



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE POSTGRADO

CARACTERIZACIÓN DE LA ESTRATEGIA HIDRÁULICA DE SEIS ESPECIES FRUTALES CULTIVADAS EN ZONAS ÁRIDAS Y SEMI- ÁRIDAS DEL NORTE DE CHILE

*Characterization of the hydraulic strategies of six cultivated fruit species in the
arid and semi-arid zones of northern Chile*

Tesis para optar al Título Profesional de Ingeniero Agrónomo y al Grado de
Magíster en Manejo de Suelos y Aguas

ISMAEL PIÑA AGUIRRE

Director de Tesis
MARCO GARRIDO SALINAS

SANTIAGO - CHILE
2022

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS ESCUELA
DE POSTGRADO

CARACTERIZACIÓN DE LA ESTRATEGIA HIDRÁULICA DE SEIS ESPECIES
FRUTALES CULTIVADAS EN ZONAS ÁRIDAS Y SEMI-ÁRIDAS DEL NORTE DE
CHILE

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al Título Profesional de
Ingeniero Agrónomo y al Grado de Magíster en Manejo de Suelos y Aguas

ISMAEL PIÑA AGUIRRE

	Calificaciones (Memoria de Título)	Calificaciones (Tesis de Grado)
DIRECTOR DE TESIS/AFE		
Marco Garrido Salinas	7,0	7,0
Ingeniero Agrónomo, MS, Ph.D.		
PROFESORES CONSEJEROS		
Oscar Seguel Seguel	7,0	7,0
Ingeniero Agrónomo, MS, Ph.D.		
Horacio Bown Intveen	7,0	7,0
Ingeniero Forestal, MS, Ph.D.		

Santiago, Chile

2022

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Bernardita y Carlos, por brindarme la oportunidad de estudiar y apoyarme durante toda mi carrera universitaria.

A mi director de tesis, Marco Garrido, por su constante apoyo académico y personal, por brindar un ambiente de trabajo tan grato y por brindarme la oportunidad de participar de este proyecto.

Al equipo de trabajo del CEZA, Felipe Bruce y Mirko Talamilla, por su apoyo durante el proceso de toma de datos.

Esta tesis fue financiada en parte por un proyecto **FONDECYT**.

Nombre del proyecto: Interrelation between the hydraulic strategy and post drought recovery capacity of the hydraulic function and gas exchange as biophysical determinants of resilience of six fruit trees species cultivated in arid and semi-arid zone of northern Chile.

Código: 11190174

También fue financiada por el proyecto **U-Inicia**.

Código: UI-015/19

INDICE

INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	4
OBJETIVOS	4
Objetivo general	4
Objetivos específicos.....	4
MATERIALES Y MÉTODOS	5
Ubicación del estudio.....	5
Material biológico.....	5
Tratamientos y diseño experimental.....	6
Manejo del experimento.....	6
Mediciones y estimaciones.....	7
Potencial hídrico en pre-alba y mediodía	7
Conductancia estomática y curvas de sensibilidad estomática	7
Curva de presión-volumen	8
Densidad de madera	8
Fracción de agua transpirable	8
Tasas de transpiración y transpiración relativa	9
Contenidos de agua residuales	9
Análisis estadístico.....	9
Masa mínima de la maceta.....	9
Rasgos derivados de las trayectorias de ψ_{minvs} . ψ_{PD}	10
Modelos estadísticos	11
RESULTADOS	13
Condiciones ambientales	13
Consumo de agua	14
Trayectorias y rasgos derivados de la relación ψ_{minvs} . ψ_{PD}	14
Curvas de vulnerabilidad estomática	16
Rasgos morfo-fisiológicos de tolerancia a la sequía.....	19
Correlaciones entre los indicadores y rasgos funcionales	20
DISCUSIÓN.....	21
Parámetros derivados de la relación ψ_{minvs} . ψ_{PD}	21
Asociaciones entre los parámetros derivados de la relación ψ_{minvs} . ψ_{PD} y rasgos morfo-fisiológicos.....	22

Compensaciones en el continuo iso-anisohídrico.....	23
Interpretación del grado de iso-anisohidrismo.....	24
CONCLUSIONES	25
LITERATURA CITADA	26

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Antecedentes generales de las especies frutales.....	6
Cuadro 2. Parámetros de las regresiones lineales con su respectivo R² múltiple.....	16
Cuadro 3. Tasas de transpiración, tasas de transpiración relativas, contenidos de agua residuales y conductancias estomáticas máximas	18
Cuadro 4. Densidad de madera, punto de pérdida de turgencia y Pg12 de las 6 especies estudiadas.	20
Cuadro 5. Matriz de correlación de Pearson para los rasgos derivados de la trayectoria ψ_{min} vs. ψ_{PD} , rasgos de tolerancia a la sequía, y punto de cierre estomático.	20

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del estudio.....	5
Figura 2. Rasgos derivados de la relación a del potencial mínimo de medio día (ψ_{min}) y el potencial de pre-alba (ψ_{PD})	11
Figura 3. Climograma con las temperaturas medias diarias y la evapotranspiración de referencia diaria desde el 4 de enero de 2021 hasta el 30 de abril de 2021.	13
Figura 4. Evolución de la fracción de agua transpirable de cada tratamiento a través del tiempo.....	14
Figura 5. Relación a del potencial mínimo de medio día (ψ_{min}) y el potencial de pre-alba (ψ_{PD}) durante todo el período del experimento de las 6 especies, con sus respectivas regresiones lineales.	15
Figura 6. Curvas de conductancia estomática (gs) versus el potencial de pre-alba (ψ_{PD}) para cada especie.....	17
Figura 7. Evolución de la tasa de transpiración a través del tiempo.....	18
Figura 8. Evolución de la tasa de transpiración relativa de cada tratamiento a través del tiempo.....	19
Figura 9. Interpretación del grado de iso-anisohidrismo.	24

INDICE DE APÉNDICES

APÉNDICE I.....	31
-----------------	----

APÉNDICE II.....32
APÉNDICE III.33
APÉNDICE IV.34
APÉNDICE V.....36

RESUMEN

La fruticultura establecida en zonas áridas y semi-áridas de Chile ha sido impactada negativamente por eventos asociados al cambio climático, y seguirá viéndose afectada a futuro. El objetivo de este estudio es conocer la estrategia de respuesta de 6 frutales cultivados en la zona a un déficit hídrico prolongado. Se evaluaron las 6 especies en un tratamiento de déficit hídrico progresivo (WD) y bien regado (WW). Se midieron los potenciales hídricos de pre-alba y mediodía en todos los tratamientos para cuantificar a través de la relación entre estas variables la estrategia hidráulica de cada especie en el continuo iso-anisohídrico mediante la estimación de su “hydroscape area”. Además, se estableció la relación entre la conductancia estomática y el potencial hídrico en pre-alba para cada especie, junto con rasgos de resistencia a la sequía como la densidad de madera y potencial en el punto de pérdida de turgencia. El “hydroscape area” discriminó efectivamente entre especies y resultó estar más fuertemente asociado a rasgos de tolerancia al estrés hídrico que otros indicadores de estrategia hidráulica previamente propuestos. Olivo se situó en el extremo más anisohídrico del estudio mientras que vid fue la especie más isohídrica. Olivo presentó los mayores rasgos de tolerancia a la sequía, mientras que palto y vid fueron las especies más sensibles. Mandarino presentó el menor punto de cierre estomático, y palto el mayor. No se encontraron relaciones entre el “hydroscape area” y las dinámicas de uso del agua a nivel de planta completa, ni con la conductancia estomática máxima.

Palabras clave: Control estomático, Estrategia hidráulica, Iso-anisohídrico, Respuesta a la sequía, Zonas áridas y semi-áridas.

ABSTRACT

Fruit growing established in arid and semi-arid zones of Chile has been negatively impacted by events associated with climate change and will continue to be affected in the future. The objective of this study is to assess the response strategy of 6 fruit trees grown in the area to a prolonged water deficit. The 6 species were evaluated in a progressive water deficit (WD) and well-watered (WW) treatments. Pre-dawn and midday water potentials were measured in all treatments to quantify, through the relationship between these variables, the hydraulic strategy of each species in the iso-anisohydric continuum by estimating its “hydroscape area” and other indicators derived from the relationship between water potentials. In addition, the relationship between stomatal conductance and predawn water potential was established for each species, as well as drought resistance traits such as wood density and potential at the point of turgor loss. Hydroscape area effectively discriminated between species and was found to be more strongly associated with water stress tolerance traits than other previously proposed indicators of hydraulic strategy. Olive was at the most anisohydric end of the study while grapevine was the most isohydric species. Olive showed the highest drought tolerance traits, while avocado and grapevine were the most sensitive species. Mandarin orange presented the lowest point of stomatal closure, and avocado the highest. No relationships were found between the hydroscape area, and the dynamics of water use at the whole plant level, nor with the maximum stomatal conductance.

Keywords: Stomatal control, Hydraulic strategy, Iso-anisohydric, Response to drought, Arid and semi-arid zones.

INTRODUCCIÓN

Las plantas son capaces de ajustar dinámicamente su intercambio gaseoso mediante un cierre parcial o total de sus estomas, enfrentándose a la necesidad de obtener CO₂ de la atmósfera mientras se limita la pérdida de agua (Taiz y Zeiger, 2002). Este cierre estomático limita la tasa de disminución del potencial hídrico que la planta es capaz de alcanzar (Martínez-Vilalta y García-Forner, 2017). Las diferencias entre especies en cuanto al grado de control estomático sobre la transpiración a medida que se seca el suelo han sido descritas en términos de un continuo de comportamiento iso-anisohídrico (Tardieu y Simonneau, 1998; Martínez-Vilalta *et al.*, 2014).

Las plantas isohídricas (estrategia de evasión) se definen como aquellas que reducen su conductancia estomática (g_s) y su transpiración (E) parcial o totalmente, manteniendo un potencial hídrico foliar mínimo de mediodía (ψ_{min}) relativamente constante a medida que su potencial hídrico foliar de pre-alba (ψ_{PD}) o el potencial hídrico del suelo disminuye. Por el contrario, las plantas con estrategia anisohídrica (estrategia de tolerancia), mantienen su g_s y su E relativamente alto, permitiendo una disminución de su ψ_{min} casi en paralelo con ψ_{PD} . Se habla entonces que las plantas isohídricas poseen un control estomático más estricto sobre el potencial hídrico, y presentan una pendiente de la relación entre el ψ_{min} y ψ_{PD} (ψ_{min} vs. ψ_{PD}) más cercana a 0, mientras que las plantas anisohídricas mostrarían una regulación más flexible y una pendiente más cercana a 1 (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014).

Las diferencias de la pendiente ψ_{min} vs. ψ_{PD} entre especies se explicarían debido a la sensibilidad estomática al potencial hídrico foliar (Fisher *et al.*, 2006; Klein, 2014). Sin embargo, la idea del grado de regulación estomática como único factor determinante del ψ_{min} comenzó a ser puesta en duda. Un metaanálisis de varias especies realizado por Martínez-Vilalta y García-Forner (2017), mostró que una regulación estricta del ψ_{min} no está asociada necesariamente con un mayor grado de control estomático. Numerosos autores han considerado no solo el grado de regulación estomática, sino también factores hidráulicos como la conductividad hidráulica del xilema (K_x), o de planta completa (K_S), vinculándolos con la regulación estomática bajo el concepto de “estrategia hidráulica”.

En condiciones de estado estacionario, el transporte de agua a través del xilema (J) debe equilibrar las pérdidas por transpiración en las hojas de las plantas (E) (Whitehead *et al.*, 1984), manteniendo la igualdad que se presenta en la ecuación 1.

$$E = g_L * A_L * D = -K_S * A_S * (\psi_L - \psi_S) = J \quad (1)$$

Donde g_L es la conductancia de la hoja al vapor de agua, D, el déficit de presión de vapor de la atmósfera, K_S , la conductancia hidráulica de la planta completa por unidad de área de sección transversal de albura basal, A_L y A_S , el área foliar y el área de albura basal, ψ_S y ψ_L el potencial hídrico del suelo y foliar, respectivamente. Analizando esta igualdad, Martínez-Vilalta *et al.* (2014), plantean un modelo en el cual la variación de ψ_{min} vs. ψ_{PD} dependería de $\frac{f_g(\psi_S)}{f_k(\psi_S)}$, donde $f_g(\psi_S)$ y $f_k(\psi_S)$, son funciones relativas que toman valores entre 0 (valor

cero de la variable) y 1 (valor máximo de la variable) y representan la sensibilidad de g_L y de K_S al ψ_S , respectivamente.

Bajo este enfoque, cuando la relación entre la vulnerabilidad de la conductancia estomática y la vulnerabilidad del sistema hidráulico es alta, la planta tendrá una estrategia hidráulica más isohídrica, y su *pendiente* ψ_{min} vs. ψ_{PD} sería menor. Por el contrario, cuando esta relación es menor, las plantas tenderán a ser más anisohídricas, y contarían con una pendiente más elevada. Si la vulnerabilidad del sistema hidráulico es mayor que la de la conductancia estomática, se habla de una especie extremadamente anisohídrica, y su pendiente sería mayor a 1. Este cambio de enfoque trae consecuencias importantes al análisis de ψ_{min} vs. ψ_{PD} , ya que ahora una planta con alta sensibilidad estomática aún podría mostrar un comportamiento anisohídrico, dependiendo de la vulnerabilidad de su sistema hidráulico (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014).

Meinzer *et al.* (2016) plantearon un cuantificador del continuo iso-anisohídrico basado en el mismo enfoque, denominado “hydroscape area”. Este cuantificador es el área de potenciales en los cuales los estomas están controlando el ψ_{min} . Este método ha mostrado ser muy versátil en la integración de los impactos de múltiples mecanismos que regulan el comportamiento estomático y los potenciales hídricos durante una disminución del contenido de agua del suelo (Fu y Meinzer, 2019).

