye desde la región de Tarapacá hasta la del Libertador General Bernardo O'Higgins, con

más del 50 % de su población concentrada en la región Metropolitana (Contreras *et al.*, 2021). Considerado como un árbol heliófilo de las zonas áridas y semiáridas de Chile, Argentina, Perú y Bolivia (Aguilar *et al.*, 2020), posee un gran valor patrimonial. Es muy probable que esta especie fue introducida a Chile central durante el arcaico temprano desde el noroeste argentino y pudo

Recibido: Julio 4, 2025

Aceptado: Diciembre 15, 2025

¹Laboratorio de Ciencias Morfológicas, Escuela de Tecnología Médica, Facultad de Medicina, Universidad de Valparaíso, Campus San Felipe, Chile. e-mail: cristian.fonseca@alumnos.uv.cl; carlos.coros@uv.cl; jonathan.aranguizro@uv.cl (autor de correspondencia).

²Escuela de Ciencias Agrícolas y Veterinarias, Universidad Viña del Mar, Viña del Mar, 2520000. Chile. e-mail: samuel.valdebenito.p@mail.pucv.cl.

³Laboratorio de Biotecnología, Escuela de Tecnología Médica, Facultad de Medicina, Universidad de Valparaíso, Campus San Felipe, Chile. e-mail: guillermo.fernandezbun@uv.cl.

⁴CIDI-CIISTe, Línea Patrimonio y Medio Ambiente, Universidad de Valparaíso, Campus San Felipe, Chile.

haber estado en proceso de domesticación, debido a la gran variedad de ecotipos existentes en sitios arqueológicos (Coros, 2017), donde numerosos registros arqueobotánicos atestiguan que fue explotado por los humanos de manera sistemática y con diversos fines a través del tiempo desde el arcaico temprano; además, este árbol sobresale por su extraordinaria adaptación al clima árido (Senilliani *et al.*, 2020) y su rol en los ecosistemas de Chile central y del norte, porque sirve como hábitat y alimento para diversas especies, así mismo, contribuye a la retención de agua y a la formación de suelo (Martínez, 2024).

En el ámbito de la nutrición, los frutos de esta especie de planta se utilizan para producir harina, que se caracteriza por un alto contenido de proteínas, azúcares naturales, fibra dietética, vitaminas del complejo B y varios minerales esenciales. En este contexto, los frutos se consumen desde tiempos prehispánicos por varios pueblos indígenas de las regiones norte y central del país, entre los cuales destaca la cultura Aconcagua (Fundación Lepe, 2024).

En relación con la adaptación a climas áridos, se ha visto este tipo de característica en otras especies del género, como en *Prosopis tamarugo* Phil., que se encuentra en el Desierto de Atacama, y que presenta una serie de rasgos fisiológicos que explican su adaptación al clima árido, por ejemplo, un sistema radicular profundo que le permite acceder a los acuíferos del subsuelo, además de ajustes osmóticos y controles estomáticos, que le ayudan a mantener el equilibrio hídrico (Calderón, 2016). *N. chilensis* también es una especie adaptada a condiciones ambientales extremas, lo que le permite prosperar en terrenos de baja fertilidad, con clima caluroso y seco. Un estudio demostró un patrón de variación adaptativa de la especie, en relación con la longitud y latitud, y en parte, la altitud, diferenciación demostrada en sus tiempos de brotación primaveral (Carranza *et al.*, 2000).

Esta habilidad de adaptación la ha convertido en un bien importante para las comunidades que dependen de la agricultura de subsistencia. No obstante, el uso intensivo y descontrolado de este recurso, desde el siglo XIX, principalmente para la producción de combustible y madera, ha generado una alarmante deforestación, ocasionando la pérdida de árboles de alto valor

genético y la destrucción de sus extensos bosques (Martínez, 2024).

