



**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 FISIOLÓGICAS Y DE CRECIMIENTO EN PLANTAS  
DE *Quillaja saponaria* Mol. (QUILLAY), SOMETIDAS A DISTINTOS  
NIVELES DE RESTRICCIÓN HÍDRICA**

Memoria para optar al Título

Profesional de Ingeniero Forestal

**XIMENA MABEL BARRÍA MUÑOZ**

Profesores Guía: Ing. Forestal, Dra. Karen Peña Rojas

Ing. Forestal, Dr. Sergio Donoso Calderón

---

**Santiago, Chile**

**2011**

**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 FISIOLÓGICAS Y DE CRECIMIENTO EN PLANTAS**  
**DE *Quillaja saponaria* Mol. (QUILLAY), SOMETIDAS A DISTINTOS**  
**NIVELES DE RESTRICCIÓN HÍDRICA**

Memoria para optar al Título  
Profesional de Ingeniero Forestal

**XIMENA MABEL BARRÍA MUÑOZ**

Calificaciones:	Nota	Firma
Prof. Guía Srta. Karen Peña Rojas	7,0	.....
Prof. Guía Sr. Sergio Donoso Calderón	7,0	.....
Prof. Consejero Sr. Manuel Ibarra Martínez	7,0	.....
Prof. Consejero Sr. Juan Caldentey Pont	6,5	.....

*A mis padres por su amor incondicional  
A Feñita por creer en mí  
A mis hermanos por todo su cariño  
A mis amigos por la ayuda en esta memoria  
A mi Negro por siempre estar a mi lado en este largo camino*

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mis padres, Teresa y Héctor, por su infinito apoyo durante esta etapa, su amor incondicional y su constante preocupación por el término de esta memoria.

A mis profesores guías, Karen y Sergio, les doy las infinitas gracias por su confianza, apoyo y sus consejos en el desarrollo de este trabajo. Fue un placer trabajar con ustedes y saber que existen profesores que están dispuestos a enseñar y ayudar a los alumnos con mucha paciencia y sabiduría.

A mis profesores consejeros, Manuel Ibarra y Juan Caldentey, por sus correcciones y su disposición para completar el desarrollo de este estudio.

A mis hermanos, Nano y Andrea, que de distintas maneras fueron un apoyo importante para el término de esta etapa.

A mi tío querido, Feñita, por ser parte importante de mi vida, siempre creer en mi y apoyarme en toda las decisiones tomadas desde el comienzo de este largo camino.

A mis amigos, Vania, Francisco, David y Antonella por hacer de esta etapa inolvidable, en ustedes encontré grandes personas y muy buenos amigos.

En especial quiero agradecer a Antonella, una gran amiga y confidente quien me ayudo a tomar los datos de esta memoria, con largas horas al sol midiendo y trasladando plantas. Espero que con el término de esta etapa no nos distanciamos.

A Cristian Pacheco, por su paciencia y apoyo en la toma de datos. A Sergio por su buena disposición siempre y su ayuda en evitar los ataques “perrorísticos”.

A Cristian Ponce por ser parte de mi vida, con tu amor y cariño, siempre estando a mi lado dándome apoyo y fuerza.

A todos ustedes y los que se me puedan haber quedado en el tintero, muchas gracias.

## ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Antecedentes generales del quillay</b>	<b>1</b>
<b>1.2. Déficit hídrico</b>	<b>2</b>
1.2.1. Mecanismos de resistencia a la sequía	2
1.2.2. Variables que definen el estado hídrico de las plantas	3
1.2.3. Parámetros derivados de la curva presión/volumen (P/V)	4
<b>1.3. Crecimiento y biomasa</b>	<b>5</b>
<b>2. MATERIAL Y MÉTODO</b>	<b>7</b>
<b>2.1. Instalación del ensayo</b>	<b>7</b>
<b>2.2. Tratamientos</b>	<b>7</b>
<b>2.3. Mediciones a realizar</b>	<b>8</b>
2.3.1. Condición hídrica de los individuos	8
2.3.2. Crecimiento y biomasa	9
<b>2.4. Análisis estadístico</b>	<b>10</b>
<b>3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	<b>11</b>
<b>3.1. Condición hídrica de los individuos</b>	<b>11</b>
3.1.1. Variación del contenido hídrico de la maceta (CHM%) durante el ensayo	11
3.1.2. Variación del $\Psi_a$ y CHM% durante el ensayo	12
3.1.3. Variación del $\Psi_a$ y CHRa durante el ensayo	12
3.1.4. Parámetros derivados de la curva presión/volumen	15
<b>3.2. Crecimiento y biomasa</b>	<b>17</b>
3.2.5. Crecimiento en diámetro a la altura del cuello	17
3.2.6. Crecimiento en longitud del ápice	18
3.2.7. Comportamiento del área foliar	19
3.2.8. Distribución de la biomasa	21
<b>4. CONCLUSIONES</b>	<b>26</b>
<b>5. BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>27</b>

## ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

<b>Cuadro 1.</b> Variación del potencial hídrico al alba ( $\Psi_a$ ), el contenido hídrico relativo al alba (CHRa) y contenido hídrico de la maceta (CHM%) _____	13
<b>Cuadro 2.</b> Contenido hídrico relativo a cero turgor ( $CHR_0$ ), potencial de presión a pleno turgor ( $\Psi_{p100}$ ), potencial osmótico a pleno turgor ( $\pi_{100}$ ), potencial osmótico a cero turgor ( $\pi_0$ ) y módulo de elasticidad de la pared celular ( $\epsilon$ ) _____	16
<b>Figura 1.</b> Contenido hídrico de la maceta (CHM%) _____	11
<b>Figura 2.</b> Variación del potencial hídrico al alba ( $\Psi_a$ ) _____	12
<b>Figura 3.</b> Incremento acumulado del diámetro a la altura del cuello (DAC) _____	18
<b>Figura 4.</b> Incremento acumulado en altura (L) _____	19
<b>Figura 5.</b> Comportamiento del área foliar (AF) _____	20
<b>Figura 6.</b> Biomasa foliar (A), biomasa de tallos y ramas (B), biomasa total (C) _____	23
<b>Figura 7.</b> Biomasa aérea total (A), biomasa radicular (B), relación parte aérea/parte subterránea (C) _____	25

## RESUMEN

*Quillaja saponaria* (quillay), es un árbol endémico de la zona central de Chile. Esta zona tiene un clima mediterráneo que se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad de las precipitaciones, que se concentran principalmente en invierno, ocasionando veranos secos con un alto déficit de humedad ambiental. Debido a esto, las plantas se enfrentan a un ambiente desfavorable para su crecimiento, obligándolas a desarrollar mecanismos que les permitan afrontar este período restrictivo de la mejor forma posible.

El objetivo de este estudio es evaluar la respuesta hídrica y de crecimiento en plantas de quillay, de un año de edad, sometidas a tres niveles de restricción hídrica, en forma controlada en la Región Metropolitana. Las plantas se colocaron en macetas de nueve litros, el control de la condición hídrica se realizó mediante el contenido hídrico de la maceta (CHM%). Se mantuvieron 65 individuos en riego permanente (TC con CHM superior a 70%), 85 individuos con restricción hídrica moderada (TM con CHM% de 30 – 45%) y 124 individuos con restricción hídrica severa (TS con CHM% inferior a 30%). Para conocer la condición hídrica de los individuos, en cada tratamiento, se midió el potencial hídrico ( $\Psi_a$ ) y el contenido hídrico relativo (CHRa), al alba. Además, mediante las curvas presión/volumen (P/V), se determinó el potencial de presión a 100% turgor ( $\Psi_{pt}$ ), el potencial osmótico a 100% turgor ( $\pi_{100}$ ) y a cero turgor ( $\pi_0$ ), el contenido hídrico relativo a cero turgor (CHR<sub>0</sub>) y el módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ). También, se midió mensualmente el incremento en longitud del ápice (L) y el incremento del diámetro a la altura del cuello (DAC). Conjuntamente, se evaluó la biomasa total, por componente, la relación parte aérea/parte subterránea (PA/PS) y el comportamiento del área foliar al inicio, al final del período de restricción hídrica y al final del período de rehidratación.

Los resultados mostraron una estrecha relación entre el  $\Psi_a$  y el CHM%. Cuando el CHM% alcanzó el 33% para TM y el 24 % para TS, el  $\Psi_a$  fue significativamente más negativo que en TC. Con respecto a los parámetros derivados de la curva P/V se observaron diferencias significativas entre TC y los tratamientos sometidos a restricción hídrica, sin diferencias entre estos últimos. El  $\pi_{100}$  y el  $\pi_0$  disminuyeron significativamente al final del período de restricción, lo mismo sucedió con el CHR<sub>0</sub>. El  $\epsilon$  no mostró diferencias entre los tratamientos. Esto indicaría una tendencia a realizar ajuste osmótico por parte de quillay frente a restricción hídrica.

En relación al crecimiento se observó que tanto el L como el DAC son significativamente menores durante el ensayo en TM y TS en comparación a TC, lo mismo sucede con la biomasa aérea y radicular. La relación PA/PS para todos los tratamientos disminuye, siendo mayor en TM, esto indicaría que quillay aumenta el desarrollo radicular por sobre el aéreo.

