



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE POSTGRADO

EFEECTO DEL ESTRÉS HÍDRICO SOBRE LA ESTRATEGIA HIDRÁULICA, FOTOSÍNTESIS Y CRECIMIENTO DE *Prosopis* *tamarugo Phil.*

Tesis para optar al Título Profesional de Ingeniero Agrónomo y al Grado de
Magíster en Ciencias Agropecuarias

SEBASTIÁN IGNACIO GALLARDO NEIRA

Directores de Tesis
Marco Garrido Salinas
Ricardo Pertuzé Concha

Profesoras consejeras
Paola Silva Candia
María Loreto Prat del Río

SANTIAGO - CHILE
2021

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE POSTGRADO

EFECTO DEL ESTRÉS HIDRICO SOBRE LA ESTRATEGIA HIDRÁULICA,
FOTOSÍNTESIS Y CRECIMIENTO DE *Prosopis tamarugo* Phil.

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al Título Profesional de
Ingeniero Agrónomo y al Grado de Magíster en Ciencias agropecuarias.

SEBASTIÁN IGNACIO GALLARDO NEIRA

Calificaciones

DIRECTORES DE TESIS/AFE

Marco Garrido Salinas	7,0
Ingeniero Agrónomo, Dr.	

Ricardo Pertuzé Concha	7,0
Ingeniero Agrónomo, Ph. D.	

PROFESORAS CONSEJERAS

Paola Silva Candia	6,2
Ingeniera Agrónoma, Dra.	

María Loreto Prat Del Rio	6,3
Ingeniera Agrónoma, Dra.	

Santiago, Chile
2021

AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

Al profesor Herman Silva Robledo, cuyo nivel de exigencia, compromiso y asistencia, como es característico de él, guiaron y transformaron, tanto este trabajo como mi persona, un paso más allá.

A los profesores guías Marco Garrido Salinas y Ricardo Pertuzé Concha, por su exigencia, sus oportunos consejos y revisiones, y por tirarme un flotador en un difícil momento de esta tesis.

Al laboratorio SAP, liderado por la profesora Paola Silva Candia, por la ayuda, consejos y, sobre todo, las agradables divagaciones dispersas de sobremesa.

Al profesor Herman Silva Ascencio, quien amablemente me ayudó en diversas ocasiones.

Al laboratorio de fisiología del estrés del CEAF, liderado por Paula Pimentel, por darme la oportunidad de llevar a cabo un infructuoso intento de medición de expresión de genes de acuaporinas. Vaya tortura eso de la biología molecular.

A la familia Moreno Palma, cuya ayuda fue del todo imprescindible para sortear los inicios de esta empresa.

A Pablo Muñoz Henríquez, cuyo sabio consejo: “no hay peor trámite que el que no se hace”, marca un punto de inflexión en la confección de este escrito.

Agradezco profundamente a toda persona que se tomó la molestia de ocupar parte de su tiempo para impactar de alguna forma en este proceso, ya sea en el trabajo propiamente tal o en mi persona. Tengo buena memoria. Las recuerdo. Las recordaré.

Dedicado a mi familia

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN	3
Hipótesis.....	5
Objetivos	5
Objetivos específicos	5
MATERIALES Y MÉTODOS	6
Ubicación del estudio.....	6
Material biológico	6
Tratamientos y diseño experimental	6
Manejo del experimento.....	7
Evaluaciones	8
Potencial hídrico xilemático (Ψ).....	8
Relaciones hídricas.....	8
Intercambio gaseoso.....	9
Materia seca (MS).....	9
Tasa relativa de elongación de ramilla (TRER).....	9
Transpiración de planta completa	10
Eficiencia del uso del agua (EUA).....	10
Análisis estadístico.....	10
RESULTADOS.....	12
Efecto del estrés hídrico sobre las relaciones hídricas de <i>Prosopis tamarugo</i>	12
Efecto del estrés hídrico sobre el intercambio gaseoso de <i>Prosopis tamarugo</i>	14
Efecto del estrés hídrico sobre variables de crecimiento de <i>Prosopis tamarugo</i>	18
DISCUSIÓN	22
<i>Prosopis tamarugo</i> despliega una estrategia hidráulica anisohídrica	22
<i>Prosopis tamarugo</i> mantiene altas tasas de intercambio gaseoso a bajos Ψ	23
<i>Prosopis tamarugo</i> mantiene su EUA en un gradiente de estrés	23
CONCLUSIONES	25
LITERATURA CITADA.....	26
APÉNDICES.....	29

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Fechas y días desde trasplante de mediciones de Ψ_{md} en EA, separadas por periodos (período 1 = 60 días; período 2 = 80 días).	8
Cuadro 2. Media de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), T°_{aire} y humedad relativa (HR) de los experimentos, desde el inicio de los tratamientos.....	12
Cuadro 3. Tasa fotosintética (A) promedio de tamarugos del EA, a una semana de finalizar el experimento.....	16

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Relación $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$ ELC (A) y relación $PM \sim \Psi_{md}$ EA (B)	13
Figura 2. “Hydroscape area” $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$ ELC	13
Figura 3. Conductancia estomática promedio de tamarugos según semana (± 1 e.e.) (A) y relación $\Psi_{md} \sim g_s$ ELC (B)	14
Figura 4. Tasa fotosintética neta promedio de tamarugos según semana (± 1 e.e.) (A) y relación $\Psi_{pa} \sim A$ ELC (B)	15
Figura 5. Transpiración promedio de tamarugos según semana (± 1 e.e.) y relación $E \sim \Psi_{md}$ ELC (B).....	17
Figura 6. Promedio de transpiración total de tamarugos según tratamiento (A), tasa transpiratoria promedio por periodo (B) y tasa transpiratoria de la última medición de cada periodo según días desde trasplante (DDT) (C).....	18
Figura 7. Promedio de TRER según tratamiento (A) y semana (B), y relación $\Psi_{pa} \sim TRER$ ELC	19
Figura 8. Promedio de MS planta completa según tratamiento (A) y MS según órgano (B) en tamarugos bajo 140 días de tratamiento.....	20
Figura 9. Promedio de CR de cada órgano (A) y EUA según tratamiento (B) en tamarugos bajo 140 días de tratamiento.....	21

APÉNDICES

Apéndice 1. Evolución temporal de Ψ_{pa} y Ψ_{md} en ELC.....	29
Apéndice 2. Evolución temporal de Ψ_{md} y tasa transpiratoria de EA.....	30
Apéndice 3. Contenido volumétrico de agua (VWC, %) de sustrato en ELC.	31
Apéndice 4. Análisis estadístico	32
Apéndice 5. Análisis lineales y no lineales.....	41

RESUMEN

Prosopis tamarugo es una especie endémica del desierto de Atacama y se encuentra en peligro de extinción. Siendo una planta freatófita, se ve afectada directamente por el descenso de la profundidad de las napas freáticas de las cuales depende, causado tanto por el uso minero como doméstico. Para aportar al conocimiento del comportamiento de *Prosopis tamarugo* frente al estrés hídrico, se evaluó el potencial hídrico de pre-alba y medio día, intercambio gaseoso, crecimiento y eficiencia del uso del agua bajo condiciones controladas y semi-controladas. Se interpretó la relación entre los potenciales de pre-alba y mediodía para determinar la estrategia hidráulica de la especie, indicando un comportamiento anisohídrico, estrategia que se ve reflejada, también, en una baja sensibilidad estomática (alta conductancia estomática) al estrés hídrico y, por ende, altas tasas de transpiración y asimilación de dióxido de carbono a pesar de la disminución del contenido de agua del sustrato. A su vez, las mediciones de materia seca se condicen con lo teorizado para especies anisohídricas, en donde un estrés hídrico moderado no afecta significativamente la generación de biomasa. La eficiencia del uso del agua fue constante a través del gradiente de estrés hídrico aplicado al experimento. Si el descenso de la profundidad de napas freáticas continúa, es esperable que el mecanismo de mortalidad de tamarugo sea falla hidráulica.

Palabras clave: anisohidrismo, estrés hídrico, intercambio gaseoso, potencial hídrico de planta.

ABSTRACT

Prosopis tamarugo is an endemic species of the Atacama desert, declared in risk of extinction. Being a phreatophyte plant, it is directly affected by the water table depth decrease on which it depends, caused by both mining and domestic use. To contribute to the knowledge of the behavior of *P. tamarugo* against water stress, the predawn and midday water potential, gas exchange, growth variables and water use efficiency under controlled and semi-controlled conditions were evaluated. The relationship between predawn and midday water potential was interpreted to determine *P. tamarugo* hydraulic strategy, showing an anisohydric behavior, a strategy that is also reflected in a low stomatal sensitivity (high stomatal conductance) to water stress and, therefore, high rates of transpiration and assimilation of carbon dioxide, despite the decrease in substrate water content. At the same time, dry matter measurements are consistent with what is theorized for anisohydric species, where moderate water stress does not significantly affect biomass generation. Water use efficiency was constant across water stress gradient applied to the experiment. If the water table depth decrease continues, it is expected that hydraulic failure would be the mortality mechanism of *P. tamarugo*.

Keywords: anisohydry, gas exchange, plant water potential, water stress.

INTRODUCCIÓN

El tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.) es una especie endémica del desierto de Atacama, que se encuentra en peligro de extinción (Ministerio del Medio Ambiente, 2013). Es un árbol caducifolio pero no estricto, y tiene un metabolismo fotosintético C₃ (Acevedo *et al.*, 2007), y es descrita como una especie freatófita, ya que depende de la extracción de agua desde las napas subterráneas (Acevedo y Aravena, 1985). Sus tejidos foliares pueden realizar ajuste osmótico cuando se ven sometidos a estrés hídrico (Acevedo *et al.*, 1985b), manteniendo altos contenidos de agua en sus tejidos, a pesar de los bajos potenciales hídricos que pueda alcanzar la planta.

Además de ser una planta que convive con altas temperaturas diurnas en un desierto caracterizado por la ausencia de precipitaciones (Acevedo *et al.*, 2007), *P. tamarugo* enfrenta un descenso en la profundidad de la napa freática producto de la extracción para uso industrial y humano de aguas subterráneas de los acuíferos, por lo que podría correr riesgo de estrés hídrico (Calderón *et al.*, 2015). En un escenario donde se prevén aumentos de temperatura y sequías en el planeta, se han observado eventos de mortalidad forestal a gran escala asociada a estos fenómenos, en donde los mecanismos fundamentales que conducen a la mortalidad de los árboles son escasamente comprendidos (Allen *et al.*, 2010).

McDowell *et al.* (2008) proponen tres mecanismos de muerte en las plantas: 1) demografía de agentes bióticos, en el cual el aumento de temperatura puede provocar un aumento en la tasa de reproducción de un determinado patógeno o la migración de plagas, afectando la tasa de mortalidad de los árboles debido a mayor cantidad o diversidad de infecciones/infestaciones; 2) falla hidráulica, en la cual una alta demanda atmosférica de vapor de agua y/o un bajo contenido de agua en el suelo producen cavitación (ingreso de burbujas de aire al xilema) y posterior embolia (obstrucción producto de la masiva cavitación) del xilema de las plantas, provocando el desecamiento y muerte del tejido; y 3) hambre de carbono, que es producido cuando las plantas cierran sus estomas (limitando la fotosíntesis), por lo que el individuo obtiene los carbohidratos necesarios para suplir la demanda metabólica desde sus tejidos de reserva, vaciándolos.

Los mecanismos de mortalidad de las plantas funcionarían diferencialmente según el control estomático que estas posean (McDowell *et al.*, 2008; Mitchell *et al.*, 2014). Según Tardieu y Simonneau (1998), se puede observar un comportamiento anisohídrico cuando la planta no posee un estricto control estomático, permitiendo una alta fluctuación del potencial hídrico durante el día. Las especies relativamente anisohídricas no suelen enfrentarse al hambre de carbono, debido a que el bajo control estomático permite una alta tasa de intercambio gaseoso y asimilación de carbono, pese a alcanzar potenciales hídricos muy negativos en situaciones de estrés hídrico, ya que están adaptadas para soportar grandes tensiones en el tejido conductor (McDowell *et al.*, 2008).

En las especies de bajo control estomático es esperable que la falla hidráulica acontezca rápidamente según el aumento de la intensidad del estrés hídrico, ya que las altas tensiones a las que se ve sometido el xilema ocasionan cavitaciones y posterior embolia de los vasos (Knipfer *et al.*, 2016), obstruyendo la columna de agua que sigue la corriente transpiratoria, para finalmente detenerla por completo y desecar el tejido. Las raíces han

sido documentadas como el órgano más susceptible a embolia xilemática, sobre todo en raíces finas (Sperry e Ikeda, 1997), posibilitando la muerte del tejido producto del aumento de respiración radical o inhibición de la traslocación de fotoasimilados (Cuneo *et al.*, 2016).

Ortiz (2010) y Squella (2013) midieron parámetros de relaciones hídricas de tamarugos en respuesta al descenso del nivel freático, observando una mínima resistencia estomática durante un largo periodo de tiempo. La resistencia estomática incluso no tuvo variaciones significativas entre grupos de plantas establecidas en distintas profundidades de napa freática, aunque sí registraron variaciones en los potenciales hídricos de hoja entre estos grupos, indicando un mínimo control estomático, comportamiento típico de las especies anisohídricas. Esta regulación en la apertura de los estomas es clave en la estrategia de sobrevivencia en ambientes estresantes como el desierto de Atacama.

A su vez, las plantas han desarrollado diversas estrategias fisiológicas para enfrentar la falla hidráulica, como por ejemplo la caída de hojas o ramas para disminuir la demanda evaporativa (Saiki *et al.*, 2017). Ortiz (2010), mediante imágenes satelitales, vinculó negativamente el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) con la profundidad de la napa freática, es decir, el descenso del nivel freático provoca una disminución del vigor de la planta, asociado a la defoliación como estrategia de disminución de la transpiración cuando el tamarugo enfrenta escenarios de profundo estrés hídrico.