Debido a que se ha descrito que la variabilidad morfológica y anatómica de las hojas pueden responder a un proceso adaptativo específico que asegura el éxito de la fotosíntesis, evapotranspiración, transporte de fotoasimilados y el mantenimiento–intercambio energético del árbol en su entorno particular (Harrison *et al.*, 2021; Karabourniotis *et al.*, 2021)–, este trabajo tuvo como objetivo describir la anatomía vegetal de las hojas de *N. chilensis*, mediante histología, y uso de diferentes técnicas histoquímicas, con el fin de obtener información microscópica detallada de esta especie, que contribuya a la comprensión de los mecanismos de resistencia estructural que la hacen resiliente a factores ambientales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de la muestra. Entre los meses de abril y mayo de 2024, y posterior identificación mediante bibliografía y confirmación por expertos, se seleccionaron cuatro árboles de *N. chilensis* y de cada uno se colectaron cinco hojas caducas bipinnadas, con orientación sur, a una altura de 2 metros. Estos árboles estaban ubicados en el cerro “La Virgen”, “Parque Bordo Estero 1 y 2”, y Cerro “El Encón” (Cuadro 1), y georreferenciados en el Valle del Aconcagua, en la región de Valparaíso, Chile, totalizando 20 hojas.

Los árboles se seleccionaron, dentro de la zona de distribución de la especie, pero con la consideración de una distancia de al menos 25 metros, para evitar la relación de parentesco entre los árboles. Se escogieron hojas maduras y adultas sin daños visibles (Figura 1), accesibles para la recolección. Las hojas se sumergieron en formalina, alcohol, ácido acético (FAA) en una relación 1:20, donde 1 corresponde al tamaño de la muestra y 20 a la cantidad de líquido fijador (50 mL etanol 70 %, 5 mL ácido acético glacial, 5 mL formalina 37 %, 40 mL agua destilada). El tiempo de fijación fue de 24 h (Aguilera y Guedes, 2021). Adicionalmente, se colectó una muestra de cada árbol a estudiar (especimen *voucher*), para ser depositada en el Herbario del Museo Arqueológico de Los Andes (Av. Santa Teresa 698, Los Andes, Chile).

Cuadro 1. Coordenadas de obtención de muestras de *N. chilensis*.

| Localidad de colecta | Coordenadas | | Altitud (m) |
|-----------------------|---------------|---------------|-------------|
| | Latitud (S) | Longitud (W) | |
| La Virgen | 32° 43' 37,79 | 70° 43' 30,59 | 630 |
| Parque Borde Estero 1 | 32° 44' 19,18 | 70° 42' 56,41 | 645 |
| Parque Borde Estero 2 | 32° 44' 18,95 | 70° 42' 55,42 | 645 |
| El Encón | 32° 43' 39,35 | 70° 43' 32,61 | 629 |

**Figura 1.** Hojas paripinnadas de *N. chilensis*.

Procesamiento de la muestra vegetal. Las muestras colectadas, con un largo de 2 cm y un ancho de 3 mm, en promedio, se procesaron con base en el protocolo de la técnica de Johansen (1940), que fue modificado reduciendo los tiempos de deshidratación de 3 a 1 día, sin alterar la calidad de la imagen, y estandarizado en el Laboratorio de Ciencias Morfológicas de la Universidad de Valparaíso, Campus San Felipe. Se inició con la deshidratación de las muestras con alcoholes ascendentes y en cambios sucesivos de 70° a 100°, y se continuó con el aclarado en xilol e infiltración en parafina histológica con un punto de fusión de 56 a 58 °C. Las muestras de hojas de cada árbol se incluyeron en parafina, realizando

cortes para preparar dos bloques para orientación transversal, y otro para las orientaciones tangenciales y paradermales, con un total de 24 bloques (6 bloques por árbol x 4 árboles). Debido a su naturaleza, éstos se sumergieron en ácido nítrico al 5 % durante tres minutos, a fin de facilitar el corte. Posteriormente, fueron seccionados con un grosor variable, entre 5 y 10 micras, en un micrótopo rotatorio manual (Histo-Line). Cada orientación permitió visualizar estructuras específicas de la anatomía foliar. Los cortes transversales mostraron la organización dorsiventral del mesófilo, las epidermis abaxial y adaxial, el parénquima en empalizada y lagunar y la anatomía de la nervadura central; por su parte,

los cortes tangenciales permitieron observar la disposición longitudinal de fibras, idioblastos y haces vasculares; y los paradermales posibilitaron la observación directa de la epidermis en planta, incluyendo estomas, tricomas y el patrón de distribución del tejido vascular. De cada bloque, se generaron doce placas histológicas, distribuidas en duplicado para cada una de las siguientes tinciones: Hematoxilina-Eosina, Giemsa, PAS, Tricrómico de Masson, Gomori Plata y Safranina-Verde Rápido. En total, se obtuvieron 192 láminas, correspondientes a 96 cortes transversales, 48 cortes tangenciales y 48 cortes paradermales.

