



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y
CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES

DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE LA
NATURALEZA

RESPUESTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS DE *Lithraea caustica*
(Mol.) Hook et Arn. SOMETIDAS A RESTRICCIÓN HÍDRICA
CONTROLADA

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

ANTONELLA GIANNINA GUAJARDO VALDÉS

Profesores Guías: Ing. Forestal, Dr. Sergio Donoso Calderón.

Ing. Forestal, Dra. Karen Peña Rojas.

Santiago, Chile

2010

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA

ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES

DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA

RESPUESTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS DE *Lithraea caustica* (Mol.) Hook et Arn. SOMETIDAS A RESTRICCIÓN HÍDRICA CONTROLADA

Memoria para optar al Título

Profesional de Ingeniero Forestal

ANTONELLA GIANNINA GUAJARDO VALDÉS

Calificaciones:	Nota	Firma
Prof. Guía Dr. Sergio Donoso Calderón	7,0
Prof. Guía Dra. Karen Peña Rojas	6,9
Prof. Consejero Sr. Manuel Ibarra Martínez	7,0
Prof. Consejero Dr. Nicolás Franck Berger	6,8

A mis padres

“Hasta lo más difícil se puede decir de manera simple. Pero es difícil. Hasta lo más simple se puede decir de forma difícil. Y es fácil.”

Soya

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis padres, Humberto y Amira, por todo el apoyo entregado en el transcurso de la carrera, por inculcarme tantos valores, a través de su profundo amor, comprensión y dedicación, y sobretodo por enseñarme a amar a Dios, a quien debo todo lo que soy.

A mis hermanas Kathy y Scarlett, gracias por su apoyo y por darme a mis hermosos sobrinos: Lía, Vale, Paula y Gabriel, gracias por entregarme tanto amor, felicidad y una razón más para luchar por un futuro mejor.

Agradezco sinceramente a mis profesores guías Karen y Sergio, de quienes he recibido un apoyo constante en cada etapa del desarrollo de esta memoria, gracias por todos sus consejos, su disposición, su paciencia y por su particular forma de enseñar, de la que he aprendido valores tan importantes como la responsabilidad, la dedicación y el amor por el trabajo, realmente trabajar con ustedes ha sido una gran experiencia.

Gracias a mis profesores consejeros Manuel Ibarra y Nicolás Franck, por su dedicación y certeros consejos, sus apreciaciones fueron muy importantes para el término de este trabajo.

Cristian, gracias por ayudarme a resolver todas las dudas que surgieron en el desarrollo de esta memoria, pero sobre todo, gracias por permitirme conocer la gran persona que eres.

Sergio, gracias por todo tu apoyo, una de las mejores cosas de este trabajo fue haber conocido tu amistad.

Xime, Vania, Francisco y David, simplemente gracias por haber compartido toda esta etapa junto a mi y hacer que ésta sea inolvidable y lo más importante, hacer sentir que nuestra amistad trasciende en el tiempo.

Mención especial para Ximena, siempre conmigo en los buenos y los malos momentos de verdad no tengo palabras para agradecer todo tu apoyo y compañía, estoy segura que en el futuro seguiremos igual o mejor, ya no habrán estreses de por medio.

Daniela y Andrea, gracias por tantos recuerdos en los inicios de esta larga estadía en la universidad, a pesar del tiempo las llevo muy dentro de mi corazón.

Y por último, Rodolfo gracias por tu incondicional amor, cariño y comprensión, por todo tu apoyo en el desarrollo de este trabajo, por ser parte de mi vida y por alegrar cada uno de los días que paso junto a ti. Estoy segura que la vida nos depara un gran futuro juntos.

ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Antecedentes de la especie	1
1.2 Déficit hídrico en las plantas	2
1.3 Estrategias frente al estrés hídrico	3
1.3.1 Mecanismo de escape	3
1.3.2 Mecanismo de evasión	3
1.3.3 Mecanismo de tolerancia	3
1.4 Variables que determinan el estado hídrico de las plantas	3
1.5 Variables que determinan las respuestas ecofisiológicas de las plantas	4
1.6 Crecimiento y distribución de biomasa	5
1.7 Objetivos del estudio	5
2. MATERIAL Y MÉTODO	6
2.1 Material	6
2.2 Método	7
2.2.1 Preparación del material vegetal	7
2.2.2 Diseño del ensayo	7
2.2.3 Determinación de las variables hídricas	8
2.2.4 Determinación de variables derivadas de las curvas presión/volumen	9
2.2.5 Evaluación del crecimiento, biomasa y relación parte aérea/parte subterránea	10
2.3 Análisis estadístico	11
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	12
3.1 Estado hídrico de los individuos durante el periodo de estudio	12
3.1.1 Relación entre potencial hídrico al alba y contenido hídrico de la maceta	12
3.1.2 Variación del potencial hídrico y contenido hídrico relativo al alba	13
3.2 Variables derivadas de las curvas presión/volumen	15
3.3 Crecimiento y distribución de la biomasa	17
3.3.1 Crecimiento en altura	17
3.3.2 Crecimiento en diámetro a la altura del cuello	19
3.3.3 Biomasa total y por componentes	20
3.3.4 Relación parte aérea/parte subterránea y distribución porcentual de la biomasa	23
4. CONCLUSIONES	25
5. BIBLIOGRAFÍA	26

ÍNDICE FIGURAS

Figura 1: Precipitación y temperatura máxima y mínima diaria, durante el periodo de ensayo.....	6
Figura 2: Contenido hídrico de la maceta por tratamiento, durante el periodo de ensayo.....	8
Figura 3: Representación de las variables derivadas de la curva presión/volumen	9
Figura 4: Relación del potencial hídrico al alba (Ψ_a) y el porcentaje del contenido hídrico de la maceta (%CHM), por tratamiento, durante el ensayo.....	12
Figura 5: Variación del potencial hídrico al alba (Ψ_a), porcentaje del contenido hídrico relativo al alba (%CHR _a) y contenido hídrico de la maceta (%CHM), según tratamiento y días de evaluación	14
Figura 6: Incremento acumulado en altura (L), según tratamiento, durante el periodo de ensayo.....	18
Figura 7: Incremento acumulado del diámetro a la altura del cuello (DAC), según tratamiento y periodo de ensayo	19
Figura 8: Biomasa foliar y de tallos más ramas según tratamiento, al inicio y final del periodo de restricción hídrica.....	21
Figura 9: Biomasa aérea total y radical por tratamiento, al inicio y final del periodo de restricción hídrica.....	21
Figura 10: Biomasa total y Relación parte aérea/parte subterránea (PA/PS) por tratamiento, al inicio y final del periodo de restricción hídrica.....	22

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1: Contenido hídrico relativo a cero turgor ($\%CHR_0$), potencial osmótico a cero turgor (π_0), potencial osmótico a pleno turgor (π_{100}); potencial de presión a pleno turgor (Ψ_{P100}) y módulo de elasticidad (ϵ), según tratamiento y periodo de evaluación 16

Cuadro 2: Distribución porcentual de la biomasa por tratamiento, al inicio y final del periodo de restricción hídrica..... 23

RESUMEN

Lithraea caustica (Litre) es un árbol endémico de Chile que normalmente crece en un clima mediterráneo. Este clima se caracteriza por veranos secos, cálidos y con alta radiación solar. Esta condición genera múltiples estreses sobre las plantas. *L. caustica* desarrolla diferentes respuesta ecofisiológicas que le permiten soportar períodos adversos.

El ensayo se estableció en el vivero Antumapu de la Universidad de Chile, en la Región Metropolitana, en la zona central de Chile, bajo condiciones naturales de verano, entre diciembre y marzo.

Se utilizaron 130 plantas de dos años. Las plantas se dividieron en tres tratamientos, plantas bien hidratadas (TC), las que se mantuvieron sobre el 83% de contenido hídrico de la maceta (%CHM), plantas regadas moderadamente (TM), alcanzando un 25% del %CHM y plantas con riego restringido (TS), llegando a un 18% del %CHM.

Para analizar el estado hídrico de los individuos, se midió para diferentes %CHM el potencial hídrico (Ψ_a) y contenido hídrico relativo (%CHR_a) foliar al alba. Además, las variables derivadas de las curvas de presión /volumen, como el potencial osmótico a cero turgor (π_0) y plena turgencia (π_{100}), el potencial de presión a plena turgencia (ΨP_{100}), así como, el módulo de elasticidad (ϵ) y también el contenido hídrico relativo a cero turgor (%CHR₀).

Mensualmente se midió el crecimiento de los brotes (L) del eje principal y el diámetro a la altura del cuello (DAC). Por último, se evaluó la biomasa total, por componente y la relación Parte aérea/parte subterránea, al principio y al final del período restricción hídrica.

Cuando el %CHM alcanzó un 41% en TM y llegó a 25% en TS, el Ψ_a de TM y TS fue significativamente más negativo que en TC. Las diferencias en %CHR_a se observaron cuando el %CHM alcanzó un 60% en TM y un 42% en TS, el %CHR_a en TS fue significativamente más negativo que en TC. El π_0 y π_{100} , presentaron diferencias entre el tratamiento control (TC) y los tratamientos de restricción hídrica (TS y TM), cuando el CHM alcanzó un 25% en TS. El ΨP_{100} y ϵ no mostraron diferencia significativa entre los tratamientos.

La restricción hídrica afectó el crecimiento, tanto de L como de DAC. Al final del período de restricción hídrica, la biomasa foliar mostró diferencias significativas entre los tratamientos, el tratamiento TS fue significativamente menor que TM y TC. Los tallos y la biomasa radical no mostraron diferencia significativa entre los tratamientos. La relación parte aérea/parte subterránea disminuyó en el tratamiento TS, *L. caustica* presenta una redistribución de la biomasa que da prioridad al ahorro del recurso hídrico.

En conclusión *L. caustica* es una especie que tolera el estrés hídrico, a través de la reducción de la biomasa foliar, cambios de la relación parte aérea/ parte subterránea y la realización de ajuste osmótico, con el fin de mantener la turgencia celular.

Palabras clave: *Lithraea caustica*, sequía, potencial hídrico, crecimiento, biomasa

ABSTRACT

Lithraea caustica (Litre) is an endemic tree from Chile which commonly grow in a Mediterranean climate. This climate characterized by dry summer, warm and high sun radiation. This condition generate multiple stress over plants. *L.caustica* develops different ecophysiological adaptations that allows tolerate adverse periods.

The essay was established in nursery Antumapu of Universidad de Chile, in Region Metropolitana, in the central zone of Chile. In natural conditions, plants were evaluated during the summer, between december and march.

130, two-year-old plants were evaluated. The plants were divided in three treatments; well-watered plants (TC), maintained over 83% of the water plant pot capacity (%CHM), moderate-watered (TM) reaching till 25% of the %CHM and restricted watered (TS) reaching till 18% of the %CHM.

To analyse the hydric status of the plants, water potential (Ψ_a) and relative water content (%CHR_a) of the leaf at predawn was measured for diferent %CHM. Also the variables derived from pressure/volume curves, as osmotic potential at zero turgor (π_0) and full turgor (π_{100}), pressure potential at full turgor (ΨP_{100}) as well as bulk modulus (ϵ) and the relative water content at zero turgor (%CHR₀).

In addition, it was monthly measured the shoot increment (L) of the main axis and the diameter at the height of collar (DAC). Finally, was evaluated the total biomass, by component and the shoot/root ratio at the beginning and at the end of water restrictive period.

When the %CHM reached 41% in TM and 25% in TS, the Ψ_a of TM and TS was significantly more negative than in TC. Differences in %CHR_a were observed when %CHM reached 60% in TM and 42% in TS, also %CHR_a in TS was significantly more negative than in TC. Differences between control treatment (TC) and water restriction treatment (TS and TM) were observed in π_0 and π_{100} when the %CHM reached 25% in TS. The ΨP_{100} and ϵ did not show difference between the treatments.

Water restriction affected both L and DAC growing. At the end of the water restrictive period, the leaf biomass showed significant difference between treatments, TS was significantly minor than TM and TC. The stems and root biomass did not show difference between the treatments. The shoot/root ratio decrease in treatment TS. Distribution of biomass show *L. caustica* gives priority to reduce water loss.

L. caustica is a species that tolerate water stress, through the reduce of leaf biomass, changing shoot/root ratio and realizing osmotic adjustments in order to maintain the cellular turgor.