Las mediciones realizadas en tamarugos en condiciones de campo no abarcan un amplio rango de estrés hídrico (Garrido, 2018), por lo que estudios en maceta son útiles para una mayor manipulación del estatus hídrico y la concomitante resolución de datos. Dado lo anterior, este estudio pretende aportar a la comprensión de la estrategia hidráulica del tamarugo mediante la evaluación de variables de intercambio gaseoso, relaciones hídricas y crecimiento frente a estrés hídrico, en dos experimentos en condiciones semi-controladas.

Hipótesis

Prosopis tamarugo tiene un bajo control estomático sobre el potencial hídrico, posibilitando la mantención de altas tasas de intercambio gaseoso bajo estrés hídrico.

Objetivos

Estudiar el grado de control estomático de *P. tamarugo* sobre el potencial hídrico, y sus efectos sobre la capacidad de intercambio gaseoso y crecimiento bajo estrés hídrico.

Objetivos específicos

- a. Determinar el grado de control estomático de *P. tamarugo* a través del análisis de la relación entre el potencial hídrico xilemático a mediodía y pre-alba.
- b. Evaluar el efecto de la disponibilidad de agua sobre el intercambio gaseoso de *P. tamarugo*.
- c. Evaluar el efecto de la disponibilidad de agua sobre la capacidad de crecimiento de *P. tamarugo*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron dos experimentos. El primero fue realizado entre el 4 de enero y 28 de febrero del 2018 en la Estación Experimental Las Cardas de la Universidad de Chile, desde ahora nombrado Experimento Las Cardas (ELC). El segundo experimento fue realizado entre el 27 de diciembre del 2018 y el 16 de mayo del 2019 en la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, desde ahora nombrado Experimento Antumapu (EA).

Ubicación del estudio

El Experimento Las Cardas (ELC) se realizó bajo condiciones semi-controladas a campo abierto, en la Estación Experimental Las Cardas de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, ubicada en la comuna de Coquimbo, región de Coquimbo, Chile (30° 25' latitud sur y 71° 25' latitud oeste, 602 msnm).

Por otro lado, el Experimento Antumapu (EA) se realizó bajo condiciones controladas en invernadero con aire acondicionado, en la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, ubicada en la comuna de La Pintana, región Metropolitana, Chile (33° 40' latitud sur y 70° 38' latitud oeste, 605 msnm).

Material biológico

Se utilizaron plantas de *Prosopis tamarugo* Phil. donadas por la Sociedad Química y Minera de Chile (SOQUIMICH). Al momento de realizar el ELC, las plantas tenían dos años y medio de edad, mientras que para el EA tenían un año. En ambos casos las plantas fueron inmediatamente regadas al momento de su recepción, con tal de reducir el estrés del transporte, posteriormente aclimatadas y trasplantadas dos meses después de la recepción del material.

Tratamientos y diseño experimental

Para el ELC los tratamientos consistieron en: riego arriba y abajo (RAA); sombra y riego abajo (SRA); desecamiento (DES) y desecamiento + perforación en el tallo (DESP). La totalidad de 28 individuos fue dividida en cuatro grupos, a los que se asignaron los tratamientos bajo un diseño completamente aleatorizado, con 7 repeticiones por tratamiento. El riego abajo consistió en la emulación de una napa freática. La perforación del tallo requerida para el tratamiento DESP fue realizada una vez en cada planta con una broca de 5mm. La maceta definitiva de cada planta tenía un volumen de ~200 L, de los cuales fueron ocupados 170 L con un sustrato homogéneo compuesto de 1/3 de guano de cabra, 1/3 de arena fina y 1/3 de suelo extraído del mismo lugar donde se ubicó el estudio.

Para los tratamientos RAA y SRA, la maceta se instaló sobre un recipiente de 75 L, cuya función fue almacenar una lámina de agua de 35 cm para emular la napa freática.

Para el EA los tratamientos consistieron en tres niveles de factor estrés: sin estrés (SE); estrés moderado (EM) y estrés intenso (EI). Los tratamientos fueron asignados a un total de 18 individuos, bajo un diseño en bloques completos al azar, con 6 repeticiones por tratamiento. La maceta definitiva tenía un volumen de 10 L, ocupado por un sustrato homogéneo compuesto de 1/3 de perlita, 1/3 de turba y 1/3 de suelo tamizado extraído del mismo lugar donde se ubicó el estudio. El resultado fue un sustrato franco (41 % 2-0,05 mm, 37 % 0,05-0,002 mm y 22 % < 0,002 mm). Este sustrato fue contenido por una bolsa plástica anudada al extremo inferior del tallo, cuya función fue reducir la evaporación directa desde el sustrato a niveles insignificantes.

Manejo del experimento

Para asegurar lo mejor posible el contacto suelo-raíz, se conservó el sustrato de las macetas originales al momento del trasplante. Desde este punto, pasó un año y medio hasta el comienzo del ELC, y un mes para el caso del EA. Previo al comienzo de los tratamientos todas las plantas fueron regadas por igual y de forma abundante para comenzar con estados hídricos similares.

Una vez comenzó el ELC, las plantas con tratamientos de riego fueron regadas cada dos semanas, ya sea simulando una napa freática de 35 cm y/o mediante un riego superficial de 10 L. El tratamiento SRA proporcionó un 95 % de sombra (en un día de medición promedio registró un flujo de fotones fotosintéticos de $\sim 80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que sin sombra se registró $\sim 1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mediante la elaboración de un techo con malla raschel.

El EA consistió en dos periodos de mediciones. Los umbrales de riego fueron definidos por periodo, buscándose finalizar el primero (27 de diciembre del 2018 hasta 25 de febrero del 2019; 60 días) con macetas que tuvieran una masa de 8,63 kg (capacidad de maceta; SE); 8,13 kg (EM) y 7,63 kg (EI). Para el segundo periodo (25 de febrero hasta 16 de mayo del 2019; 80 días), se buscó que las macetas finalizaran con una masa de 8,63 kg (SE); 7,63 kg (EM) y 7,13 kg (EI). Estas cantidades de agua transpirable fueron designadas según el agua aprovechable de la maceta, estimada en 1,3 L, calculada mediante la diferencia de la masa promedio de las macetas sin regar luego del trasplante al sustrato seco y, las mismas, pero a capacidad de campo. El riego no fue realizado de forma regular, ya que dependía de la tasa transpiratoria de cada individuo, sin embargo, se masó semanalmente cada maceta para mantener un control preciso del estado hídrico de las plantas. En la medida en que las plantas superaban el umbral de riego, éste fue repuesto para volver al estado hídrico deseado.

Para mantener el adecuado estado sanitario del experimento, se monitoreó cada semana la incidencia de plagas y enfermedades, retirando de forma manual cualquier insecto o tejido infestado.

Evaluaciones

Potencial hídrico xilemático (Ψ)

El potencial hídrico de pre-alba (Ψ_{pa}) fue medido solo en el ELC, entre las 05:00 y 07:00, usando porciones de ramillas con un diámetro apropiado para la medición. El potencial hídrico de medio día (Ψ_{md}) fue medido entre las 13:00 y 15:00. En el ELC se utilizó la metodología estándar (Scholander *et al.*, 1965) con una cámara de presión (1505D-EXP, PMS Instrument Company, USA). Cada dos semanas fue cubierta una ramilla por planta con una bolsa hermética aluminizada durante dos horas para lograr el equilibrio hídrico en el xilema. Tras alcanzar el equilibrio, la ramilla fue cortada y rápidamente introducida en la cámara, presurizada, y se registró la presión necesaria para el restablecimiento de la columna de agua.

En el EA, el potencial hídrico se midió con cámaras psicrométricas (C-52, Wescor, USA) conectadas a un micro voltímetro (PSYPRO Water Potential System, Wescor, USA). Luego de alcanzar el equilibrio hídrico en el xilema, se extrajeron a lo menos dos folíolos por rama, y fueron depositados en placas petri a 4 °C y mantenidos en una hielera refrigerada para el transporte a laboratorio, disminuyendo la deshidratación por evaporación. Los folíolos fueron rápidamente puestos en las cámaras psicrométricas y, luego de una hora de reposo para lograr el equilibrio termodinámico de la cámara, se obtuvo el dato de potencial hídrico (Savage y Cass, 1984). La frecuencia de medición no se realizó de forma regular, detallándose en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Fechas y días desde trasplante de mediciones de Ψ_{md} en EA, separadas por períodos (período 1 = 60 días; período 2 = 80 días).

Período	Fecha	Días desde trasplante (DDT)
1	05/02/2019	40
	11/02/2019	46
	17/02/2019	52
	23/02/2019	58
2	08/04/2019	102
	17/04/2019	111
	22/04/2019	116
	28/04/2019	122
	12/05/2019	136

Relaciones hídricas

El análisis de las relaciones hídricas fue realizado, para el caso de relación lineal $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$, siguiendo la propuesta de Martínez-Vilalta *et al.* (2014), mientras que en el caso de “hydroscap area” se ocupó la Ecuación 1 (Fu y Meinzer, 2018), luego de aplicar el procedimiento de filtraje detallado por Meinzer *et al.* (2016). Este corresponde a la eliminación de los Ψ_{md} menos negativos (dado un conjunto de Ψ_{md} para cada Ψ_{pa} registrado) con el fin de establecer una regresión lineal exclusivamente sobre aquellos Ψ_{md} regulados por los estomas, excluyendo los valores donde la irradiancia fue el factor preponderante en el potencial hídrico, y procurando siempre maximizar el R^2 de la

regresión. Tanto en $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$ como en “hydroscape area”, la regresión lineal se realizó a mediante Excel, con un intervalo de confianza (I.C.) del 95 %

$$\text{Hydroscape area (MPa}^2\text{)} = \frac{\alpha^2}{2(1-\beta)} \quad \text{Ecuación 1}$$

donde α es el intercepto y β la pendiente de la recta.

Intercambio gaseoso

Se midió la tasa fotosintética neta (A) del ELC y EA, y conductancia estomática (g_s) y transpiración (E) en ELC. En el primer experimento la frecuencia fue de dos semanas, entre las 11:00 y 15:00, en hojas adultas completamente expandidas y expuestas a la luz solar, con un medidor portátil de intercambio gaseoso (Licor-6400, Licor, USA), mientras que en el EA se midió una única vez, una semana antes de terminar el experimento, con un equipo TARGAS-1, (PP Systems, USA). Para todas las mediciones se configuró la cámara, con tal de mantener un flujo de fotones fotosintéticos de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ELC) y $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (EA), una $[\text{CO}_2]$ de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (ELC) y ambiental ($524 \pm 25 \mu\text{mol mol}^{-1}$ promedio, EA), y una temperatura de hoja de $\sim 25 \text{ }^\circ\text{C}$. Debido a que las hojas del tamarugo no cubren la totalidad de la cubeta del equipo de análisis infrarrojo de gases (IRGA), se corrigieron los datos de intercambio gaseoso mediante la siguiente ecuación:

$$A \text{ corregida} = A \text{ medida} * \frac{\text{área de cubeta}}{\text{área de hoja medida}} \quad \text{Ecuación 2}$$

donde el área de hojas medidas se obtuvo a través del procesamiento de imágenes tomadas a la pinza del equipo IRGA luego de la medición, mediante el software ImageJ (Fiji, 2007), y con la referencia de las medidas de la misma cubeta. Se asumirá el cese del intercambio gaseoso tras la disminución del 88 % del parámetro evaluado, como es postulado por Skelton *et al.* (2015).

Materia seca (MS)

El tejido seco correspondiente a raíz, tallo y hojas del EA fue recolectado al terminar el experimento, limpiado de sustrato, y secado a $70 \text{ }^\circ\text{C}$ por 48h en una estufa de circulación forzada (Venticell, MMM Group, DE) hasta un peso constante. Las hojas secas que cayeron de cada planta debido a un estrés hídrico intenso en el tejido fueron recolectadas y sumadas a la totalidad de tejido de cada planta. El coeficiente de reparto (CR) fue calculado dividiendo la MS de cada órgano por la sumatoria de MS de la planta completa. Se realizó una única cosecha de tejido para estos efectos, al terminar el experimento tras 140 días de tratamiento.

Tasa relativa de elongación de ramilla (TRER)

En cada planta del ELC se marcaron dos ramillas en activo crecimiento, y se midió su longitud con regla, cada dos semanas. La tasa relativa de elongación de ramilla ($\text{mm mm}^{-1} \text{d}^{-1}$) se calculó de la siguiente manera:

$$TRER = \frac{Largo_t - Largo_{t-1}}{t Largo_{ini}}$$

Ecuación 3

donde $Largo_t$ y $Largo_{t-1}$ son los largos de la ramilla en dos tiempos consecutivos, t es la cantidad de días transcurridos entre dos mediciones consecutivas, y $Largo_{ini}$ es la longitud inicial de la ramilla.

Transpiración de planta completa

En el EA se estimó la transpiración de planta completa a través de gravimetría. Para ello se midió la diferencia de masa de cada maceta entre dos fechas consecutivas. Se utilizó una balanza electrónica con precisión de 5 g, una vez a la semana. Para medir únicamente transpiración se aisló el sustrato y el sistema radical de la planta en una bolsa plástica negra a modo de maceta, sin agujeros de drenaje y anudada en su extremo superior, reduciendo totalmente la evaporación directa.

Eficiencia del uso del agua (EUA)

La EUA fue calculada como el cociente de la totalidad de la materia seca y el total de agua aplicada a cada individuo, expresado en g MS kg^{-1} agua transpirada (Silva *et al.*, 2010).