Protocolos de tinción. Las técnicas de tinción utilizadas en este estudio fueron Hematoxilina-Eosina y Giemsa para la identificación de componentes topográficos, y estructurales ácidos y básicos; safranina-verde rápido, para la diferenciación de paredes celulares lignificadas y no lignificadas; ácido peryódico de Schiff (PAS) utilizado en la identificación de polisacáridos; Tricrómico de Masson para la identificación de fibras, y la impregnación argéntica de Tinción de Gomori Plata fue utilizada para la identificación de tejido argirófilo; esto es, fibras capaces de captar sales de plata en precipitación. Todos los fundamentos de las técnicas y protocolos se basaron en los manuales de técnica histológica en tejido vegetal (Aguilera y Guedes, 2021), con una adaptación y estandarización en el Laboratorio de Ciencias Morfológicas, modificando los tiempos de los distintos reactivos. Cada lámina histológica, con su respectiva tinción, se observó y microfotografió con un microscopio trinocular (Olympus, CX 43) y las imágenes se analizaron con el programa LCMicro 2.1 (Build 15717, 2016, Olympus).

RESULTADOS

En el estudio anatómico se identificaron estructuras iguales o similares en todas las muestras analizadas de la especie, independiente de la técnica de tinción empleada.

Descripciones estructurales de la hoja de *N. chilensis*

Epidermis y mesófilo. Ambas superficies de la hoja (Figura 2) están revestidas por una capa de células epidérmicas uniestratificada, la cual está recubierta por una capa de cutina (Cu) en forma

cónica, dos tricomas simples, no glandulares, unicelulares, de morfología cónica (Tr). Se observó que tanto el grosor de la cutina como el número de tricomas son mayores en la epidermis adaxial (Ead) (Figura 2b).

El mesófilo es de tipo heterogéneo con disposición dorsiventral, formado por un parénquima en empalizada (PE) de tres a cuatro capas y un parénquima lagunar (PL) con una menor densidad celular. El parénquima en empalizada se compone por células alargadas en posición vertical; estas células poseen un núcleo central y numerosos cloroplastos hacia la periferia.

Nervadura central. La nervadura central, que corresponde al haz vascular de mayor calibre y a la extensión del peciolo, tiene forma circular, y en las tres tinciones utilizadas (Giemsa, PAS, Safranina-Verde Rápido) (Figura 3a, 3b, 3c) se distinguen tres estructuras bien diferenciadas: xilema (Xi), floema (F) y esclerénquima (ES). El esclerénquima rodea de manera incompleta al haz vascular (HV) hacia la superficie abaxial (Eab), tiene forma de arco y posee de 3 a 4 capas de fibras con paredes secundarias de gran espesor que ocupan la mayor parte del lumen. El floema se dispone en forma de arco y se caracteriza por su hipercromasia. Finalmente, hacia la cara adaxial y con forma circular está el xilema, que se caracteriza por filas de conductos lignificados de gran diámetro y paredes que se alternan con filas de células parenquimáticas nucleadas, alargadas y no lignificadas.

Haces vasculares. En la Figura 3d, se visualizan fibras del esclerénquima hacia los bordes del haz, mientras que hacia el interior de estos haces se divisan elementos del xilema y del floema como tubos cribosos y células acompañantes alargadas e intensamente teñidas que destacan por la presencia de núcleo. En la Figura 3e, se observan vasos del xilema acompañados por traqueidas caracterizadas por engrosamientos secundarios dispuestos de manera transversal a lo largo de la pared celular, con aspecto compatible con engrosamientos escalariformes. En la Figura 3f, en la zona de bifurcación del haz, se distinguen células acompañantes nucleadas y de citoplasma alargado, mientras que en las ramificaciones del haz se detectan traqueidas del xilema. Además, rodeando cada haz vascular, se observa una vaina de células

de gran tamaño y un citoplasma ópticamente vacío. Se agrega que en la Figura 3f, se identifican núcleos en algunas, mientras que en la Figura 3e

se observan cristales de oxalato de calcio en su interior.