Keywords: *Lithraea caustica*, drought, water potential, growth, biomass

1. INTRODUCCIÓN

El clima mediterráneo se caracteriza por presentar veranos secos y calurosos, inviernos moderadamente fríos y lluviosos. Las zonas de clima mediterráneo reciben el 90% o más, de la precipitación anual durante la estación invernal (Herralde, 2000). En Chile, las regiones con este tipo de clima, se encuentran entre el río Aconcagua y el río Maule, y se caracterizan por presentar entre cinco a siete meses de aridez (Vita, 1989).

Las regiones de clima mediterráneo presentan alta biodiversidad y son particularmente sensibles al cambio climático. Además, se reconoce en ellas una alta vulnerabilidad a la pérdida de biodiversidad (Jacobsen, 2009). La vegetación nativa de la región mediterránea de Chile central ha disminuido fuertemente, existiendo amplias superficies donde subsiste como fragmentos, con distintos niveles de degradación. Mediante la revegetación y la restauración ecológica de áreas degradadas es posible la conservación de la diversidad biológica, prevención de la erosión del terreno y el mantenimiento de paisajes, pero, en todas estas instancias, las especies vegetales utilizadas deben vencer los estreses ambientales que se presentan en la zona de clima mediterráneo, especialmente la larga e intensa sequía del verano (Clary *et al.*, 2004).

Los estudios sobre aspectos ecofisiológicos de las plantas, no sólo permiten conocer como los factores ambientales afectan a las plantas y las respuestas que estas presentan, sino también, para entender la distribución natural de la vegetación y como una herramienta técnica en un amplio rango de disciplinas relacionadas con la biología vegetal: agricultura, botánica, patología, horticultura, silvicultura, genética, entre otras (Levitt, 1980).

Lithraea caustica (Molina) Hook et Arn. (Litre), es una especie endémica de Chile, del bosque esclerófilo, que se desarrolla íntegramente en el clima mediterráneo y el estudio de las respuestas ecofisiológicas frente a la restricción hídrica, que esta especie presenta, entregará parte de la información necesaria para mejorar las técnicas de viverización y plantación, entre otras.

1.1 Antecedentes de la especie

L. caustica, es un árbol o arbusto muy ramificado y frondoso, endémico de Chile, perteneciente a la familia de las anacardiáceas, puede alcanzar hasta los 10 m de altura y 50 cm de DAP. Es una planta polígama-dioica, con flores pequeñas algo verdosas y su fruto es una pequeña drupa seca aplanada (Cabello y Donoso, 2006).

Se distribuye entre los 30° y 39° latitud sur, desde un poco más al norte del río Limarí hasta el río Toltén, por el valle central y la Cordillera de la Costa; mientras que por la Cordillera de los Andes sólo se circunscribe a los contrafuertes cordilleranos, entre Santiago y San Fernando (Cabello y Donoso, 2006).

Las especies esclerófilas, como *L. caustica*, presentan diferentes estrategias de adaptación a la sequía, una de ellas es la presencia de una raíz dual, (Ávila *et al.*, 1978, citado por Donoso, 1993). Esto quiere decir que tiene una raíz pivotante de 3 a 4 m, que le permite absorber el agua disponible en los perfiles profundos del suelo y mantener así un balance de

carbono positivo, principalmente en la época seca, cuando el estado hídrico de las plantas podría limitar la tasa fotosintética (Martínez y Armesto, 1983) y otras raíces superficiales extendidas, que le permiten obtener agua de las lluvias en la medida que estas penetran en las primeras capas del suelo. Según Montenegro (1984), esta especie posee estomas capaces de responder rápidamente a cambios en el medio ambiente que afectan la absorción de agua, la transpiración y la fotosíntesis, estas características constituyen adaptaciones que corresponden a un tipo de plasticidad que le permite sobrevivir con más éxito que otras especies en periodos de mayor sequía. Por estas características, *L. caustica*, es una especie nativa adecuada en la recuperación de terrenos degradados en la región semiárida de Chile (Cabello, 1979).

L. caustica es aprovechada como combustible, ya sea como leña o carbón, ambos de alto valor calórico, el cual varía entre 4,538 y 3,234 Kcal/kg para la madera y para las ramas entre 4,476 y 3,184 Kcal/kg (Prado *et al.*, 1988). Sin embargo, el humo de la combustión puede causar irritaciones dérmicas en algunas personas. También es una especie con valor melífero, y sus hojas secas y brotes nuevos son consumidos por ganado bovino, ovino y caprino (Cabello y Donoso, 2006). Un uso indirecto es la extracción de materia orgánica del horizonte superficial del suelo, bajo sus copas, siendo comercializada como tierra de hoja de litre, hecho habitual en la zona central del país, esta situación trae como consecuencia la pérdida total del suelo (Vita, 1989).

1.2 Déficit hídrico en las plantas

La falta de agua ha sido una fuerza selectiva principal en la evolución de las plantas, y la habilidad para enfrentar el déficit de agua es un factor determinante en la distribución natural de ellas y en la distribución de cultivos. Las adaptaciones de las plantas pueden ser expresadas en cuatro niveles: fenológico, metabólico, morfológico y fisiológico (Hanson y Hitz, 1982). Por otra parte, a través del estudio de variables hídricas y cambios morfológicos, es posible caracterizar la estrategia adoptada por las especies para tolerar el estrés hídrico (Levitt, 1980), puesto que ellas reflejan la capacidad de una planta para mantener un estado hídrico adecuado, para su funcionamiento, a medida que disminuye la disponibilidad de agua.

Cuando una planta está sometida a condiciones significativamente distintas a las condiciones óptimas que necesita para desarrollarse adecuadamente, se dice que está bajo estrés. Los requerimientos óptimos difieren entre especies y variedades, al igual que la susceptibilidad al estrés (Levitt, 1980). También, hay etapas en el desarrollo de la planta donde ésta puede ser más o menos sensible a una condición ambiental estresante. Todo tipo de estrés desencadena una respuesta en los organismos, para el caso de déficit hídrico existen tres mecanismos o estrategias de resistencia: mecanismo para evitar, para tolerar y para escapar de la sequía. Las estrategias adoptadas son características de cada especie (Larcher, 1995).

1.3 Estrategias frente al estrés hídrico

1.3.1 Mecanismo de escape

El mecanismo de escape se presenta en plantas de gran plasticidad, con un desarrollo fenológico rápido, que adaptan su ciclo vegetativo y reproductivo a la disponibilidad de los recursos, y a las condiciones climáticas (Valladares, 2004). Dentro de esta estrategia se incluyen especies que completan su ciclo vital antes de la llegada del estrés hídrico, especies que entran en una dormancia vegetativa parcial durante el periodo de sequía y especies que inician su ciclo vegetativo previo a la época de sequía, adelantando la floración y fructificación (Herralde, 2000).

1.3.2 Mecanismo de evasión

En la estrategia para evitar el estrés hídrico, las plantas tratan de retrasar lo más posible la deshidratación, con este fin, pueden maximizar la absorción de agua o bien minimizar la pérdida de ella (Valladares, 2004; Herralde, 2000), según Levitt (1980), hay dos tipos extremos en esta estrategia, las plantas ahorradoras y las plantas gastadoras de agua. Ambos mecanismos mantienen a las plantas dentro del estado de turgor adecuado, con potenciales hídricos relativamente altos. Cuando las condiciones de déficit hídrico se acentúan, las gastadores no pueden mantener las elevadas tasas de transpiración y se vuelven ahorradoras o bien mueren (Valladares, 2004).

1.3.3 Mecanismo de tolerancia

El mecanismo para tolerar la sequía, es aquel que permite que la planta siga siendo funcional a pesar de la pérdida de agua, Turner (1986), separa este mecanismo en dos tipos: los que mantienen el turgor celular (ajuste osmótico y ajuste elástico) y los que toleran la deshidratación (tolerancia protoplasmática). Este segundo tipo concuerda con lo expuesto por Levitt (1980), quien indica que las especies que adoptan la estrategia de tolerar la sequía, son aquellas que soportan que el déficit hídrico afecte sus tejidos, sin embargo poseen mecanismos para minimizar la deformación de ellos, como consecuencia del estrés.

1.4 Variables que determinan el estado hídrico de las plantas

El potencial hídrico (Ψ), es la medida más frecuentemente utilizada para conocer el estado hídrico de las plantas, desde el punto de vista energético, corresponde al trabajo que se debe suministrar a una unidad de masa de agua ligada al suelo o a los tejidos de una planta, para llevarla de este estado de unión a un estado de referencia, correspondiente al del agua libre (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

El potencial hídrico (Ψ), se puede dividir en varios componentes, siendo relevante cada uno de ellos en un sistema particular:

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$$

Donde Ψ_s , Ψ_p , Ψ_m y Ψ_g corresponden al potencial de solutos, de presión, mátrico y de gravedad, respectivamente. Sin embargo, para los tejidos vegetales, resultan insignificantes los valores del potencial mátrico y de gravedad, por lo que una buena aproximación de potencial hídrico del tejido vegetal se reduce a:

$$\Psi \cong \Psi_s + \Psi_p$$

El potencial de soluto (Ψ_s), es siempre negativo y está determinado por la concentración de sustancias osmóticamente activas en las vacuolas, mientras el potencial de presión (Ψ_p) representa el efecto que ejerce el protoplasto contra la pared celular y es positiva (Azcón-Bieto y Talón, 2008). Cuando una hoja esta turgente se cumple que $\Psi = 0$, si la hoja pierde agua, la turgencia generada por la presión celular disminuye hasta llegar al punto de pérdida de turgencia, en donde $\Psi_p = 0$, en este punto se observan síntomas evidentes de marchitez (Martínez, 1994).

El contenido hídrico relativo (%CHR), es una variable complementaria al Ψ , utilizada para determinar el estado hídrico de las plantas, se expresa habitualmente como fracción del peso del agua a plena turgencia (Weatherley, 1970; Martínez, 1994).

1.5 Variables que determinan las respuestas ecofisiológicas de las plantas

A través de las curvas presión/volumen desarrolladas por Scholander *et al.* (1965), es posible conocer las respuestas morfo-fisiológicas que presentan algunas especies. Tyree y Hammel (1972), fundamentaron teóricamente el procedimiento de la curva presión/volumen y las variables derivadas de ella. Entre las de mayor importancia se encuentran: potencial osmótico a plena turgencia (π_{100}); potencial osmótico a cero turgor (π_0); contenido hídrico relativo a cero turgor (%CHR₀); potencial de presión a pleno turgor (Ψ_{p100}) y módulo de elasticidad (ϵ) (Turner, 1988).

Las plantas para enfrentar mejor las condiciones de restricción hídrica, deben realizar adaptaciones morfo-fisiológicas y de esta forma mantener un turgor celular adecuado en los tejidos vegetales. Los mecanismos mediante los cuales es posible la mantención del turgor celular son; ajuste osmótico y elástico (Weatherley, 1970). Es así, como un descenso en los niveles de potencial osmótico indican ajuste osmótico, lo que resulta de una acumulación de solutos, permitiendo mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos (Morgan, 1984), de esta forma es posible mantener los procesos fisiológicos y metabólicos básicos para los vegetales como: el crecimiento celular, la apertura estomática y la fotosíntesis y favorecer la supervivencia de las plantas (Turner y Jones 1980).

El módulo de elasticidad describe los cambios del potencial de turgencia en función de las variaciones de volumen celular. Valores bajos de módulo de elasticidad indican una mayor elasticidad de las paredes celulares. El incremento de elasticidad celular permite el mantenimiento de la turgencia, hasta valores muy bajos de potencial hídrico, y está relacionada con la composición química de la pared celular, la proporción de los diferentes componentes y el grado de especialización de los mismos, son los que determinan la elasticidad o rigidez del tejido (Herralde, 2000).

1.6 Crecimiento y distribución de biomasa

La disminución del agua en el suelo es una importante restricción medioambiental, que conlleva a un déficit hídrico en el tejido foliar, el cual altera los procesos ecofisiológicos, afectando el crecimiento y la sobrevivencia de las plantas (Vilagrosa *et al.*, 2003).

El proceso más sensible al déficit hídrico, es el crecimiento celular, una disminución pequeña de potencial hídrico, provoca una rápida reducción del crecimiento celular, siendo especialmente sensible la elongación celular y como consecuencia, se observa una disminución en el crecimiento de la raíz y el ápice de las plantas (Santa Olalla, 2005).