Análisis estadístico

El ELC fue realizado bajo un diseño completamente aleatorizado, con estructura de parcelas divididas. El EA fue realizado bajo un diseño en bloques completos al azar con estructura de parcelas divididas. El bloqueo se realizó por diferencias en los fenotipos, dada su alta variabilidad. Se incluye el efecto parcela para considerar la correlación que existe en mediciones realizadas en la misma unidad experimental (una planta) a través del tiempo. Los modelos utilizados fueron los siguientes:

$$Y_{ijk_{ELC}} = \mu + R_i + T_j + (RT)_{ij} + P_i(k) + \epsilon_{ijk}$$

$$Y_{ijk_{EA}} = \mu + R_i + T_j + (RT)_{ij} + \beta_k + P_i(k) + \epsilon_{ijk}$$

donde Y_{ijk} es la variable respuesta, μ es la media poblacional, R_i es el efecto del factor Tratamiento, T_j es el efecto del factor Tiempo (semana o DDT) en que se realizó la medición, $(RT)_{ij}$ es la interacción entre los efectos del factor Tratamiento y el Tiempo, β_k es el efecto del bloque, $P_i(k)$ es el efecto de la parcela y ϵ_{ijk} es el error.

Se realizó análisis de varianza con el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2015). Se aplicaron modelos generales lineales y mixtos con estructura de mediciones repetidas en el tiempo. Se realizó la prueba de comparaciones múltiples de Fischer cuando fue posible ($p \leq 0,05$). Las variables g_s , Ψ_{pa} y tallo (MS) fueron transformadas con Ln, mientras que E y TRER con raíz cuadrada para cumplir con el supuesto de normalidad de los errores. También se corrigió el modelo para cumplir con el supuesto de homocedasticidad de

varianza. Las salidas del software, para cada análisis de varianza, se encuentran en el Apéndice IV.

Se realizó análisis de regresión lineal y no lineal con el mismo software. Las salidas de estos análisis se encuentran en el apéndice V.

RESULTADOS

Las condiciones ambientales promedio de ambos experimentos se sintetizan en el Cuadro 2. La densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) fue considerada desde el amanecer hasta el atardecer, es decir, no considera valores iguales a cero. Dada su realización en invernadero, el Experimento Antumapu (EA) registró un promedio diario menor de PPFD y HR, y un promedio mayor de $T^{\circ}\text{aire}$.

Cuadro 2. Media de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), $T^{\circ}\text{aire}$ y humedad relativa (HR) de los experimentos, desde el inicio de los tratamientos (mín-máx).

Condición ambiental	ELC	EA
PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	848,0 \pm 601,9 (máx 1.823,3)	252,2 \pm 232,6 (máx 963,1)
$T^{\circ}\text{aire}$ ($^{\circ}\text{C}$)	20,4 \pm 4,0 $^{\circ}\text{C}$ (10,2-28,1)	24,3 \pm 4,7 $^{\circ}\text{C}$ (7,5-41,4)
HR (%)	64,0 \pm 15,3 (39,2-97,0)	40,2 \pm 14,2 (16,1-85,3)

Efecto del estrés hídrico sobre las relaciones hídricas de *Prosopis tamarugo*

Al graficar la relación lineal $\Psi_{\text{pa}} \sim \Psi_{\text{md}}$ del ELC (Figura 1A), el modelo explica un 76,7 % (R^2) de la variabilidad observada en Ψ_{md} . Se observa una pendiente (σ) de 1,1 MPa MPa^{-1} (I.C.₉₅ % 1,0 : 1,2), indicando que en la medida en que el Ψ_{pa} disminuye, el Ψ_{md} lo hace concomitantemente y en mayor proporción. Por otro lado, el intercepto de la recta (Λ) se produce en -1,1 MPa (I.C.₉₅ % -0,8 : -1,4 MPa), indicando el mayor Ψ_{md} (menos negativo) cuando el Ψ_{pa} ($\sim \Psi_{\text{suelo}}$) = 0.

En el EA el mayor Ψ_{md} observado fue -0,86 MPa, con un peso de maceta (PM) de 8,26 kg (tratamiento SE; Figura 1B). Al ajustar un modelo de regresión $\text{PM} \sim \Psi_{\text{md}}$ para la totalidad de datos, se explicó un 57 % (R^2) de la variabilidad observada en Ψ_{md} y se obtuvo relevancia biológica mediante un modelo recíproco:

$$\Psi_{\text{md}} \text{ (MPa)} = \frac{1}{a+b*PM \text{ (kg)}}$$

Ecuación 4

donde a es 2,8749 (p-valor < 0,0001); b es -0,4340 (p-valor < 0,0001) y PM el peso de la maceta. Entiéndase relevancia biológica como una descripción lógica del proceso modelado, tal que la regresión no sea planteada en búsqueda del mejor ajuste, sino en búsqueda de representar de manera razonable el fenómeno observado. El intercepto de la regresión, es decir, el Ψ_{md} cuando la maceta está a capacidad de campo, se produjo en -1,17 MPa.

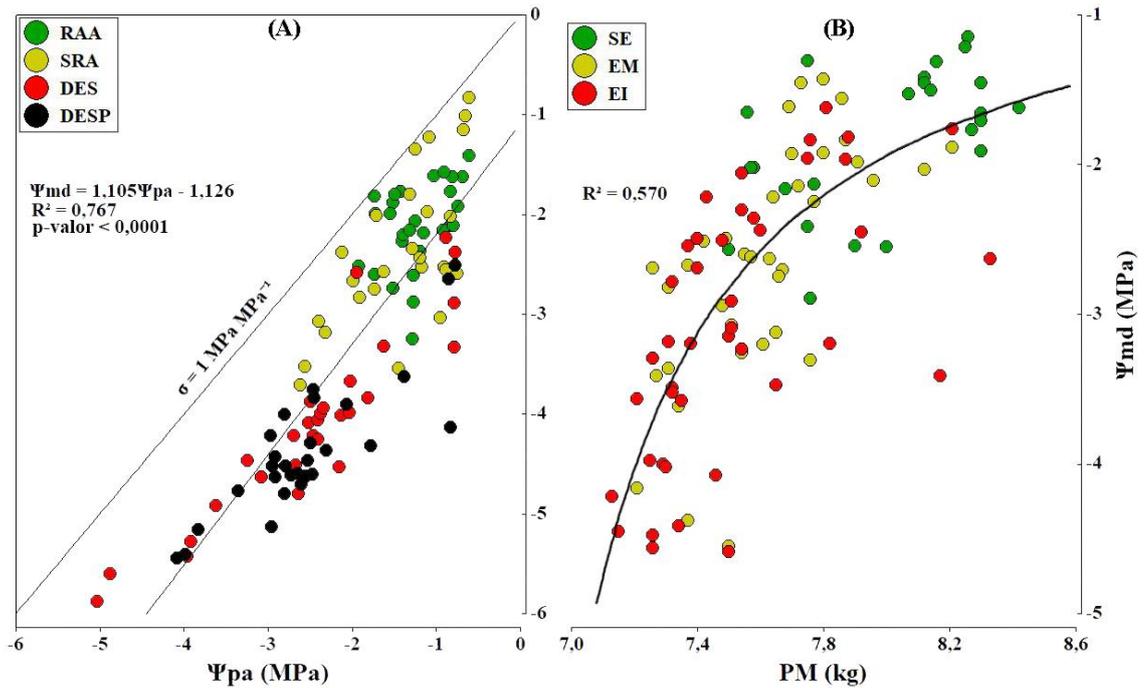


Figura 1. Relación $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$ ($n=110$) ELC (A) y relación $PM \sim \Psi_{md}$ ($n=103$) EA (B). La recta 1:1 indica $\Delta\Psi_{pa} - \Psi_{md} = 0$.

Al graficar el “hydroscap area” del ELC (Figura 2), el modelo explica un 96,4 % (R^2) de la variabilidad observada en Ψ_{md} . Se observa una pendiente (β) de 0,45 MPa MPa⁻¹ (I.C.₉₅ % 0,4 : 0,5), y un intercepto (α) de -3,72 MPa (I.C.₉₅ % -3,5 : -3,9). El “hydroscap area” calculada fue 12,5 MPa². La intercepción con la recta 1:1 ocurrió a $\Psi_{pa} = -6,73$ MPa, lo cual representa el cese del transporte de agua suelo-atmósfera debido a la inexistencia del gradiente de potencial hídrico.

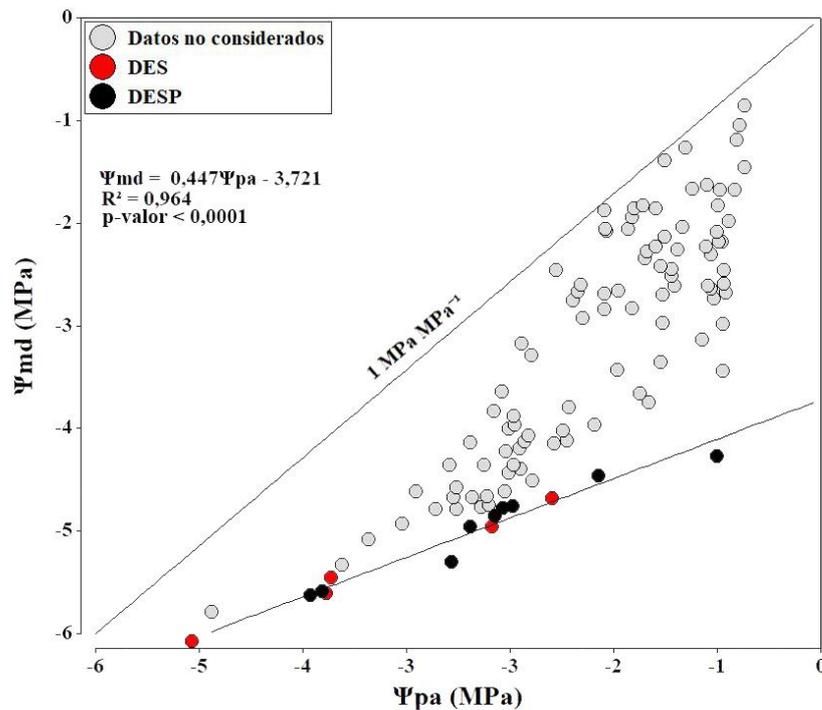


Figura 2. “Hydroscap area” $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$ ($n=110$) ELC. La recta 1:1 indica $\Delta\Psi_{pa} - \Psi_{md} = 0$.

Efecto del estrés hídrico sobre el intercambio gaseoso de *Prosopis tamarugo*

Para la variable conductancia estomática (g_s), se determinó no considerar los puntos de la primera medición (semana 2), debido a una aparente subestimación de los valores (Figura 3B), lo que podría explicarse por un error en la calibración del IRGA. En el ELC, la interacción tiempo-tratamiento fue significativa para g_s ($p=0,0129$). El tratamiento riego arriba y abajo (RAA) mantuvo las mayores conductancias estomáticas durante las últimas dos fechas de medición (Figura 3A), registrando entre $0,247 \pm 0,137 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (semana 4) y $0,285 \pm 0,077 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (semana 8). Durante la semana 4, los tratamientos RAA, desecamiento (DES) y desecamiento + perforación (DESP) fueron estadísticamente iguales, así como también DES, DESP y sombra y riego abajo (SRA). Los tratamientos bajo algún tipo de estrés, dentro de cada medición, no se diferenciaron estadísticamente hasta la última fecha, donde DESP fue el de menor g_s . Respecto a la semana 4, los tratamientos SRA, DES y DESP finalizaron el experimento con el 51, 52 y 57 % de la g_s inicialmente documentada, mientras que RAA se mantuvo en un nivel estable durante todo el experimento.

Al ajustar un modelo de regresión $\Psi_{\text{md}} \sim g_s$ que excluye el efecto del tratamiento sombreado (Figura 3B), se explicó un 64 % (R^2) de la variabilidad observada en g_s y se obtuvo relevancia biológica mediante un modelo logístico:

$$g_s \text{ (}\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}\text{)} = \frac{a}{1+b*e^{-c*\Psi_{\text{md}} \text{ (MPa)}}} \quad \text{Ecuación 5}$$

donde a es 0,3199 (p -valor=0,0001); b es 0,0140 (p -valor=0,6224) y c es 1,1904 (p -valor=0,0062). El intercepto de la regresión, es decir, g_s cuando $\Psi_{\text{md}} = 0$, es 0,3199 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El cese de g_s ocurrió en $\Psi_{\text{md}} = -5,26 \text{ MPa}$.

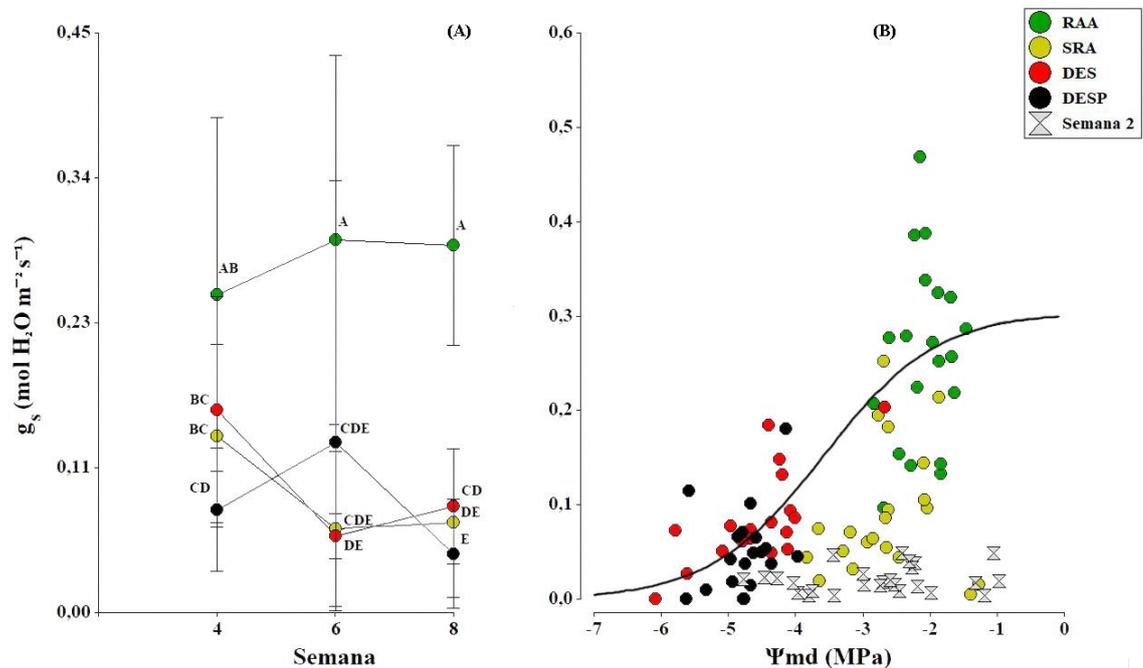


Figura 3. Conductancia estomática promedio de tamarugos según semana (± 1 e.e.) (A) y relación $\Psi_{\text{md}} \sim g_s$ ($n=57$) ELC (B). Existe interacción estadísticamente significativa para g_s entre los factores tratamiento y semana ($p=0,0129$) por lo que las letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p<0,05$) de todas las combinaciones

tratamiento-semana. RAA: riego arriba y abajo, SRA: sombra y riego abajo, DES: desecamiento y DESP: desecamiento + perforación.