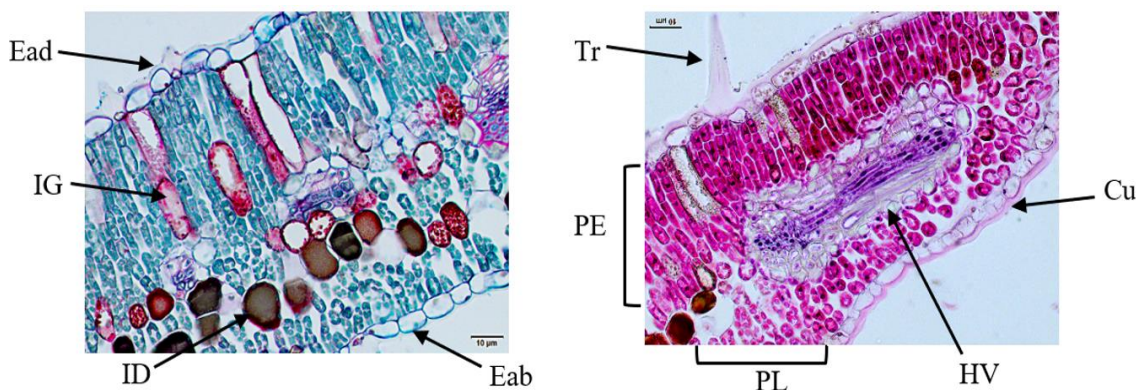


Figura 2. Sección transversal y tangencial del mesófilo de la hoja de *N. chilensis*. Barra=10 μ m

(a) Sección tangencial teñida con safranina-verde rápido. (b) Sección tangencial teñida con hematoxilina-eosina. Eab (epidermis abaxial), Ead (epidermis adaxial), IG (idioblasto grueso), ID (idioblasto denso); PE (parénquima en empalizada), PL (parénquima lagunar), HV (haz vascular), Tr (tricoma), Cu (cutina)

Idioblastos. Se visualizan dos tipos de idioblastos de pared delgada (3g, 3h, 3i), y considerando que ellos no presentan pigmentación propia, la coloración evidenciada mediante Giemsa, PAS y tricrómico de Masson responde a su afinidad por los colorantes empleados. En primer lugar, se observan idioblastos densos, los cuales se encuentran en el parénquima lagunar, tienen forma circular y poseen un contenido denso e hipercromático con afinidad por verde rápido y hematoxilina férrica. En segundo lugar, se encuentran idioblastos gruesos, ubicados en la empalizada, que tienden a ser más alargados en dirección a la epidermis y redondos hacia el interior; su contenido, de consistencia grumosa, tiende a concentrarse hacia la periferia, presenta afinidad por safranina, PAS positivo; se observan variaciones en el tamaño de la estructura y en la cantidad de contenido que poseen, e incluso se encuentran idioblastos en estadios intermedios que presentan características de ambos tipos. En la Figura 3h, se observa contenido de un idioblasto grueso migrando hacia las células de la epidermis.

Los resultados de esta investigación concuerdan con lo observado por otros autores, en relación con las estructuras de *Neltuma chilensis*:

Considerando el refinamiento de elementos anatómicos que optimizan la morfología tisular y celular, junto con los resultados, es posible identificar una serie de características estructurales que, a nivel general, permiten inferir una adaptación fisiológica de la hoja en respuesta a las condiciones ambientales (Harrison *et al.*, 2021; Karabourniotis *et al.*, 2021). El primer elemento llamativo en la inspección de las secciones transversales fueron los indicios de estomas en formación (Figura 3a, 3g) en la superficie adaxial de la hoja, cuya función se asocia al intercambio gaseoso, por lo que se sugiere que su ubicación puede optimizar la tasa de fotosíntesis facilitando la entrada directa de dióxido de carbono (Wall *et al.*, 2022). La presencia de tricomas en esta superficie indica que ellos funcionan como una barrera física al proteger al mesófilo del daño provocado por la radiación UV; además, ayudan en promover la disponibilidad de agua en el interior de la hoja al disminuir la tasa de transpiración (Yanhua *et al.*, 2024).