La reducción del crecimiento, relacionada con la inhibición de la elongación y divisiones celulares, da lugar a modificaciones de los patrones de desarrollo y de la morfología vegetal. La reducción del tamaño de las células ocasiona un menor desarrollo de las hojas, y como resultado un menor desarrollo de la superficie fotosintética, determinante en la producción de materia orgánica (Santa Olalla, 2005). Por tales motivos, Ogaya y Peñuelas (2007), indican que la disponibilidad de agua es un factor crucial en el crecimiento de los diámetros y altura de los árboles, como también en la producción de biomasa.

En estudios realizados en Chile, en especies del bosque esclerófilo, se ha observado una disminución de la biomasa aérea y radical en plantas sometidas a restricción hídrica (Luna, 2006; Aguirre, 2008; Ilabaca, 2008). Sin embargo, la relación parte aérea/parte subterránea, no varía en todas las especies de la misma forma, los cambios de esta relación, están sujetos a la estrategia utilizada por cada especie para superar la restricción hídrica.

1.7 Objetivos del estudio

Objetivo general

Evaluar la modificación de variables hídricas y de crecimiento, en plantas de *Lithraea caustica* (Molina) Hook et Arn.), de dos años, como respuesta a condiciones de restricción hídrica controlada.

Objetivos específicos

- Comparar la respuesta en potencial y contenido hídrico foliar, al alba, en plantas sometidas a diferentes niveles de restricción hídrica.
- Determinar modificaciones de la respuesta hídrica derivada de las curvas presión/volumen, en plantas sometidas a diferentes contenidos hídricos del sustrato.
- Evaluar las respuestas de crecimiento en longitud y diámetro a la altura del cuello, en plantas sometidas a tres condiciones de restricción hídrica.
- Analizar la distribución de biomasa aérea total y por componente, y la relación parte aérea/parte subterránea, en plantas sometidas a distintas restricciones hídricas.

2. MATERIAL Y MÉTODO

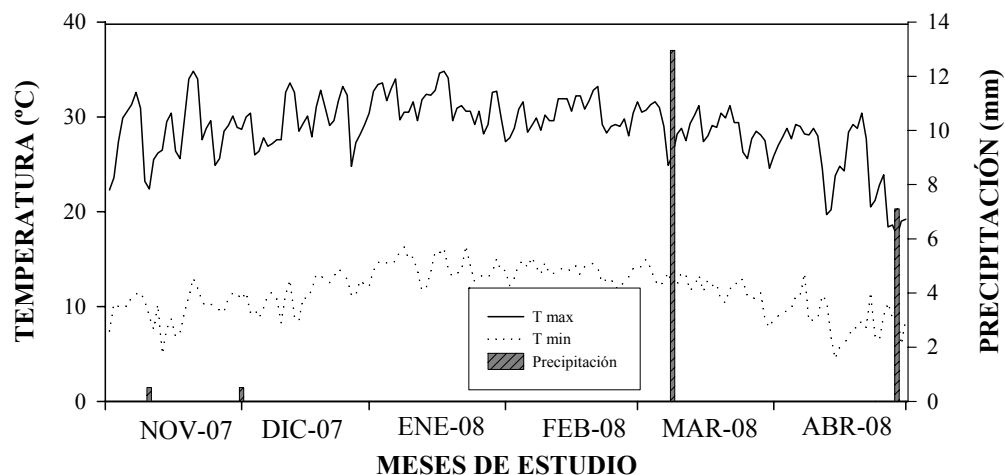
2.1 Material

Los datos para la realización de esta memoria, se obtuvieron del ensayo de la aplicación de tres niveles de restricción hídrica, en plantas de *Lithraea caustica*, de dos años, realizado en condiciones ambientales semicontroladas, entre diciembre de 2007 y marzo de 2008, en la Región Metropolitana de Chile, en el vivero Antumapu de la Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza, de la Universidad de Chile.

En esta Región del país, el clima mediterráneo se desarrolla con todas sus características. Las precipitaciones son preferentemente en invierno, entre mayo y agosto, donde precipita alrededor de 80% del total anual. La época seca corresponde a 7 u 8 meses en que llueve menos de 40 mm en cada uno de ellos y la situación de continentalidad de la Región, hace que la humedad relativa sea ligeramente superior al 70% como promedio anual (Dirección Meteorológica de Chile, 2007).

El clima en la zona de estudio, corresponde a templado mesotermal estenotérmico mediterráneo semiárido (Santibañez y Uribe, 1990). Las temperaturas varían entre una máxima media en enero de 28,2 °C y una mínima media en julio de 4,4 °C. La precipitación media anual es 419 mm, el déficit hídrico de 997 mm y el período seco de 8 meses.

Según los datos obtenidos de una estación meteorológica distante 14 km del ensayo, durante el periodo de estudio, se presentaron condiciones normales de temperatura (Dirección meteorológica de Chile, 2008), la media máxima alcanzó los 28,8°C y la media mínima los 11,6°C. (Figura 1), durante el desarrollo del ensayo, precipitó en cuatro oportunidades, siendo más importante la precipitación de marzo, con 12 mm. Sin embargo, ninguna de ellas, tuvo implicancia en el estado hídrico de los individuos sometidos a restricción hídrica, puesto que se procuró cubrir las plantas sometidas a restricción hídrica.



Fuente: Dirección Meteorológica de Chile (2008)

Figura 1: Precipitación y temperatura máxima y mínima diaria, durante el periodo de ensayo.

2.2 Método

2.2.1 Preparación del material vegetal

Para el ensayo se seleccionaron 130 plantas de *L. caustica* provenientes de semillas colectadas en Rinconada de Maipú, Región Metropolitana, las cuales fueron cultivadas en el vivero Antumapu en bolsas de tres litros.

Un mes antes de la aplicación de los tratamientos, las plantas seleccionadas, de dos años de edad, fueron transplantadas a macetas de nueve litros. El sustrato utilizado correspondió a una mezcla conformada por suelo del lugar, perlita y arena en una proporción de 4:3:3 en volumen y se fertilizó con superfosfato triple y urea, en una proporción 1,20 y 0,32 g/l respectivamente. Durante este periodo de acondicionamiento, las plantas se mantuvieron bien hidratadas, con el fin de homogenizar la condición fisiológica e hídrica de los individuos y evitar el efecto de estrés ocasionado por el trasplante.

2.2.2 Diseño del ensayo

Luego del periodo de acondicionamiento, se comenzó con la aplicación de los tratamientos, para ello se seleccionaron al azar 30 individuos que se mantuvieron bien hidratados (tratamiento control: TC), 40 individuos fueron sometidos a restricción hídrica moderada (tratamiento moderado: TM) y 50 individuos fueron sometidos a restricción hídrica severa (tratamiento severo: TS).

La condición hídrica de las plantas se monitoreó en función del contenido hídrico de la maceta en porcentaje (%CHM), el cual corresponde a la cantidad de agua presente en la maceta, en función de la máxima cantidad de agua capaz de retener en un periodo de 24 horas, (Ecuación 1).

$$\text{Ecuación 1: } CHM \% = \frac{(Pfs - Pss)}{(Phs - Pss)} \times 100$$

Donde *Pfs* es el peso fresco del sustrato, medido a los distintos niveles de riego, *Phs* es el peso hidratado del sustrato, medido transcurridas 24 horas desde la saturación del sustrato y, *Pss* es el peso seco del sustrato, obtenido al secar el sustrato en una estufa de aire forzado a 105° C, hasta obtener peso constante. Para la determinación del %CHM, se realizaron mediciones del peso fresco de 10 macetas por tratamiento escogidas al azar al inicio del ensayo, estas fueron pesadas cada dos días durante todo el ensayo, para ello se utilizó una balanza de precisión de 0,1 Kg.

Las plantas de TC recibieron riego a saturación cada dos días, manteniendo un %CHM superior al 70%, mientras que en las plantas de los tratamientos TM y TS, se disminuyó paulatinamente el aporte hídrico de la maceta (Figura 2). Hasta el día 38, de iniciado el ensayo, se mantuvieron en una etapa de entrada a la restricción hídrica y los %CHM llegaron alrededor del 50% para TM y 45% para TS, a partir de esta fecha y durante 42 días las plantas se sometieron a un aporte hídrico menor hasta obtener valores cercanos al 25% y 18% de %CHM para TM y TS, respectivamente. A partir del día 82 de la aplicación de los

tratamientos, las plantas fueron rehidratadas, alcanzando %CHM cercanos al 85%, con el fin de evaluar el grado de recuperación de los individuos.

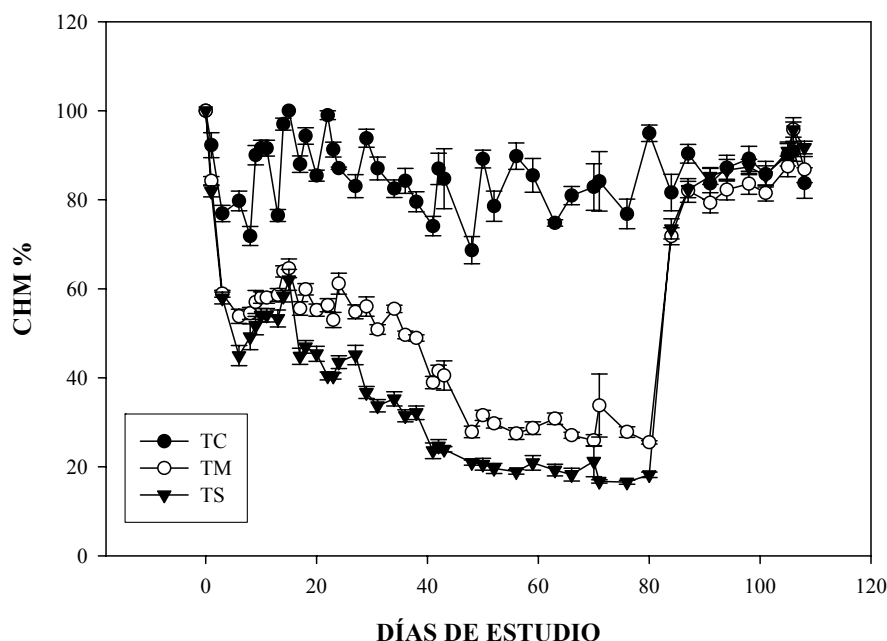


Figura 2: Contenido hídrico de la maceta por tratamiento, durante el periodo de ensayo, (Media \pm error estándar; n=10).

2.2.3 Determinación de las variables hídricas

Para evaluar la condición hídrica de los individuos, durante el ensayo, se utilizaron las medidas puntuales foliares al alba de potencial hídrico (Ψ_a) y del porcentaje de contenido hídrico relativo (%CHR_a).

La primera medición se realizó cuando las plantas estaban bien hidratadas (%CHM de 100%), luego se aplicaron los tratamientos y se realizaron cuatro mediciones durante el periodo de restricción hídrica, que tuvieron oportunidad cuando el %CHM de las plantas del tratamiento severo fue: 60% a los 26 días, 41% a los 35 días, la tercera medición se realizó cuando el %CHM fue de 26% a los 54 días de tratamiento y finalmente a los 82 días, cuando el %CHM era de 18%.

Las plantas se hidrataron durante 36 días y el día 118 desde la aplicación de los tratamientos, se realizó la medición de las plantas rehidratadas, en esta oportunidad el %CHM de las plantas del tratamiento severo fue de 93,5%.

En las mediciones del Ψ_a y %CHR_a, se utilizaron ramillas del tercio superior de las plantas, que fueran homogéneas en cuanto al número, tamaño y madurez de las hojas. En cada oportunidad de medición se extrajo una ramilla, de ocho plantas por tratamiento, seleccionadas al azar.

El Ψ_a se midió con una cámara de presión PSI System 1000 y luego se determinó el peso fresco (P_f). Posteriormente, las ramillas se colocaron en un frasco con agua destilada a 4°C en oscuridad durante 24 horas para obtener el peso hidratado (P_h). Finalmente, las muestras se colocaron en una estufa de aire forzado a 65°C hasta obtener su peso constante, obteniendo el peso seco (P_s). En todos los casos se utilizó una balanza de precisión de 0,001 g. Con los pesos obtenidos, se procedió a calcular el %CHR_a (Ecuación 2).