Este enfoque requiere un monitoreo intensivo del potencial hídrico de la planta durante un tratamiento de sequía, para obtener la *pendiente* ψ_{min} vs. ψ_{PD} . Es por esto que se buscan indicadores que permitan cuantificar a una especie en el continuo iso-anisohídrico de manera más rápida. Un rasgo que se ha utilizado como indicador del grado de tolerancia al estrés hídrico es el potencial hídrico foliar en el punto de pérdida de turgencia (ψ_{TLP}) debido a la relación de este rasgo con el cierre estomático (Brodribb *et al.*, 2003) y el impacto de la pérdida de turgencia sobre la integridad estructural celular y el metabolismo de las plantas (Kramer y Boyer, 1995; McDowell, 2011). Este rasgo es el potencial hídrico foliar en el cual la presión de turgencia de todas (o la mayoría) de las células ha llegado a cero (Tyree y Hammel, 1971).

Otro rasgo que ha demostrado estar positivamente correlacionado con el grado de tolerancia al estrés hídrico es la densidad de madera (Hacke *et al.* 2001), el cual es un rasgo altamente conservado dentro de las especies (Chave *et al.*, 2006; Swenson y Enquist, 2007). Una mayor densidad de madera implica una mayor resistencia al embolismo, debido a que suele estar asociada a paredes del conducto xilemático más gruesas, que ayudan a evitar el colapso de esta, y lúmenes de menor diámetro capaces de soportar potenciales más negativos (Hacke *et al.* 2001; Lens *et al.* 2011). En un análisis global el cual abarcó 74 especies, Fu y Meinzer (2019), encontraron correlaciones significativas entre el “hydroscape area” y ambos rasgos, por lo que son buenos candidatos de indicadores del grado de iso/anisohidrismo de una especie.

Un lugar donde la disponibilidad de agua es baja, lo que causa estrés hídrico en las plantas, son las zonas áridas y semi-áridas (Mazuela, 2013). Estas zonas áridas y semi-áridas son particularmente vulnerables a los efectos del cambio climático, y se prevé una disminución

entre el 5 al 15% en el contenido de agua en los primeros 10 cm de suelo de estas zonas en los próximos 70 años (Dai, 2013). En Chile, estas zonas representan el 41% de la superficie nacional (Benítez et al., 1994), donde la fruticultura presenta un rol preponderante en esta macro región. Particularmente, la región de Coquimbo, con un clima semiárido, posee el 3,4% de la superficie nacional dedicada al sector silvoagropecuario la cual corresponde a 150.000 ha aproximadamente. De esta área, un 20% corresponde a cultivos frutales, concentrando casi el 10% de la superficie de frutales de Chile, siendo la especie frutal más cultivada la vid de mesa (8.159 ha), seguida por el palto (3.983 ha) y el olivo (3.904 ha) (ODEPA, 2019). De estas 3 especies frutales, solo olivo ha sido descrita como relativamente tolerante al estrés hídrico (Connor, 2005).

Dado el escenario de cambio climático y sequía, los altos costos del establecimiento de un cultivo frutal, y su importancia económica y social, se requieren sistemas de producción frutícola que sean capaces de funcionar con un consumo de agua óptimo, sin que esto sea perjudicial para los árboles frutales. También se necesitan sistemas frutícolas que sean capaces de soportar una sequía, y recuperar su funcionamiento en el periodo posterior a esta. Para esto, es necesario conocer cómo responden los frutales más cultivados en estos ambientes a un déficit hídrico prolongado, y con qué estrategias se enfrentan a este déficit.

En el presente estudio se utilizó el “hydroscape area” para determinar el grado de iso/anisohidrismo de 6 especies cultivadas en zonas áridas y semi-áridas del norte de Chile. Ya que las plantas más anisohídricas permiten que sus ψ_{min} disminuyan a valores más extremos a medida que el contenido de agua en el suelo disminuye, se hipotetiza que presentarán mayores rasgos de tolerancia a la sequía que las plantas más isohídricas. Es por esto que en este estudio se buscaron relaciones entre el indicador “hydroscape area” y los rasgos de tolerancia.

HIPÓTESIS

Especies con mayores “hydroscape área” mostrarán una estrategia hidráulica más anisohídrica y rasgos de tolerancia a la sequía como mayor densidad de madera y menores potenciales en el punto de pérdida de turgencia.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la estrategia de respuesta al estrés hídrico de seis especies cultivadas en zonas áridas y semi-áridas del norte de Chile mediante su “hydroscape área” y su relación con el uso de agua.

Objetivos específicos

Para 6 especies frutales (granado, higuera, mandarino, olivo, palto y vid) se busca:

1. Cuantificar las “hydroscape área” mediante el análisis de la relación entre sus potenciales hídricos de pre-alba y de mediodía durante un periodo de sequía.
2. Establecer la relación entre la conductancia estomática y el potencial hídrico de pre-alba.
3. Estimar el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia y otros rasgos de resistencia a la sequía.
4. Establecer relaciones entre el “hydroscape área” y rasgos asociados a la resistencia a la sequía, dinámicas de uso del agua y punto de cierre estomático de las especies estudiadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación del estudio

El estudio se realizó en el Centro de Estudios de Zonas Áridas (30°15'8'' S, 71°15'24'' W) ubicado en la Provincia de Elqui, Comuna de Coquimbo, Región de Coquimbo (Figura 1). El bioclima de la zona de estudio corresponde al Mediterráneo Desértico – Oceánico (Pliscoff y Leubert, 2006).



Figura 1. Ubicación del estudio.

Material biológico

Seis especies leñosas fueron estudiadas y comparadas: *Punica granatum*, *Ficus carica*, *Olea europaea*, *Vitis vinífera*, *Citrus reticulata*, y *Persea americana*, las cuales fueron seleccionadas por tener distintas zonas geográficas de origen, y por tanto variabilidad respecto de su respuesta al déficit hídrico; a su vez, son especies que se encuentran representadas en la agricultura de la zona, con excepción de granado e higuera (Cuadro 1). En marzo del 2020, 20 individuos de cada especie, que tenían entre 2 y 3 años de edad, fueron trasplantados a macetas de 20 L que contenían turba con una mezcla de nutrientes (DMS2 Protekta; NPK de 15-12-29 + microelementos en concentración de 0,6 kg m⁻³). Cada maceta contó con perforaciones en la base para el drenaje del agua, y fueron cubiertas para disminuir las pérdidas por evaporación. Todos los individuos se mantuvieron bajo un régimen de riego por goteo de 2 L/h desde entonces, hasta el comienzo de los tratamientos experimentales.

Cuadro 1. Antecedentes generales de las especies frutales.

Nombre común	Nombre científico	Variedad	Porta-injerto	Origen de la especie o género y clima	Referencia	Superficie cultivada en la región de Coquimbo (CIREN, 2021)
Granado	<i>Punica granatum</i>	Wonderfull	-	Transcaucasia y Asia Central - Subtropical a desértico.	(Chandra et al., 2010)	127 ha
Higuera	<i>Ficus carica</i>	Black Mission	-	Oriente medio – Árido a templado suave.	(Mars, 2003)	8 ha
Mandarino	<i>Citrus reticulata</i>	Orogrande	- Citrange Carrizo	Sudeste de Asia y Australia – Subtropical (Citrus spp).	(Scora, 1975)	5309 ha
Olivo	<i>Olea europaea</i>	Sevillana	-	Cuenca del Mediterráneo – Mediterráneo.	(Besnard y Bervillé, 2000)	3664 ha
Palto	<i>Persea americana</i>	Hass	- Mexicola	Mesoamérica – Tropical a subtropical.	(Galindo-Tovar et al., 2008)	4041 ha
Vid	<i>Vitis vinifera</i>	Emperor	-	Oriente próximo y región del mediterráneo occidental – Árido a semi-árido y Mediterráneo	(Arroyo-García et al., 2006)	7321 ha

Tratamientos y diseño experimental

Los factores del ensayo son especie y disponibilidad de agua. El factor especie cuenta con 6 niveles (las 6 especies estudiadas), mientras que el factor disponibilidad de agua cuenta con 2 niveles: bien regado (WW), y déficit hídrico (WD). El diseño experimental corresponde a uno completamente aleatorizado con una estructura factorial de tratamientos (6x2), con 8 repeticiones por tratamiento. La unidad experimental es un individuo con su maceta.

Manejo del experimento

Los 20 árboles por especie fueron mantenidos en un buen estado de disponibilidad de agua inicialmente. Cuatro árboles por especie fueron muestreados de manera destructiva para medir su biomasa aérea inicial (*B_{Mi}*). Los 16 árboles restantes fueron divididos en dos grupos de igual número y asignados a los tratamientos bien regado (WW) y déficit hídrico (WD). Antes de comenzar el ensayo se regaron las macetas a saturación y se dejaron drenar,

para determinar la masa de cada maceta a capacidad de campo (MCC). Ya que las macetas se encontraban tapadas con una cubierta plástica, la diferencia de masas entre una medición y otra fue atribuida completamente a la transpiración. A partir del 4 de enero de 2021, los individuos en WW fueron regados tres veces por semana con el volumen de agua necesario para alcanzar MCC. Las macetas de los tratamientos WD fueron masadas tres veces por semana y se regaron parcialmente, alcanzando el contenido relativo (en base a MCC) de agua de la especie que consumió más lentamente el agua, la cual no fue regada. De esta manera todas las especies fueron sometidas a niveles de déficit hídrico similares, y se ralentizó el aumento del déficit hídrico en las especies que consumían más rápidamente el agua. Luego, el 25 de enero, el riego fue completamente suprimido en los tratamientos WD.

El tratamiento de sequía se dio por finalizado cuando la masa de las macetas en WD se estabilizó. Esto ocurrió el 1 de febrero en higuera, el 3 de febrero en granado y el 4 de febrero en olivo, mandarino, palto y vid. La masa mínima de la maceta (MM), se determinó para cada especie al finalizar el tratamiento de sequía (ver análisis estadístico). Al finalizar el tratamiento de sequía, 4 individuos por tratamiento fueron muestreados de manera destructiva y se determinó su biomasa aérea final (BM_f) y se restituyó el riego en los árboles restantes.

Mediciones y estimaciones

Potencial hídrico en pre-alba (Ψ_{PD}) y mediodía (Ψ_{min})

El ψ_{PD} y ψ_{min} foliar de cada individuo fueron medidos con una cámara de presión modelo 1505D EXP (PMS Instrument Company, USA), antes del alba (aproximadamente a las 5:00 h, hora local) y en el momento de mayor demanda atmosférica (entre 13:00 h y 14:00 h, hora local), respectivamente, siguiendo un procedimiento estándar (Scholander *et al.*, 1965). Se midieron estos potenciales antes y durante el tratamiento de déficit hídrico, en dos hojas completamente expandidas y expuestas a radiación de 4 individuos por tratamiento en cada medición. Estas mediciones se realizaron 3 veces por semana aproximadamente. Se trazaron las trayectorias de ψ_{min} vs. ψ_{PD} utilizando todas las mediciones de cada especie. A partir de estos datos se obtuvieron rasgos funcionales de las especies (ver análisis).

Conductancia estomática y curvas de sensibilidad estomática

La conductancia estomática (g_s) se midió con un porómetro de estado estacionario (DECAGON Devices, Steady State Diffusion Leaf Porometer Model SC-1). Las mediciones se realizaron 3 veces por semana, a mediodía, y luego se midió el ψ_{min} en la misma hoja. Luego se realizaron las curvas de vulnerabilidad estomática asociadas al ψ_{PD} , ajustando los datos a un modelo potencial, que se muestra en la ecuación 2, donde a y b son parámetros de la regresión. A partir de esta regresión, se estimó el ψ_{PD} en el cual cada especie perdió el 88% de la g_s máxima ($P_{g_{12}}$). También se calculó la g_{smax} como el promedio de los 20 mayores datos de g_s para cada especie.

$$g_s = a (\psi_{min})^{-b} \quad (2)$$

Curva de presión-volumen

La medición fue realizada en hojas de 4 individuos por especie del tratamiento regado. Durante la mañana se muestreó una hoja o ramilla (dependiendo de cada especie) completamente expandida por individuo y se llevó a laboratorio donde fueron colocadas en un recipiente con agua destilada, cubiertas con una bolsa plástica y puestas en oscuridad durante 2 a 3 h para hidratarlas. Una vez hidratadas, las hojas fueron secadas con toalla de papel y se comenzó una medición repetida de peso fresco con una balanza analítica, y potencial hídrico con una cámara de presión modelo 1505D EXP (PMS Instrument Company, USA), hasta que alcanzaron un potencial hídrico de ~2.5 MPa en el caso de vid y palto, y ~-4.0 MPa en el caso de higuera, granado, olivo y mandarina. El gradiente de peso fresco y potencial hídrico fue obtenido a través de la deshidratación de las hojas o ramillas al aire (sin la utilización de estufa) . Finalmente, se trazaron las curvas de P-V (Tyree y Hammel, 1971), utilizando el método planteado por Meinzer *et al.* (2014). Se obtuvo así la trayectoria de $1/\psi$ vs. el déficit relativo de agua de la hoja, a través del cual fue posible estimar el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia.

Densidad de madera

Al finalizar experimento, 4 individuos por especie, correspondientes al tratamiento WW, fueron muestreados de manera destructiva, a los cuales se les cortó un trozo de tallo de 5 cm, inmediatamente por sobre la superficie el suelo. Estos segmentos de tallo se colocaron en un tubo de centrifugado con agua destilada, donde permanecieron 3 días. Luego de este periodo de hidratación, se les extrajo la corteza a los tallos. Se masaron sus masas frescas y se midieron los diámetros basales y proximales (dos medidas por extremo) y la altura del segmento de tallo, con el fin de calcular su volumen. Luego se secaron en estufa a 70°C hasta que alcanzaron una masa constante. Se determinó la masa seca de los tallos y luego se calculó la densidad de madera (ρ) dividiendo la masa seca por su volumen fresco. En el caso del mandarina y el palto, se utilizaron los valores de densidad correspondientes a la variedad, y no el patrón.