En el ELC la interacción tiempo-tratamiento fue significativa para tasa fotosintética neta (A; $p=0,0008$). El tratamiento riego arriba y abajo (RAA) mantuvo las mayores tasas fotosintéticas durante las últimas dos fechas de medición (Figura 4A), registrando entre $20,55 \pm 3,75 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (semana 4) y $25,97 \pm 1,95 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (semana 8). Durante las semanas 2 y 4, los tratamientos RAA y desecamiento (DES) fueron estadísticamente iguales. Los restantes tratamientos (incluyendo DES) no se diferenciaron estadísticamente entre ellos dentro de cada jornada de medición, y como se observa en la Figura 4, tienden a la baja en forma sostenida a lo largo del experimento, hasta llegar a un 35,6 %, 28,9 % y 4,5 % de la A inicial, en los tratamientos SRA, DES y desecamiento + perforación (DESP), respectivamente. Los tratamientos bajo estrés manifestaron tasas fotosintéticas que variaron entre un máximo de $18,34 \pm 3,85 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el tratamiento sombra y riego abajo (SRA) durante la semana 2, y un mínimo de $0,61 \pm 1,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el tratamiento DESP, durante la semana 8.

Al ajustar un modelo de regresión $\Psi_{pa} \sim A$ que excluye el efecto del tratamiento sombreado (Figura 4B), se explicó un 49 % (R^2) de la variabilidad observada en A y se obtuvo relevancia biológica mediante un modelo logístico:

$$A (\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}) = \frac{a}{1+b*e^{-c*\Psi_{pa}} \text{ (MPa)}} \quad \text{Ecuación 6}$$

donde a es 22,1977 ($p\text{-valor}<0,0001$); b es 0,0033 ($p\text{-valor}=0,6777$) y c es 2,3606 ($p\text{-valor}=0,0099$). El intercepto de la regresión, es decir, A cuando $\Psi_{suelo} \approx 0$, es $22,1977 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El cese de A ocurrió en $\Psi_{pa} = -3,27 \text{ MPa}$.

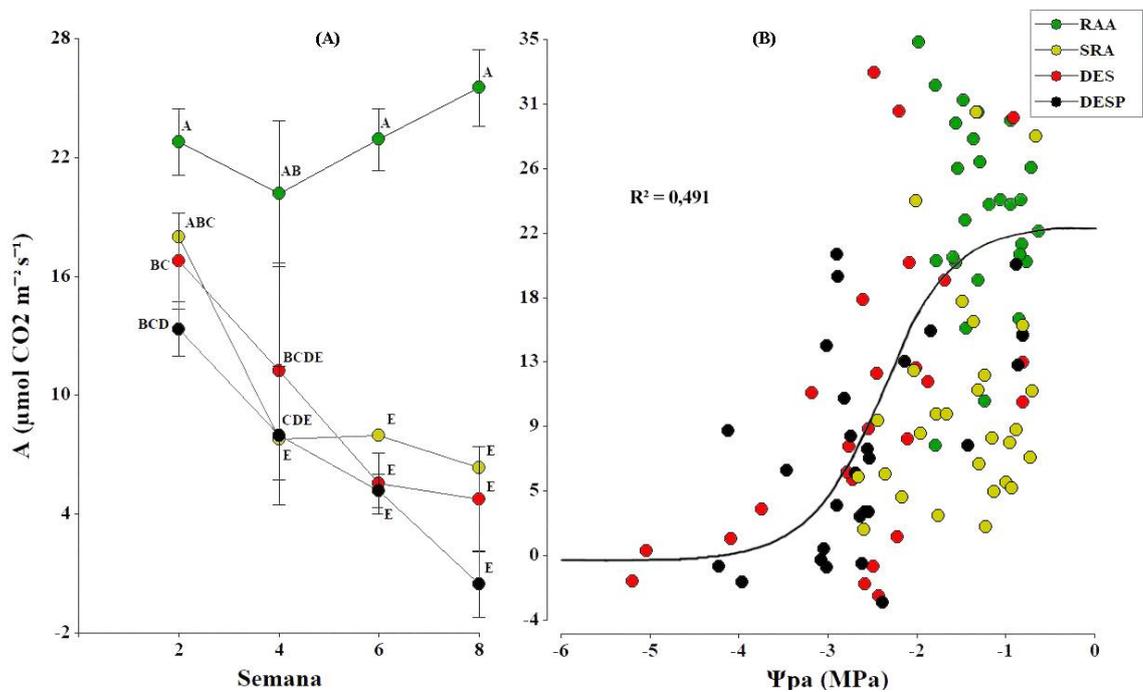


Figura 4. Tasa fotosintética neta promedio de tamarugos según semana (± 1 e.e.) (A) y relación $\Psi_{pa} \sim A$ ($n=80$) ELC (B). Existe interacción estadísticamente significativa para A entre los factores tratamiento y semana ($p=0,0008$) por lo que las letras distintas

indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$) de todas las combinaciones tratamiento-semana. RAA: riego arriba y abajo, SRA: sombra y riego abajo, DES: desecamiento y DESP: desecamiento + perforación.

Lo expuesto en la Figura 4A se condice con lo observado en el EA, donde el tratamiento sin estrés (SE) fue el de mayor tasa fotosintética (Cuadro 3). El tratamiento de estrés moderado (EM) registró un 34 % de la tasa fotosintética del tratamiento sin estrés, mientras que el tratamiento de estrés intenso (EI) solo un 11 % del tratamiento sin estrés. En ambos experimentos el tratamiento sin estrés mantuvo la mayor tasa fotosintética, mientras que los tratamientos bajo estrés no se diferenciaron estadísticamente entre sí, pero su tasa fotosintética fue significativamente menor que el tratamiento sin estrés.

Cuadro 3. Tasa fotosintética (A) promedio de tamarugos del EA, a una semana de finalizar el experimento.

Tratamiento	A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
SE	24,69 \pm 3,13 A
EM	8,41 \pm 2,84 B
EI	2,66 \pm 2,73 B

Letras distintas en sentido vertical indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$), siendo estadísticamente independientes ambas mediciones. SE: sin estrés, EM: estrés moderado y EI: estrés intenso.

La interacción tiempo-tratamiento fue significativa para transpiración (E; p -valor=0,0005). Pese a que en la primera medición no hay diferencias significativas entre los tratamientos, las medias parecen estar subestimadas debido a la baja g_s registrada durante la medición, siendo una variable altamente correlacionada con E (coeficiente de correlación de Pearson = 0,9341), por lo que habría sido esperable valores más altos, aunque sin diferencias estadísticamente significativas. Las observaciones finalizaron en una evidente diferenciación entre el tratamiento bien regado (RAA) y los tratamientos con algún estrés (Figura 5A). Mientras que en la semana 4 los tratamientos bajo estrés transpiraban, en promedio, menos que el tratamiento bien regado, no se aprecia una diferencia estadísticamente significativa entre RAA y DES. En la semana 6 se consolidaron diferencias significativas entre el tratamiento bien regado y los restantes. En la última medición, el tratamiento SRA registró un 25 % de la transpiración medida en RAA, mientras que los tratamientos DES y DESP un 17 % y un 11 % de la registrada en RAA, respectivamente, además de ser estadísticamente iguales.

Al ajustar un modelo de regresión $\Psi_{\text{md}} \sim E$ (Figura 5B) que excluye el efecto del tratamiento sombreado y la primera medición (semana 2), dada una subestimación general de g_s (Figura 3B), se explicó un 65 % (R^2) de la variabilidad observada en E y se obtuvo relevancia biológica mediante un modelo logístico:

$$E \text{ (mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}) = \frac{a}{1+b \cdot e^{-c \cdot \Psi_{\text{md}} \text{ (MPa)}}} \quad \text{Ecuación 7}$$

donde a es 4,3209 (p -valor $<0,0001$); b es 0,0056 (p -valor=0,6936) y c es 1,3527 (p -valor=0,0134). El intercepto de la regresión, es decir, E cuando $\Psi_{\text{md}} = 0$, es 4,3209 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El cese de E ocurrió a $\Psi_{\text{md}} = -5,31 \text{ MPa}$.

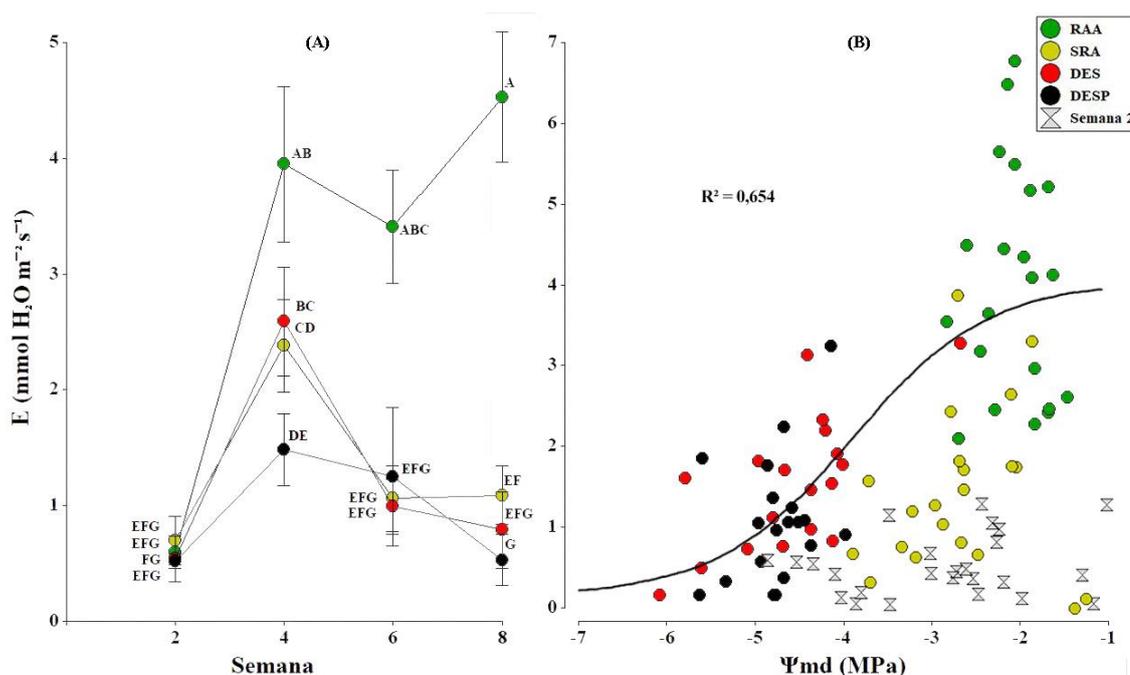


Figura 5. Transpiración promedio de tamarugos según semana (± 1 e.e.) y relación $E \sim \Psi_{\text{md}}$ ($n=55$) ELC (B). Existe interacción estadísticamente significativa para E entre los factores tratamiento y semana ($p=0,0005$) por lo que las letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$) de todas las combinaciones tratamiento-semana. RAA: riego arriba y abajo, SRA: sombra y riego abajo, DES: desecamiento y DESP: desecamiento + perforación.

En el EA el tratamiento sin estrés transpiró una media de 7,27 litros durante la totalidad del experimento, siendo la mayor cantidad (Figura 6A). Las plantas del tratamiento estrés moderado transpiraron significativamente menos que las del tratamiento 1, siendo en promedio 1,3 litros menos. Por último, el tratamiento estrés intenso registró la menor cantidad de transpiración, siendo ésta 2,6 litros menor a la media del tratamiento 1, y estadísticamente distinta de los demás tratamientos.

Al evaluar la tasa transpiratoria separada por períodos de muestreo (Figura 6B) hubo interacción tiempo-tratamiento ($p=0,0093$). Durante el primer periodo no se observó diferencia estadística entre los tratamientos sin estrés y estrés moderado. El tratamiento de estrés intenso, exceptuando la primera medición (ver Apéndice II: Figura ApIIA), permanentemente transpiró menos que los demás tratamientos. Mientras que el tratamiento sin estrés fue el único que aumentó su transpiración entre periodos (en un 23 %), los tratamientos de estrés moderado e intenso la disminuyeron en un 15 y 25 %, respectivamente. Al evaluar la tasa transpiratoria de la última medición de cada periodo (es decir, el día que más se vio estresada cada planta), también hubo interacción tiempo-tratamiento ($p=0,0002$); sin embargo, el tratamiento bien regado no presentó diferencias estadísticas entre ambas mediciones (Figura 6C) y manifestó las más altas tasas transpiratorias junto con el tratamiento estrés moderado al día 59 desde el trasplante. Dentro de cada medición, el tratamiento estrés intenso mantuvo la tasa transpiratoria más baja entre todos los tratamientos. Los tratamientos bajo estrés intermedio e intenso manifestaron la misma tendencia a la baja del ELC (ver Apéndice I; Apéndice II: Figura ApIIB), aunque disminuyendo en un 43 y 58 %, respectivamente, sus tasas transpiratorias entre las mediciones al fin de cada periodo de tratamiento.