Ecuación 2:
$$CHR\% = \frac{(P_f - P_s)}{(P_h - P_s)} \times 100$$

2.2.4 Determinación de variables derivadas de las curvas presión/volumen

Para conocer los mecanismo que presenta *L. caustica* para superar la restricción hídrica, se construyeron curvas de presión/volumen (P/V). Se realizaron seis curvas por tratamiento en cada ocasión de medición y para ello se utilizaron seis de las ramillas rehidratadas que se emplearon previamente en las mediciones de Ψ_a .

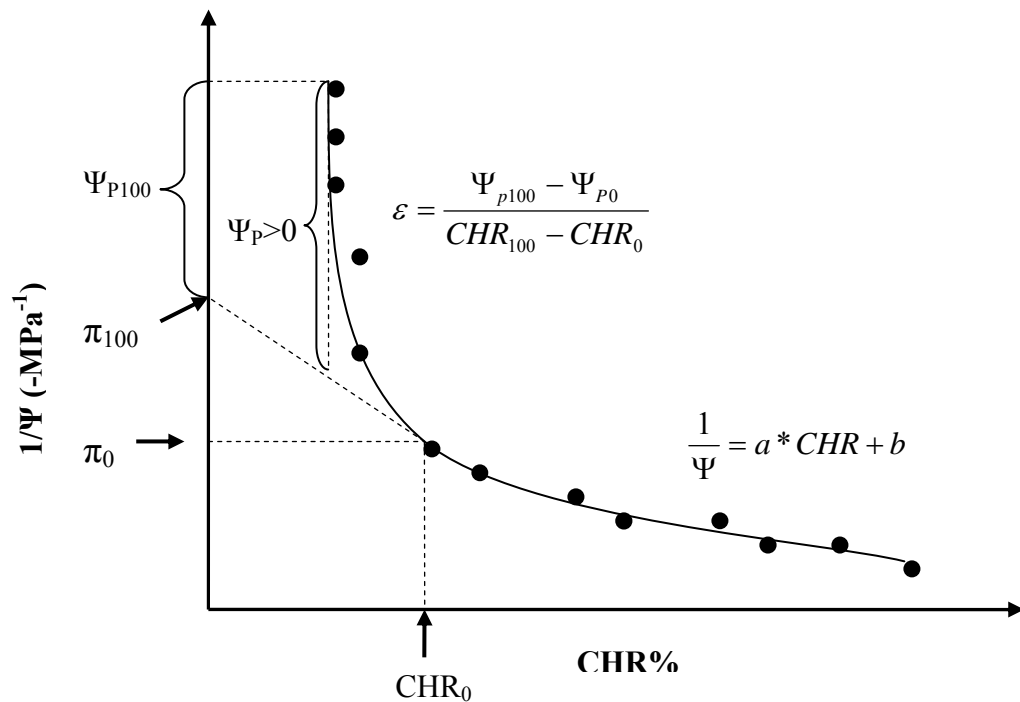


Figura 3: Representación de las variables derivadas de la curva presión/volumen (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Las curvas presión/volumen se elaboraron siguiendo el método indicado por Tyree y Hammel (1972) y modificado por Turner (1988). Las variables que se obtuvieron de dicho procedimiento fueron: potencial osmótico a 100% turgor (π_{100}), potencial osmótico a cero

turgor (π_0), módulo de elasticidad (ϵ), contenido hídrico relativo a cero turgor ($\%CHR_0$) y potencial de presión a 100% de turgor (Ψ_{P100}).

Para obtener las variables derivadas de la curva P/V se utilizó la transformación tipo II (Tyree y Richter, 1981), (Ecuación 3), la cual relaciona el inverso del potencial hídrico total con el CHR.

$$\text{Ecuación 3: } \frac{1}{\Psi_t} = a \times CHR + b$$

Donde Ψ_t , es el potencial hídrico total y se obtiene de la suma del potencial osmótico (π) y potencial de presión (Ψ_p), a y b corresponden a los coeficientes de la regresión y CHR al contenido hídrico relativo. Las variables se determinan de la siguiente forma (figura 3).

- Potencial osmótico a plena turgencia (π_{100}): se obtiene mediante el inverso de la ecuación 3, con $CHR = 1$.
- Potencial osmótico a cero turgor (π_0): correspondiente Ψ cuando $\Psi_p = 0$
- Potencial de presión a plena turgencia (Ψ_{P100}): corresponde a $\pi_{100} - \Psi_{100}$
- Módulo de elasticidad (ϵ): se obtiene como
$$\frac{\Psi_{P100} - \Psi_{P0}}{CHR_{100} - CHR_0}$$
- Contenido hídrico relativo a cero turgor ($\%CHR_0$): que corresponde a $\Psi_p = 0$.

2.2.5 Evaluación del crecimiento, biomasa y relación parte aérea/parte subterránea

Al comienzo del ensayo, las plantas se marcaron a la altura del cuello y en el vástago principal a una altura arbitraria del ápice, estas marcas se utilizaron para medir el crecimiento en diámetro a la altura del cuello (DAC) y longitud (L), respectivamente. El DAC se midió con un pie de metro de precisión de 0,1 mm y L se midió con una huincha de precisión de 0,1 cm. Al inicio del ensayo se midieron todas las plantas y luego se realizaron mediciones mensuales, a 20 individuos elegidos al azar por tratamiento.

Para evaluar la biomasa de las plantas, al inicio del ensayo se seleccionaron 10 individuos al azar. En éstos, la biomasa se separó por componente (hojas, tallo más ramas y raíces) y posteriormente fueron secadas en una estufa de aire forzado a 65°C hasta obtener el peso constante. El peso seco por componente se obtuvo empleando una balanza de precisión de 0,001 g, con estos valores se obtuvo la biomasa total y por componente de cada planta. Además, se determinó la relación parte aérea/parte subterránea (PA/PS). Terminado el periodo de restricción hídrica se seleccionaron 10 plantas al azar por tratamiento, para obtener la biomasa total y por componente, y la relación PA/PS, siguiendo el mismo procedimiento descrito anteriormente.

2.3 Análisis estadístico

El ensayo fue analizado de acuerdo a un diseño completamente al azar. El potencial hídrico y el contenido hídrico relativo foliar al alba, las variables derivadas de las curvas presión/volumen, y la biomasa total, biomasa por componente, distribución porcentual de biomasa y la relación parte aérea/parte subterránea, se sometieron a un análisis de varianza (ANDEVA), con un nivel $\alpha = 0,05$.

Para comparar el efecto de la restricción hídrica en el DAC y L se utilizó un análisis de covarianza, utilizando como covariable el DAC y la altura inicial respectivamente, con un nivel $\alpha = 0,05$.

Cuando hubo diferencia significativa entre los tratamientos y periodos de evaluación se utilizó la prueba de rango múltiple de Duncan, para establecer las diferencias entre ellos.

Todos los análisis fueron realizados con el programa Statgraphics 5.1 para Windows y los gráficos realizados con el programa Sigmaplot 2000 versión 6.1 para Windows.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Estado hídrico de los individuos durante el periodo de estudio

3.1.1 Relación entre potencial hídrico al alba y contenido hídrico de la maceta

El estado hídrico de las plantas evaluadas a través del potencial hídrico al alba (Ψ_a), durante el período de estudio, se relacionó significativamente con el contenido hídrico de la maceta (%CHM) ($r = 0,89$, $p < 0,01$) (Figura 4). Este valor concuerda con los coeficiente de correlación obtenidos en estudios realizados con otras especies del bosque mediterráneo chileno (Luna, 2006; Aguirre, 2008; Ilabaca 2008) y también, con estudios realizados en especies del bosque mediterráneo europeo (Serrano y Peñuelas, 2005). Lo que indica que el %CHM es una variable adecuada para el seguimiento del potencial hídrico de los individuos (Figura 4).

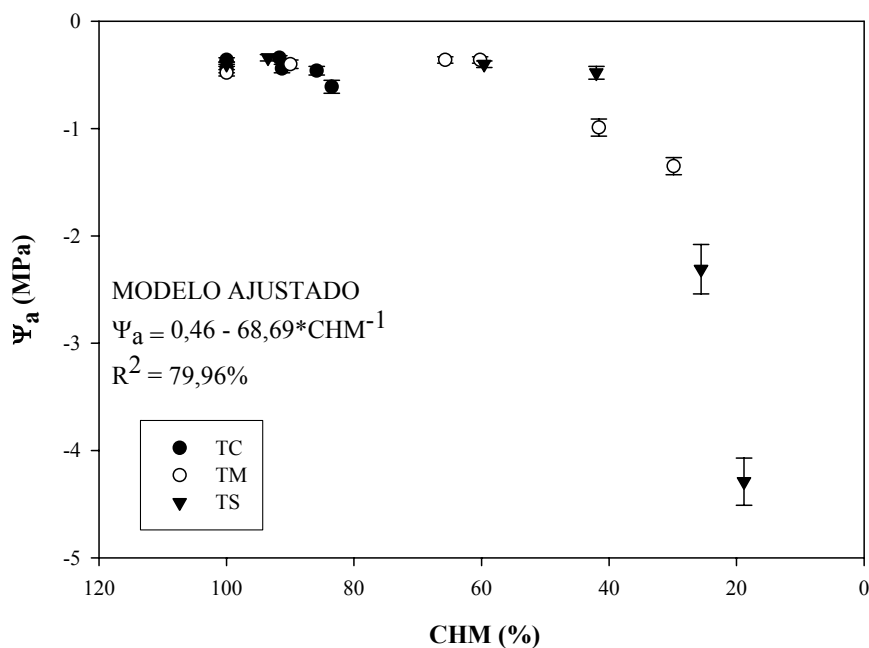


Figura 4: Relación del potencial hídrico al alba (Ψ_a) y el porcentaje del contenido hídrico de la maceta (%CHM), por tratamiento, durante el ensayo (media \pm error estándar; $n=8$).

Durante el estudio, los individuos del tratamiento TC, mantuvieron el %CHM sobre 83% lo que originó valores de Ψ_a menos negativos que -0,7 MPa, en tanto, las plantas de TM y TS mostraron una mayor tasa de descenso del Ψ_a , a partir del 40% del %CHM. Luego de este punto, los valores de TM disminuyeron hasta valores de -1,4 MPa cuando el %CHM fue de 30% y los de TS disminuyeron hasta valores inferiores a -4,0 MPa cuando el %CHM fue de 18% (Figura 4). Un comportamiento similar, un cambio en la curva en torno al 60% y un aumento en la tasa de descenso a partir del 40%, se observó en estudios realizados en especies esclerófilas chilenas, donde se utilizaron otros tipos de sustratos (Aguirre, 2008; Ilabaca, 2008; Luna, 2006).

En un estudio realizado por Galmés *et al.*, (2007), en especies mediterráneas, se observó que *Pistacia lentiscus*, (familia de las Anacardiaceas), creciendo en contenedores, presenta resultados concordantes, una variación en la curva a partir del 60% y un aumento en la tasa de descenso a partir del 30% de %CHM. También en *Peumus boldus*, Ilabaca (2008), observó una mayor tasa de descenso del Ψ_a , a partir de %CHM cercanos a 30%.

3.1.2 Variación del potencial hídrico y contenido hídrico relativo al alba

Respecto a la condición hídrica de las plantas, los individuos bien hidratados (TC), mantuvieron durante todo el ensayo en promedio un Ψ_a de -0,44 MPa y un porcentaje de contenido hídrico relativo al alba (%CHR_a) de 96% (Figura 5, a y b). Estos valores son similares a los observados por Aguirre (2008), en individuos bien hidratados de *Cryptocarya alba* y por Galmés *et al.*, (2007) en especies del bosque mediterráneo europeo, que reflejan un adecuado estado hídrico de los individuos.

Por otra parte, las plantas bajo restricción hídrica moderada (TM) y restricción hídrica severa (TS), no presentaron diferencia significativa en el Ψ_a y %CHR_a, mientras el %CHM fue superior al 60%, (día 26) (Figura 5, a, b y c).

A partir del día 35 de ensayo, cuando el %CHM de TM y TS fue 60 y 42%, respectivamente, se observó diferencia significativa en el %CHR_a entre los tratamientos TS y TC, mientras que en TM no se observaron diferencia significativa con los otros tratamientos. El Ψ_a , en esta fecha, no presentó diferencia significativa entre los tratamientos (Figura 5; a, b y c).