Fracción de agua transpirable

Con el fin de comparar los consumos de agua entre especies, se calculó la fracción de agua transpirable (FAT) de cada maceta, a partir de la masa actual de la maceta (MA), con la ecuación 3.

$$FAT (\%) = (MA - MM)/(MCC - MM) \quad (3)$$

Donde MA corresponde a la masa actual de la maceta, MM corresponde a la masa mínima de la maceta, y MCC corresponde a la masa de la maceta a capacidad de campo. Por lo que, al finalizar los tratamientos de sequía, los individuos en WD presentan una FAT de 0%.

Tasas de transpiración y transpiración relativa

La tasa de transpiración (TT) de cada individuo se calculó como la diferencia de masas entre dos fechas dividida en la cantidad de días transcurridos. La tasa de transpiración relativa (TTR) se calculó como la relación entre el promedio de TT de los individuos en WD y el promedio de TT de los individuos en WW, para cada especie. Para buscar asociaciones con los demás parámetros, se utilizó el promedio de la TT durante todo el ensayo para los tratamientos de WW (TT_{WW}), mientras que para las TT de los tratamientos de WD, junto con las TTR, se utilizaron los valores del 15 de enero (TT_{WD1} y TTR_{WD1} , respectivamente) y del 25 de enero (TT_{WD2} y TTR_{WD2}).

Contenidos de agua residuales

Al finalizar el periodo de déficit hídrico, se muestrearon de manera destructiva cuatro individuos por especie, correspondientes al tratamiento WD, y se realizó una descripción del sustrato de dichas macetas. Se determinó el volumen específico de cada maceta, ya que la altura del sustrato variaba entre estas. Se regaron a saturación y se dejaron drenar durante 36 horas. Se determinó la masa del sustrato capacidad de campo (Mh) y luego se dejó secar en estufa hasta alcanzar un peso constante. Luego se determinó su masa seca (Ms) y se calculó su volumen (Vt). Luego la densidad aparente (DA) y el contenido volumétrico a capacidad de campo θ_{CC} se determinaron con la ecuación 4 y 5, respectivamente, utilizando un promedio de todas las mediciones.

$$DA = \frac{Ms}{Vt} \quad (4)$$

$$\theta_{CC} = \frac{Mh - Ms}{Vt} \quad (5)$$

Luego se utilizó la masa mínima de la maceta (MM , ver análisis estadístico), para calcular el contenido volumétrico residual θ_R de cada maceta con la ecuación 6.

$$\theta_R = \theta_{CC} - \frac{(MCC - BMi) - (MM - BMf)}{Vt} \quad (6)$$

Donde θ_{CC} corresponde al contenido volumétrico a capacidad de campo, BMi y BMf corresponden a la biomasa aérea fresca inicial y final, respectivamente, MCC corresponde a la masa de la maceta a capacidad de campo, MM corresponde a la masa mínima de la maceta y Vt corresponde al volumen total de la maceta.

Análisis estadístico

Masa mínima de la maceta

Para encontrar la fecha en la cual las variaciones de masa en la maceta no eran estadísticamente significativas (y, por lo tanto, el contenido de agua en la maceta en este

punto se considera agua residual, no utilizable por la planta), se realizó un test de rango múltiple de Duncan (Apéndice I, Cuadro 1). Este test se realizó sobre las masas de maceta con respecto a la fecha, encontrando así la fecha en la cual dejan de haber variaciones significativas en la masa de la maceta. Luego, se utilizó el promedio de la masa de maceta desde ese día hasta finalizar el tratamiento de déficit para calcular la MM.

Rasgos derivados de las trayectorias de ψ_{min} vs. ψ_{PD}

Slope σ e intercepto Λ : A partir de la trayectoria de ψ_{min} vs. ψ_{PD} , se realizó una regresión lineal (RL 1) de todos los puntos medidos en cada especie durante los periodos de sequía (Figura 2, línea negra sólida). La pendiente de esta regresión servirá como cuantificador en el continuo iso-anisohídrico (Martínez-Vilata *et al.*, 2014). Una planta perfectamente isohídrica contaría con una pendiente de 0 mientras que una planta perfectamente anisohídrica contaría con una pendiente de 1. El intercepto indica el potencial hídrico mínimo de la especie cuando la disponibilidad de agua en el suelo es máxima.

Slope β e intercepto α : Este rasgo también es derivado de la trayectoria de ψ_{min} vs. ψ_{PD} , sin embargo, se excluyen de la regresión los datos a altos contenidos de agua en el suelo, en los cuales la variación de ψ_{min} no responde a una variación de ψ_{PD} , y también se eliminan los datos de potenciales menores al punto de cierre estomático ($\psi_{min} = \psi_{PD}$). Se realizó una regresión lineal (RL2) con los puntos restantes (Figura 2, línea azul sólida). Meinzer *et al.* (2016) proponen esta aproximación para considerar solo los datos donde el ψ_{min} bajo déficit está controlado por la conductancia estomática y no por otros factores como la irradiancia (Fu *et al.*, 2019). El intercepto indica el potencial hídrico mínimo de la especie cuando la disponibilidad de agua en el suelo es máxima, ignorando las variaciones de ψ_{min} que no están explicadas por cambios en el ψ_{PD} .

$\psi_{min} = \psi_{PD}$: Punto en donde el ψ_{min} es igual al ψ_{PD} . Es el punto de cierre estomático derivado de las trayectorias de ψ_{min} vs. ψ_{PD}

Hydroscape area: Es el área en la trayectoria de los ψ_{min} con respecto a los ψ_{PD} , que corresponde al área de un triángulo delimitado por la regresión de la trayectoria de los potenciales, el eje Y, y la línea de relación 1:1 de los potenciales (Figura 2, área gris). Esta área será utilizada para cuantificar a las especies en el continuo iso-anisohídrico, siendo más anisohídricas aquellas especies con un “hydroscape área” mayor. Puede ser calculada a través de la ecuación 7.

$$HA = \frac{\alpha^2}{2(1-\beta)} \quad (7)$$

ψ_{min} menor: Corresponde al menor ψ_{min} alcanzado por cada especie. Fue calculado como el promedio de ψ_{min} en los tratamientos de WD, en el día con menores ψ_{min} en dichos tratamientos.

Se realizó una matriz de correlación de Pearson con el propósito de evaluar asociaciones entre los parámetros derivados de la regresión ψ_{min} vs. ψ_{PD} , tasas de transpiración, y rasgos morfo-fisiológicos.

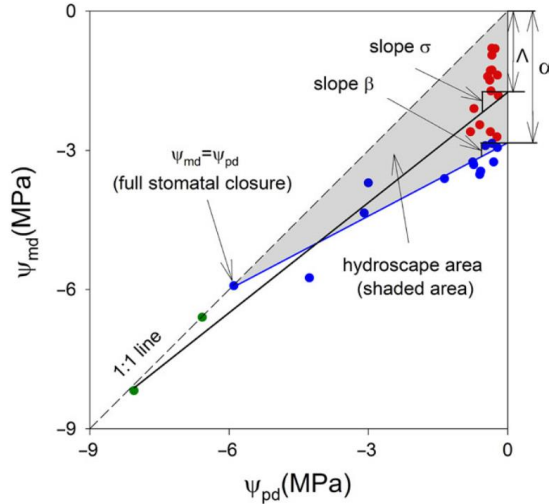


Figura 2. Rasgos derivados de la relación a del potencial mínimo de medio día (ψ_{min}) y el potencial de pre-alba (ψ_{PD}) (Fu y Meinzer 2019).

Modelos estadísticos

Para analizar y comparar las variables ρ , ψ_{TLP} , P_{g12} , ψ_{min} menor, θ_R , $g_s max$ y las tasas de transpiración y tasas de transpiración relativas, se utilizó un análisis de varianza siguiendo el modelo mostrado en la ecuación 8, donde el tratamiento τ corresponde a la especie. Para comparar las tasas de transpiración de los tratamientos WW y WD, se utilizó el mismo modelo para cada especie, en cada fecha, siendo el tratamiento τ la disponibilidad de agua.

$$y_{ij} = u + \tau_i + \varepsilon_{ij} \quad (8)$$

Donde:

y_{ij} = Respuesta de la j-ésima observación del i-ésimo tratamiento.

u = Media general de las observaciones.

τ_i = Es el efecto fijo tratamiento i.

ε_{ij} = Es el error aleatorio asociado a la respuesta y_{ij} , que se supone normal, independientemente distribuida, con esperanza 0 y varianza σ^2 .

Luego, para separar y discriminar entre medias se utilizó el test post hoc de Duncan, con un nivel de confianza del 95%. Con respecto a los parámetros de regresión, se realizaron pruebas t de Student para comprobar si la pendiente es significativamente distinta de 0, y por tanto si la regresión es significativa. Esto se realizó a través de la función "lm" de R. Los parámetros de regresión de cada especie fueron comparados en base a su intervalo de confianza al 95%. Si los intervalos no se sobreponen, se asume que los parámetros son diferentes. De igual

manera, se comprobó si el valor 1 se encontraba dentro de los intervalos de confianza, para comprobar si la especie se categorizaría como “perfectamente anisohídrica”.

RESULTADOS

Condiciones ambientales

En la Figura 3 se muestra el climograma para el periodo experimental comprendido entre el 4 de enero de 2021 y el 30 de abril de 2021. No hubo eventos de precipitación durante la duración del experimento. La temperatura media durante el ensayo fue de 17.8 °C, con una media diaria máxima de 21.4 °C y una mínima de 13.2 °C. La evapotranspiración de referencia tuvo un valor promedio de 3.5 mm día⁻¹ durante la duración del ensayo.

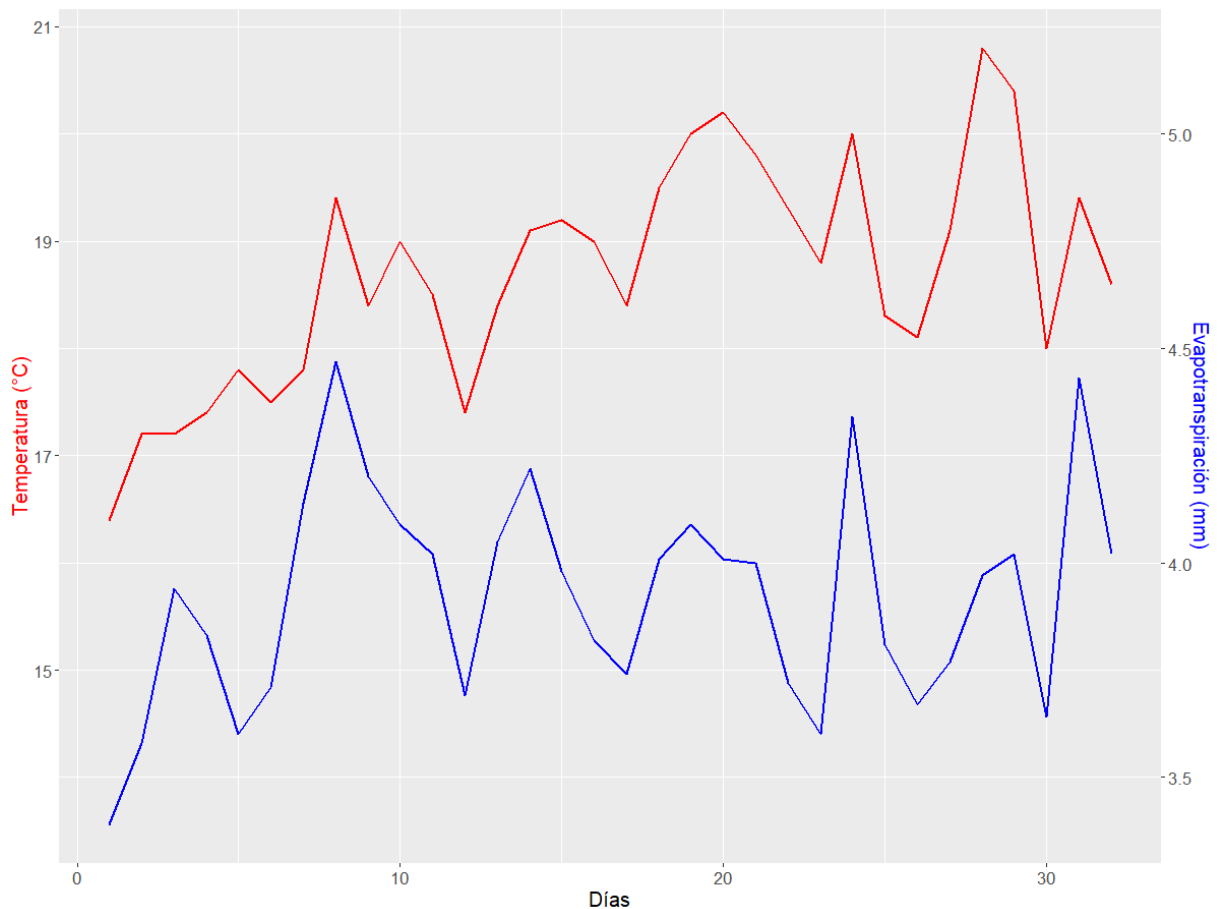


Figura 3. Climograma con las temperaturas medias diarias (eje izquierdo, en rojo) y la evapotranspiración de referencia diaria (eje derecho, en azul) desde el 4 de enero de 2021 hasta el 30 de abril de 2021.

Consumo de agua

En la Figura 4 se muestra el promedio de la fracción de agua transpirable (FAT) de cada tratamiento a través del tiempo. La trayectoria vertical en cada curva corresponde a eventos de riego. La dinámica de cada individuo se muestra en Apéndice II, Figura 1.