**Palabras claves:** crecimiento, biomasa, potencial hídrico, *Quillaja saponaria*, restricción hídrica.

**PHYSIOLOGICAL RESPONSES AND GROWTH IN PLANTS *Quillaja saponaria*  
Mol. (QUILLAY) SUBJECTED TO DIFFERENT LEVELS OF WATER  
RESTRICTIONS**

**ABSTRACT**

*Quillaja saponaria* (quillay), is an endemic tree of central zone of Chile. This area has a Mediterranean climate that is characterized by a marked seasonality in rainfall, mainly concentrated in the winter. The summers are dry and with high sun radiation. Because of this, plants are faced an unfavorable environment for growth, forcing them to develop mechanisms that enable them to face this period the best way.

The aim of this study is assess growth and water restriction response in quillay plants, one year age, which were subjected to three levels of water restriction in a controlled way in the Metropolitan Region. The plants were placed in pots of nine liters, the water contents was controlled by pot weight (WCP%). 65 plants were well watered (TC), 85 plants with moderate water restriction (TM with WCP% 30 - 45%) and 124 plants with severe water restriction (TS with WCP% less than 30%). To asses the water condition of plants in each treatment, was measured, predawn water potential ( $\Psi_a$ ) and relative water content (RWC<sub>a</sub>). In addition, through the curves pressure/volume (P/V), was determined pressure potential at full turgor ( $\Psi_{pt}$ ), osmotic potential at full turgor ( $\pi_{100}$ ) and loss point ( $\pi_0$ ), relative water content at turgor loss point (RWC<sub>0</sub>) and elasticity modulus ( $\epsilon$ ). Besides, was measured monthly the shoot increment of the main axis (L) and the diameter at the height of collar (DHC). Also, was evaluated the total biomass, by component, the shoot/root ratio (PA/PS) and the respose of leaf area, at the beginning, end of water restrictive period and at the end of rehydration.

The results showed a close relationship between WCP% and  $\Psi_a$ . When the WCP% reached 33% for TM, and 24% for TS,  $\Psi_a$  was significantly more negative than TC. The derived parameters of the curve P/V showed only significant differences between TC and water restriction treatments. The  $\pi_{100}$  and  $\pi_0$  decreased significantly at the end of water restrictive period, the same happened with RWC<sub>0</sub>. The  $\epsilon$  didn't show differences between treatments. This would indicate a trend towards osmotic adjustment by quillay.

During the study, growth in height (L) and DAC are significantly lower in TM and TS compared to TC. A similar result was observed with aerial and root biomass. The ratio PA/PS to all treatments decreased, being higher in TM, this would indicate that quillay increases root development rather than the above ground biomass.

**Key words:** growth, biomass, water potential, *Quillaja saponaria*, water restriction.



# 1. INTRODUCCIÓN

Las adaptaciones que presentan los individuos o poblaciones de una especie, a un hábitat determinado, se expresan a través de combinaciones de caracteres, procesos metabólicos o vías de desarrollo, que a su vez reflejan las características de ese hábitat (Donoso, 1998).

En Chile, debido a la extensión geográfica, es posible observar estas adaptaciones que se ven influidas tanto por los montos de precipitación, el tipo de suelo, la altitud en la cual se desarrollan, por lo que las distintas modificaciones, tanto fisiológicas como morfológicas, que deben desarrollar dan como resultado los distintos tipos forestales presentes en nuestro país.

En la zona centro de Chile, la cantidad de agua disponible es una característica que influye en la distribución y desarrollo de las especies. Por lo mismo, esto hace que los individuos deban adecuarse a condiciones poco favorables, desarrollando diversos mecanismos de adaptación que les permitan vivir en estos lugares. Ejemplo de esto se puede observar en el tipo forestal esclerófilo, que se desarrolla en un clima mediterráneo, el cual se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad en las precipitaciones, que se concentran principalmente en la estación invernal, lo que conlleva a veranos secos con ausencia casi total de precipitaciones y un alto déficit de humedad ambiental.

Esta falta de agua puede provocar una alteración en el área foliar, la tasa de fotosíntesis, la distribución de biomasa y en consecuencia, en la productividad de la planta, y en casos donde la falta de agua se prolonga por un largo período puede llegar a causar la muerte de ésta.