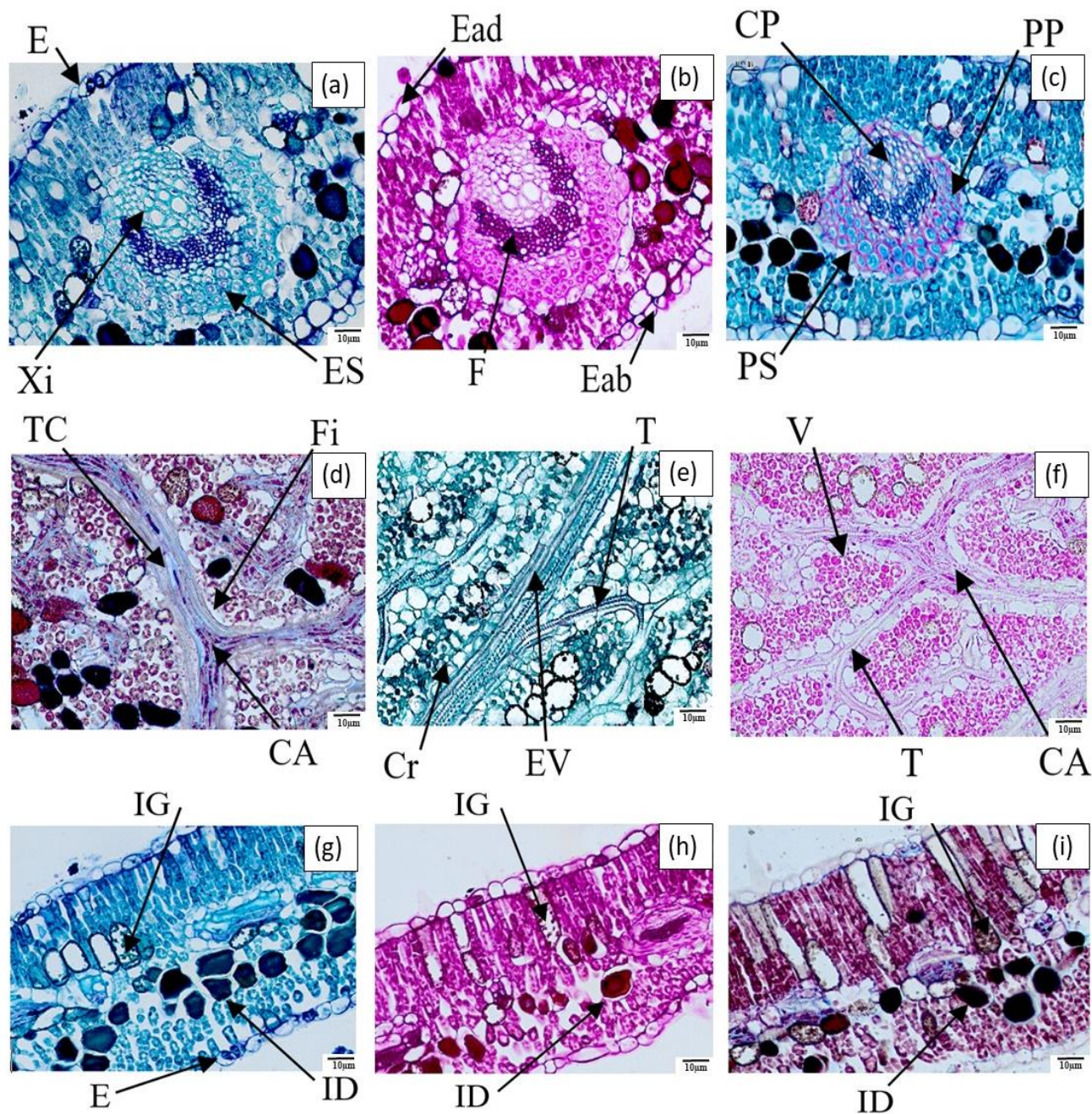


Figura 3. Visualización de estructuras relacionadas con la nervadura central de *N. chilensis*. Barra = 10 µm. Sección transversal teñida con Giemsa (a), PAS (b), safranina-verde rápido (c). Sección paradermal teñida con tricrómico de Masson (d), tinción de Gomori Plata (e) y hematoxilina-eosina (f). Sección tangencial teñida con Giemsa (g), PAS (h) y tricrómico de Masson (i). E (estoma en formación); Xi (xilema); ES (esclerenquima); F (floema); Ead (epidermis adaxial); Eab (epidermis abaxial); PP (pared primaria); PS (pared secundaria); CP (células parenquimáticas del xilema); Fi (fibras del esclerenquima); TC (tubo criboso); CA (células acompañantes); EV (elementos de vaso del xilema); T (traqueidas); Cr (cristales); V (vaina de células parenquimáticas); IG (idioblasto grueso); ID (idioblasto denso)

DISCUSIÓN

Con relación a algunos mecanismos de resistencia estructural que la hacen resiliente a factores abióticos del ambiente, la nervadura central de la hoja es un segundo elemento de interés, por presentar un patrón transcurrente caracterizado por una alta proporción de tejido con aspecto fibroso (Figura 2). Las fibras y traqueidas muestran patrones de lignificación especializados, con evidencia de que éstos juegan un rol clave en la resistencia mecánica de las estructuras vasculares (Emonet y Hay, 2022). El tejido esclerenquimático formado de fibras fusiformes y gruesas puede tener un rol decisivo en el mantenimiento de la evapotranspiración; en otras palabras, en el potencial hídrico y la capilaridad, brindando soporte estructural a la lámina foliar y a los conductos vasculares frente a condiciones de estrés hídrico y altas temperaturas (Cui *et al.*, 2023).