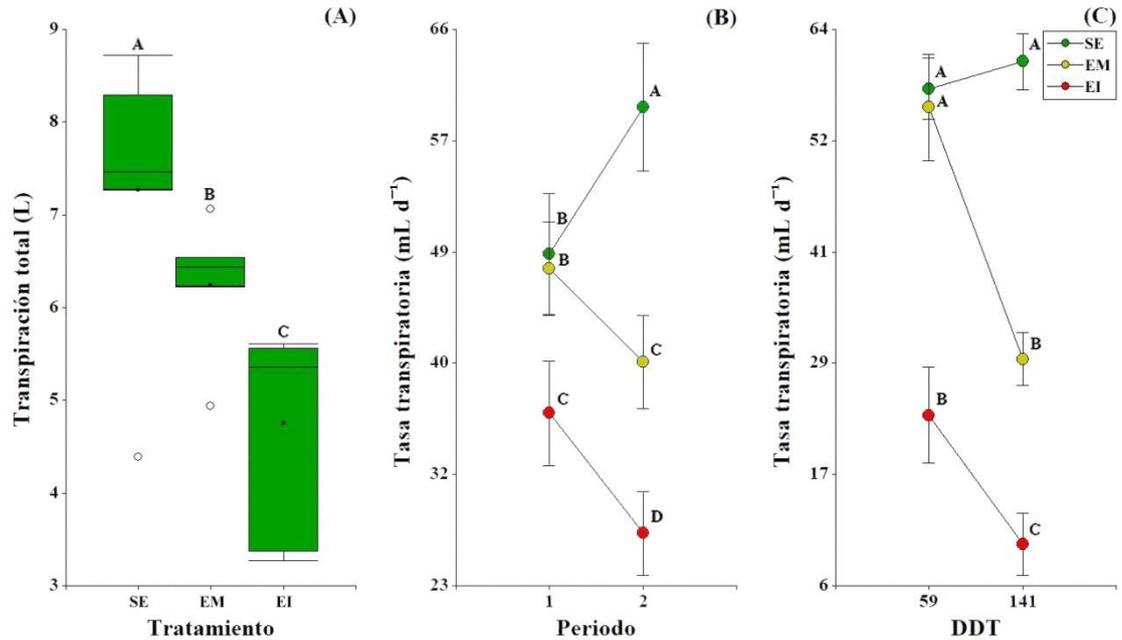


Figura 6. Promedio de transpiración total de tamarugos según tratamiento (A), tasa transpiratoria promedio por periodo (B, $n=4$ y $n=9$ en periodos 1 y 2, respectivamente) y tasa transpiratoria de la última medición de cada periodo según días desde trasplante (DDT) (C) (± 1 e.e.). Existe interacción estadísticamente significativa para tasa transpiratoria entre los factores tratamiento y tiempo ($p=0,0093$ y $p=0,0002$, respectivamente para Periodo y DDT) por lo que las letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p<0,05$) de todas las combinaciones tratamiento-tiempo, dentro de cada gráfico. SE: sin estrés, EM: estrés moderado y EI: estrés intenso.

Efecto del estrés hídrico sobre variables de crecimiento de *Prosopis tamarugo*

La interacción tiempo-tratamiento no fue significativa para TRER (p -valor=0,8182). Los tratamientos con algún tipo de riego se diferenciaron de los sin riego, aunque SRA y DES fueron estadísticamente iguales (Figura 7A). Las ramillas de los tratamientos con algún tipo de riego crecieron a mayores tasas que los tratamientos sin riego. Por otro lado, las ramillas crecieron a una tasa de $0,0104 \pm 0,0122$ mm mm⁻¹ d⁻¹ durante el primer mes de experimento, en promedio; durante el segundo mes crecieron a $0,00420 \pm 0,0089$ mm mm⁻¹ d⁻¹, en promedio (Figura 7B).

Al ajustar un modelo de regresión $\Psi_{pa} \sim \text{TRER}$ (Figura 7C), se explicó un 9% de la variabilidad observada en TRER y se obtuvo relevancia biológica mediante un modelo exponencial:

$$\text{TRER (mm mm}^{-1} \text{ d}^{-1}) = a * e^{b * \Psi_{pa}}$$

Ecuación 8

donde a es 0,0176 (p -valor=0,0005) y b es 0,4902 (p -valor=0,0113). El intercepto de la regresión, es decir, TRER cuando $\Psi_{suelo} \approx 0$, es 0,0176 mm mm⁻¹ d⁻¹. El cese de TRER ocurrió a $\Psi_{pa} = -6,10$ MPa (95 % de reducción de TRER con $\Psi_{suelo} \approx 0$).

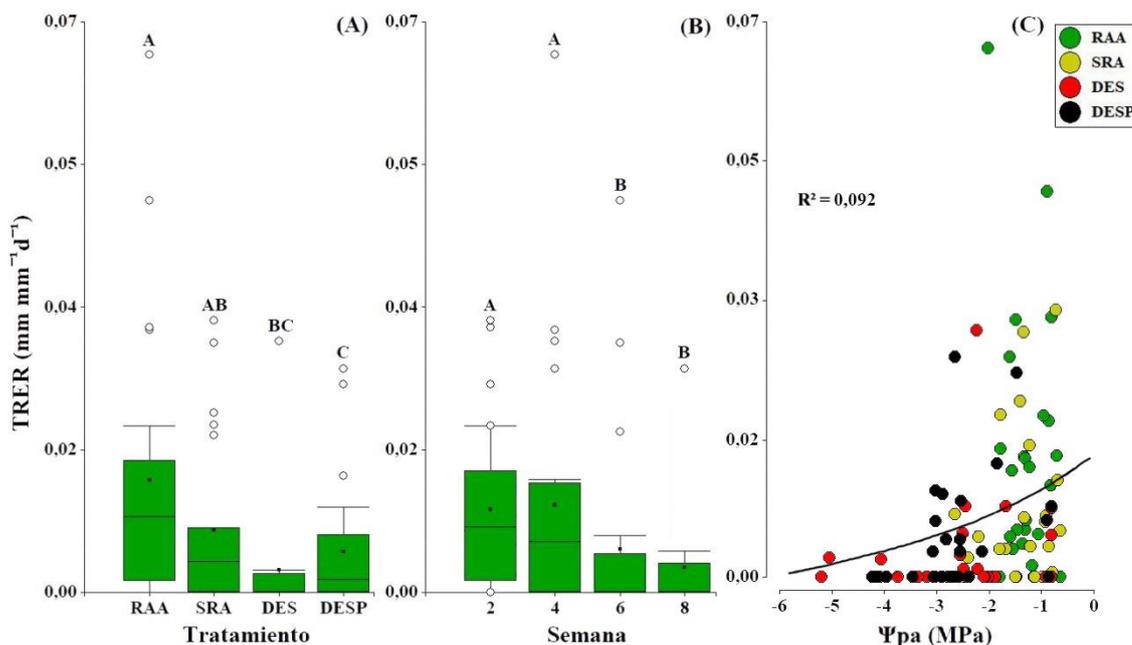


Figura 7. Promedio de TRER (± 1 e.e.) según tratamiento (A) y semana (B), y relación $\Psi_{pa} \sim \text{TRER}$ ($n=110$) ELC. Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias y de manera independiente para cada gráfico ($p < 0,05$). RAA: riego arriba y abajo, SRA: sombra y riego abajo, DES: desecamiento y DESP: desecamiento + perforación.

Los tratamientos sin estrés y estrés moderado fueron estadísticamente iguales y generaron, en promedio y luego de 140 días de tratamiento, 6,65 g MS planta completa más que el tratamiento estrés intenso (Figura 8A). El tratamiento sin estrés, para todos los órganos, es el que genera mayor cantidad de biomasa. Sin embargo, en raíz, el tratamiento estrés moderado fue estadísticamente igual al tratamiento sin estrés; en cuanto al tallo solo se produjeron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos sin estrés y estrés intenso (Figura 8B).

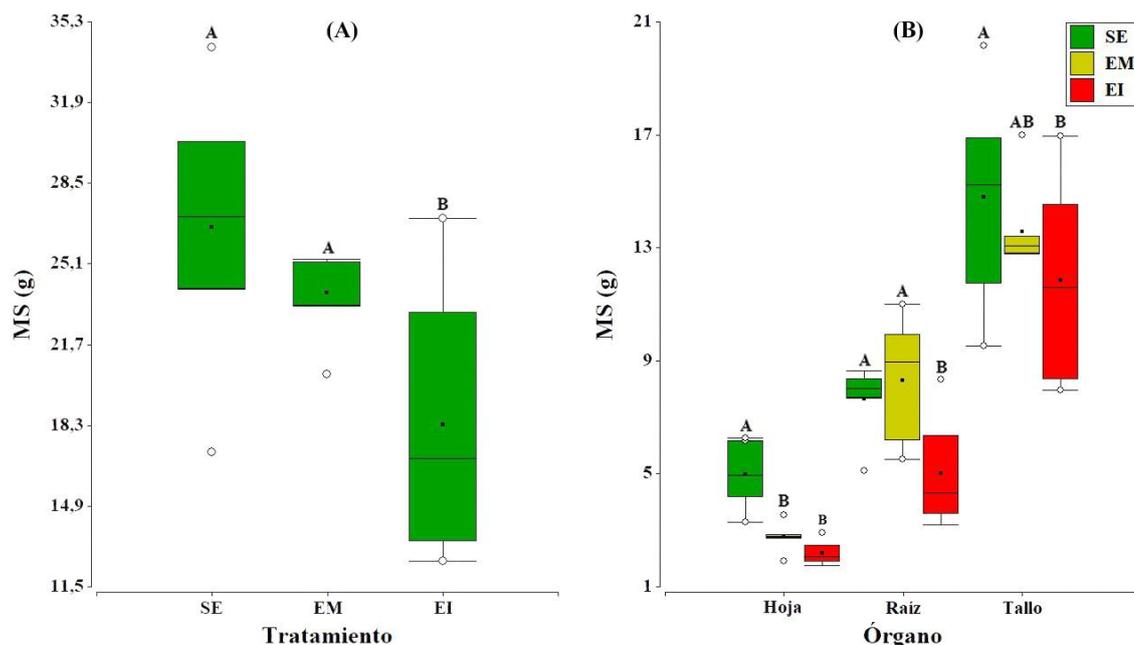


Figura 8. Promedio de MS planta completa según tratamiento (A) y MS según órgano (B) en tamarugos bajo 140 días de tratamiento (± 1 e.e.). Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$), siendo estadísticamente independientes cada uno de los órganos medidos en MS, así como también son independientes ambos gráficos. SE: sin estrés, EM: estrés moderado y EI: estrés intenso.

Al analizar los CR de los distintos tratamientos (Figura 9A), se observa que el tratamiento de estrés intenso fue el que invirtió más en la generación de tallos, a pesar de que al cuantificar la MS fue aquel que presentó la menor biomasa del órgano. Por otro lado, el tratamiento sin estrés fue el que menos invirtió en tallo, aunque presentó la mayor cantidad de MS del órgano entre todos los tratamientos. El tratamiento sin estrés mostró una proporción 7 % mayor de hojas que los tratamientos bajo estrés, así como también 9 % menos tallo respecto al tratamiento estrés intenso.

La EUA no muestra diferencias significativas entre ninguno de los tratamientos (Figura 9B).

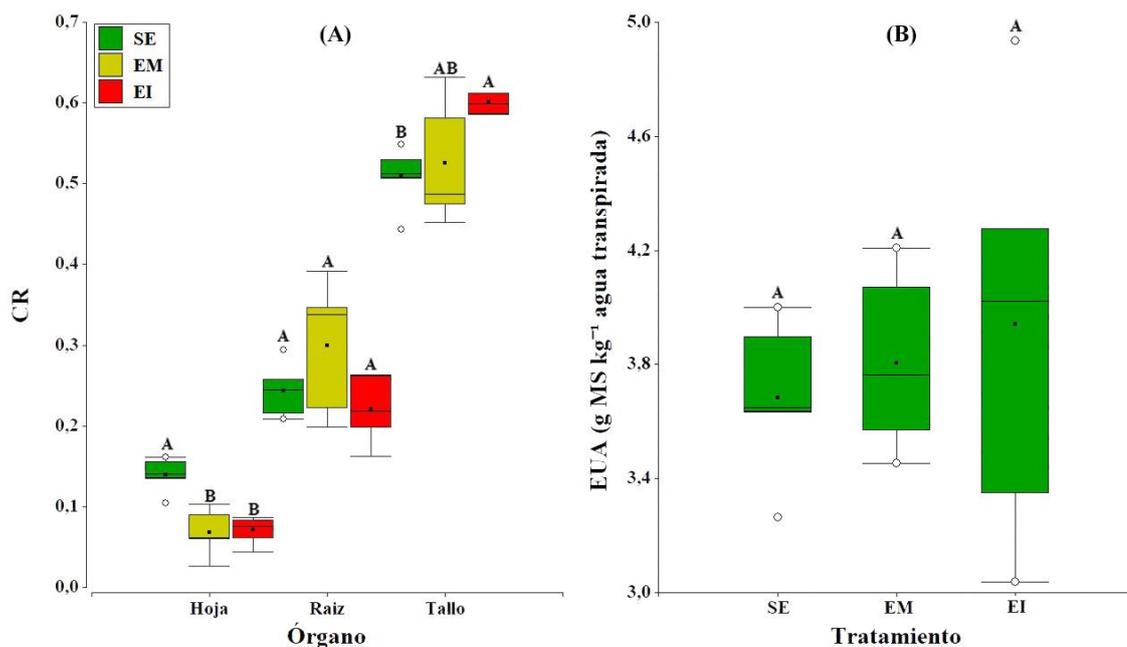


Figura 9. Promedio de CR de cada órgano (A) y EUA según tratamiento (B) en tamarugos bajo 140 días de tratamiento (± 1 e.e.). Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$), siendo estadísticamente independientes cada uno de los órganos medidos en CR, así como también son independientes ambos gráficos. SE: sin estrés, EM: estrés moderado y EI: estrés intenso.