## 1.1. Antecedentes generales del quillay

El quillay es una de las especies más importantes dentro del bosque de tipo esclerófilo, el que se caracteriza por la presencia dominante de especies de hojas coriáceas (duras) (Delard, 2008). Es una especie endémica de Chile, de amplia distribución, se encuentra desde la Provincia de Limarí (IV Región), hasta la del Bío-Bío (VIII Región), en la zona litoral central y andina, desde los 15 a 1600 m.s.n.m. (Rodríguez *et al.*, 1986).

Se adapta a climas secos y cálidos, pero también se encuentra en sitios más frescos y húmedos, e incluso soporta nieve y heladas. En el valle central crece en lugares soleados y en los faldeos de los cerros más o menos secos, con escasa vegetación (Rodríguez *et al.*, 1986).

La utilización del quillay se remonta a principios del siglo XX, caracterizada por una sobreexplotación indiscriminada del recurso. Es por esto que en la actualidad la mayoría de las formaciones de quillay presentan poca cobertura y una densidad que no sobrepasa los 30 individuos por hectárea (Delard, 2008).

Esta especie presenta un gran desarrollo de su sistema radicular tanto en profundidad, como horizontalmente, cualidad que le permite capturar eficientemente los nutrientes y el agua del suelo. Esta característica permite que también sea frecuentemente utilizado para estabilizar suelos (Delard, 2008).

La principal razón del interés en quillay radica en que es una especie nativa multipropósito, es decir, genera una serie de productos y variados beneficios. Se utiliza tradicionalmente como: combustible, artesanías, detergentes y champú, producción apícola, hojarasca, silvopastoral, ornamental y medicinal. Sin embargo, su importancia económica radica fundamentalmente en la alta concentración de saponinas en sus tejidos, las cuales tienen una gran cantidad de usos industriales en: alimentación humana y animal, agricultura, cosmética, detergentes, fotografía, minería y farmacéutica. Su aprovechamiento forestal constituye una actividad de relevancia en la zona semiárida y mediterránea de Chile. Además, el quillay es utilizado con fines paisajísticos, como árbol urbano, en áreas de recreación, prados y sitios arbolados (Quintana, 2008).

## **1.2. Déficit hídrico**

En sentido estricto sequía es el término meteorológico que se refiere a aquellos períodos donde la precipitación no es suficiente para mantener la demanda evaporativa. Passioura (1996) hace esta definición, pero en términos aplicados define la sequía como las circunstancias bajo las cuales las plantas sufren una reducción del crecimiento o la producción por causa de insuficientes recursos hídricos o porque, a pesar de que aparentemente hay suficiente agua en el suelo, el déficit de humedad es demasiado elevado. Es en este caso cuando podemos hablar de estrés hídrico, el principal tipo de estrés en las zonas de clima mediterráneo.

El período de tiempo requerido para causar daños depende de la especie, la capacidad de almacenamiento de agua del suelo, y las condiciones atmosféricas que afectan la tasa de evaporación y transpiración (Chimenti, 2004).

### **1.2.1. Mecanismos de resistencia a la sequía**

Se dice que una especie es resistente a la sequía cuando tiene atributos que le permiten enfrentar con éxito la exposición a la sequía (Chimenti, 2004). Los mecanismos de resistencia a la sequía según Herralde (2000) son los siguientes:

1. Mecanismos 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 recursos, y a las condiciones climáticas. Superan los periodos desfavorables en forma de semillas, bulbos, rizomas, etc. Las plantas que no poseen un ciclo anual también pueden presentar algunos mecanismos de escape como un inicio del ciclo vegetativo previo al de la época de sequía, así como fechas de floración y fructificación tempranas.

2. Mecanismos de evitación: Son mecanismos destinados a retrasar lo más posible la deshidratación de la planta, para evitar llegar a un déficit hídrico. La estrategia es incrementar al máximo la captación de agua y reducir al mínimo sus pérdidas.
3. Mecanismos de tolerancia: Son aquellos mecanismos que permiten que la planta siga siendo funcional aunque haya pérdidas de agua y se produzca un déficit hídrico. En este sentido resulta más útil la nomenclatura de Turner (1986), en que la definición del término tolerante se hace aún más precisa. Así habla de plantas tolerantes a potenciales hídricos bajos y separa los mecanismos en dos tipos: los destinados al mantenimiento de la turgencia celular (ajuste osmótico y ajuste elástico) y los que permiten la tolerancia a la deshidratación (tolerancia protoplasmática).

### 1.2.2. Variables que definen el estado hídrico de las plantas

Las plantas que toleran condiciones de déficit hídrico tienen respuestas morfo-fisiológicas que les permiten sobrevivir bajo estas condiciones. La capacidad de una planta para mantener su estado hídrico, a medida que disminuye la disponibilidad de agua, se refleja en el potencial hídrico ( $\Psi$ ), en el contenido hídrico relativo (CHR), en el potencial de solutos ( $\pi$ ) de los tejidos, en el ajuste osmótico (AO) y en el ajuste elástico a través del módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) (Chapin III *et al.*, 1993).