En las secciones tangenciales y paradermales se identificaron idioblastos mucilaginosos de dos tipos: idioblastos densos, de contorno circular y contenido homogéneo, e idioblastos grumosos, cuyo material PAS positivo se disponía de manera periférica. Estos componentes explican tanto la reacción PAS positiva (Kiernan, 2015) como las diferencias en densidad, distribución interna y afinidad tintorial, atributos que reflejan distintos grados de hidratación y organización tridimensional del mucílago dentro de los idioblastos (Soto y Gysling, 2009).

Según descripciones previas, los idioblastos presentes en las hojas de algarrobo acumulan mucílago, aunque hay ambigüedad respecto a la apariencia que toman estas estructuras al microscopio; por lo que el tercer elemento de interés para entender el mecanismo de resiliencia de esta especie es el mucílago, compuesto por polisacáridos hidrofílicos, que forma redes tridimensionales que retienen agua (Landl *et al.*, 2021), lo que podría ser una ventaja importante para mantener una fuente de hidratación constante para los tejidos de la hoja, independiente de la disponibilidad de agua que tenga el resto del árbol (Villa *et al.*, 2020). Estas diferencias en la composición y en el grado de hidratación del mucílago podrían explicar la variabilidad observada en la apariencia de los idioblastos, que algunos presentan un contenido más denso e

intensamente teñido, mientras que otros muestran un material grumoso con menor afinidad tintorial. Esta heterogeneidad también podría relacionarse con su ubicación en el mesófilo, donde los idioblastos próximos a la epidermis abaxial tienden a mostrar una mayor condensación del contenido, mientras que aquellos situados hacia la región adaxial exhiben una estructura más laxa y con tinción menos evidente.

Con relación a las metodologías, se sugiere tomar en consideración la importancia de la orientación del corte del tejido procesado en técnicas histológicas, puesto que las secciones en orientación paradermal posibilitaron una observación más detallada de las estructuras que componen el xilema y el floema (Figura 3), las cuales pueden observarse desde diferentes planos según el calibre del haz y la profundidad del corte histológico.