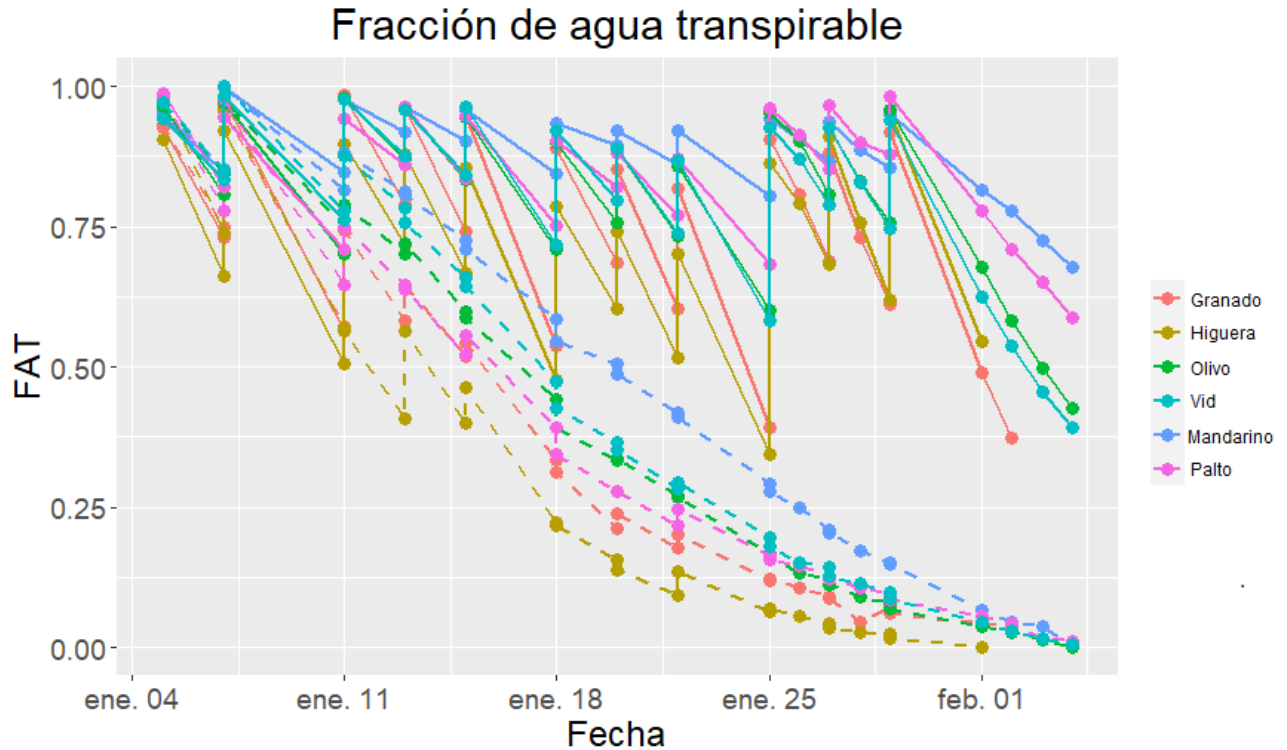


Figura 4. Evolución de la fracción de agua transpirable (FAT) promedio de cada tratamiento a través del tiempo. Las líneas continuas y segmentadas corresponden a los tratamientos WW y WD, respectivamente.

Trayectorias y rasgos derivados de la relación ψ_{min} vs. ψ_{PD}

En la Figura 5, se muestran las trayectorias ψ_{min} vs. ψ_{PD} de la especie con mayor HA del estudio (olivo) y la de menor HA (vid). Las trayectorias del resto de las especies se muestran en el Apéndice III, Figura 1. Por lo general, las trayectorias ψ_{min} vs. ψ_{PD} mostraron 2 fases. En primera fase, en valores de ψ_{PD} mayores a los -0.6 MPa aproximadamente, las variaciones de ψ_{min} con respecto al ψ_{PD} son altas, lo que resulta en trayectorias casi verticales. Luego, cuando se alcanzan ψ_{PD} más negativos los ψ_{min} comienzan a disminuir de manera más gradual a medida que disminuye el ψ_{PD} . La progresión de los potenciales con respecto al tiempo se encuentra en el Apéndice IV, Figura 1.

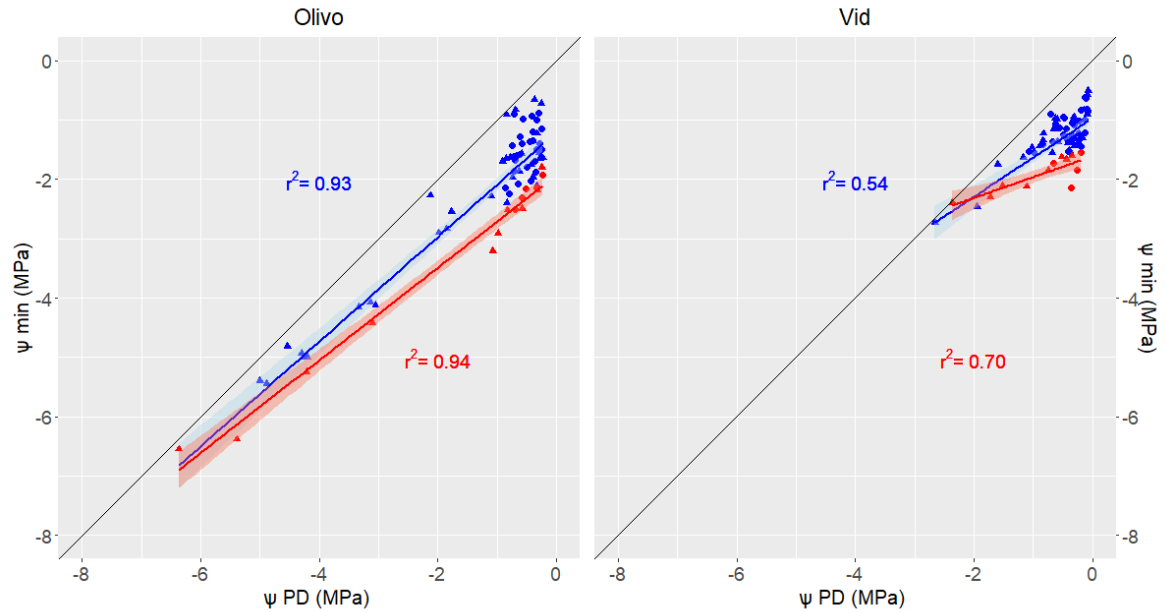


Figura 5. Relación del potencial mínimo de medio día (ψ_{min}) y el potencial de pre-alba (ψ_{PD}) durante todo el período del experimento de olivo y vid, con sus respectivas regresiones lineales (RL). Los círculos muestran los tratamientos de riego mientras que los triángulos muestran los de déficit hídrico. Para la RL1 (en azul) se utilizaron tanto los puntos rojos como los azules, mientras que para la RL2 (en rojo) se utilizaron solo los puntos rojos. Las zonas sombreadas en azul y rojo corresponden a los intervalos de confianza (95%) de la RL1 y la RL2, respectivamente.

Las pendientes de la RL1 variaron entre $0.64 \text{ MPa MPa}^{-1}$ en palto y vid, y $1.17 \text{ MPa MPa}^{-1}$ en higuera. Las pendientes de la RL2 se separaron en dos grupos, con un valor promedio de $0.70 \text{ MPa MPa}^{-1}$ en granado, higuera, mandarina y olivo, y un valor promedio de $0.24 \text{ MPa MPa}^{-1}$ en palto y vid (Cuadro 2). Se observó que todas las pendientes σ y β resultaron ser distintas de 0 y 1, con excepción de la Slope σ del mandarina, parámetro que incorpora el 1 dentro de su intervalo de confianza, por tanto, sería estadísticamente igual a 1. Los rasgos derivados de la RL2, es decir, el “hydroscape area” (HA) y el punto de cierre estomático se muestran en el Cuadro 2. El mayor HA encontrada en este estudio fue la del olivo, con un valor de 8.44 MPa^2 , siendo catalogada entonces como la especie más anisohídrica. Este fue seguido por mandarina, granado e higuera. Palto y vid tuvieron las menores HA, con un valor de 2.27 y 2.00 MPa^2 , respectivamente, siendo entonces las especies más isohídricas en este estudio.

Cuadro 2. Parámetros de las regresiones lineales con su respectivo R^2 múltiple.

	Slope σ (MPa MPa ⁻¹)	Λ (MPa)	Slope β (MPa MPa ⁻¹)	α (MPa)	HA (MPa ²)	$\psi_{min} = \psi_{PD}$ (MPa)	ψ_{min} menor (MPa)
Granado	0.93*** B	-0.97*** A	0.69*** A	-1.72*** AB	4.82	-5.61	-5.91 b
Higuera	1.17*** A	-0.48*** B	0.61*** A	-1.85*** AB	4.38	-4.73	-3.08 ab
Mandarino	0.97*** AB	-1.10*** A	0.71*** A	-2.15*** A	7.89	-7.35	-3.84 ab
Olivo	0.88*** B	-1.20*** A	0.78*** A	-1.93*** A	8.44	-8.75	-5.03 ab
Palto	0.61*** C	-1.14*** A	0.13*** B	-1.98*** A	2.27	-2.29	-2.77 a
Vid	0.66*** C	-0.97*** A	0.35*** B	-1.61*** B	2.00	-2.49	-2.18 a

Letras mayúsculas diferentes en sentido vertical indican diferencias significativas entre especies basado en la comparación de los intervalos de confianza al 95% de cada parámetro de regresión. Códigos de significancia: *** $P \leq 0.001$. Letras minúsculas diferentes en sentido vertical indican diferencias significativas entre tratamientos según test de Duncan, con un nivel de confianza del 95%. Donde Slope σ y Λ son la pendiente y el intercepto de la RL1, Slope β y α son la pendiente y el intercepto de la RL2, HA es el “hydroscape area”, $\psi_{min} = \psi_{PD}$ es el punto de cierre estomático y ψ_{min} menor es el menor potencial hídrico foliar mínimo de mediodía.

Curvas de vulnerabilidad estomática

En la Figura 6 se muestran las curvas de g_s vs. ψ_{PD} de cada especie. El P_{g12} de cada especie estimado a partir de esta curva se muestra en el Cuadro 4. Palto fue la especie con mayor sensibilidad estomática frente a la disminución de ψ_{PD} , con un P_{g12} de -1.58 MPa, mientras que mandarino presentó el menor P_{g12} , con un valor de -5.03 MPa. La evolución de g_s con respecto al tiempo se muestra en el Apéndice IV, Figura 2.

Curvas de sensibilidad estomática

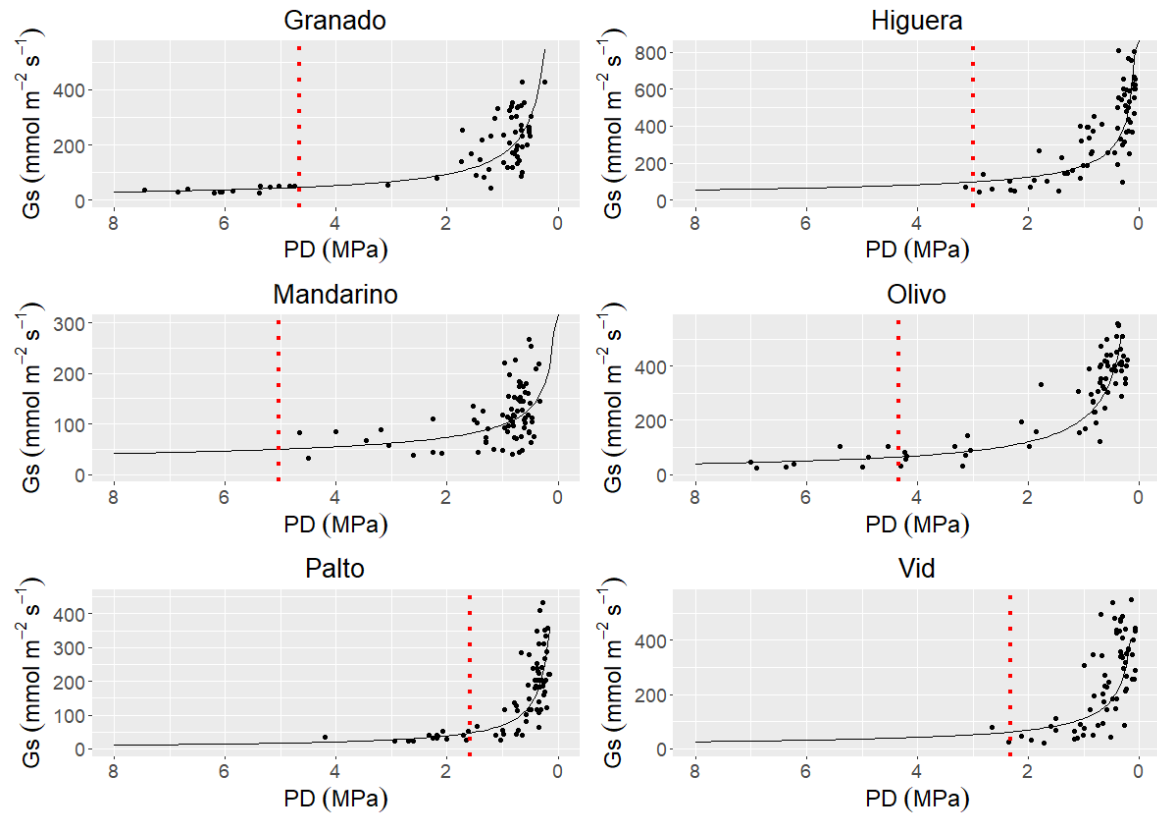


Figura 6. Curvas de conductancia estomática (g_s) versus el potencial de pre-alba (ψ_{PD}) para cada especie. La línea continua negra indica la regresión potencial realizada sobre los puntos, mientras que la línea punteada roja indica el potencial de pre-alba donde se perdió el 88% de la conductancia estomática máxima (P_{g12}).

Tasas de transpiración (TT), transpiración relativa (TR), contenido volumétrico residual y $g_s \text{max}$

Las medidas de TT y TTR utilizadas para la búsqueda de correlaciones se encuentran en el Cuadro 3. Higuera presentó la mayor TT en condiciones de disponibilidad hídrica, 0.777 L d^{-1} , mientras que la menor la presentó mandarino, con una TT_{ww} de 0.307 L d^{-1} . En la Figura 7 se muestra la evolución de la TT de cada tratamiento a través del tiempo. La evolución de las TTR de cada especie a través del tiempo se muestran en la Figura 8. A lo largo del tratamiento de sequía, mandarino presentó consistentemente las TTR más altas de todas las especies estudiadas, mientras que las otras 5 especies presentaron TTR similares. Con respecto al contenido de agua residual, θ_R , no hubo diferencias significativas entre ninguna de las especies, y alcanzaron un valor promedio de $0.163 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Las $g_s \text{max}$ se diferenciaron en cuatro grupos. Higuera, con una $g_s \text{max}$ de $630.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, luego olivo y vid, con una $g_s \text{max}$ promedio de $452 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, luego granado y palto, con una $g_s \text{max}$ promedio de $306.4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y finalmente mandarino, con una $g_s \text{max}$ de $185.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Cuadro 3. Tasas de transpiración, tasas de transpiración relativas, contenidos de agua residuales y conductancias estomáticas máximas.