El día 54, cuando el %CHM alcanzó un 42% en las plantas de TM, y un 26% en las plantas de TS, tanto el %CHR_a, como el Ψ_a , presentaron diferencia significativa entre los tratamientos (TC, TM y TS), siendo las plantas del tratamiento TS las que presentaron los valores más negativos de Ψ_a y los menores %CHR_a (-2,31 MPa y 84,81%, respectivamente) (Figura 5; a, by c). El valor del %CHM, al cual comienza a evidenciarse el efecto de la restricción hídrica, entre los tratamientos, es similar al 45% observado en *C. alba* (Aguirre, 2008), y algo inferior al 55% observado en *P. boldus* (Ilabaca, 2008).

El día 82 de restricción hídrica, el %CHM en las plantas de TM llegó a 30% y en las plantas de TS a 18%, en esta ocasión se observó diferencia significativa entre los tratamientos (TC, TM y TS) en ambas variables (Ψ_a y %CHR_a) y en el tratamiento severo se registraron los valores más negativos de Ψ_a (-4,2 MPa) y el menor %CHR_a (84,8%). (Figura 5, a, b y c). Estos valores son similares a los obtenidos en otros estudios realizados con especies del bosque esclerófilo, es así como Luna (2006) observó en plantas de *Q. saponaria* bajo restricción hídrica un Ψ_a promedio de -4,4 MPa y un 75% de %CHR_a, cuando el %CHM era un 30% y Aguirre (2008) en *C. alba* observó en el Ψ_a un promedio de -3,6 MPa y un 97% de %CHR_a, cuando el %CHM era 43%. Sin embargo, en *P. boldus*, si bien el Ψ_a alcanza un valor similar (-3,9 MPa), el %CHR_a tiene un comportamiento diferente, disminuyendo a un 59% en el periodo de mayor restricción hídrica.

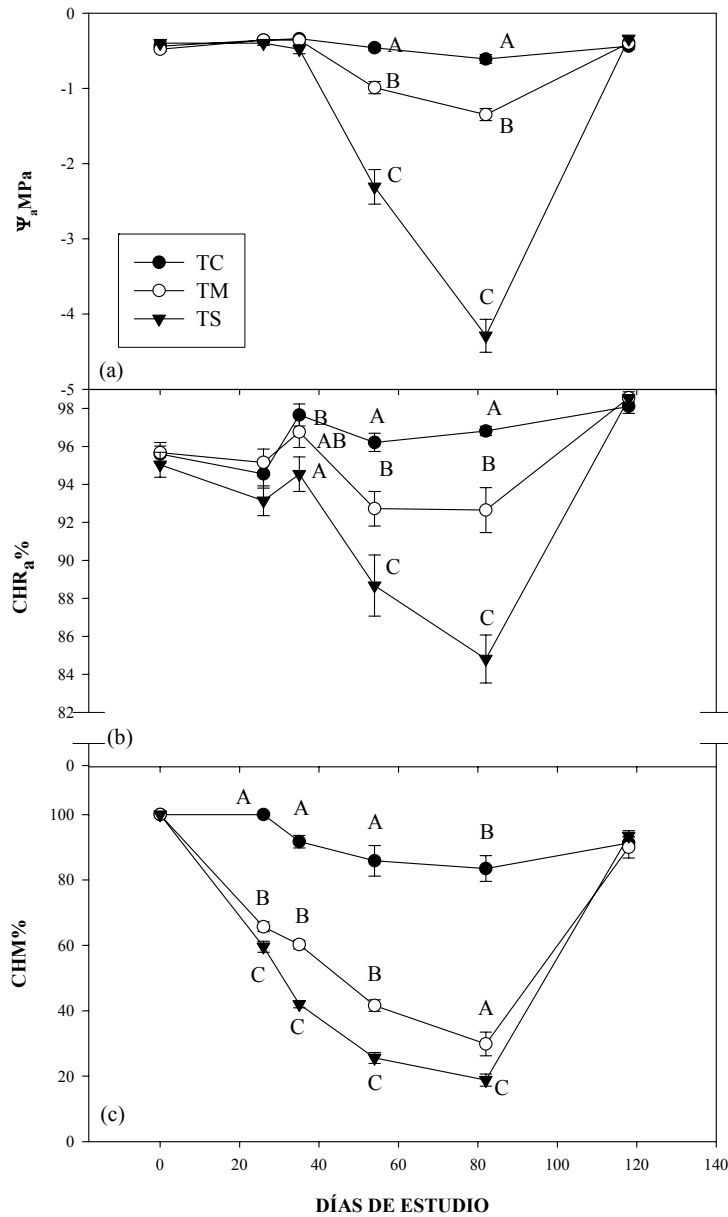


Figura 5: Variación del potencial hídrico al alba (Ψ_a ; a), porcentaje de contenido hídrico relativo al alba ($\%CHR_a$; b) y contenido hídrico de la maceta ($\%CHM$; c), según tratamiento y días de evaluación (media \pm error estándar; Ψ_a , $\%CHR_a$; n=8; $\%CHM$; n=10). Letras mayúsculas indican diferencia significativa entre tratamientos (p < 0,05).

Los resultados muestran que la disminución de la disponibilidad hídrica del sustrato tiene un efecto adverso en el estado hídrico de los individuos, es así como en las plantas de TM y TS presentaron Ψ_a más negativos que las plantas de TC. Los resultados obtenidos en este estudio concuerdan con los obtenidos por otros trabajos realizados en especies mediterráneas sometidas a distintos niveles de riego (Pardos *et al.*, 2005; Galmés *et al.*, 2007; Ilabaca, 2008; Aguirre, 2008) y concuerda con estudios realizados en condiciones naturales de verano, donde debido a las escasas precipitaciones, las especies presentan

potenciales más negativos (Serrano y Peñuelas, 2005; Nardini *et al.*, 1999; Otieno *et al.*, 2007).

Los distintos niveles de %CHM, a los que comienza a observarse el efecto de los tratamientos en las plantas y principalmente, la diferencia del %CHR_a alcanzado por cada especie, se puede deber, en parte, a la capacidad de cada especie de realizar regulación estomática y control de la transpiración, o bien, a la diferencia en el mecanismo utilizado para hacer frente a la restricción hídrica.

Al final del periodo de rehidratación, los individuos de TM y TS alcanzaron valores de %CHM superiores al 80% (Figura 5c), y tanto el Ψ_a y %CHR_a alcanzaron valores cercanos a los mostrados por los individuos de TC durante todo el estudio (-0,4 Mpa y 96%, respectivamente) (Figura 5; a, b, c), estos resultados indican que *L. caustica* puede recuperar rápidamente su estado hídrico, luego de estar sometida a un periodo prolongado de restricción hídrica. Esta situación es similar a lo que sucede en especies del bosque esclerófilo en Chile (Aguirre, 2008; Ilabaca, 2008; Luna, 2006).

3.2 Variables derivadas de las curvas presión/volumen

Al analizar las variables derivadas de las curvas presión/volumen, se observó que, a partir del día 54 del ensayo, cuando el %CHM fue 86% para TC, 42% para TM y 26% para TS, hay diferencia significativa, producto de la restricción hídrica, en el contenido hídrico relativo a cero turgor (%CHR₀), potencial osmótico a pleno turgor (π_{100}) y potencial osmótico a cero turgor (π_0) (Cuadro 1).

El día 54, el %CHR₀ en las plantas con restricción hídrica (TM y TS), no presentó diferencia significativa entre estos tratamientos, pero fue significativamente menor al presentado por TC (Cuadro 1). En esta misma oportunidad de medición, el π_{100} mostró diferencia significativa entre el tratamiento control (TC) y el tratamiento con restricción hídrica severa (TS), las plantas de TS alcanzaron valores de -2,4 MPa (Cuadro 1). Mientras que el π_0 presentó diferencia significativa entre TC y los tratamientos con restricción hídrica (TM y TS), las plantas de TS mostraron un π_0 de -3,1 MPa.

El día 82, desde la aplicación de los tratamientos, cuando el %CHM en TS disminuyó a 18% y en TM a 30%, el %CHR₀ en las plantas de TS, fue de 86,1% y en las de TM de 82,5%, pero no presentaron diferencia significativa (Cuadro 1). Estos valores son cercanos a los observados en *C. alba* (Aguirre, 2008), *Quercus Ilex* (Serrano y Peñuelas, 2005) y a los observados en *Pistacia lentiscus* (Galmés, *et al.*, 2007). Sin embargo, son superiores, a los observados en *P. boldus*, por Ilabaca (2008), los cuales llegaron a un 77% en el periodo de mayor restricción hídrica.

Así mismo, el π_{100} , disminuyó en los tratamientos TM y TS respecto al tratamiento control, mostrando valores significativamente más negativos, las plantas de TS presentaron un π_{100} promedio de -2,9 Mpa y en las plantas de TM fue de -2,8 MPa (Cuadro 1). Además, cabe destacar que los tratamientos TM y TS, presentaron diferencia significativa respecto a la medición anterior. Villar *et al.*, (1998), observó en plantas de *Q. Ilex* valores similares de π_{100} , en plantas bajo restricción hídrica.

Cuadro 1: Contenido hídrico relativo a cero turgor (%CHR₀), potencial osmótico a cero turgor (π_0), potencial osmótico a pleno turgor (π_{100}); potencial de presión a pleno turgor (Ψ_{P100}) y módulo de elasticidad (ϵ), según tratamiento (TC, TM y TS) y periodo de evaluación (0, 35, 54, 82 y 118 días desde el inicio del ensayo). (Media \pm error estándar; n = 6). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento. (P < 0,05).

Día	TRAT	CHM (%)	CHR ₀ (%)	π_{100} (MPa)	π_0 (MPa)	Ψ_{P100} (MPa)	ϵ
0	TC	100,0	84,9 \pm 0,02 Aa	-2,5 \pm 0,08 Ab	-3,2 \pm 0,11 Ab	-2,3 \pm 0,07 Ab	18,0 \pm 1,4 Aa
	TM	100,0	87,2 \pm 0,02 Aa	-2,3 \pm 0,22 Aab	-3,1 \pm 0,23 Ab	-2,1 \pm 0,25 Ab	17,1 \pm 1,2 Aab
	TS	100,0	85,4 \pm 0,01 Aa	-2,4 \pm 0,07 Ab	-3,1 \pm 0,08 Ab	-2,2 \pm 0,09 Ab	16,9 \pm 1,1 Aa
35	TC	91,7	89,7 \pm 0,01 Ab	-1,8 \pm 0,1 Aa	-2,3 \pm 0,07 Aa	-1,4 \pm 0,12 Aa	15,1 \pm 1,3 Aa
	TM	60,2	87,7 \pm 0,01 Aa	-2,0 \pm 0,06 Aa	-2,5 \pm 0,07 Aa	-1,5 \pm 0,04 Aa	14,0 \pm 1,3 Aa
	TS	42,0	86,1 \pm 0,01 Aa	-1,9 \pm 0,11 Aa	-2,5 \pm 0,10 Aa	-1,5 \pm 0,12 Aa	13,0 \pm 1,3 Aa
54	TC	85,9	88,7 \pm 0,00 Bab	-2,0 \pm 0,11 Aa	-2,5 \pm 0,11 Aa	-1,6 \pm 0,07 Aa	15,5 \pm 0,7 Aa
	TM	41,6	81,9 \pm 0,02 Aa	-2,3 \pm 0,10 ABab	-3,0 \pm 0,11 Bb	-1,9 \pm 0,13 Aab	13,0 \pm 1,4 Aa
	TS	25,6	82,7 \pm 0,02 Aa	-2,4 \pm 0,07 Bb	-3,1 \pm 0,07 Bb	-1,9 \pm 0,10 Ab	13,3 \pm 2,0 Aa
82	TC	83,5	87,7 \pm 0,01 Aab	-2,5 \pm 0,16 Ab	-3,1 \pm 0,16 Ab	-2,0 \pm 0,19 Ab	18,3 \pm 0,9 Aa
	TM	29,9	82,5 \pm 0,03 Aa	-2,8 \pm 0,03 Bc	-3,6 \pm 0,10 Bc	-2,2 \pm 0,06 Ab	16,1 \pm 1,8 Aab
	TS	18,8	86,1 \pm 0,01 Aa	-2,9 \pm 0,08 Bc	-3,6 \pm 0,07 Bc	-2,0 \pm 0,08 Ab	15,5 \pm 0,7 Aa
118	TC	91,3	85,9 \pm 0,01 Aab	-2,3 \pm 0,04 Ab	-3,3 \pm 0,11 Ab	-2,0 \pm 0,09 Ab	17,1 \pm 0,8 Aa
	TM	90,0	86,0 \pm 0,01 Aa	-2,5 \pm 0,13 A bc	-3,4 \pm 0,15 Abc	-2,3 \pm 0,15 Ab	18,9 \pm 1,1 Ab
	TS	93,5	85,7 \pm 0,01 Aa	-2,7 \pm 0,11 Abc	-3,5 \pm 0,07 Ac	-2,1 \pm 0,10 Ab	17,2 \pm 1,2 Aa

El π_0 , el día 82 desde la aplicación de los tratamientos presentó diferencia significativa entre las plantas de TC y las sometidas a restricción hídrica (TM y TS), tanto en las plantas de TM, como en las de TS, el valor del π_0 promedio fue de -3,6 MPa (Cuadro 1). Estos valores, además de ser significativamente menores a los presentados por TC, fueron significativamente menores a los obtenidos en la medición anterior.