El potencial hídrico ( $\Psi$ ), corresponde, desde el punto de vista energético, al trabajo que habría que 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 pura (a menudo denominada “libre” por oposición a “ligada”), a la misma temperatura y presión atmosférica (Azcon – Bieto y Talón, 2008).

El concepto de potencial hídrico como medida del estado de la energía libre del agua es aplicable a las células vegetales. El potencial hídrico de una planta, consta de tres componentes:

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

siendo  $\Psi_s$ ,  $\Psi_p$  y  $\Psi_m$  respectivamente la contribución al potencial hídrico de fuerzas osmóticas, de presión y matriciales en una célula o tejido vegetal (Azcon – Bieto y Talón, 2008).

Los intercambios de agua celular están controlados por la vacuola y además, la célula parenquimatosa madura se comporta como un osmómetro. En tal situación, se desprecia la contribución de la matriz ( $\Psi_m = 0$ ), quedando:

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

La reducción del potencial hídrico debido a la presencia de sustancias disueltas viene dada por el potencial osmótico ( $\Psi_s$ ). Los solutos actúan disminuyendo la capacidad del agua en solución para realizar un trabajo, por lo que el  $\Psi_s$  es siempre negativo. El potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) es igual pero de signo contrario a la presión osmótica de la solución ( $\pi$ ). el citoplasma celular en muchas plantas tiene un potencial osmótico típico en torno a -1,0 MPa (Planes, 1994).

El potencial de turgencia ( $\Psi_p$ ), representa el efecto que sobre el  $\Psi$  ejercen las presiones hidrostáticas del sistema considerado, pudiendo ser positivo si se habla de presiones o negativo si se habla de tensiones. En una hoja turgente, se cumple que el  $\Psi = 0$ , y por tanto  $\Psi_s = -\Psi_p$ . Conforme la hoja pierde agua, la presión de turgencia generada por la pared celular disminuye de forma aproximadamente lineal con la reducción en volumen celular, hasta llegar al punto de pérdida de turgencia, en donde el  $\Psi_p = 0$ . Cuando este punto se alcanza, se suele observar síntomas visibles de marchitez (Planes, 1994).

El mantenimiento de la turgencia es fundamental para los procesos de desarrollo y crecimiento de la planta tales como la elongación celular, expansión foliar, apertura estomática y fotosíntesis (Planes, 1994).

### 1.2.3. Parámetros derivados de la curva presión/volumen (P/V)

El potencial osmótico a pleno turgor ( $\pi_{100}$ ), es un parámetro muy importante en las relaciones hídricas del tejido vegetal, ya que, fija el límite superior de presión de turgencia que el tejido puede desarrollar.

Un descenso en los niveles del  $\pi_{100}$  observado en una curva P/V es el principal indicador para detectar un ajuste osmótico. La tolerancia al estrés hídrico, generalmente, implica el desarrollo de bajos potenciales osmóticos. La disminución del potencial osmótico puede ser el resultado de una acumulación de solutos en respuesta a un estrés. Este fenómeno permite mantener la presión de turgencia necesaria a un potencial hídrico menor del que es posible en plantas que no realizan ajuste osmótico. Esto beneficia a los procesos dependientes de turgencia positiva como el crecimiento celular y foliar, apertura estomática y fotosíntesis, y permite, por tanto, que continúe el crecimiento de la planta a potenciales hídricos que en otro caso podrían ser inhibitorios (Planes, 1994).

El potencial osmótico a cero turgor ( $\pi_0$ ), suele ser algo más negativo que el potencial hídrico “crítico” para el cierre estomático. Se admite que los cambios en apertura estomática se pueden explicar mejor en términos de  $\Psi_p$  en vez de  $\Psi$ , ya que parece ser que mientras el potencial hídrico crítico varía estacionalmente, el  $\Psi_p$  crítico permanece razonablemente constante a lo largo de la estación (Planes, 1994).

El ajuste osmótico es una acumulación activa de solutos que lleva a una disminución del potencial osmótico a plena turgencia y en el punto de marchitez, que permite mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos. Ello permite mantener el crecimiento celular, la apertura estomática y la fotosíntesis, favorecer la supervivencia a la deshidratación y explorar un mayor volumen de agua del suelo (Herralde, 2000).