	TT_{WW} (L d ⁻¹)	TT_{WD1} (L d ⁻¹)	TTR_1	TT_{WD2} (L d ⁻¹)	TTR_2	θ (m ³ m ⁻³)	g_s^{max} (mmol m ⁻² s ⁻¹)
Granado	0.756 ab	0.444 ab	0.631 b	0.187 ab	0.209 c	0.215 a	316.5 c
Higuera	0.777 a	0.569 a	0.786 b	0.170 b	0.206 c	0.161 a	630.3 a
Mandarino	0.307 e	0.293 b	1.215 a	0.275 a	0.873 a	0.167 a	185.3 d
Olivo	0.674 bc	0.493 ab	0.870 ab	0.269 a	0.362 b	0.166 a	458.9 b
Palto	0.499 d	0.456 ab	0.824 b	0.213 ab	0.398 b	0.132 a	296.2 c
Vid	0.6361 c	0.356 ab	0.710 b	0.228 ab	0.280 bc	0.138 a	445.1 b

Letras diferentes en sentido vertical indican diferencias significativas entre tratamientos según test de Duncan, con un nivel de confianza del 95%. Donde TT_{WW} corresponde al promedio de la tasa de transpiración en condiciones de riego, TT_{WD1} y TTR_1 corresponden a la tasa de transpiración en condiciones de déficit hídrico y la tasa de transpiración relativa del 15 de enero, TT_{WD2} y TTR_2 corresponden a la tasa de transpiración en condiciones de déficit hídrico y la tasa de transpiración relativa del 25 de enero y θ_R corresponde al contenido volumétrico residual.

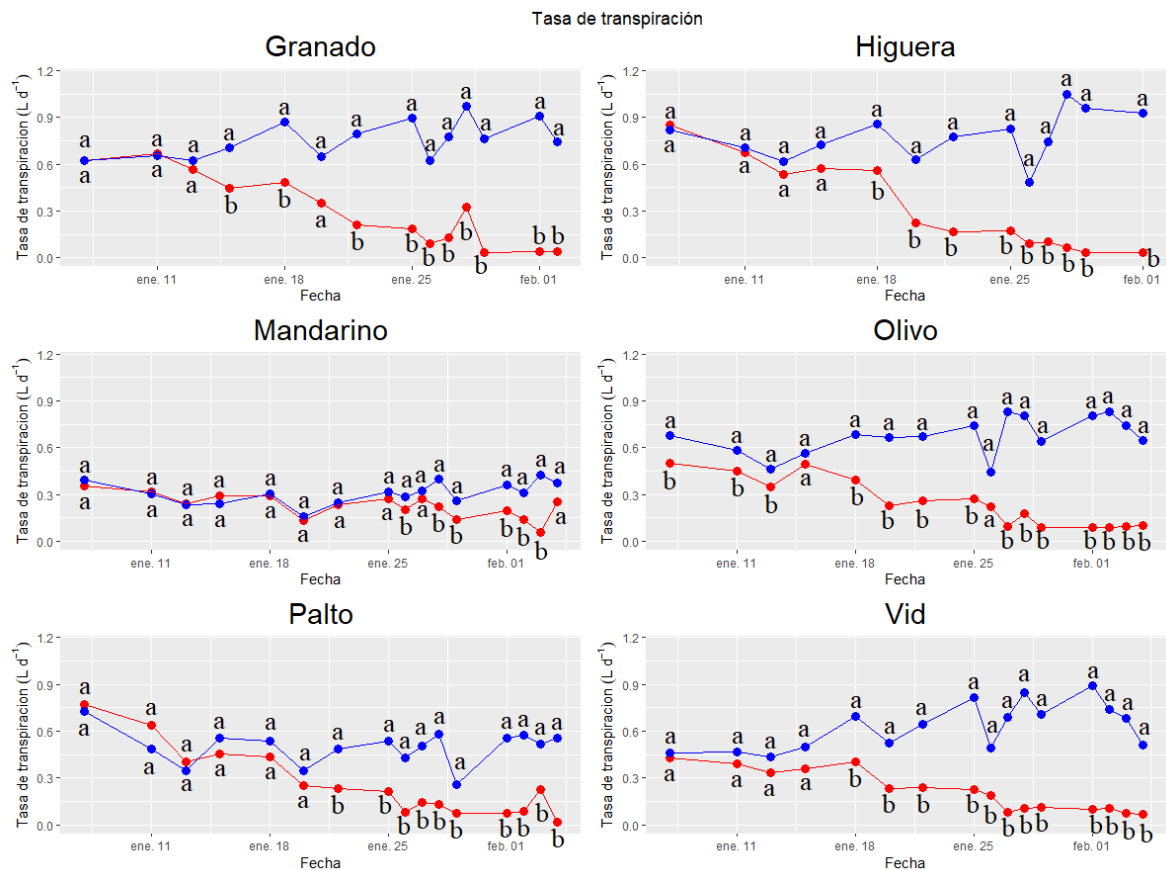


Figura 7. Evolución de la tasa de transpiración a través del tiempo. Los puntos azules y rojos corresponden a los tratamientos de riego y de déficit hídrico, respectivamente. Letras diferentes en sentido vertical indican diferencias significativas entre tratamientos según test de Duncan, con un nivel de confianza del 95%.

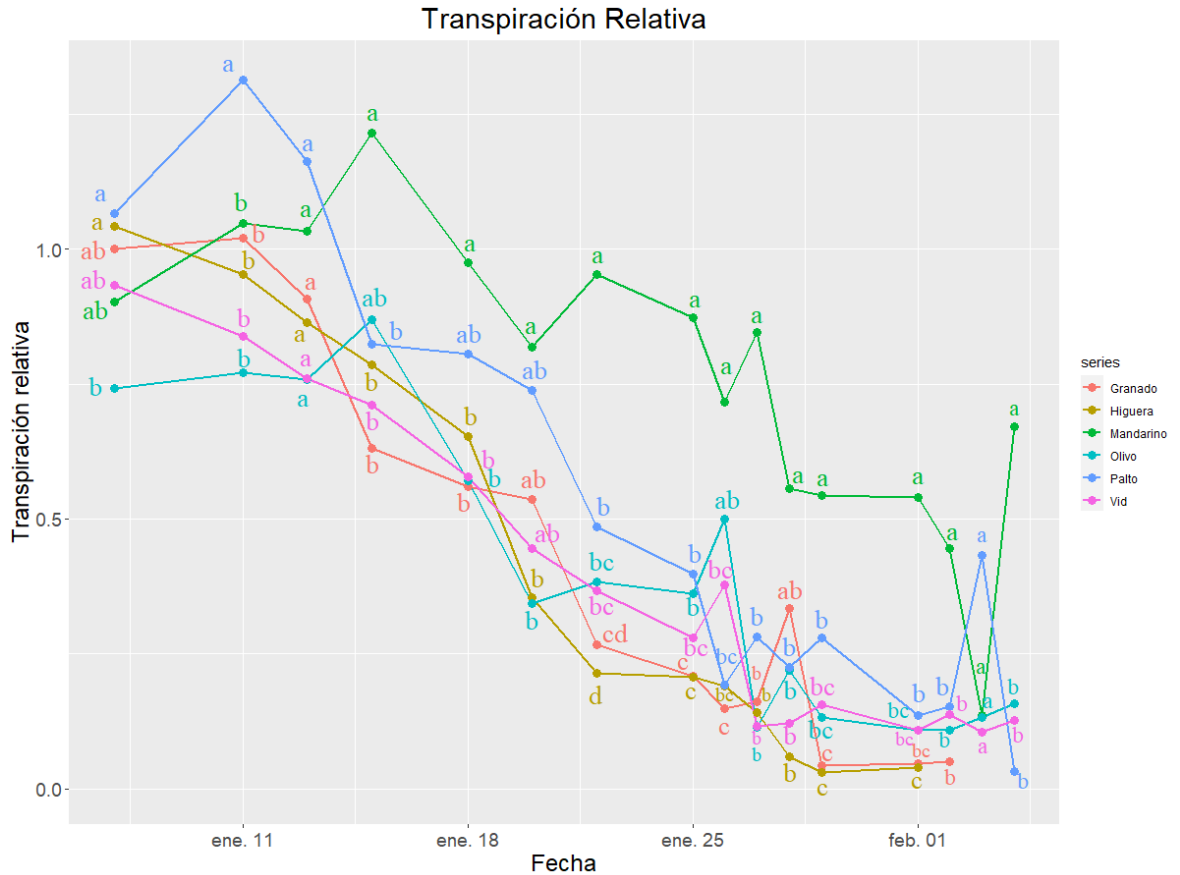


Figura 8. Evolución de la tasa de transpiración relativa promedio de cada tratamiento a través del tiempo. Letras diferentes en sentido vertical indican diferencias significativas entre tratamientos según test de Duncan, con un nivel de confianza del 95%.

Rasgos morfo-fisiológicos de tolerancia a la sequía

En el Cuadro 4 se muestran los rasgos de tolerancia a la sequía medidos para cada especie. Las densidades de madera más bajas las presentaron vid y palto, con un valor de 0.34 g cm^{-3} , mientras que la mayor la presentó el olivo, con una ρ de 0.62 g cm^{-3} . A su vez, los ψ_{TLP} variaron entre 1.6 MPa en el caso de la vid, y -2.8 MPa para el olivo.

Cuadro 4. Densidad de madera, punto de pérdida de turgencia y P_{g12} de las 6 especies estudiadas.

	ρ (g cm ⁻³)	ψ_{TLP} (MPa)	P_{g12} (MPa)
Granado	0.52 b	-2.5 d	-4.6
Higuera	0.42 c	-1.9 b	-3.0
Mandarino	0.56 ab	-2.2 c	-5.0
Olivo	0.62 a	-2.8 e	-4.3
Palto	0.35 d	-1.7 ab	-1.5
Vid	0.34 d	-1.6 a	-2.3

Letras diferentes en sentido vertical indican diferencias significativas entre tratamientos según test de Duncan, con un nivel de confianza del 95%. El rasgo P_{g12} fue estimado a partir de una regresión potencial, por lo que no se realizó un test de rango múltiple sobre esta variable. Donde ρ corresponde a la densidad de madera, ψ_{TLP} es el potencial hídrico foliar en el punto de pérdida de turgencia, y P_{g12} es el potencial de pre-alba donde se perdió el 88% de la conductancia estomática máxima.

Correlaciones entre los indicadores y rasgos funcionales

La pendiente σ no se asoció de manera significativa con ninguno de los rasgos medidos en este estudio. Tanto la pendiente β como el HA muestran correlaciones significativas con el $\psi_{min} = \psi_{PD}$, el P_{g12} , el ψ_{TLP} , y la ρ , además de estar correlacionados entre sí (Cuadro 5). Ninguno de los indicadores muestra una correlación con las TT ni con las TTR (Apéndice V, Cuadro 1). Tampoco muestran correlaciones con la g_smax . La tasa de transpiración en condiciones bien regadas mostró relaciones significativas con las tasas de transpiración relativas TTR₁ y TTR₂, con valores de -0.85 y -0.94, respectivamente. También se buscaron correlaciones con el parámetro α de la RL2, el cual solo estuvo relacionada con la TTR a los 11 días de la sequía (TTR₁).

Cuadro 5. Matriz de correlación de Pearson para los rasgos derivados de la trayectoria ψ_{min} vs. ψ_{PD} , rasgos de tolerancia a la sequía, y punto de cierre estomático.

	HA (MPa ²)	Slope σ (MPa ⁻¹)	Slope β (MPa ⁻¹)	α (MPa)	$\psi_{min} = \psi_{PD}$ (MPa)	ψ_{min} menor (MPa)	P_{g12} (MPa)	ψ_{TLP} (MPa)	ρ (g cm ⁻³)
Slope σ	0.52								
Slope β	0.85 *	0.75							
α	-0.58	-0.19	-0.16						
$\psi_{min} = \psi_{PD}$	-0.99 ***	-0.55	-0.91*	0.45					
ψ_{min} menor	-0.62	-0.37	-0.73	0.06	0.71				
P_{g12}	-0.85 *	-0.58	-0.92 **	0.29	0.87 *	0.78			
ψ_{TLP}	-0.81*	-0.39	-0.82 *	0.18	0.88 *	0.92 **	0.79		
ρ	0.96 **	0.49	0.89 *	-0.49	-0.98 ***	-0.80	-0.90 *	-0.93**	
θ_R	0.43	0.54	0.72	0.13	-0.52	-0.89 *	-0.77	-0.71	0.61

Códigos de significancia: * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$: *** $P \leq 0.001$. Donde, HA es el "hydroscape area", Slope σ y Λ son la pendiente y el intercepto de la RL1, Slope β y α son la pendiente y el intercepto de la RL2, $\psi_{min} = \psi_{PD}$ es el punto de cierre estomático, ψ_{min} menor es el menor potencial hídrico foliar mínimo de mediodía, P_{g12} es el potencial de pre-alba donde se perdió el 88% de la conductancia estomática máxima, ψ_{TLP} es el potencial hídrico foliar en el punto de pérdida de turgencia, ρ corresponde a la densidad de madera y θ_R corresponde al contenido volumétrico residual.