Según los resultados, el módulo de elasticidad (ϵ) no fue afectado por los tratamientos de restricción hídrica, sólo TM fue modificado significativamente por el tiempo de restricción hídrica. El ϵ , promedio durante el estudio fue de 16 (Cuadro 1), valor concordante con los datos publicados por Vilagrosa *et al.*, (2005), en *Q. ilex* y superiores a los observados por Ilabaca (2008), en *P. boldus*, los cuales disminuyeron a 7 en las plantas con restricción hídrica.

Morgan (1984), indica que la disminución en el potencial osmótico, se debería a la capacidad de una planta de realizar ajuste osmótico, puesto que la concentración de solutos al interior de la célula permitiría mantener un gradiente de potencial hídrico, desde el suelo a la planta, y facilitar la absorción de agua. Por otra parte, Pardos *et al.*, (2005), en un estudio realizado en *Quercus suber* reconoce el ajuste osmótico como el principal mecanismo utilizado por esta especie para tolerar el déficit hídrico, al observar una disminución cercana a 0,6 MPa del potencial osmótico (a pleno y cero turgor). Además, Vilagrosa *et al.*, (2005) y Pardos *et al.*, (2005), indican que valores elevados de %CHR₀ están asociados a altos valores en el ϵ , (85% y 16, respectivamente para el caso de *L.*

caustica) y son una característica de especies que no realizan ajuste elástico, es así como las variables derivadas de las curvas presión/volumen, sugieren que *L. caustica* realiza ajuste osmótico como mecanismo para tolerar la restricción hídrica, permitiendo mantener Ψ_a muy negativos y elevados %CHR_a, (Figura 5 a, b y c). Además, esto explicaría que el potencial de presión a pleno turgor (Ψ_{P100}) no mostrara diferencia significativa entre los tratamientos durante el estudio y los elevados valores del %CHR₀ y ϵ (Cuadro 1). Estos valores difieren a los observados en *P. boldus* por Ilabaca (2008), quien indicó que el ajuste elástico, es el mecanismo utilizado por *P. boldus* para hacer frente a la restricción hídrica, pero concuerdan con lo observado por Aguirre (2008) en *C. alba*.

3.3 Crecimiento y distribución de la biomasa

Al comienzo del ensayo, las plantas presentaban en promedio, una altura de $43,2 \pm 0,7$ cm y un diámetro a la altura del cuello (DAC) de $1,0 \pm 0,1$ cm. Los individuos seleccionados para cada tratamiento no presentaron diferencia significativa en la altura y el DAC antes de la aplicación de los tratamientos, sin embargo, para el análisis estadístico se realizó un análisis de covarianza, en donde los valores iniciales del DAC y altura se utilizaron como covariable. Se optó por este tipo de análisis, porque estos valores presentaban una gran variabilidad y al utilizarlos como covariable se obtienen resultados más concordantes, puesto que considera el estado inicial de las plantas y además el efecto de la restricción hídrica.

3.3.1 Crecimiento en altura

Durante las primeras etapas de restricción hídrica los individuos de cada tratamiento no mostraron diferencia significativa en el incremento acumulado en altura (L) (Figura 6). Las plantas del tratamiento TC presentaron ramas secundarias bastante más desarrolladas que las observadas en las plantas de los tratamientos con restricción hídrica, esta situación no quedó registrada, puesto que para evaluar el incremento acumulado sólo se midió el eje principal marcado al inicio del ensayo, esto se debe a que *L. caustica* presenta un crecimiento simpódico y las ramas secundarias, en ocasiones, crecieron más que el eje principal.

El primer mes, desde la aplicación de los tratamientos, las plantas presentaron un crecimiento importante en altura, el incremento promedio fue de 9,4 cm y no se observó diferencia significativa entre los tratamientos. El segundo mes, desde la aplicación de los tratamientos, las plantas mostraron un leve crecimiento en altura de sólo 0,2 cm y no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 6). El tercer mes, cuando ya finalizaba el periodo de restricción hídrica, el incremento acumulado de las plantas del tratamiento control fue 11,4 cm, mientras que las plantas de los tratamientos TM y TS no presentaron crecimiento y el incremento acumulado en altura fue 23 y 22% (respectivamente), inferior al presentado por las plantas del tratamiento TC (Figura 6).

Luego de un periodo de rehidratación de 30 días, las plantas de los tratamientos con restricción hídrica retomaron su crecimiento, aunque a una reducida tasa y no presentaron diferencia significativa con las plantas del tratamiento control (Figura 6). De los resultados,

se desprende que el crecimiento en altura de *L. caustica*, es afectado negativamente por la restricción hídrica y que la diferencia entre las plantas del tratamiento control y las con restricción hídrica, se incrementa con la disminución del %CHM.

L. caustica, bajo restricción hídrica presenta un comportamiento similar al observado en otras especies del bosque esclerófilo, que ven afectado su crecimiento debido a la restricción hídrica pero, cabe destacar que la diferencia entre las plantas del tratamiento control y las con restricción hídrica es más reducida a la que obtuvo Luna (2006) en *Q. saponaria*, quien observó una diferencia de 70% y a la que obtuvo Aguirre (2008), quien observó en *C. alba* una diferencia de más del 100%. *C. alba* presenta esta diferencia en altura debido a la muerte de los tejidos juveniles en los ápices principales, de las plantas sometidas a restricción hídrica, como una forma de evitar una excesiva pérdida de agua por transpiración, en cambio *L. caustica* presenta adaptaciones para evitar la excesiva radiación, como el enroscamiento y perpendicularidad de las hojas y, en menor grado, la muerte apical.

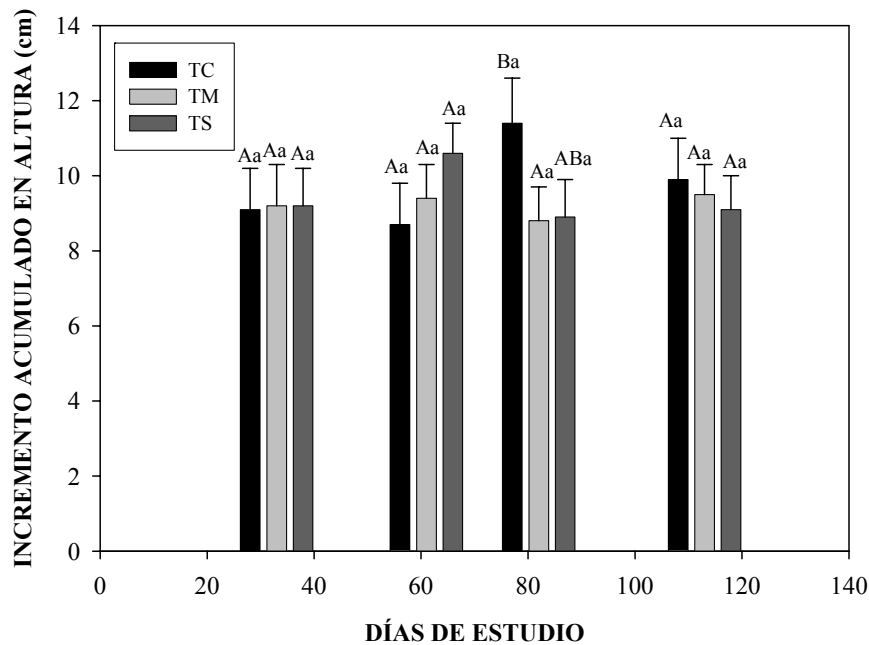


Figura 6: Incremento acumulado en altura (L), según tratamiento durante el periodo de ensayo (media \pm error estándar, n=20). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativa dentro del tratamiento ($p \leq 0,05$).

Los resultados obtenidos en *L. caustica* difieren de los presentados por Ilabaca (2008), en *P. boldus*, quien observó que no había diferencia significativa en el crecimiento en altura entre las especies bien hidratadas y las sometidas a restricción hídrica y que, dentro de cada tratamiento, había un incremento gradual y significativo atribuido al tiempo de duración del ensayo. Algo similar a lo observado en *P. boldus* se comprobó en especies mediterráneas europeas sometidas a tratamientos de sequía, donde el crecimiento en altura habitualmente no fue afectado por la aplicación de los tratamientos (Prieto, 2009).

3.3.2 Crecimiento en diámetro a la altura del cuello

En las mediciones del diámetro a la altura del cuello (DAC), al inicio del ensayo no se observaron diferencias significativas. En la primera evaluación, 30 días después del inicio del ensayo, se observaron diferencias significativas sólo entre el tratamiento control y el tratamiento severo. El DAC de las plantas del tratamiento TC, aumentó en 0,12 cm y fue un 16% superior al incremento mostrado por las plantas del tratamiento TM, y 30% superior al mostrado por las plantas del tratamiento TS (Figura 7).

En las siguientes evaluaciones a las plantas del tratamiento control presentaron un incremento en DAC significativamente mayor, que se mantuvo hasta el final del periodo de restricción hídrica (día 82), a esa fecha las plantas del tratamiento TC presentaron un incremento acumulado en DAC de 0,42 cm, el cual fue significativamente superior en un 40% al incremento de las plantas del tratamiento TM y un 72% mayor que las plantas del tratamiento TS (Figura 7).

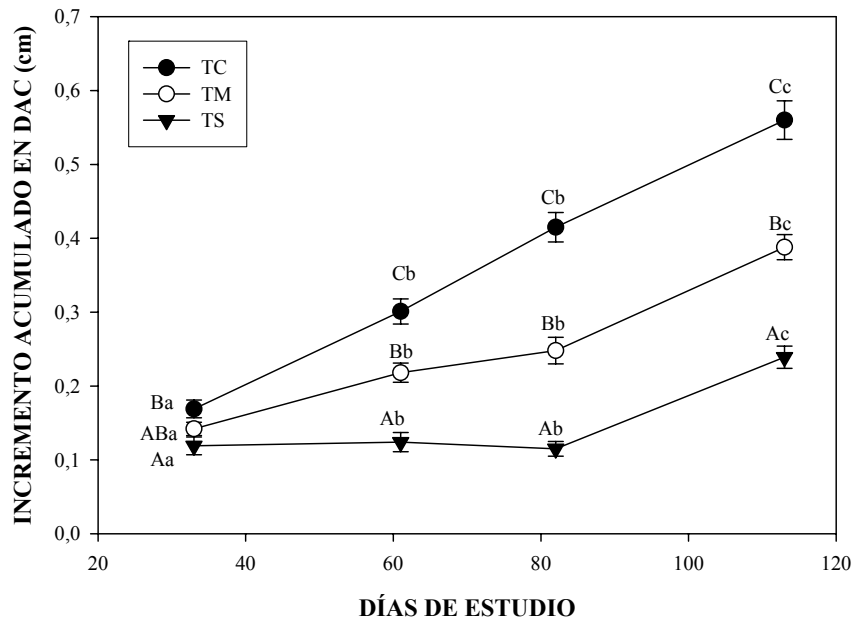


Figura 7: Incremento acumulado del diámetro a la altura del cuello (DAC), según tratamiento y periodo de ensayo (media \pm error estándar $n=20$). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento ($p \leq 0.05$)

Luego de un periodo de rehidratación, cercano a 30 días, la diferencia significativa entre los tratamientos se mantuvo, las plantas de TC presentaron un incremento acumulado en DAC, 31% superior a las plantas del tratamiento TM y 57% superior a las plantas del tratamiento TS (Figura 7). La tasa de crecimiento de las plantas de TS y TM, luego de la rehidratación, aumentó considerablemente respecto a las mediciones anteriores, el incremento en DAC fue cercano al mostrado por las plantas del tratamiento TC (Figura 7), lo que indicaría que

las plantas tienen la capacidad de recuperar rápidamente su crecimiento en DAC, una vez que el recurso hídrico está nuevamente disponible.