DISCUSIÓN

Prosopis tamarugo despliega una estrategia hidráulica anisohídrica

De la relación $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$ (Figura 1A) se deduce que el tamarugo es una especie cuya estrategia hidráulica es anisohídrica extrema (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014), dado que se obtuvo $\sigma > 1$. La pendiente de la relación $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$ (σ) obtenida en el presente estudio fue $1,1 \text{ MPa MPa}^{-1}$ (I.C._{95 %} 1,0 : 1,2), indicando un bajo control estomático que permite la disminución coordinada de los potenciales de pre-alba y medio día en la medida en que avanza la intensidad de la sequía (ver Apéndice I). De lo anterior se desprende que la planta sería más sensible a embolia (falla hidráulica) que al cierre estomático (hambre de carbono). Este resultado va en línea con lo observado por Martínez-Vilalta *et al.* (2014) en *Prosopis glandulosa*, cuya pendiente es $1,3 \text{ MPa MPa}^{-1}$. El intercepto (Λ) obtenido en este estudio fue $-1,1 \text{ MPa}$ (I.C._{95 %} $-0,8 : -1,4 \text{ MPa}$), e indica el Ψ_{md} cuando el $\Psi_{suelo} \approx 0$, siendo un valor no coincidente con *Prosopis glandulosa* ($-0,5 \text{ MPa}$), debido, seguramente, a que el muestreo de esta especie se realizó con una napa freática estable de 4-5 metros, y en un desierto con 70 mm de precipitación anual promedio (Nilsen *et al.*, 1986), lo que implica un Ψ_{pa} mínimo superior al registrado en ELC. Al graficar la relación $PM \sim \Psi_{md}$ del EA (Figura 1B), se obtuvo un intercepto de $-1,17 \text{ MPa}$, coincidiendo con lo observado en el ELC, dado que el intercepto del EA es referido a capacidad de campo, por lo que es esperable que se observe un valor ligeramente menor (más negativo) que $\Psi_{suelo} \approx 0$.

Los resultados de este trabajo coinciden parcialmente con lo reportado por Garrido (2018) para *Prosopis tamarugo* en condiciones semi-controladas (plantas jóvenes y en maceta, bajo invernadero) y en campo (árboles nativos, maduros). El autor observó $\sigma = 1,17 \text{ MPa MPa}^{-1}$ y $\Lambda = -1,7 \text{ MPa}$ en condiciones semi-controladas y $\sigma = 0,9 \text{ MPa MPa}^{-1}$ y $\Lambda = -1,3 \text{ MPa}$ en condiciones de campo. En ambos estudios el tamarugo manifiesta una estrategia hidráulica fuertemente anisohídrica, pero se observan variaciones tanto en σ dependiendo del lugar de estudio, como en la magnitud de Λ , asociada al máximo Ψ_{md} exhibido por la planta cuando el $\Psi_{suelo} \approx 0$. Garrido (2018) hipotetiza que un alto σ podría deberse a la defoliación, mecanismo observado en el ELC en individuos del tratamiento DES y DESP, cuyo Ψ_{pa} alcanzó valores de -4 a -5 MPa . Por otro lado, en este trabajo se observó un $\Lambda = -1,1 \text{ MPa}$, siendo mayor al reportado por Garrido (2018) tanto en campo como en invernadero. Esto puede explicarse por el impacto del tratamiento sombreado en la relación $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$, dado su permanentemente alto volumen de agua en el sustrato (ver Apéndice III) y la escasa exposición del follaje a la radiación, dado que al eliminar el tratamiento SRA de la regresión, Λ disminuye su valor a $-1,37 \text{ MPa}$.

El “hydroscape area” del ELC (Figura 2), estimada en $12,5 \text{ MPa}^2$, es similar al calculado por Garrido (2018) en tamarugos bajo condiciones semi-controladas, e indica que *Prosopis tamarugo* es una especie de estrategia hidráulica anisohídrica. Las especies de climas desérticos tienen “hydroscape areas” de mayor magnitud (Fu y Meinzer, 2018). Es esperable que una especie adaptada a ambientes áridos, de baja o nula pluviometría, tenga una estrategia hidráulica anisohídrica en pos de maximizar la captación de carbono para establecer un sistema radical funcional que pueda abastecer adecuadamente la demanda hídrica de la planta. Esto es de mayor relevancia en especies freatófitas, dado

que, si no hay conexión del sistema radical con las napas freáticas, disminuyen las posibilidades de sobrevivir por un tiempo considerable (Garrido, 2018).

***Prosopis tamarugo* mantiene altas tasas de intercambio gaseoso a bajos Ψ**

Garrido (2018) estimó el cese de g_s en tamarugos bajo condiciones semi-controladas (bajo invernadero) con $\Psi_{\text{foliar}} = -4,79$ MPa. En el presente estudio (a campo abierto) se estimó el cese de g_s con $\Psi_{\text{md}} = -5,26$ MPa (Figura 3B, Ecuación 5). Estas estimaciones son similares, entendiendo el error inherente al comparar ambos experimentos, donde se utilizaron sustratos, macetas, fenotipos, periodos de sequía, intensidad de sequía, ambientes (invernadero y campo abierto) y localidades distintas. En este sentido, en un estudio de 66 especies leñosas, Klein (2014) determinó que el intercambio gaseoso ocurre principalmente en un Ψ_{foliar} entre -1 y -2 MPa, midió g_s de la mayoría de las especies por debajo de $1 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y observó una disminución abrupta de g_s con Ψ_{foliar} menor a -3 MPa. Bajo esta óptica, es posible clasificar al tamarugo como una especie anisohídrica extrema, dado que mantiene alta g_s a bajos Ψ_{md} , lo que permite mantener el intercambio gaseoso (transpiración y la concomitante asimilación de CO_2) en ambientes bajo un estrés hídrico cuya intensidad provocaría el rápido cierre estomático de otras especies (Skelton *et al.*, 2015).

Los valores de tasa fotosintética neta (A) obtenidos en este estudio coinciden parcialmente con lo observado por Pardo (2018). Si bien el presente estudio observó menor magnitud de A en el tratamiento bien regado, los restantes tratamientos coinciden en cuanto a magnitud y tendencia de A. Tanto los tratamientos de estrés hídrico como de sombreadamiento muestran A significativamente menores que el tratamiento bien regado, pero no son estadísticamente diferentes entre ellos. Por otro lado, se observó que la disminución de la tasa fotosintética del conjunto de datos modelados en la Ecuación 6 abarca un rango de 2 MPa de Ψ_{pa} , comenzando a decaer cuando $\Psi_{\text{pa}} \approx -1$ MPa. Eventualmente, el cese de A ocurriría a $\Psi_{\text{pa}} = -3,27$ MPa, y si se reemplaza este valor en la Ecuación de la Figura 1A, el cese de A ocurriría a un $\Psi_{\text{md}} = -4,74$ MPa.

La intercepción entre la recta 1:1 de “hydroscape area” y Ψ_{md} ocurre a $\Psi_{\text{pa}} = -6,7$ MPa (Ecuación 1; Figura 2), indicando el Ψ_{md} donde se produce la total detención del flujo de agua suelo-atmósfera, dada la inexistencia del gradiente de potencial hídrico. Esto es similar al Ψ_{foliar} mínimo alcanzado bajo condiciones semi-controladas (-6,3 MPa, asociado a una pérdida de 98 % de conductancia hidráulica de planta), observado por Garrido (2018). Al contrastar esta estimación con el modelo logístico ajustado a la relación entre Ψ_{md} y transpiración ($\Psi_{\text{md}} \sim E$, Figura 5B, Ecuación 7), se obtienen resultados relativamente similares. Se estima que el cese de E ocurre cuando $\Psi_{\text{md}} = -5,31$ MPa. En cualquiera de los casos anteriores, se puede observar una alta tolerancia al estrés hídrico.

***Prosopis tamarugo* mantiene su EUA en un gradiente de estrés**

Tanto los tratamientos sin estrés como estrés intermedio generan una cantidad de biomasa estadísticamente igual (Figura 8A). Solo el tratamiento estrés intenso se diferenció, siendo menor. Sin embargo, la eficiencia de uso del agua (EUA) fue estadísticamente igual para todos los tratamientos (Figura 9B). La EUA en este estudio supera ampliamente lo observado por Acevedo *et al.* (1985a), triplicando el valor. Esta magnitud es esperable

de plantas C4 (Acevedo *et al.*, 2007), por lo que pudo haber una sobreestimación debido a la metodología, en donde se cuantificó la biomasa producida a través de una única cosecha, además de haber estimado un peso inicial a través del promedio de varias plantas, pese a las diferencias fenotípicas.

Para raíz era esperable ver un mayor CR en tratamientos bajo estrés hídrico (De Micco y Aronne, 2012), dada la mayor necesidad de exploración radical en condiciones de estrés hídrico, sin embargo, no se vio diferencia estadística entre los tratamientos (p -valor=0,1568), pese a una media 6 % mayor del tratamiento estrés moderado sobre el tratamiento sin estrés. El CR es mayor para estrés intenso en tallo, lo que guarda relación con la defoliación inducida por restricción hídrica, ampliamente documentada en tamarugo (Sudzuki, 1969; Ortiz, 2010; Chávez *et al.*, 2013; Garrido *et al.*, 2016), y sufrida por el tratamiento estrés intenso durante el segundo periodo del experimento, dadas las altas tensiones a las que fue sometido el tejido. Los tratamientos bajo estrés destinaron menor proporción de carbono a la generación de hojas, siendo esto una observación similar a la realizada por Garrido *et al.* (2016), aunque a través de evaluaciones distintas. Lo anterior es esperable ya que el tratamiento sin estrés no tuvo dificultad para el acceso al agua a través de las raíces. Garrido *et al.* (2018) observaron que el tamarugo responde a la restricción hídrica a través de la defoliación, en donde el dosel restante manifiesta una mayor disminución, proporcionalmente, en el tamaño de las hojas versus el peso de las hojas. Esto se asocia a especies que evaden la sequía, ya que es un mecanismo que permite reducir la tasa de disminución del potencial hídrico del individuo, lo que, a su vez, reduce la tasa de disminución del intercambio gaseoso y también la cavitación, con el riesgo asociado de falla hidráulica.

CONCLUSIONES

Se mantiene la hipótesis. *Prosopis tamarugo* es una especie de bajo control estomático, clasificándose como anisohídrica extrema. La disminución de la disponibilidad de agua en el suelo afecta lenta y gradualmente el intercambio gaseoso de *P. tamarugo*, siendo una especie capaz de mantener alta g_s , A y E a pesar de los bajos $\Psi_{\text{xilemáticos}}$, y cuya capacidad de crecimiento no se ve afectada por el estrés hídrico moderado.

LITERATURA CITADA

- Acevedo, E., M. Ortiz, N. Franck, y P. Sanguinetti. 2007. Relaciones hídricas de *Prosopis tamarugo* Phil. Uso de isótopos estables. Universidad de Chile, serie Ciencias Agronómicas N°14. Santiago, Chile. 483p.
- Acevedo, E., R. Aravena, D. Sotomayor, y V. Zenteno. 1985a. Antecedentes sobre mecanismos de fijación de CO₂ en *Prosopis tamarugo* Phil. In: Habit, M. (ed.) Estado actual sobre el conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Arica, Chile. 483p.
- Acevedo, E., y R. Aravena. 1985b. Estudio de la relación hídrica de *Prosopis tamarugo* Phil. Mediante isótopos estables, oxígeno-18 y deuterio. In: Habit, M. (ed.) Estado actual sobre el conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Arica, Chile. 483p.
- Acevedo, E., D. Sotomayor, y V. Zenteno. 1985. Parámetros hídricos de tejidos foliares en *Prosopis tamarugo* Phil. In: Habit, M. (ed.) Estado actual sobre el conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Arica, Chile. 483p.
- Allen, C., A. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Venetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. Breshears, E.H. Hogg, J. Lim, G. Allard, S. Running, A. Semerci, and N. Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660-684.
- Calderón, G., M. Garrido, and E. Acevedo. 2015. *Prosopis tamarugo* Phil.: a native tree from the Atacama Desert groundwater table depth thresholds for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 88: 18-25.
- Chávez, R., G. Jan, W. Clevers, M. Herold, E. Acevedo, and M. Ortiz. 2013. Assessing water stress of desert tamarugo trees using insitu data and very high spatial resolution remote sensing. *Remote Sensing* 5: 5064-5088.
- Cuneo, I., T. Knipfer, C. Broderen, and A. McElrone. 2016. Mechanical Failure of Fine Root Cortical Cells Initiates Plant Hydraulic Decline during Drought. *Plant Physiology* 172: 1669-1678.
- De Micco, V., and G. Aronne. 2012. Occurrence of Morphological and Anatomical Adaptive Traits in Young and Adult Plants of the Rare Mediterranean Cliff Species *Primula palinuri* Petagna. *The Scientific World Journal* 2012: 471814.
- Di Rienzo, J., F. Casanoves, M. Balzarini, I. Gonzalez, M. Tablada, and C. Robledo. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Fu, X., and F. Meinzer. 2018. 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: 122-134.