DISCUSIÓN

Parámetros derivados de la relación ψ_{min} vs. ψ_{PD}

Granado, olivo, palto y vid cuentan con una pendiente σ entre 0 y 1. Según el enfoque planteado por Martínez-Vilalta *et al.* (2014), serían especies parcialmente isohídricas. Estos valores de σ implican que la sensibilidad de g_S al ψ_S ($f_g(\psi_S)$) es mayor a la de la conductividad hidráulica ($f_k(\psi_S)$). Esto parece coincidir con los resultados de algunos estudios donde se reportan puntos de cierre estomáticos y pérdidas de conductividad. En un análisis abarcando varios estudios de olivo (Díaz-Espejo *et al.* 2018), se reporta una disminución del 80% de g_S en potenciales de tallo cercanos a los -2.5 MPa (en comparación con el ψ_{PD} donde se observa una disminución del 88% de g_S , P_{g12} , de -4.3 MPa medido en este estudio), mientras el punto en el cual el xilema pierde el 50% de su conductividad (ψ_{k50}) se reporta cercano a los -5 MPa. En el caso de la vid, Tombesi *et al.* (2014), estudiaron la variedad *Sangiovese*, la cual ha sido clasificada de comportamiento relativamente anisohídrico, y reportaron un punto de cierre estomático a potenciales de tallo -1.0 MPa ($P_{g12} = 2.3$ MPa en este estudio), mientras que su ψ_{k50} fue cercano a los -1.79 MPa. En el caso del palto, Carr (2013) reporta un cierre estomático a potenciales de hoja entre los -1.0 y -1.2 MPa ($P_{g12} = -1.5$ MPa en este estudio), mientras que Cardoso *et al.* (2020) reportan un ψ_{k50} entre -1.51 y -2.96 MPa.

Mandarino tiene un σ de 0.97 MPa MPa⁻¹, la cual fue estadísticamente igual a 1. Esto categoriza a esta especie como “estrictamente anisohídrica” (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014), y esto implica que su $f_g(\psi_S)$ es similar a su $f_k(\psi_S)$. Solo la higuera mostró una pendiente σ mayor a 1, siendo considerada una planta extremadamente anisohídrica. Esto quiere decir que las limitaciones en el transporte hidráulico ocurren más rápidamente que un cierre estomático en respuesta a una disminución del potencial hídrico. Este tipo de estrategia no parece ser muy beneficiosa, debido al hecho de que la conductancia estomática es un proceso más fácil de revertir que las pérdidas de conductancia en el xilema, que incluso pueden ser irreversibles (Mackay *et al.*, 2015) y pueden eventualmente llevar a la muerte de la planta debido a una falla hidráulica (McDowell *et al.*, 2008). A pesar de esto, esta estrategia parece no ser tan escasa, puesto que en el análisis de Martínez-Vilalta *et al.* (2014), aproximadamente un cuarto de las especies estudiadas presentó este comportamiento.

Sin embargo, una $\sigma > 1$ puede deberse no necesariamente a embolismo xilemático, sino que también puede ocurrir en el caso de una desconexión hidráulica con el suelo en caso de las especies “caducifolios de sequía” (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014), el cual resulta ser el caso de la higuera, la cual cuenta con un mecanismo de abscisión foliar en respuesta al déficit hídrico (Ammar *et al.*, 2020). Esta defoliación se vio en este estudio, donde las higueras en tratamiento de WD perdieron la totalidad de sus hojas. Además, se ha reportado que las raíces de esta especie son de fácil deshidratación (Franck y Muñoz-Aravena, 2014), lo que también puede estar incidiendo en la desconexión hidráulica con el suelo. Ninguna especie del estudio mostró ser estrictamente isohídrica.

Como era de esperar, la pendiente β fue menor que σ para todas las especies. Realizando el análisis de los intervalos de confianza, se ve que las pendientes β de las especies se separaron en dos grupos. Granado, higuera, mandarino y olivo presentaron la misma pendiente β , en el lado más anisohídrico del continuo. Por otro lado, palto y vid mostraron tener estadísticamente la misma pendiente β , de menor magnitud que el otro grupo, siendo así relativamente más isohídricas.

Con respecto al “hydroscape area”, las especies se ordenaron, de más isohídrica a más anisohídrica, de la siguiente manera: vid, palto, higuera, granado, mandarino y olivo. Lamentablemente, existen muy pocos estudios con respecto al HA. Un metaanálisis de olivo reportó un HA de 5.54 MPa², un valor más pequeño que el de 8.44 MPa² encontrado en este estudio (Díaz-Espejo *et al.* 2018). Lamentablemente este es el único estudio encontrado donde se calcula el HA en una de las 6 especies estudiadas.

Con respecto a otros frutales, Álvarez-Maldini *et al.* (2019) calcularon el HA de dos variedades de almendro, una variedad de comportamiento más anisohídrico y otra de comportamiento más isohídrico. La variedad de comportamiento isohídrico presentó una HA de 0.95 MPa², más pequeña que todas las especies de este estudio. Por otro lado, la variedad más anisohídrica presentó una HA de 4.25 MPa², situándose cercana a la higuera.

Comparando con los resultados obtenidos por Meinzer *et al.* (2016), vid y palto, las especies relativamente más isohídricas, tienen estrategias hidráulicas similares al abedul rojo (*Betula occidentalis*) y al sauce (*Salix scouleriana*). Las especies situadas más al centro del continuo iso-anisohídrico, higuera y granado, tienen HA similares a arbustos como *Rhamnus ilicifolia*, *Ceanothus cuneatus*, y el árbol *Cercocarpus ledifolius*. Las especies situadas en el extremo más anisohídrico, mandarino y olivo, presentan “hydroscape áreas” similares al roble (*Quercus garryana* y *Quercus douglasii*).

Asociaciones entre los parámetros derivados de la relación ψ_{min} vs. ψ_{PD} y rasgos morfo-fisiológicos

Es sabido que una mayor densidad de madera está relacionada con una mayor resistencia al embolismo (Hacke *et al.*, 2001; Jacobsen *et al.*, 2007; Willson *et al.*, 2008) y a especies de comportamiento más anisohídrico (Chen *et al.*, 2021). A su vez, ψ_{TLP} ha sido usado como indicador de resistencia a la sequía durante décadas, porque un ψ_{TLP} más negativo extiende el rango de potenciales hídricos foliares en el cual la hoja permanece turgente y mantiene sus funciones (Sack *et al.*, 2003; Lenz *et al.*, 2006). Es por esto que una correlación de un indicador con estos rasgos nos permite concluir que es un buen indicador de la estrategia hidráulica. El ψ_{TLP} entrega información de la regulación estomática de una especie, mientras que la ρ entrega información de las limitaciones hidráulicas de dicha especie.

La pendiente σ no mostró correlación con ninguno de los rasgos medidos. Al excluir las variaciones de ψ_{min} a altos ψ_{PD} , y los datos una vez alcanzados el cierre estomático para el cálculo de β , la pendiente resultante sí muestra correlaciones significativas con ρ , ψ_{TLP} y

P_{g12} . Debido a la correlación de β con estos rasgos, se concluye que es un indicador iso-anisohídrico bastante más robusto que σ . El “hydroscape area” mostró correlaciones con estos mismos 3 rasgos. La correlación con la densidad de madera con el HA fue más significativa que con la pendiente β , lo que permite deducir que el HA es un indicador ligeramente más robusto, al incorporar más información sobre el rango operativo de ψ_{PD} y ψ_{MD} de las especies. De estas correlaciones también se concluye que estos rasgos, en especial la densidad de madera, son buenos indicadores de la estrategia hidráulica, más rápidos y fáciles de medir que los parámetros derivados de la relación ψ_{min} vs. ψ_{PD} .

Las correlaciones entre β , HA y $\psi_{min} = \psi_{PD}$ no serán discutidas, puesto que los 3 parámetros provienen de la RL2, por lo que están autocorrelacionados. Sí es de interés la correlación entre $\psi_{min} = \psi_{PD}$ y P_{g12} , puesto que valida el método de estimación del punto de cierre estomático mediante el análisis de la trayectoria ψ_{min} vs. ψ_{PD} . Sin embargo, se puede apreciar que el $\psi_{min} = \psi_{PD}$ es consistentemente menor que P_{g12} . Un nuevo método para estimar el punto de cierre estomático a partir de la trayectoria ψ_{min} vs. ψ_{PD} fue propuesto recientemente por Knifer *et al.* (2020). En este enfoque separan la trayectoria ψ_{min} vs. ψ_{PD} en 3 fases distintas, con distintas pendientes. Midiendo la g_s junto con los ψ , estos autores encontraron que el punto de cierre estomático se encontraba en el límite entre la fase 1 y 2, punto que se encuentra a ψ_{PD} mayores que $\psi_{min} = \psi_{PD}$. Es decir, durante un déficit hídrico el cierre estomático ocurre antes de que el ψ_{min} se iguale con el ψ_{PD} . Este método podría ser más preciso para estimar el P_{g12} a partir de la trayectoria ψ_{min} vs. ψ_{PD} .

Compensaciones en el continuo iso-anisohídrico

Llama la atención el hecho de que ninguno de los cuantificadores estimados en este estudio tiene una correlación estadísticamente significativa con las tasas de transpiración, tasas de transpiración relativas y contenidos de agua residuales. Esto pareciera contradecir la idea de que las plantas más anisohídricas son capaces de mantener una mayor transpiración en periodos de escasez hídrica que las plantas isohídricas. Sin embargo, estas variables no se encuentran normalizadas por unidad de superficie foliar, sino que son a nivel de planta completa. Para futuros estudios sería interesante analizar asociaciones entre el HA y otros cuantificadores, con montos de transpiración normalizados por índice de área foliar.

La TT_{ww} mostró relaciones significativas con TTR_1 y TTR_2 , de -0.85 y -0.94 respectivamente. Esto quiere decir que tasas de transpiración mayores en condiciones de disponibilidad hídrica, conllevan una mayor disminución relativa de dichas tasas frente a un déficit hídrico, especialmente cuando este déficit es prolongado. Esto parece concordar con la idea de la compensación existente entre tolerancia y eficiencia en el transporte de agua. Una mayor densidad de madera implica una mayor resistencia al embolismo, debido a que la mayor densidad suele estar asociada con paredes del conducto xilemático más gruesas, que ayudan a evitar el colapso de esta, y soportar así potenciales más negativos (Hacke *et al.* 2001; Lens *et al.* 2011). Sin embargo, esta mayor densidad viene se asocia a una menor conductividad hidráulica, tanto de tallo como de hoja (Stratton *et al.*, 2000; Buccci *et al.*,

2004; Meinzer *et al.*, 2008). Analizando la ecuación 1, en igualdad de condiciones, a mismos ψ_{PD} y ψ_{min} , una planta con una menor K , tendrá una menor transpiración.

Si bien en este estudio las tasas de transpiración y tasas de transpiración relativas no presentaron correlaciones significativas con los indicadores de estrategia hidráulica ni rasgos morfo-fisiológicos de tolerancia a la sequía, otros autores reportan asociaciones entre rasgos de tolerancia a la sequía y mayores TTR (Cabuslay *et al.* 2002) y menores TT en condiciones de disponibilidad hídrica (Fletcher *et al.* 2007; Sadok y Sinclair 2009; Belko *et al.*, 2013). Sin embargo, estos estudios fueron llevados a cabo en cultivos no leñosos, por lo que faltan estudios que relacionen las TT y TTR con rasgos de tolerancia a la sequía en árboles leñosos, y más específicamente, en árboles frutales.

Interpretación del grado de iso-anisohidrismo

Debido a las correlaciones discutidas anteriormente, el mejor cuantificado en el continuo iso-anisohídrico resultó ser el HA. El HA es un indicador del grado de anisohidrismo de una especie, de manera que a medida que aumenta el HA de una especie, aumenta el rango de ψ_{PD} y ψ_{min} en el cual la planta ejerce control estomático. A medida que aumenta este rango con el HA, disminuyen los P_{g12} y ψ_{TLP} , ya que la hoja mantiene sus funciones turgodependientes hasta ψ_{PD} más negativos. Al verse expuestas a un mayor riesgo de embolismo xilemático, las especies con mayores HA han adquirido rasgos morfo-fisiológicos de tolerancia a estos potenciales más extremos. Uno de los principales rasgos que les permite a las plantas tolerar estas circunstancias es una mayor densidad de madera, por lo que esta aumenta de la mano con el HA. Estas tendencias se ven resumidas en la Figura 9. Debido a sus valores de HA, y al hecho de que cuentan con la misma Slope β , ψ_{TLP} y ρ , se agruparon al palto y a la vid en el extremo relativamente más isohídrico del continuo. Por el contrario, higuera, olivo, mandarina y granado, con los mismos valores de Slope β , pero con más variación en los rasgos de tolerancia a la sequía, se situaron en el extremo relativamente más anisohídrico.

Pareciera que especies con mayor HA poseen menores TT en condiciones de disponibilidad hídrica, pero a su vez la disminución relativa de esta frente a un déficit hídrico es menor, y por lo tanto presentan una mayor TTR que una especie de menor HA. Sin embargo, las correlaciones con el HA no fueron estadísticamente significativas en este estudio.

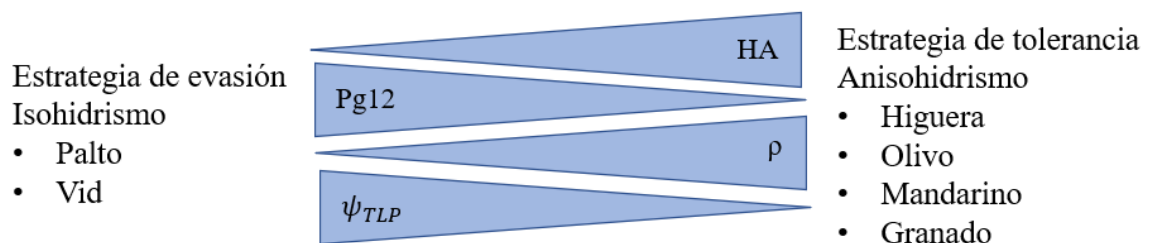


Figura 9. Interpretación del grado de iso-anisohidrismo.