Resultados similares se han obtenido en otros estudios con especies mediterráneas chilenas. Ilabaca (2008), encontró, en plantas de *P. boldus*, una diferencia significativa de un 78% en el crecimiento en DAC, entre plantas bien hidratadas y plantas sometidas a un periodo de restricción hídrica. En un estudio de iguales características en *Q. saponaria*, Luna (2006) determinó una diferencia del 32% entre las plantas con y sin riego. Para el caso de *C. alba*, bajo condiciones similares de restricción hídrica, Aguirre (2008) determinó una diferencia del 96% entre los individuos bien hidratados y los sometidos a déficit hídrico.

En estudios del bosque mediterráneo europeo se han observado resultados similares a los obtenidos en el bosque esclerófilo chileno, es así como, en estudios realizados por Ogaya y Peñuelas (2007), se observó un crecimiento en diámetro en el tiempo y una diferencia significativa entre plantas con y sin déficit hídrico. De las especies estudiadas, *Arbutus unedo* presentó una disminución del 63% y *Q. ilex* una disminución del 41% en el DAC, en individuos sometidos a restricción hídrica. Sin embargo, *Phillyrea latifolia* no presentó diferencia en el incremento en diámetro entre plantas bien hidratadas y aquellas con déficit hídrico (Ogaya *et al.*, 2003).

3.3.3 Biomasa total y por componentes

La biomasa foliar de los tres tratamientos, presente al final del periodo de restricción hídrica, fue significativamente superior a la presentada al inicio del ensayo (Figura 8a). En el tratamiento TC aumentó un 54%, en el tratamiento TM el incremento fue de un 49% y en TS aumentó sólo un 31%. Al término del ensayo de restricción hídrica la biomasa foliar de TS presentó diferencia significativa con los tratamientos TC y TM. La biomasa foliar en TS fue menor un 32% a la presente en TC y un 25% menor a la presente en TM (Figura 8 a).

La diferencia en la biomasa foliar se debió, principalmente, a la caída de hojas jóvenes que presentaron las plantas con mayor restricción hídrica. Además, se observó, en los brotes más expuestos al sol, un enroscamiento y verticalidad de las hojas, posiblemente con el fin de disminuir la interceptación de la radiación incidente y la pérdida de agua, y mantener su turgor celular. Vilagrosa *et al.* (2003), asocia la acción de perder hojas a plantas ahorradoras de agua que regulan su biomasa foliar gradualmente a medida que se acentúa el estrés hídrico, con el fin de disminuir la transpiración y evitar la muerte de los individuos, como es el caso de *Quercus coccifera* que, a partir de potenciales hídricos foliares menores -2 MPa comienza a perder gradualmente sus hojas, en cambio, *P. lentiscus*, es una especie gastadora de agua que, a pesar de la severidad de la restricción hídrica, conserva toda su biomasa foliar.

En cuanto a la biomasa de tallos más ramas, al final del periodo de restricción hídrica los individuos no presentaron diferencia significativa entre los tratamientos. Además, las plantas de los tratamientos TC, TM y TS mostraron un aumento significativamente superior, cercano al 71%, respecto a la biomasa leñosa presente al inicio del ensayo. (Figura 8 b).

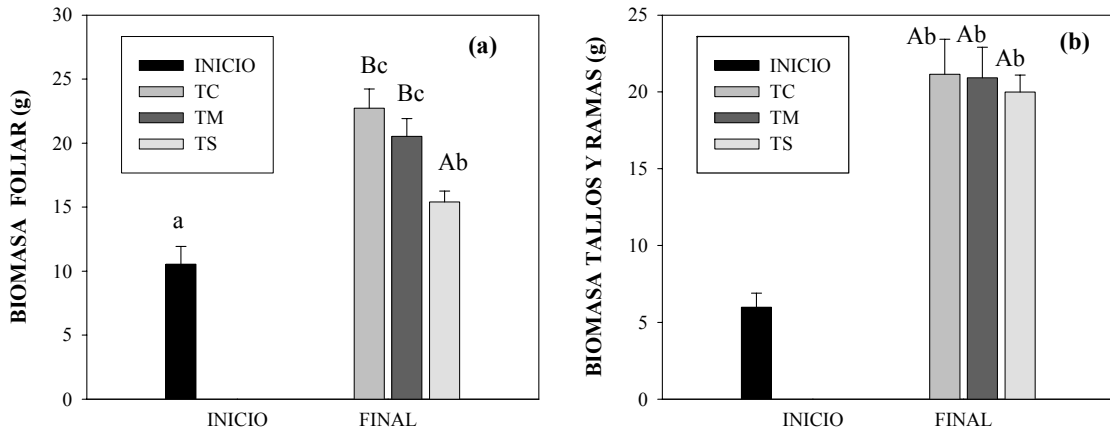


Figura 8: Biomasa foliar (a) y de tallos más ramas (b) según tratamiento, al inicio y final del periodo de restricción hídrica (media \pm error estándar; n=10). Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre los tratamientos al final del ensayo y letras minúsculas distintas indican diferencia significativa entre el inicio y el término del ensayo ($p \leq 0,005$).

Durante el desarrollo del estudio, las plantas presentaron un crecimiento radical importante, el cual no fue afectado por la cantidad de agua disponible en el sustrato, es así como no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos al finalizar el periodo de restricción hídrica y sólo fue posible observar una diferencia significativa entre la biomasa radical de las plantas, al inicio del ensayo y al final del período de restricción hídrica para todos los tratamientos (Figura 9 b).

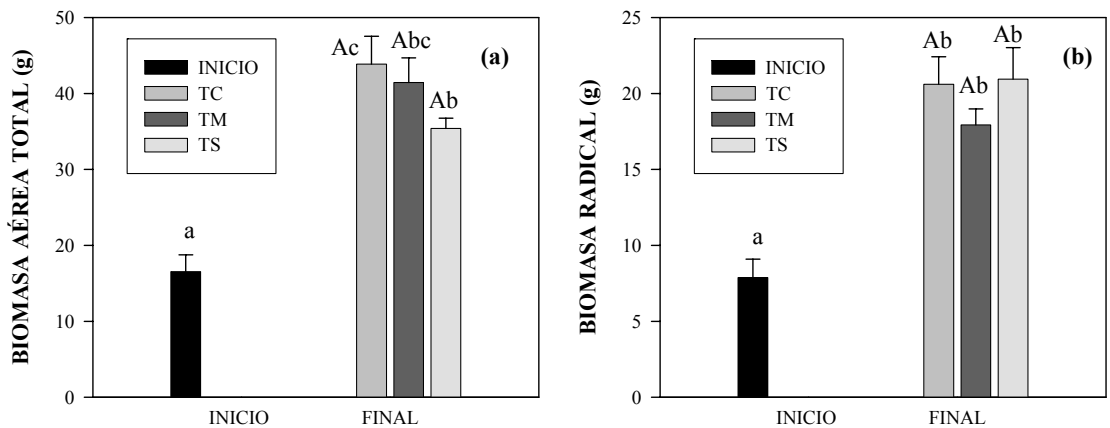


Figura 9: Biomasa aérea total (a) y radical (b) por tratamiento, al inicio y final del periodo de restricción hídrica (media \pm error estándar; n=10). Letras mayúsculas indican diferencias significativas, entre los tratamientos al final del ensayo y las letras minúsculas distintas indican diferencia significativa entre el inicio y el término del ensayo ($p \leq 0,05$).

A pesar del periodo de restricción hídrica y su severidad, que ocasionó la disminución significativa de la biomasa foliar, ésta no afectó significativamente la biomasa aérea total de los individuos bajo restricción hídrica, TS y TM presentaron un 19% y un 6 %, respectivamente, menos biomasa aérea total que las plantas del tratamiento TC, pero esta diferencia no fue significativa. Además, los individuos de cada tratamiento presentaron, al término del ensayo, un aumento significativo promedio del 59% respecto al inicio del ensayo (Figura 9 a).

Es importante señalar que la biomasa radical tiene un comportamiento diferente a los otros componentes estudiados, puesto que, en las plantas del tratamiento severo fue levemente superior en 1% a la biomasa del tratamiento control. Además, el menor desarrollo de la raíz lo presentaron las plantas del tratamiento moderado. Esto podría considerarse como una tendencia de las plantas del tratamiento severo a desarrollar una mayor cantidad de raíces en condiciones de restricción hídrica. Se necesitaría de más tiempo de estudio para saber si el crecimiento en TS continuaría o se mantendría sin diferencias significativas, respecto a los otros tratamientos. De todas formas, es importante considerar que en estudios de plantas leñosas realizados en la cuenca Mediterránea, se observaron numerosas excepciones que indican que la profundidad de la raíz es un factor más, pero no decisivo, en la estrategia hídrica general de la especie (Joffre *et al.*, 2001 en Valladares, 2004).

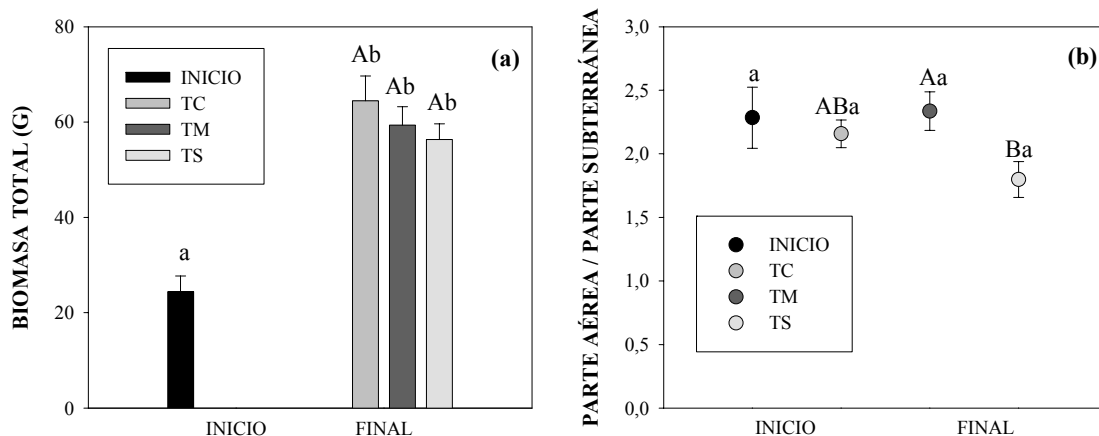


Figura 10: Biomasa total (a) y Relación parte aérea/parte subterránea (PA/PS) (b) por tratamiento, al inicio y final del periodo de restricción hídrica (media \pm error estándar; n=10). Letras mayúsculas indican diferencias significativas, entre los tratamientos al final del ensayo de restricción hídrica y las letras minúsculas distintas, indican diferencia significativa entre el inicio y término del ensayo de restricción hídrica ($p \leq 0,05$).

La biomasa total observada en *L. caustica* al final del ensayo no presentó diferencia significativa entre los tratamientos. La diferencia entre TC y TS, no superó el 13%, mientras que, entre TC y TM, alcanzó sólo un 8% (Figura 10 a). Estos resultados son similares a los obtenidos en *P. latifolia* que, en condiciones naturales, no presentó diferencia significativa en el incremento de biomasa total entre el tratamiento control y el de sequía, a diferencia de lo ocurrido en *A. unedo*, donde la diferencia entre tratamientos alcanza el 83% (Ogaya y Peñuelas, 2007). Otro estudio de campo realizado en especies mediterráneas, muestra que la biomasa total de tres especies presenta una diferencia del

33% entre los individuos sometidos y no a déficit hídrico. Sin embargo, esta diferencia no alcanza a ser estadísticamente significativa (Prieto, *et al.*, 2009).

3.3.4 Relación parte aérea/parte subterránea y distribución porcentual de la biomasa

El comportamiento de los componentes aéreo y subterráneo determinó que la relación parte aérea/parte subterránea (PA/PS), al inicio y al final del periodo del ensayo, no presentara diferencia significativa pero, al comparar esta relación entre los tratamientos (TC, TM y TS), al término del periodo de restricción hídrica, se observó que los individuos de TS reducen significativamente la relación PA/PS respecto a los individuos de TM (Figura 10 b).