Existe también, una relación entre el punto de pérdida de turgencia y la elasticidad de la pared celular. En los tejidos con paredes celulares rígidas, el potencial de turgencia ( $\Psi_p$ ) decrece más rápidamente en respuesta a una reducción en contenido hídrico que otros tejidos con paredes celulares más elásticas. Por tanto, la diferencia entre el  $\pi_{100}$  y el  $\pi_0$  suele ser menor en tejidos con paredes celulares más rígidas (Planes, 1994).

El comportamiento del contenido hídrico relativo a cero turgor ( $CHR_0$ ), es variable, siendo muy dependiente de la aparición de un ajuste osmótico, de cambios de elasticidad o de ambos conjuntamente. Como consecuencia, de una restricción hídrica, cabe esperar valores de  $CHR_0$  más bajos cuando ocurre un ajuste osmótico o un aumento de elasticidad. Cuando aumenta la rigidez, se ha observado que el  $CHR_0$  aumenta. Cuando ocurre un ajuste osmótico y aumento de rigidez, uno de los dos mecanismos suele ser el factor dominante que gobierna los cambios del  $CHR_0$  (Planes, 1994).

Las paredes de las células vegetales presentan propiedades plásticas y elásticas y son estas últimas las que generan el potencial de turgencia en células vivas. La plasticidad posibilita la extensión permanente de las células en crecimiento (Herralde, 2000).

El módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ), es una medida de las propiedades elásticas de las paredes celulares y está relacionado inversamente con el radio celular (Tyree y Jarvis, 1982). La variación de  $\epsilon$  puede ser el resultado de cambios en la proporción de las diferentes macromoléculas que componen la pared celular y en la cantidad total de material en la pared celular.

En un tejido elástico, con el  $\epsilon$  pequeño, se da una menor pérdida de turgencia ante la pérdida de un determinado volumen de agua, que un tejido más rígido. Por lo tanto, para un valor particular de  $\Psi$ , un tejido más elástico tiene un menor  $CHR$ , menor  $\Psi_s$  y mayor  $\Psi_p$  que un tejido más rígido. Por tanto, un  $\epsilon$  pequeño contribuye al mantenimiento de la turgencia prácticamente de la misma manera que un ajuste osmótico. Sin embargo, un aumento de elasticidad tendería a contrarrestar un aumento de la turgencia por ajuste osmótico. Kikuta y Richter (1986), proponen el término “ajuste elástico” como un mecanismo de resistencia a la sequía basado en un aumento de elasticidad del tejido, capaz de regular el potencial de turgencia. De esta manera, es posible la disminución en el  $\pi_0$  en ausencia de ajuste osmótico.

### **1.3. Crecimiento y biomasa**

La supervivencia y/o tolerancia a la sequía depende generalmente de una combinación óptima de distintos caracteres tales como: disminución del área foliar y del tamaño celular, crecimiento y mantenimiento de la funcionalidad del sistema radical en profundidad y otros cambios morfofisiológicos que son consecuencia de la restricción hídrica (Chimenti, 2004).

El déficit hídrico se define como el contenido en agua de un tejido o célula cuando resulta inferior al contenido hídrico más alto de la planta en su estado más hidratado. Cuando el déficit hídrico se desarrolla lo suficientemente despacio para aceptar cambios en el proceso,

tiene efectos severos en el crecimiento, siendo uno de ellos la limitación en la expansión foliar. El área foliar es importante porque usualmente es proporcional a la fotosíntesis. Sin embargo, una rápida expansión foliar puede afectar negativamente la disponibilidad del agua (Taiz y Zeigers, 2002).

La disponibilidad de agua puede alterar en gran medida el área foliar, la tasa de fotosíntesis, el patrón de distribución de biomasa y por consecuencia, la productividad de la planta (Teskey y Hincley, 1986). El marchitamiento de las hojas y de los tallos jóvenes es otro efecto causado por la sequía, que durante períodos prolongados puede provocar la muerte de la planta o el daño permanente de alguna de sus partes (Martínez *et al.*, 2002).

Martínez *et al.* (2002), observaron en plantas de *Pinus leiophylla*, sometidas a distintos niveles de restricción hídrica, que la disminución de agua en el suelo afectó de manera significativa la acumulación de biomasa en las plantas, disminuyendo en hasta el 80%. El efecto negativo del déficit hídrico fue más intenso en la parte aérea de la planta que en la raíz, lo que ocasionó que la relación parte aérea/parte subterránea se redujera proporcionalmente, en especial, en condiciones de déficit hídrico severo. Esto se interpreta como un mecanismo de la planta para resistir la sequía al tratar de mantener un equilibrio más favorable entre la capacidad de absorción de agua y la demanda transpiratoria.