- Garrido, M. 2018. Estudio de la arquitectura hidráulica y estrategia hidráulica de *Prosopis tamarugo* como mecanismo de aclimatación bajo condiciones de descenso de nivel freático. 117 p. Tesis doctoral. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile.
- Garrido, M., H. Silva, N. Franck, J. Arenas, and E. Acevedo. 2018. Evaluation of Morpho-Physiological Traits Adjustment of *Prosopis tamarugo* Under Long-Term Groundwater Depletion in the Hyper-Arid Atacama Desert. *Frontiers in Plant Science* 9: 453.
- Garrido, M., P. Silva, and E. Acevedo. 2016. Water relations and foliar isotopic composition of *Prosopis tamarugo* Phil., and endemic tree of the Atacama Desert growing at three levels of water table depth. *Frontiers in Plant Science* 7: 375.
- 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: 1313-1320.
- Knipfer, T., I. Cuneo, C. Brodersen, and A. McElrone. 2016. In Situ Visualization of the Dynamics in Xylem Embolism Formation and Removal in the Absence of Root Pressure: A Study on Excised Grapevine Stems. *Plant Physiology* 171: 1024-1036.
- 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: 105-115.
- McDowell, N., W. Pockman, C. Allen, D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D. Williams, and E. Yezzer. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologists* 178: 719-739.
- Meinzer, F., D. Woodruff, D. Marias, D. Smith, K. McCulloh, A. Howard, and A. Magedman. 2016. Mapping “hydroscares” along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters* 19: 1343-1352.
- Ministerio del Medio Ambiente. 2013. Lista de especies de Chile según estado de conservación. Santiago, Chile. Disponible en <http://www.mma.gob.cl/clasificacionespecies/listado-especies-nativas-segun-estado-2014.htm> (Consultado en enero de 2021).
- Mitchell, P., A. O’Grady, D. Tissue, D. Worledge, and E. Pinkard. 2014. Co-ordination of growth, gas exchange and hydraulics define the carbon safety margin in tree species with contrasting drought strategies. *Tree Physiology* 34: 443-458.
- Nilsen, E., M. Sharifi, P. Rundel, and R. Virginia. 1986. Influences of microclimatic conditions and water relations on seasonal leaf dimorphism of *Prosopis glandulosa* var. *Torreyana* in the Sonoran Desert, California. *Oecologia* 69: 95-100.
- Ortiz, M. 2010. Nivel Freático en la Pampa del Tamarugal y crecimiento de *Prosopis tamarugo* Phil. 92 p. Tesis doctoral. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile.

- Pardo, A. 2018. Estimación de la fotosíntesis integrada en el tiempo mediante la discriminación de carbono 13, la conductancia estomática foliar y la concentración ambiental de CO₂ en *Prosopis tamarugo* F.Phil. 38 p. Tesis magíster. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile.
- Saiki, S., A. Ishida, K. Yoshimura, and K. Yazaki. Physiological mechanisms of drought induced tree die-off in relation to carbon, hydraulic and respiratory stress in a drought tolerant woody plant. *Scientific Reports* 7: 2995.
- Savage, M., and A. Cass. 1984. Psychrometric Field Measurement of Water Potential Changes following Leaf Excision. *Plant Physiology* 74: 96-98.
- Scholander, P., E. Bradstreet, E. Hemmingsen, and H. Hammel. 1965. Sap pressure in vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: 339-346.
- Silva, H., S. Sagardia, O. Seguel, C. Torres, C. Tapia, N. Franck, and L. Cardemil. 2010. Effect of wáter availability on growth and water use efficiency for biomass and gel production in Aloe Vera (*Aloe barbadensis* M.). *Industrial Crops and Products* 31: 20-27.
- Skelton, R., A. West, and T. Dawson. 2015. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *PNAS* 112: 5744-5749.
- Sperry J., and T. Ikeda. 1997. Xylem cavitation in roots and stems of Douglas-fir and white fir. *Tree Physiology* 17: 275-280.
- Squella, C. 2013. Respuestas de tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.) a un estado hídrico decreciente en el Salar de Llamara. 94 p. Tesis Magíster. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile.
- 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.

APÉNDICES

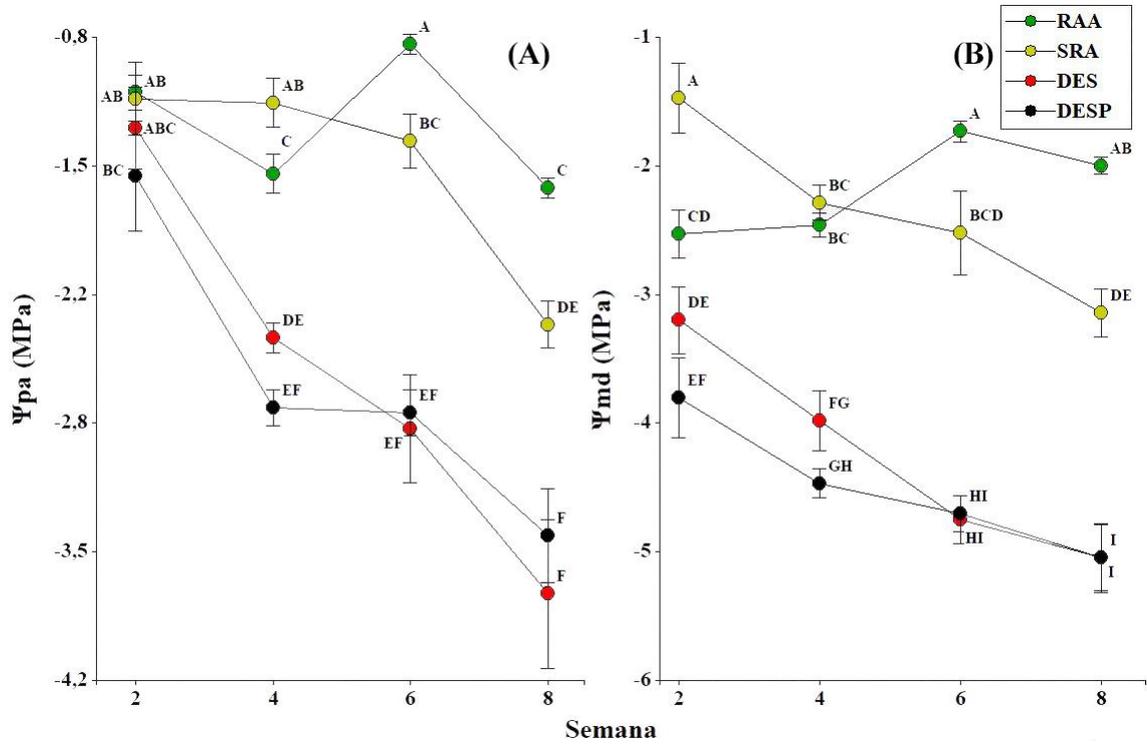
Apéndice I. Evolución temporal de Ψ_{pa} y Ψ_{md} en ELC.

Figura ApI. Promedio de Ψ_{pa} (A) y Ψ_{md} (B) (± 1 e.e.) según semana. Existe interacción estadísticamente significativa entre los factores tratamiento y semana ($p < 0,0001$) por lo que las letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$) de todas las combinaciones de tratamiento x semana. RAA: riego arriba y abajo, SRA: sombra y riego abajo, DES: desecamiento y DESP: desecamiento + perforación.

Apéndice II. Evolución temporal de Ψ_{md} y tasa transpiratoria de EA.

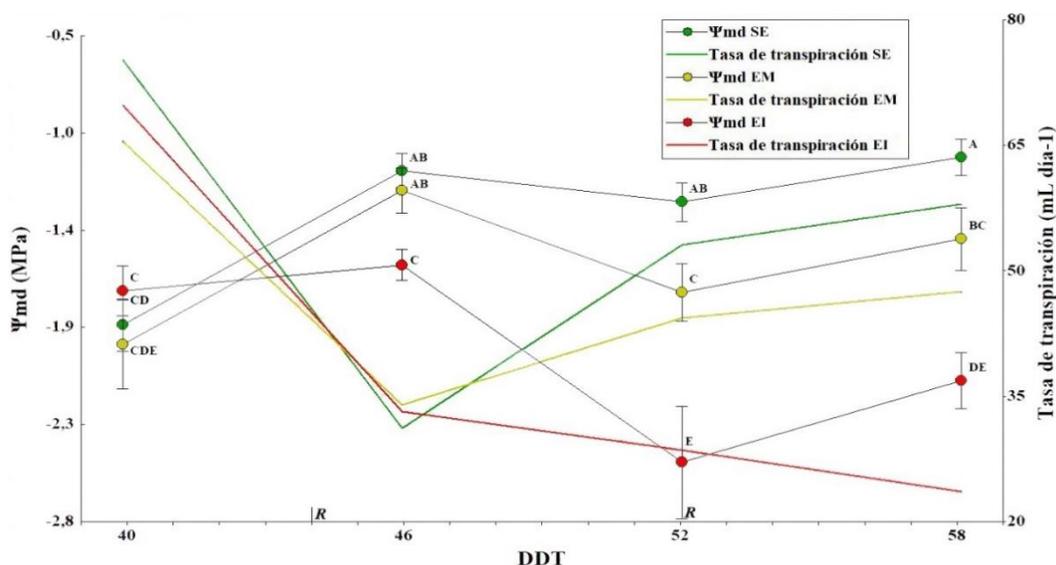


Figura ApIIA. Promedio de tasa transpiratoria y Ψ_{md} (± 1 e.e.) durante el Periodo 1, según DDT. Existe interacción estadísticamente significativa entre los factores tratamiento y DDT ($p < 0,0001$) por lo que las letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$) de todas las combinaciones de tratamiento x DDT. Letras “R” indican el suministro de riegos diferenciados según el umbral definido para cada periodo del experimento. SE: sin estrés, EM: estrés moderado y EI: estrés intenso.

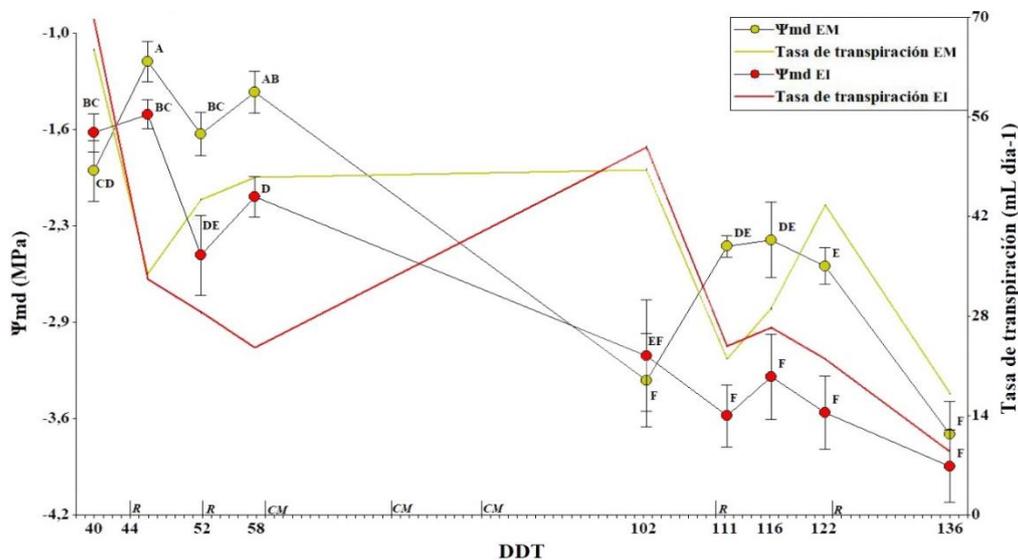


Figura ApIIB. Promedio de tasa transpiratoria y Ψ_{md} (± 1 e.e.) de tratamientos EM y EI, según DDT, excepto la última medición. Existe interacción estadísticamente significativa entre los factores tratamiento y DDT ($p = 0,0010$) por lo que las letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$) de todas las combinaciones de tratamiento x DDT. Letras “R” indican el suministro de riegos diferenciados según el umbral definido para cada periodo del experimento, mientras que “CM” indica la aplicación de riegos a capacidad de maceta. SE: sin estrés, EM: estrés moderado y EI: estrés intenso.

Apéndice III. Contenido volumétrico de agua (VWC, %) de sustrato en ELC.

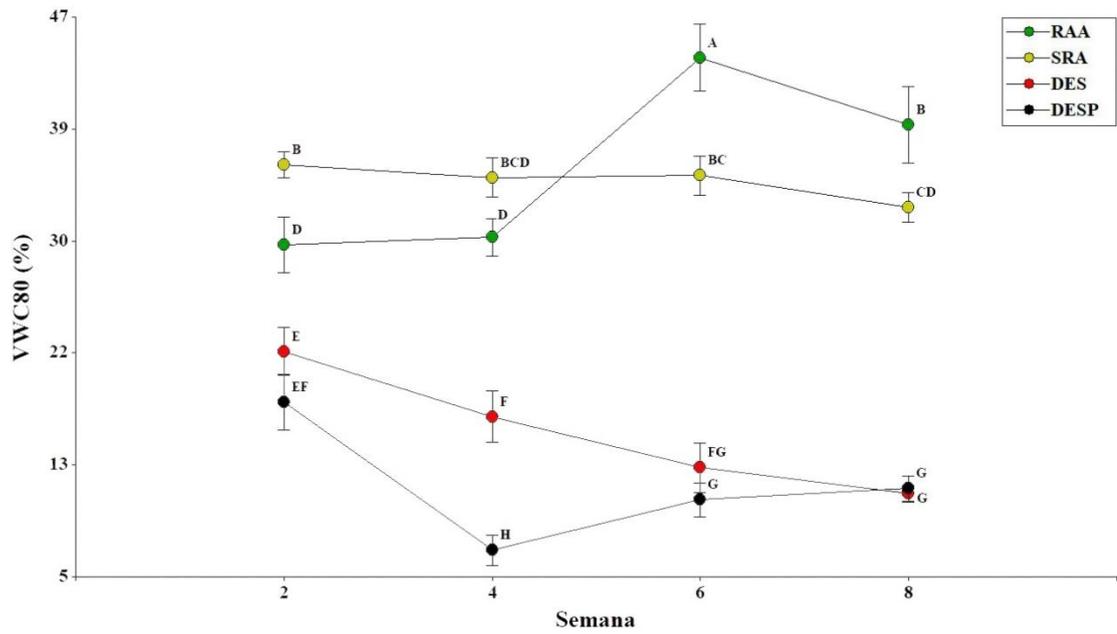


Figura ApIII. Promedio de VWC (± 1 e.e.) según semana. Existe interacción estadísticamente significativa entre los factores tratamiento y semana ($p < 0,0001$) por lo que las letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$) de todas las combinaciones de tratamiento x semana. RAA: riego arriba y abajo, SRA: sombra y riego abajo, DES: desecamiento y DESP: desecamiento + perforación.