CONCLUSIONES

El “hydroscape area” resultó ser un buen cuantificador iso-anisohídrico, con correlaciones negativas con el potencial en el punto de pérdida de turgencia y el punto de cierre estomático, y con una correlación positiva con la densidad de madera. A su vez, la pendiente β también presentó estas correlaciones. Las especies estudiadas se situaron en un rango amplio del continuo iso-anisohídrico. Ninguno de los cuantificadores del continuo iso-anisohídrico estudiados resultó estar relacionado con las tasas de transpiración (a nivel de planta completa), el contenido volumétrico residual, ni la conductancia estomática máxima de cada especie. El punto de cierre estomático derivado de la relación de los potenciales hídricos mostró asociaciones con el punto de cierre estomático calculado a partir de la conductancia estomática, validándolo como un posible indicador. La densidad de madera y el potencial en el punto de pérdida de turgencia resultaron ser un buen indicador de el HA, siendo más rápido y fácil de medir que los indicadores estudiados.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Maldini, C., Acevedo, M., & Pinto, M. 2021. Hydroscales: A Useful Metric for Distinguishing Iso-/Anisohydric Behavior in Almond Cultivars. *Plants*, 10(6), 1249.
- Ammar, A., Aissa, I. B., Mars, M., & Gouiaa, M. 2020. Comparative physiological behavior of fig (*Ficus carica* L.) cultivars in response to water stress and recovery. *Scientia Horticulturae*, 260, 108881.
- Attia, Z., J. C. Domec, R. Oren, D. A. Way and M. Moshelion. 2015. Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of Experimental Botany*, 66(14): 4373-4381.
- Arroyo-García, R., L. Ruiz-Garcia, L. Bolling, R. Ocete, M. A. López, C. Arnold, ... & J. M Martinez-Zapater. 2006. Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *Sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms. *Molecular ecology*, 15(12), 3707-3714.
- Bartlett, M. K., Zhang, Y., Kreidler, N., Sun, S., Ardy, R., Cao, K., and Sack, L. 2014. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. *Ecology Letters*, 17(12): 1580-1590.
- Besnard, G., y A. Bervillé. 2000. Multiple origins for Mediterranean olive (*Olea europaea* L. ssp. *Europaea*) based upon mitochondrial DNA polymorphisms. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 323(2), 173-181.
- Belko, N., M. Zaman-Allah, N. N. Diop, N. Cisse, G. Zombre, J.D. Ehlers y V. Vadez. 2013. Restriction of transpiration rate under high vapour pressure deficit and non-limiting water conditions is important for terminal drought tolerance in cowpea. *Plant Biology*, 15(2), 304-316.
- Brodribb, T.J., N. M. Holbrook, E. J. Edwards and M. V. Gutierrez. 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26(3): 443–450.
- Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Scholz, F. G., Franco, A. C., & Bustamante, M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree physiology*, 24(8), 891-899.
- Cabuslay, G. S., O. Ito y A. A. Alejar. 2002. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit. *Plant Science*, 163(4), 815-827.
- Chandra, R., C. T. Jadhav y J. Sharma. 2010. Global scenario of pomegranate (*Punica granatum* L.) culture with special reference to India. *Fruit Veg Cereal Sci*, 4(2), 17-8.
- Chave, J., H.C. Muller-Landau, T. R. Baker, T. A. Easdale, H. T. Steege y C. O. Webb.

2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications*, 16(6), 2356-2367.

Chen, Z., Zhang, Y., Yuan, W., Zhu, S., Pan, R., Wan, X., & Liu, S. 2021. Coordinated variation in stem and leaf functional traits of temperate broadleaf tree species in the isohydric–aniso-hydric spectrum. *Tree Physiology*.

CIREN (Centro de Información de Recursos Naturales). 2021. Catastro frutícola: Principales resultados región de Coquimbo / Septiembre 2021. Disponible en <https://bibliotecadigital.ciren.cl/handle/20.500.13082/33269> (Consultado en marzo de 2022).

Connor, D. J. 2005. Adaptation of olive (*Olea europaea* L.) to water-limited environments. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56(11), 1181-1189.

Fisher, R.A., M. Williams, R.L. Do Vale, A.L. Da Costa, and P. Meir. 2006. Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential. *Plant, Cell & Environment*, 29:151–165

Fletcher, A. L., T. R. Sinclair, y L. H. Allen Jr. 2007. Transpiration responses to vapor pressure deficit in well watered ‘slow-wilting’ and commercial soybean. *Environmental and Experimental Botany*, 61(2), 145-151.

Franck, N. y Muñoz Aravena, V. 2014. Frutales para zonas áridas y semiáridas.

Fu, X. and F. C. Meinzer. 2019. Metrics and proxies for stringency of regulation of plant water status (iso/anisohydry): A global data set reveals coordination and trade-offs among water transport traits. *Tree Physiology*, 39(1): 122-134.

Galindo-Tovar, M. E., N. Ogata-Aguilar y A. M. Arzate-Fernández. 2008. Some aspects of avocado (*Persea americana* Mill.) diversity and domestication in Mesoamerica. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 55(3), 441-450.

Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis and K. A. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4): 457–461.

Hubbard, R., M. Ryan, V. Stiller and J. Sperry. 2001. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant, Cell and Environment*, 24: 113–121.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Climate change 2007: the physical science basis: Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment. Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1007 p.

Jackson, J. and J. Palmer. 1979. A simple model of light transmission and interception by discontinuous canopies. *Annals of Botany* 44: 381-383.

Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., Ewers, F. W., & Davis, S. D. 2007. Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California. *Ecological Monographs*, 77(1), 99-115.

Klein, T. 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional ecology*, 28(6), 1313-1320.

Knipfer, T., Bambach, N., Hernandez, M. I., Bartlett, M. K., Sinclair, G., Duong, F., ... y A. J. McElrone. 2020. Predicting stomatal closure and turgor loss in woody plants using predawn and midday water potential. *Plant physiology*, 184(2), 881-894.

Kramer, P.J. and J. S. Boyer. 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press. San Diego, California.

Martínez-Vilalta, J. and N. Garcia-Forner. 2017. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell & Environment*, 40(6): 962-976.

Martínez-Vilalta, J., R. Poyatos, D. Aguadé, J. Retana and M. Mencuccini. 2014. A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*, 204(1): 105-115.

Mars, M. 2003. Conservation of fig (*Ficus carica* L.) and pomegranate (*Punica granatum* L.) varieties in Tunisia. In *Conserving biodiversity in arid regions* (pp. 433-441). Springer, Boston, MA.

Mackay, D. S., Roberts, D. E., Ewers, B. E., Sperry, J. S., McDowell, N. G., & Pockman, W. T. 2015. Interdependence of chronic hydraulic dysfunction and canopy processes can improve integrated models of tree response to drought. *Water Resources Research*, 51(8), 6156-6176.

Mazuela, P. C. 2013. *Agricultura en zonas áridas y semiáridas*. Arica, Chile, 31(2), 3-4.

McDowell, N. G. 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155(3): 1051–1059.

McDowell, N, W. T. Pockman, C. D. Allen, D. D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(4): 719-739.

Meinzer, F. C., D. R. Woodruff, D. E. Marias, D. D. Smith, K. A. McCulloh, A. R. Howard et al. 2016. Mapping ‘hydroscares’ along the iso-to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters*, 19(11): 1343-1352.

Meinzer, F. C., D. R. Woodruff, D. E. Marias, K. A. McCulloh and S. Sevanto. 2014. Dynamics of leaf water relations components in co-occurring iso-and anisohydric conifer species. *Plant, Cell & Environment*, 37(11): 2577-2586.

- Moshelion, M., O. Halperin, R. Wallach, R. A. M. Oren and D. A. Way. 2015. Role of aquaporins in determining transpiration and photosynthesis in water-stressed plants: crop water-use efficiency, growth and yield. *Plant, Cell & Environment*, 38(9): 1785-1793.
- ODEPA. Chile. 2019. Región de Coquimbo: Información regional. 2019. 15 p.
- Pliscoff, P. y F. Leubert. 2006. Sinopsis Bioclimática y Vegetacional de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- R Core Team. 2013. R: Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Sadok, W. y T. R. Sinclair. 2010. Transpiration response of ‘slow-wilting’ and commercial soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) genotypes to three aquaporin inhibitors. *Journal of experimental botany*, 61(3), 821-829.
- Scholander, P. F., E. D Bradstreet, E. A. Hemmingsen and H. T. Hammel. 1965. Sap pressure in vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148(3668): 339-346.
- Scora, R. W. 1975. On the history and origin of Citrus. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 369-375.
- Stratton, L., Goldstein, G., & Meinzer, F. C. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell & Environment*, 23(1), 99-106.
- Swenson, N. G., y B. J. Enquist. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3), 451-459.
- Taiz, L. Z. and E. E. Zeiger. 2002. Plant Physiology. 3rd Ed. Sinaure Associates. Inc. Publishers, Su and Land, Massachusetts.
- Tardieu, F and T. Simonneau. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49: 419–432.
- Tyree, M. T. and F. W. Ewers. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*. 119(3): 345-360.
- Tyree M. T. and M. H. Zimmermann. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Springer. Berlin, Germany.

Tyree, M.T. and H. T. Hammel. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, 23(1): 267-282.

Willson, C. J., Manos, P. S., & Jackson, R. B. 2008. Hydraulic traits are influenced by phylogenetic history in the drought-resistant, invasive genus *Juniperus* (Cupressaceae). *American Journal of Botany*, 95(3), 299-314.

APENDICE I

Cuadro 1. Masas de maceta (kg) promedio para los tratamientos de DH.

	Granado	Higuera	Mandarino	Olivo	Palto	Vid
05/01/2021	17.0 a	16.9 a	18.3 a	17.4 a	16.6 a	15.7 a
07/01/2021	16.5 a	15.9 a	18.1 a	16.9 ab	15.8 a	15.4 ab
11/01/2021	15.2 b	14 b	17.6 ab	15.8 bc	14.4 b	14.7 bc
13/01/2021	14.8 b	13.5 b	17.3 ab	15.3 cd	14 b	14.3 c
15/01/2021	14.2 b	13.1 b	16.6 b	14.4 d	13.2 b	13.5 d
18/01/2021	12.7 c	11.6 c	15.6 c	13.0 e	11.9 c	12.0 e
20/01/2021	12.1 cd	11.1 cd	15.1 c	12.3 e	11.2 cd	11.4 ef
22/01/2021	11.8 cd	10.9 cd	14.5 cd	11.8 ef	10.8 cde	10.9 fg
25/01/2021	11.3 d	10.6 cd	13.6 de	10.9 fg	10.3 def	10.2 gh
26/01/2021	11.3 d	10.5 cd	13.4 e	10.7 fg	10.2 def	10 hi
27/01/2021	11.1 d	10.4 cd	13.1 ef	10.5 fg	10 def	9.9 hij
28/01/2021	10.8 d	10.3 cd	12.8 efg	10.3 g	9.9 def	9.7 hijk
29/01/2021	10.9 d	10.2 cd	12.7 efg	10.2 g	9.7 def	9.6 hijk
01/02/2021	10.8 d	10.1 d	12.1 fgh	9.9 g	9.5 ef	9.3 ijk
02/02/2021	10.8 d		12 fgh	9.8 g	9.4 ef	9.2 jk
03/02/2021			11.9 gh	9.7 g	9.2 f	9.1 jk
04/02/2021			11.7 h	9.6 g	9.1 f	9.0 k

Letras diferentes en sentido vertical indican diferencias significativas entre tratamientos según test de Duncan, con un nivel de confianza del 95%.

APÉNDICE II

FAT a nivel de individuo

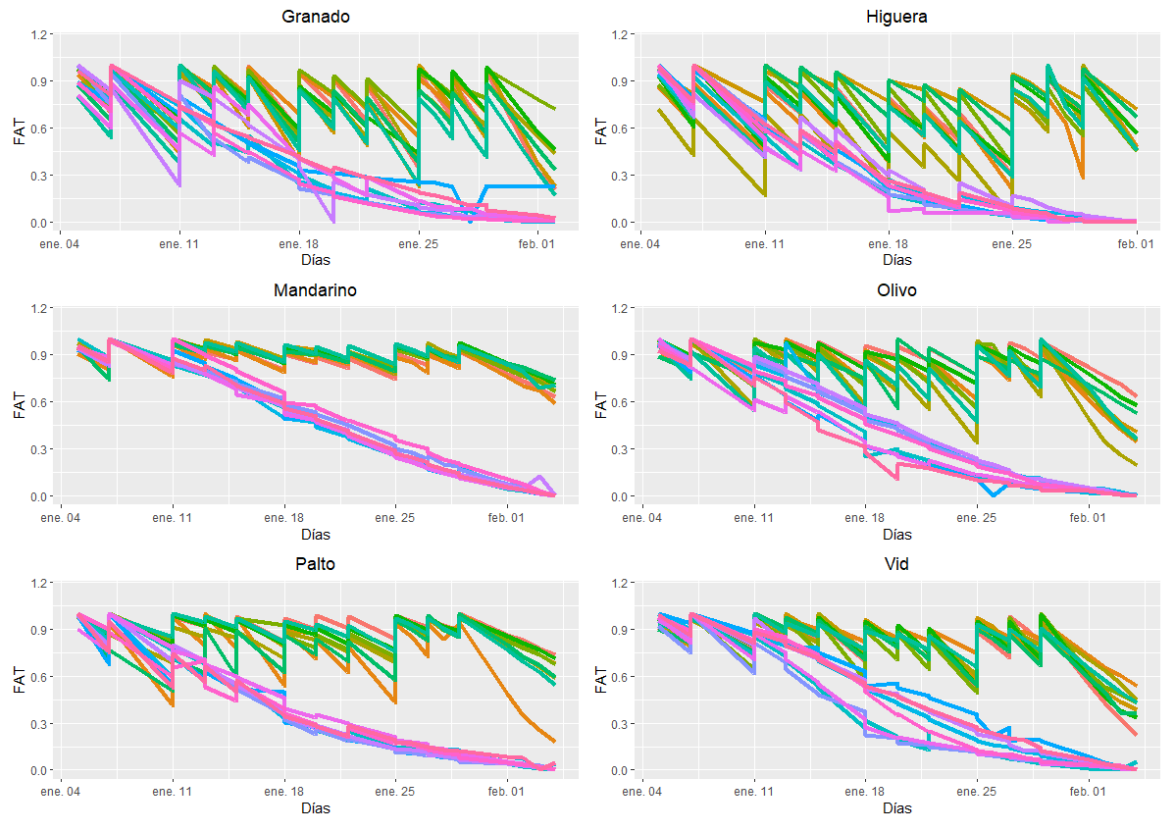


Figura 1. Evolución de la FAT de cada individuo a través del tiempo.