La resistencia a la sequía se denomina a distintos medios por los cuales plantas sobreviven a períodos de tensión hídrica ambiental. Básicamente las plantas son resistentes a la sequía, ya sea porque su protoplasma es capaz de sobrellevar la deshidratación sin sufrir daños permanentes, o porque poseen características estructurales o fisiológicas que tienen por resultado el aplazamiento o la evasión de un nivel letal de desecación (Kramer y Duke, 1974).

Por lo expuesto anteriormente el objetivo general de esta memoria es evaluar la respuesta hídrica y de crecimiento en plantas de quillay, de un año de edad, sometidas a tres niveles de restricción hídrica, en forma controlada. Específicamente se evalúa la respuesta en potencial hídrico y contenido hídrico relativo al alba, según nivel de restricción hídrica. Además, se comparan la respuesta de variables hídricas obtenidas de las curvas presión/volumen de plantas. También, se determina si existe algún mecanismo de respuesta en plantas de quillay frente a restricción hídrica. Finalmente, se evalúa el efecto en el crecimiento en longitud y diámetro, distribución de la biomasa aérea y radicular, y relación parte aérea/subterránea según nivel de restricción hídrica

## 2. MATERIAL Y MÉTODO

El estudio se desarrolló en las instalaciones del vivero Antumapu, perteneciente a la Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza de la Universidad de Chile. Éste se llevó a cabo en el período estival 2008 – 2009, bajo condiciones semicontroladas, con la finalidad de identificar algunas respuestas fisiológicas y de crecimiento desarrollados por quillay frente a condiciones de restricción hídrica.

### 2.1. Instalación del ensayo

Se seleccionaron 280 individuos de quillay, de un año de edad, provistos por Natural Response S.A., con cualidades homogéneas en cuanto a tamaño, número de hojas y estado sanitario.

Estas plantas fueron trasplantadas a maceteros de 9 litros. El sustrato que se utilizó es una mezcla compuesta por 60% suelo del lugar, 20% arena y 20% perlita. Una vez instaladas las plantas se les aplicó superfosfato triple y urea en las siguientes cantidades 1,20 y 0,32 g/l respectivamente, para evitar el efecto de la deficiencia nutricional.

Los maceteros fueron distribuidos aleatoriamente en un sector del vivero sin sombreado, siendo regados a saturación, cada dos días, hasta el comienzo del ensayo, en el mes de noviembre. Este período duró un mes con la finalidad de que las plantas se adapten a su nueva condición antes de iniciar el ensayo de restricción hídrica, de modo de eliminar el efecto del estrés que se produce al momento del trasplante.

### 2.2. Tratamientos

A inicios del mes de noviembre, las plantas se sometieron a los siguientes tratamientos: 65 individuos se regaron regularmente manteniéndolos bien hidratados constituyendo el tratamiento control (TC), 85 individuos fueron sometidos a una restricción hídrica moderada (TM), donde el contenido hídrico de la maceta (CHM%) se mantuvo en un rango de 30 a 45%, los individuos restantes corresponden al tratamiento de restricción hídrica severa (TS), que tuvo un CHM% inferior a 30%.

El control de la pérdida de humedad del sustrato se llevó a cabo mediante la medición del contenido hídrico de la maceta (CHM%), a 9 individuos en el tratamiento control, a 12 individuos en el tratamiento de restricción hídrica moderada y 22 en el caso de la severa. El CHM% se obtuvo a partir de la ecuación:

$$CHM\% = \frac{Pf - Ps}{Ph - Ps} \times 100$$

Donde

- Ph es el peso hidratado de la maceta obtenido en una balanza de 0,1 kg de precisión una vez transcurridas 24 horas desde un riego a saturación. Este valor corresponde al 100% de CHM%.
- Pf es el peso fresco de la maceta al momento de la medición.
- Ps es el peso seco del sustrato obtenido a partir de muestras de seis macetas en una estufa de aire forzado a 105°C, hasta obtener un peso constante.

El período de restricción hídrica tuvo una duración de cuatro meses, iniciándose en el mes de diciembre y finalizando en el mes de abril. Luego de la última medición correspondiente a este período las plantas fueron rehidratadas por dos meses finalizando el ensayo en el mes de junio.

### 2.3. Mediciones a realizar

Las variables se evaluaron a nivel de relaciones hídricas, crecimiento y distribución de biomasa en la planta.

#### 2.3.1. Condición hídrica de los individuos

Para evaluar la respuesta de las plantas a la restricción hídrica se determinó regularmente, a lo menos una vez al mes, el potencial hídrico ( $\Psi_a$ ) y el contenido hídrico relativo (CHRa) foliar, al alba.