Apéndice IV. Análisis estadístico.

Experimento Las Cardas

- Análisis de varianza sobre Ln conductancia estomática

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
77	177,44	233,97	-62,72	0,30	0,54	0,66

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
TRATAMIENTO		3	24	15,30 <0,0001
Semana	2	41	9,98	0,0003
TRATAMIENTO:Semana		6	41	3,12 0,0129

LSD Fisher (Alfa=0,05)

TRATAMIENTO	SEMANA	Medias	E.E.
RAA	8	0,2849	0,0776 A
RAA	6	0,2891	0,1434 A
RAA	4	0,2468	0,1374 AB
DES	4	0,1575	0,0877 BC
SRA	4	0,1373	0,0712 BC
DESP	4	0,0800	0,0482 CD
DES	8	0,0826	0,0449 CD
DES	6	0,0595	0,0175 CDE
DESP	6	0,1318	0,2038 CDE
SRA	8	0,0697	0,0576 DE
SRA	6	0,0648	0,0601 DE
<u>DESP</u>	<u>8</u>	<u>0,0457</u>	<u>0,0425 E</u>

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- Análisis de varianza sobre tasa fotosintética neta

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
111	696,62	783,45	-314,31	3,72	0,57	0,57

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
TRATAMIENTO	3	24	29,24	<0,0001
SEMANA	3	71	11,81	<0,0001
TRATAMIENTO:SEMANA	9	71	3,55	0,0011

LSD Fisher (Alfa=0,05)

TRATAMIENTO	SEMANA	Medias	E.E.
aRAA	8	25,97	1,95 A
aRAA	6	23,32	1,59 A
aRAA	2	23,19	1,70 A
aRAA	4	20,55	3,75 AB
bSRA	2	18,34	3,85 ABC
cDES	2	17,09	2,46 BC
DESP	2	13,63	1,41 BCD
cDES	4	11,48	5,54 BCDE
DESP	4	8,20	3,53 CDE
bSRA	6	8,17	1,84 E
bSRA	4	7,98	2,42 E
bSRA	8	6,54	1,49 E
cDES	6	5,75	1,56 E
DESP	6	5,37	0,84 E
cDES	8	4,94	2,69 E
DESP	8	0,61	1,70 E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- Análisis de varianza sobre transpiración

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
81	137,00	195,09	-42,50	0,19	0,60	0,80

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
TRATAMIENTO	3	24	14,32	<0,0001
Semana	2	45	15,51	<0,0001
TRATAMIENTO:Semana	6	45	5,10	0,0005

LSD Fisher (Alfa=0,05)

TRATAMIENTO	Semana	Medias	E.E.
RAA	8	4,53	1,49 A
RAA	4	3,95	1,69 AB
RAA	6	3,41	1,16 AB
DES	4	2,59	1,26 BC
SRA	4	2,38	1,09 BCD
DESP	6	1,76	1,84 CDE
DESP	4	1,48	0,88 DE
SRA	8	1,09	0,71 E
DES	6	0,99	0,56 EF
SRA	6	1,06	0,75 EF
DES	8	0,93	0,87 EF
DESP	8	0,53	0,64 F

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- **Análisis de varianza sobre $\text{Ln } \Psi_{pa}$**

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
112	65,62	152,80	1,19	0,50	0,77	0,77

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
TRATAMIENTO	3	24	58,82	<0,0001
Semana	3	72	42,15	<0,0001
TRATAMIENTO:Semana	9	72	8,32	<0,0001

LSD Fisher (Alfa=0,05)

TRATAMIENTO	Semana	Medias	E.E.
DES	8	3,59	0,10 A
DESP	8	3,52	0,07 A
DES	6	3,33	0,09 AB
DESP	6	3,32	0,04 B
DESP	4	3,31	0,04 B
DES	4	3,17	0,03 BC
SRA	8	3,13	0,06 BC
aRAA	8	2,77	0,03 D
aRAA	4	2,71	0,07 D
DESP	2	2,62	0,19 DE
SRA	6	2,57	0,10 DE
DES	2	2,46	0,17 DEF
SRA	4	2,40	0,11 EF
aRAA	2	2,37	0,09 EF
SRA	2	2,33	0,17 EF
aRAA	6	2,11	0,06 F

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- **Análisis de varianza sobre Ψ_{md}**

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
112	655,46	742,65	-293,73	7,57	0,85	0,87

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
TRATAMIENTO	3	24	98,75	<0,0001
Semana	3	72	17,56	<0,0001
TRATAMIENTO:Semana	9	72	14,48	<0,0001

LSD Fisher (Alfa=0,05)

TRATAMIENTO	Semana	Medias	E.E.
SRA	2	-14,75	2,73 A
aRAA	6	-17,33	0,82 A
aRAA	8	-19,99	0,74 AB
SRA	4	-22,85	1,33 BC
aRAA	4	-24,60	1,06 BC
SRA	6	-25,23	3,23 BCD
aRAA	2	-25,27	2,00 CD
SRA	8	-31,43	1,84 DE
DES	2	-32,01	2,59 DE
DESP	2	-38,01	2,92 EF
DES	4	-39,81	2,27 FG
DESP	4	-44,68	1,10 GH
DESP	6	-47,03	1,36 HI
DES	6	-47,49	1,80 HI
DESP	8	-50,46	2,68 I
DES	8	-50,47	2,59 I

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- **Análisis de varianza sobre tasa relativa de elongación de ramilla**

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1
112	-212,67	-125,49	140,34	0,05	0,32	0,32

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	3	24	5,22	0,0064
Semana	3	72	8,78	<0,0001
Tratamiento:Semana	9	72	0,57	0,8169

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
RAA	0,10	0,01 A
SRA	0,07	0,01 AB
DESP	0,05	0,01 BC
DES	0,03	0,01 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Semana	Medias	E.E.
2	0,08	0,01 A
4	0,08	0,01 A
6	0,04	0,01 B
8	0,03	0,01 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Experimento Antumapu

- Análisis de varianza sobre Transpiración total

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
17	47,56	52,68	-15,78	1,08	0,48	0,84	0,86

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	33,11	<0,0001

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
1	7,28	0,85 A
2	5,93	0,74 B
3	4,67	0,72 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- Análisis de varianza sobre Tasa transpiratoria por periodo

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
34	211,12	229,78	-91,56	8,27	0,66	0,82	0,82

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	41,56	<0,0001
Periodo	1	14	0,68	0,4225
Tratamiento:Periodo	2	14	6,66	0,0093

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Periodo	Tratamiento	Medias	E.E.
2	1	59,83	4,90 A
1	1	48,64	4,61 B
1	2	47,50	3,55 B
2	2	40,40	3,59 C
1	3	36,51	3,99 C
2	3	27,35	3,19 D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- Análisis de varianza sobre tasa transpiratoria por DDT

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
34	234,34	252,99	-103,17	5,02	0,86	0,86	0,92

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	44,97	<0,0001
DDT	1	14	25,56	0,0002
Tratamiento:DDT	2	14	15,92	0,0002

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	DDT	Medias	E.E.
1	141	60,83	2,94 A
1	59	57,98	3,24 A
2	59	56,00	5,61 A
2	141	29,50	2,75 B
3	59	23,57	5,06 B
3	141	10,00	3,28 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- **Análisis de varianza sobre tasa fotosintética**

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
16	106,52	111,04	-45,26	4,98	0,73	0,76	0,97

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	11	16,73	0,0005

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
1	24,69	3,13 A
2	8,41	2,84 B
3	2,66	2,73 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- **Análisis de varianza sobre EUA**

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
18	34,99	40,65	-9,49	8,7E-04	0,06	0,06	0,56

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	13	0,51	0,6110

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
3	3,94	0,28 A
2	3,81	0,12 A
1	3,68	0,12 A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- **Análisis de varianza sobre MS planta completa**

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
17	93,79	98,90	-38,90	3,85	0,38	0,72	0,75

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	6,37	0,0130

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
1	26,68	2,26 A
2	23,31	1,66 A
3	18,34	2,36 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- **Análisis de varianza sobre MS según órgano****Raíz (g)**

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
17	75,42	80,53	-29,71	0,60	0,41	0,62	0,86

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	5,63	0,0188

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
2	7,90	1,02 A
1	7,40	0,74 A
3	4,79	0,92 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Ln Tallo (g)

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
17	14,93	20,04	0,54	0,06	0,15	0,66	0,81

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	4,58	0,0333

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
1	2,65	0,16 A
2	2,52	0,19 AB
3	2,41	0,16 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Hoja (g)

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
17	49,12	54,23	-16,56	1,12	0,74	0,76	0,81

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	16,09	0,0004

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
1	4,73	0,49 A
2	2,49	0,28 B
3	1,96	0,20 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- Análisis de varianza sobre CR**Hoja**

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
17	-51,06	-45,95	33,53	0,03	0,73	0,79	0,81

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	18,88	0,0002

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
1	0,18	0,01 A
3	0,11	0,01 B
2	0,11	0,01 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Raíz

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
17	-26,14	-21,03	21,07	1,8E-05	0,30	0,30	0,68

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	2,17	0,1568

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
2	0,34	0,04 A
1	0,28	0,01 A
3	0,26	0,01 A

*Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)***Tallo**

Medidas de ajuste del modelo

n	AIC	BIC	logLik	Sigma	R2_0	R2_1	R2_2
17	-25,30	-20,19	20,65	0,03	0,42	0,43	0,53

Pruebas de hipótesis marginales

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	2	12	10,66	0,0022

LSD Fisher (Alfa=0,05)

Tratamiento	Medias	E.E.
3	0,63	0,02 A
2	0,56	0,04 AB
1	0,54	0,02 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Apéndice V. Análisis lineales y no lineales.

- Relación $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$

Análisis de regresión lineal

Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
Ψ_{md}	110	0,75	0,75	0,43	218,37	226,47

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-value	CpMallows	VIF
const	-1,13	0,14	-1,40	-0,86	-8,68	<0,0001		
Ψ_{pa}	1,10	0,06	0,98	1,22	18,03	<0,0001	325,19	1,00

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-value
Modelo	133,69	1	133,69	325,19	<0,0001
Ψ_{pa}	133,69	1	133,69	325,19	<0,0001
Error	44,40	108	0,41		
Total	178,09	109			

- Relación $PM \sim \Psi_{md}$

Análisis de regresión no lineal

Variable	N	CMError	Sigma	AIC	BIC	Iteración
Ψ_{md}	101	0,37	0,61	190,19	198,04	4

Parámetros	Cota inf.	Cota sup.	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-value
a	-	1E30	2,72	2,87	0,30	9,74	<0,0001
b	1E30	-	-0,41	-0,43	0,04	-10,84	<0,0001

- “Hydroscape area” $\Psi_{pa} \sim \Psi_{md}$

Análisis de regresión lineal

Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC
Ψ_{md}	26	0,88	0,87	0,03	-16,63	-12,86

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-value	CpMallows	VIF
const	-3,72	0,11	-3,95	-3,49	-32,32	<0,0001		
Ψ_{pa}	0,45	0,03	0,38	0,52	13,10	<0,0001	171,69	1,00

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-value
Modelo	4,56	1	4,56	171,69	<0,0001
Ψ_{pa}	4,56	1	4,56	171,69	<0,0001
Error	0,64	24	0,03		
Total	5,20	25			

- **Relación $\Psi_{md} \sim g_s$**

Análisis de regresión no lineal

Variable	N	CMError	Sigma	AIC	BIC	Iteración
g_s	57	0,0042	0,0651	-144,7810	-136,6088	4

Parámetros	Cota inf.	Cota sup.	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-value
a	- 1E0030	1E0030	0,4683	0,3199	0,0732	4,3677	0,0001
b	- 1E0030	1E0030	0,0565	0,0217	0,0439	0,4953	0,6224
c	- 1E0030	1E0030	1,1339	1,1358	0,3991	2,8458	0,0062

- **Relación $\Psi_{pa} \sim A$**

Análisis de regresión no lineal

Variable	N	CMError	Sigma	AIC	BIC	Iteración
A	80	60,1261	7,7541	559,6880	569,2161	11

Parámetros	Cota inf.	Cota sup.	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-value
a	- 1E0030	1E0030	34,7890	22,1977	2,2962	9,6672	<0,0001
b	- 1E0030	1E0030	0,3270	0,0033	0,0080	0,4171	0,6777
c	- 1E0030	1E0030	0,6672	2,3606	0,8924	2,6452	0,0099

- **Relación $\Psi_{md} \sim E$**

Análisis de regresión no lineal

Variable	N	CMError	Sigma	AIC	BIC	Iteración
TRANSPIRACION	58	1,1301	1,0631	176,6125	184,8543	13

Parámetros	Cota inf.	Cota sup.	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-value
<i>a</i>	- 1E0030	1E0030	6,8325	4,3209	0,6018	7,1804	<0,0001
<i>b</i>	- 1E0030	1E0030	0,0516	0,0056	0,0141	0,3960	0,6936
<i>c</i>	- 1E0030	1E0030	1,1096	1,3527	0,5290	2,5568	0,0134

- **Relación $\Psi_{pa} \sim \text{TRER}$**

Análisis de regresión no lineal

Variable	N	CMError	Sigma	AIC	BIC	Iteración
TRER	112	1,1E-04	0,01	-697,17	-689,02	8

Parámetros	Cota inf.	Cota sup.	Val.Ini.	Estimación	E.E.	T	p-value
<i>a</i>	- 1E30	1E30	0,00	0,02	4,9E- 03	3,57	0,0005
<i>b</i>	- 1E30	1E30	3,4E-03	0,49	0,19	2,58	0,0113