La técnica de impregnación argéntica de Gomori Plata se empleó debido a su capacidad para resaltar estructuras con afinidad por sales de plata, propiedad ampliamente descrita en Bancroft y Gamble (2008), quienes señalan que los componentes tisulares con grupos reactivos son capaces de captar iones de plata. Estos componentes pueden ser polisacáridos, glicoproteínas y determinados componentes de la pared celular. En el presente estudio, esta técnica permitió identificar con precisión la cutina, los tricomas y las traqueidas, estructuras que presentan paredes celulares lignificadas o cuticulares que actúan como sustratos argirófilos. La marcada impregnación obtenida en dichas regiones facilitó la delimitación de los contornos celulares y la caracterización de la arquitectura del tejido, justificando así el uso de la impregnación argéntica como una herramienta complementaria para la descripción anatómica detallada de la hoja de *N. chilensis*. La técnica tricrómico de Masson resultó adecuada para analizar los haces vasculares y diferenciar el tejido de aspecto fibroso del tejido celular tanto en cortes paradermales como transversales. La técnica de PAS mostró positividad para el mucílago, floema y paredes primarias del esclerenquima, lo que la hace útil para la identificación de este tipo de estructuras. Sin embargo, para un análisis más completo de los haces vasculares, la tinción de safranina-verde rápido sigue siendo la más empleada, porque permite identificar la presencia

de lignina, con una clara diferenciación entre xilema y floema, como también entre las paredes primarias y secundarias del esclerénquima. Finalmente, las técnicas topográficas Giemsa y Hematoxilina-Eosina permitieron identificar los núcleos y citoplasmas, por lo que podrían ser interesantes para la observación del mesófilo.

Como proyección de este estudio, se plantea aplicar esta metodología en la caracterización histológica de hojas de diferentes especies de interés para entender la morfología y fisiología desde otro punto de vista, mediante la comparación de secciones en diversos planos y aplicando una variedad de técnicas de tinción. Se destaca la importancia de incluir las muestras en diferentes orientaciones, de modo que al cortarlas se obtengan láminas que permitan observar la hoja en sus tres 3 dimensiones. Por último, con el objetivo de profundizar el estudio de esta especie y que se logre comprender íntegramente su comportamiento resiliente, se sugiere realizar análisis químicos que integren técnicas histoquímicas específicas en conjunto, que permitan visualizar la distribución de dichos compuestos a nivel tisular y celular.

CONCLUSIONES

La presencia de estructuras anatómicas relevantes para la adaptación a condiciones de sequía observadas en la caracterización microscópica de la hoja de *N. chilensis* explica la presencia de la especie en climas áridos y semiáridos. Se destacan como estructuras anatómicas relevantes la presencia de una epidermis uniestratificada con tricomas e indicios de estomas en la superficie adaxial, un mesófilo dorsiventral compuesto por parénquima en empalizada y lagunar, así como una nervadura central robusta con xilema, floema y esclerénquima lignificado, además destaca la presencia de idioblastos con mucílago, los cuales podrían contribuir a la retención hídrica. Por ello, estos hallazgos aportan evidencia morfológica concreta sobre los mecanismos estructurales asociados a la presencia de esta especie en ambientes áridos, y proporcionan una base anatómica útil para futuros estudios de conservación y adaptación vegetal en contextos de cambio climático.

LITERATURA CITADA

1. Aguilar D.L., M.C. Acosta, M.C. Baranzelli, A.N. Sérsic, J. Delatorre-Herrera, A. Verga y A. Cosacov. 2020. Ecophylogeography of the disjunct South American xerophytic tree species *Prosopis chilensis* (Fabaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 129(4):793-809.
2. Aguilera, N. y L.M. Guedes. 2021. Manual de Técnicas Anatómicas e Histoquímicas para el Análisis de Muestras Vegetales. Universidad de Concepción. Chile.
3. Bancroft, J.D. y M. Gamble. 2008. Theory and practice of histological techniques (7th ed.). Churchill Livingstone/Elsevier.
4. Calderón Jiles, G.B. 2016. *Prosopis tamarugo* Phil. Un árbol endémico del desierto de atacama. Propuesta de niveles umbrales de profundidad freática para su conservación. Universidad de Chile. Memoria de Título Ingeniería en Recursos Naturales Renovables.
5. Carranza, C., G. Verzino, J. Di Rienzo, M. Ledesma, y J. Joseau, J. 2000. Componentes de la variación adaptativa en *Prosopis Chilensis*: el índice de brotación. *Muldequina* 9(1): 55-64.
6. Contreras Díaz, R., M. González González, F. Aguayo Cruces, S. Gacitúa Arias y V. Porcile Saavedra. 2021. Análisis de diversidad y estructura genética de poblaciones de *Prosopis chilensis* entre las provincias de Chacabuco y San Felipe de Aconcagua, usando marcadores moleculares microsatélites. *Bosque (Valdivia)* 42(3): 371-382.
7. Coros, C. 2017. Los Arcaicos del Rutal: Tras la Explotación del Silex. Aguas Andinas / Museo Arqueológico de Los Andes.
8. Cui, X., Z. Chen, L. Shi, B. Wang, J. Guo, T. Zhang y W. Zhang. 2023. Comprehensive physiological, transcriptomic, and metabolomic analysis of the key metabolic pathways in millet seedling adaptation to drought stress. *Physiologia Plantarum* 175(6): e14122.