La distribución porcentual de la biomasa tuvo la variación más significativa en la biomasa foliar, donde se observó una importante reducción de porcentaje entre las plantas del inicio del ensayo y las del final del periodo de estudio. Además, finalizado el periodo de restricción hídrica, los individuos de TS presentaron una biomasa foliar significativamente menor que los individuos de TM y TC y menor que al inicio del estudio (Cuadro 2).

Cuadro 2: Distribución porcentual de la biomasa por tratamiento, al inicio y final del periodo de restricción hídrica (media \pm error estándar; n=10). Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre los tratamientos por componente al final del ensayo de restricción hídrica y las letras minúsculas distintas, indican diferencia significativa por componente entre el inicio y término del ensayo de restricción hídrica ($p \leq 0,05$).

DISTRIBUCIÓN (%)	INICIO DEL ENSAYO	FINAL DEL ENSAYO		
		Tratamiento control	Tratamiento restricción hídrica moderada	Tratamiento restricción hídrica severa
Parte Aérea	68,0 \pm 2,4 a	68,0 \pm 1,1 Ba	69,4 \pm 1,6 Ba	63,5 \pm 1,6 Aa
Hojas	43,5 \pm 1,5 c	35,8 \pm 1,0 Bb	34,7 \pm 1,4 Bb	27,6 \pm 1,3 Aa
Tallos más Ramas	24,5 \pm 1,7 a	32,2 \pm 1,3 Ab	34,6 \pm 1,2 Ab	35,9 \pm 1,7Ab
Raíces	32,0 \pm 2,4 a	32,0 \pm 1,1 Aa	30,6 \pm 1,6 Aa	36,5 \pm 1,6 Ba

Al término del periodo de restricción hídrica la proporción de tallos más ramas aumentó significativamente respecto al inicio en los tratamientos TC, TM y TS pero no se observó diferencia significativa entre ellos. La variación entre el inicio y final del ensayo, permitió mantener la proporción de la parte aérea, de las plantas de TC y TM igual a la observada al inicio del estudio. Aunque la proporción de tallos más ramas también aumentó en las plantas de TS, la proporción de la parte aérea se vio significativamente disminuida respecto a TC y TM, producto de la disminución en la proporción de hojas en estas plantas.

La restricción hídrica ocasionó cambios en la distribución de los componentes aéreos y subterráneos, es así como las plantas del tratamiento TS presentaron un porcentaje de raíces significativamente superior a las observadas en las plantas de los tratamientos TC y TM (Cuadro 2).

La disminución de la proporción de hojas y en consecuencia de la parte aérea, de las plantas del tratamiento severo, sumado al aumento en la proporción de raíces, explica la disminución significativa de la relación PA/PS de las plantas de TS, respecto a las plantas de TM (Figura 10b).

En el caso de *Q. saponaria*, se observó una disminución en la relación parte aérea/parte subterránea de las plantas sometidas a restricción hídrica debido a un mayor desarrollo radical la estrategia utilizada por esta especie sería aumentar la exploración para captar agua, en desmedro de la biomasa foliar, disminuyendo la superficie de transpiración (Luna, 2006).

Ilabaca (2008) observó, en *P. boldus*, una disminución de la relación parte aérea/parte subterránea en las plantas del tratamiento control y las sometidas a restricción hídrica, debido a un aumento en la proporción de biomasa radical en las plantas de ambos tratamientos, esto indicaría que *P. boldus* prioriza el crecimiento radical por sobre el crecimiento de la parte aérea, como una estrategia independiente al estado hídrico de las plantas.

Aguirre (2008) en *C. alba*, observó una disminución en la biomasa foliar en las plantas sometidas a restricción hídrica, pero la relación parte aérea/parte subterránea no se vio afectada, sin embargo, la estrategia utilizada por esta especie sería similar a la utilizada por *L. caustica*, la cual consistiría en evitar la pérdida de agua por transpiración y de esta forma, resistir la época más restrictiva y no invertiría recursos en la búsqueda de nuevas fuentes de agua.

4. CONCLUSIONES

- El potencial hídrico foliar al alba, en *L. caustica* presenta una relación directa con el contenido hídrico de la maceta.
- *L. caustica* es una especie que puede tolerar episodios de restricción hídrica severa, a pesar de una disminución importante en el contenido hídrico foliar al alba y la presencia de valores muy negativos de potenciales hídricos al alba.
- *L. caustica* realiza ajuste osmótico para enfrentar la restricción hídrica y mantener el turgor celular adecuado.
- Frente a un periodo de restricción hídrica, el crecimiento en altura y diámetro a la altura del cuello son afectados negativamente.
- *L. caustica*, ante un periodo de sequía, presenta una disminución significativa de la biomasa foliar como estrategia para hacer frente al déficit hídrico, modificando su relación parte aérea/ parte subterránea.

5. BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, A. 2008. Identificación de mecanismos fisiológicos desarrollados por *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Peumo) ante condiciones de sequía. Memoria Ingeniería Forestal. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 33 p.
- AZCÓN-BIETO, J. y TALÓN, M. 2008. Fundamentos de fisiología vegetal. Segunda edición, Editorial McGraw-Hill. España. 651 p.
- CABELLO, A. 1979. Estudio anatómico y de germinación en Litre (*Lithraea caustica* (Mol.) H. et Arn.). Tesis. Ing. Forestal. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Santiago, Chile. 108 p.
- CABELLO, A. y DONOSO, C. 2006. *Lithraea caustica* (Molina) Hook. Et Arn. En: Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina Autoecología. DONOSO, C. Editorial Marisa Cuneo Ediciones. Valdivia, Chile. 333-339.
- CLARY, J.; SAVÉ, C.; HERRALDE, F. 2004. Water relations in competitive interactions of Mediterranean grasses and shrubs. *Annals of Applied Biology* 144 (2): 149-155.
- DIRECCIÓN METEOROLÓGICA DE CHILE. 2007. Climatología de localidades. Subdirección de Climatología y meteorología aplicada. Departamento de climatología. 46 p.
- DIRECCIÓN METEOROLÓGICA DE CHILE. 2008. Boletines diarios estación meteorológica Quinta normal. Subdepartamento Climatología de Meteorología Aplicada.
- DONOSO, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Primera edición. Editorial Universitaria. Santiago. Chile. 483 p.
- GALMÉS, J.; FLEXAS, J.; SAVÉ, R. Y MEDRANO, H. 2007. Water relations and stomatal characteristics of mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant Soil* 290: 139-155.
- HANSON, A. y HITZ, W. 1982. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Annual Review of Plant Physiology* 33:163-203.
- HERRALDE, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de variedades de almendro. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona, Barcelona, España. 140 p.
- ILABACA, D. 2008 respuestas ecofisiológicas desarrolladas por *Peumus boldus* MOL., frente a condiciones de restricción hídrica. Memoria Ingeniería Forestal. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 32 p.

JACOBSEN, A. 2009. Water stress tolerance of shrubs in mediterranean type climate regions: convergence of fynbos and succulent karoo communities with california shrub communities. *American Journal of Botany* 96(8): 1445–1453.

LARCHER, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. 3rd ed. Springer-Verlag. 303 p.

LEVITT, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Water, radiation, salt and other stresses. *Physiological Ecology series*. Academic Press. New York. 697 p.

LUNA, G. 2006. Evaluación de parámetros fisiológicos y de crecimiento en plantas de *Quillaja saponaria* Mol. Bajo condiciones de déficit hídrico. Memoria Ingeniería Forestal. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 35 p.

MARTÍNEZ, J. 1994. Relaciones agua-planta del almendro (*Amygdalus communis* L.) en condiciones hídricas adversas. Tesis doctoral. Universidad de Murcia. Murcia, España. 190 p.

MARTÍNEZ, J. y ARMESTO, J. 1983. Ecophysiological plasticity and habitat distribution in three evergreen sclerophyllous shrubs of the Chilean matorral. *Oecologia Plantarum* 4:211 - 219.

MONTENEGRO, G. 1984. Atlas de anatomía de especies vegetales autóctonas de la zona central. Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 153 p.

MORGAN, J. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 35: 299-319.

NARDINI, A.; LO GULLO, M. y SALLEO, S. 1999. Competitive strategies for water availability in two Mediterranean *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment* 22: 109–116.

OGAYA, R.; PEÑUELAS, J. MARTÍNEZ-VILALTA, J y MANGIRÓN, M. 2003. Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain. *Forest Ecology Management* 180: 175-184.

OGAYA, R. y PEÑUELAS, J. 2007. Tree growth, mortality, and above-ground biomass accumulation in a holm oak forest under a five-year experimental field drought. *Plant Ecology* 189:291–299.

OTIENO, D.; SCHMIDT, M.; KURZ-BESSON, C.; LOBO DO VALE, R.; PEREIRA, J. y TENHUNEN, J. 2007. Regulation of transpirational water loss in *Quercus suber* trees in a Mediterranean-type ecosystem. *Tree Physiology* 27: 1179–1187.

PARDOS, M.; JIMÉNEZ, M.; ARANDA, I.; PUÉRTOLAS, J. y PARDOS, J. 2005. Water relations of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings in response to shading and moderate drought. *Annals Forest Science* 62:377-384.

PRADO, J. A.; INFANTE, P.; ARRIAGADA, M. y AGUIRRE, S. 1988. Funciones de biomasa para siete especies arbustivas en la IV Región- CONAF/PNUD/FAO. Santiago, Chile. Documento de trabajo N° 14. 37 p.

PRIETO, P.; PEÑUELAS, J.; LLUSIA, J.; ASENSIO, D. y ESTIARTE, M. 2009. Effects of experimental warming and drought on biomass accumulation in a Mediterranean shrubland. *Plant Ecology* 205:179–191.

SANTA OLALLA, F. 2005. Agua y agronomía, primera edición, editorial Mundiprensa libros S.A. Madrid, España. 606 p.

SANTIBÁÑEZ, F. y URIBE, J. 1990. Atlas Agroclimático de Chile. Regiones V y Metropolitana. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Santiago, Chile. 65 p.

SCHOLANDER, P.; HAMMEL, H.; BRADSTREET, E. y HEMMINGSEN, E. 1965. Sap pressure in Vascular Plants. *Science* 148: 339-346.

SERRANO, L. y PEÑUELAS, J. 2005. Contribution of physiological and morphological adjustments to drought resistance in two Mediterranean tree species. *Biologia Plantarum* 49 (4): 551-559.

TURNER, N. y JONES, M. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. pp. 87-103. En: N.C. Turner y P.J. Kramer. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. John Wiley & Sons, Chichester.

TURNER, N. 1986. Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 175-190.

TURNER, N. 1988. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science* 9: 289 - 308.

TYREE, M y HAMMEL, H. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb-technique. *Journal of Experimental Botany* 23: 267-282.

TYREE, M. y RICHTER, H. 1981. Alternative Methods of Analysing Water Potential Isotherms: Some Cautions and Clarifications. I. *Journal of Experimental Botany* 32: 643 - 653.

VALLADARES, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. 163-190.

VILAGROSA, A; BELLOT, J; VALLEJO, V; y GIL-PELEGRIN, E. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54: 2015-2024.

VILAGROSA, A.; Cortina, J. ; Rubio, E.; Trubat , R.; Chirino, E.; Gil-Pelegrín, E y Vallejo, V. 2005. El papel de la ecofisiología en la restauración forestal de ecosistemas mediterráneos. Invest Agrar: Sist Recur For 14(3), 446-461.

VILLAR, P.; PLANELLES, R.; OLIET, J.; GONZÁLEZ, M.1998. Efecto de diferentes niveles de estrés hídrico y de su duración en las relaciones hídricas de plántulas de *Quercus ilex*. Actas del 4º Simposio Hispano-Luso sobre Relaciones Hídricas en Plantas. Murcia. 65-68.

VITA, A. 1989. Ecosistemas de bosque y matorrales mediterráneos y sus tratamientos silviculturales en Chile. Investigación y Desarrollo de áreas silvestres en zonas áridas y semiáridas de Chile. CONAF, PNUD, FAO, Santiago, Chile. Documento de Trabajo N°21. 243 p.

WEATHERLEY, P. 1970. Some aspects of water relations. Advances in Botanical Research 3: 171 – 206