APENDICE III

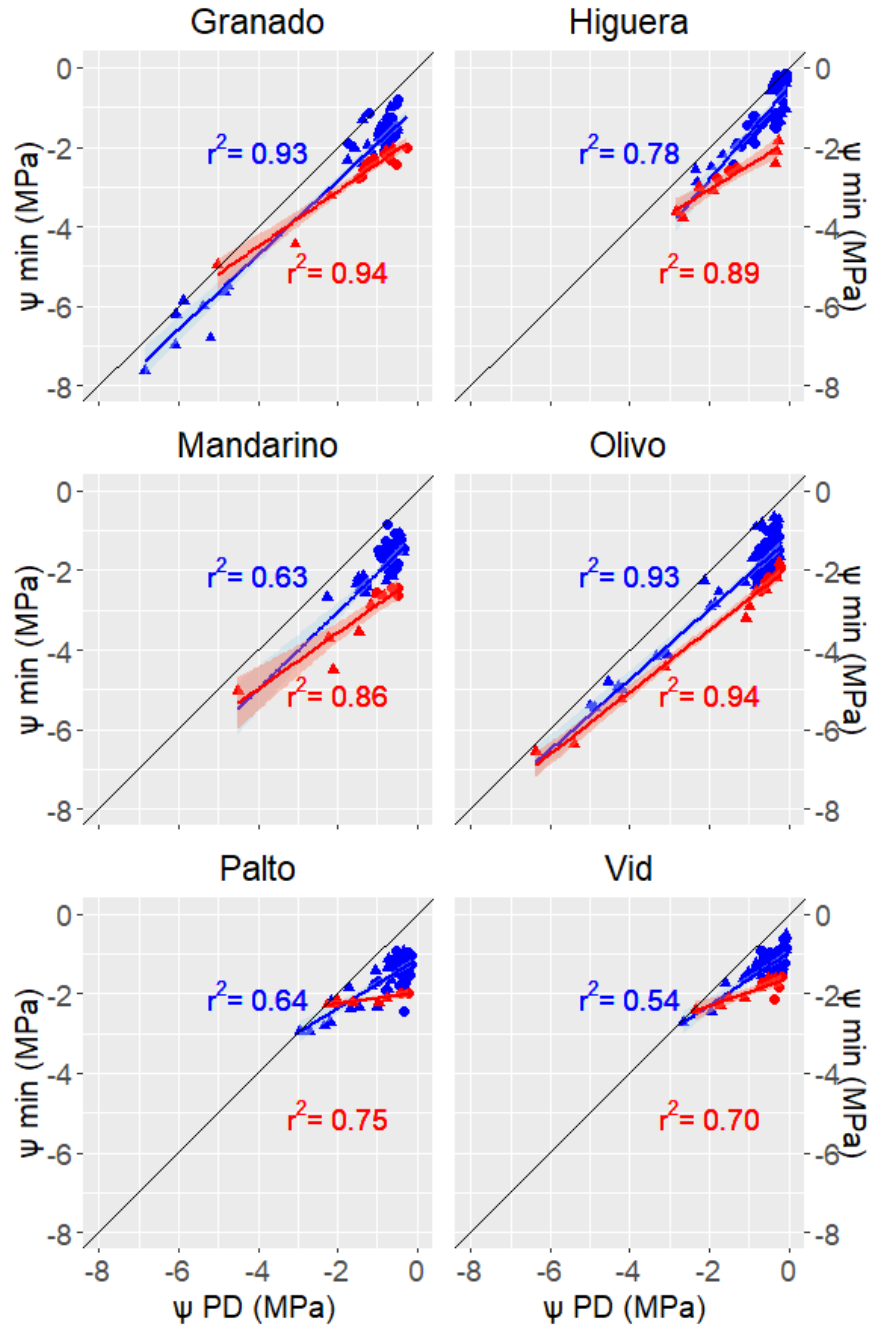


Figura 1. Relación del potencial mínimo de medio día (ψ_{min}) y el potencial de pre-alba (ψ_{PD}) durante todo el período del experimento de las 6 especies estudiadas, con sus respectivas regresiones lineales (RL). Los círculos muestran los tratamientos de riego mientras que los triángulos muestran los de déficit hídrico. Para la RL1 (en azul) se utilizaron tanto los puntos rojos como los azules, mientras que para la RL2 (en rojo) se utilizaron solo los puntos rojos. Las zonas sombreadas en azul y rojo corresponden a los intervalos de confianza (95%) de la RL1 y la RL2, respectivamente.

APENDICE IV

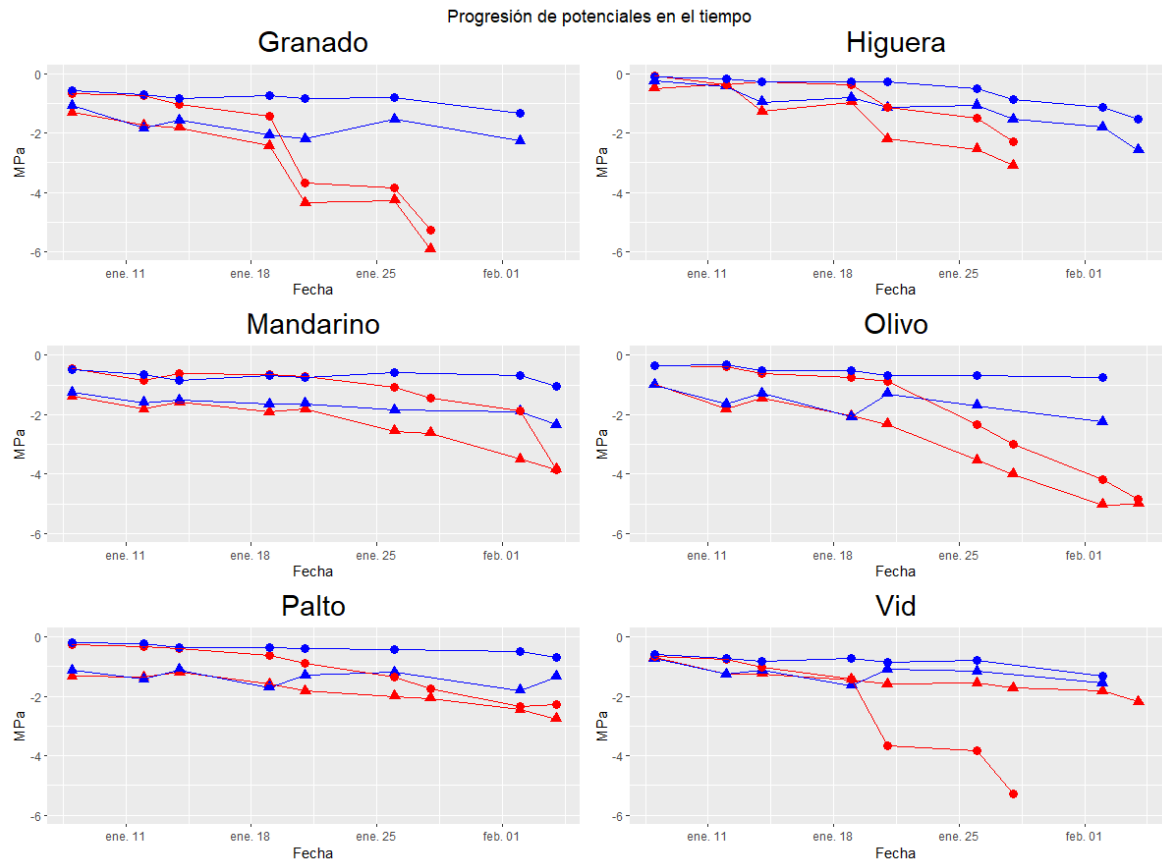


Figura 1. Progresión de potenciales hídricos a través del tiempo. Los puntos circulares corresponden al potencial de pre-alba (ψ_{PD}), mientras que los triangulares al potencial mínimo de mediodía (ψ_{min}). En azul se muestran los tratamientos WW mientras que en rojo los tratamientos WD.

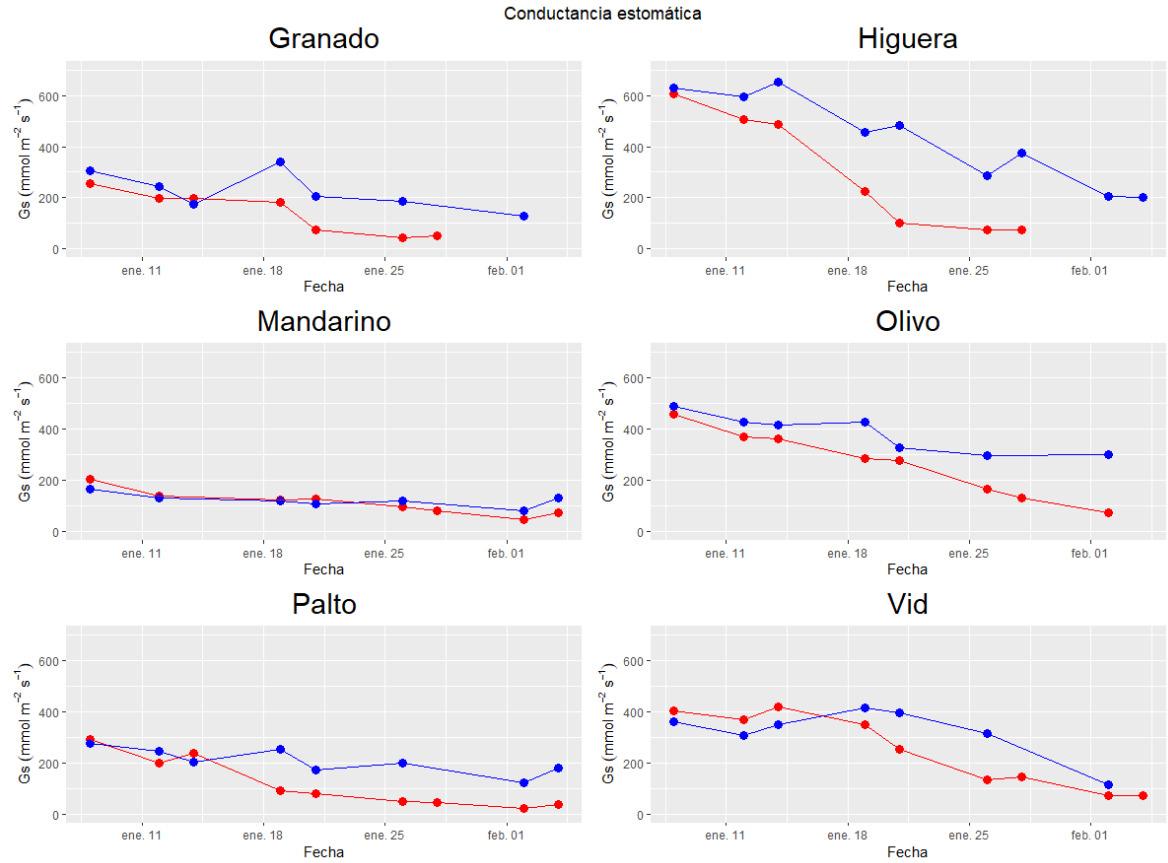


Figura 2. Progresión de la conductancia estomática a través del tiempo. En azul se muestran los tratamientos WW mientras que en rojo los tratamientos WD.

APENDICE V

Cuadro 1. Matriz de correlación de Pearson para los rasgos derivados de la trayectoria ψ_{min} vs. ψ_{PD} y las tasas de transpiración.

	HA (Mpa ²)	Slope σ	Slope β	α	$\psi_{min} =$ ψ_{PD} (MPa)	ψ_{min} menor (MPa)	TT _{WW} (L d ⁻¹)	TT _{WD1} (L d ⁻¹)	TTR ₁	TT _{WD2} (L d ⁻¹)	TTR ₂	$g_s max$ (mmol m ⁻² s ⁻¹)
Slope σ	0.52											
Slope β	0.85 *	0.75										
α	-0.58	-0.19	-0.16									
$\psi_{min} = \psi_{PD}$	-0.99 ***	-0.55	-0.91 *	0.45								
ψ_{min} menor	-0.62	-0.37	-0.73	0.06	0.71							
TT _{WW}	-0.22	0.29	0.18	0.73	0.08	-0.27						
TT _{WD1}	-0.09	0.37	0.05	0.18	0.01	-0.13	0.76					
TTR ₁	0.61	0.19	0.26	-0.88 *	-0.48	0.09	-0.85 *	-0.51				
TT _{WD2}	0.62	-0.24	0.26	-0.52	-0.55	-0.07	-0.68	-0.61	0.71			
TTR ₂	0.51	0.01	0.16	-0.81	-0.38	0.05	-0.94 **	-0.71	0.96**	0.74		
$g_s max$	-0.19	0.37	0.08	0.47	0.11	0.22	0.78	0.76	-0.49	-0.49	0.17	
ρ	0.96 **	0.49	0.89 *	-0.43	-0.98 ***	-0.8	-0.08	-0.04	0.43	0.53	0.37	-0.22

Códigos de significancia: * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$: *** $P \leq 0.001$. Donde, HA es el “hydroscape area”, Slope σ es la pendiente de la RL1, Slope β y α son la pendiente y el intercepto de la RL2, $\psi_{min} = \psi_{PD}$ es el punto de cierre estomático, ψ_{min} menor es el menor potencial hídrico foliar mínimo de mediodía, TT_{WW} corresponde al promedio de la tasa de transpiración en condiciones de riego, TT_{WD1} y TTR₁ corresponden a la tasa de transpiración en condiciones de déficit hídrico y la tasa de transpiración relativa del 15 de enero, TT_{WD2} y TTR₂ corresponden a la tasa de transpiración en condiciones de déficit hídrico y la tasa de transpiración relativa del 25 de enero, $g_s max$ es la conductancia estomática máxima y ρ es la densidad de madera.