9. Emonet, A. y A. Hay. 2022. Development and diversity of lignin patterns. *Plant Physiology* 190(1): 31-43.
10. Fundación LEPE. 2024. Algarrobo. Huancu. *Neltuma chilensis*. <https://n9.cl/b46fa> (consulta de octubre 10, 2025).
11. Harrison, D., Q.J.A Guzmán y G.A. Sánchez-Azofeifa. 2021. Leaf Anatomical Traits of Lianas and Trees at the Canopy of Two Contrasting Lowland Tropical Forests in the Context of Leaf Economic Spectrum. *Frontiers in Forests and Global Change* 4:720813.
12. Hughes C.E., J.J. Ringelberg, G.P. Lewis y S.A. Catalano. 2022. Disintegration of the genus *Prosopis* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, mimosoid clade). In: Hughes CE, de Queiroz LP, Lewis GP (Eds) *Advances in Legume Systematics* 14. Classification of Caesalpinioideae Part 1: New generic delimitations. *PhytoKeys* 205: 147-189.
13. Johansen, D.A. 1940. *Microtecnología vegetal*. McGraw-Hill, Nueva York, US.
14. Karabourniotis, G., G. Liakopoulos, P. Bresta y D. Nikolopoulos. 2021. The optical properties of leaf structural elements and their contribution to photosynthetic performance and photoprotection. *Plants* 10(7):1455.
15. Kiernan, J.A. 2015. *Kiernan's histological and histochemical methods: Theory and practice*. 5ta ed. Banbury: Scion Publishing.
16. Landl, M., D. Vetterlein, E. Kroener, J. Vanderborght, A. Schnepf, S. Schlüter y M. Phalempin. 2021. Modeling the Impact of Rhizosphere Bulk Density and Mucilage Gradients on Root Water Uptake. *Frontiers in Agronomy* 3: 622367.
17. Martínez, S. 2024. Plan de conservación *circa situm* de *Neltuma chilensis* (Molina) C.E. Hughes G.P. Lewis como una propuesta para cambiar su estado actual de amenaza. Santiago, Chile: Universidad de Chile-Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza.
18. Senilliani, M.G., C. Bruno y M. Brassiolo. 2020. Factores edáficos y su impacto en la altura dominante en plantaciones de *Prosopis alba*. *Madera y Bosques* 26(3): e2632054.
19. Soto Aguirre, D.A. y A.J. Gysling Caselli. 2009. Productos con oportunidades de desarrollo en Chile: mucílago de algarrobo chileno (*Prosopis chilensis*). *Ciencia & Investigación Forestal* 15(2): 255-276.
20. Villa-Uvidia, D.N., M.A. Osorio-Rivera y N.Y. Villacis-Venegas. 2020. Extracción, propiedades y beneficios de los mucílagos. *Dominio de las Ciencias* 6: 503-524.
21. Wall, S., S. Violet-Chabrand, P. Davey, J. Van Rie, A. Galle, J. Cockram y T. Lawson. 2022. Stomata on the abaxial and adaxial leaf surfaces contribute differently to leaf gas exchange and photosynthesis in wheat. *New Phytologist* 235: 1743-1756.