Para cada medición se seleccionaron al azar ocho individuos por tratamiento y se extrajo una ramilla de cada uno, procurando que presentaran características homogéneas en cuanto al número y madurez de las hojas, y al área foliar. El control de  $\Psi_a$  se realizó utilizando una bomba de presión PMS Instrument Modelo 1000.

Por su parte, el CHRa se obtuvo determinando los pesos frescos (Pf), hidratado (Ph) y seco (Ps), de las ocho ramillas extraídas, para obtener  $\Psi_a$ , a través de la siguiente ecuación:

$$CHR\% = \frac{Pf - Ps}{Ph - Ps} \times 100$$

El Pf se obtuvo en una balanza de precisión de tres decimales, en el momento de la medición de  $\Psi_a$ . Posteriormente se determinó el Ph, que corresponde al peso de la ramilla luego de que ésta fuera hidratada por 24 horas en agua destilada en condiciones de frío (alrededor de 4°C) y oscuridad, a fin de lograr una hidratación de la muestra. Por último se obtuvo el Ps manteniendo la ramilla en una estufa de aire forzado a 65°C, hasta lograr un peso constante.



Para evaluar si desarrollan mecanismos fisiológicos frente a la restricción hídrica, se construyeron las curvas presión/volumen (P/V). Para esto se seleccionaron seis ramillas rehidratadas al azar por tratamiento de las utilizadas para determinar el  $\Psi_a$ . Se midió el potencial hídrico ( $\Psi$ ) y el peso fresco (Pf), mediante mediciones sucesivas de peso y de potencial hídrico durante el período de libre deshidratación.

La estimación de los parámetros se realizó utilizando la transformación tipo II (Tyree y Richter, 1981), la cual relaciona el valor recíproco del potencial hídrico con el contenido hídrico relativo (CHR).

$$\frac{1}{\Psi} = a \times CHR + b$$

Donde  $\Psi$ , es el potencial hídrico total, que se asume como la suma entre potencial osmótico ( $\pi$ ) y el potencial de turgor ( $\Psi_p$ ), a y b son coeficientes de regresión.

De esta manera, los parámetros a calcular fueron los siguientes:

- Contenido hídrico relativo a cero turgor ( $CHR_0$ ): que es al CHR correspondiente para  $\Psi_p = 0$ .
- Potencial de presión a plena turgencia ( $\Psi_{P100}$ ): corresponde a  $\pi_{100} - \Psi_{100}$
- Potencial osmótico a plena turgencia ( $\pi_{100}$ ): se obtiene mediante el valor recíproco de la ecuación anterior, para  $CHR = 1$ .
- Potencial osmótico a cero turgor ( $\pi_0$ ): que se considera como el  $\pi$  correspondiente para  $\Psi_p = 0$ .
- Módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ): se obtuvo como  $\frac{\Delta\Psi_p}{\Delta CHR}$  de la siguiente ecuación:  
 $\Psi_p = a \times CHR + b$  ; donde a, b son los coeficientes de la regresión.

### 2.3.2. Crecimiento y biomasa

Para evaluar el crecimiento, una vez al mes, se midió el diámetro a la altura del cuello (DAC) y longitud (L) de la rama del eje principal, previamente marcado, a todos los individuos del ensayo. Estas mediciones se realizaron con un pie de metro con precisión de 0,1 mm y una huincha con precisión de 0,1 cm, respectivamente.

Para el análisis de biomasa se contemplaron tres momentos de evaluación: al inicio del ensayo donde se cosecharon seis plantas, a fines del período de restricción hídrica donde se cosecharon 18 plantas, seis por tratamiento; y a fines del período de rehidratación donde se cosecharon seis plantas por tratamiento. A estos individuos se les determinó la biomasa de los diferentes componentes (hojas, material leñoso aéreo y raíces).

Para la determinación de la biomasa por componente se obtuvo el peso seco (PS), de los componentes aéreos (tallo + ramas y hojas por separado) y subterráneo (raíces), y se calculó la relación parte aérea/parte subterránea. El PS se obtuvo secando el material vegetal en una estufa de aire forzado, a una temperatura de 65°C, hasta alcanzar un peso constante.

#### **2.4. Análisis estadístico**

El ensayo fue analizado de acuerdo a un diseño completamente al azar. Las variables evaluadas fueron sometidas a un análisis de varianza (ANDEVA), con un nivel  $\alpha = 0,05$ . En el caso de que se encontrarán diferencias entre ellos, se utilizó la prueba de rango múltiple de Duncan, para establecer las diferencias entre los tratamientos de restricción hídrica. Para el procesamiento de los datos se utilizó el programa estadístico Statgraphics 5.1 para Windows.

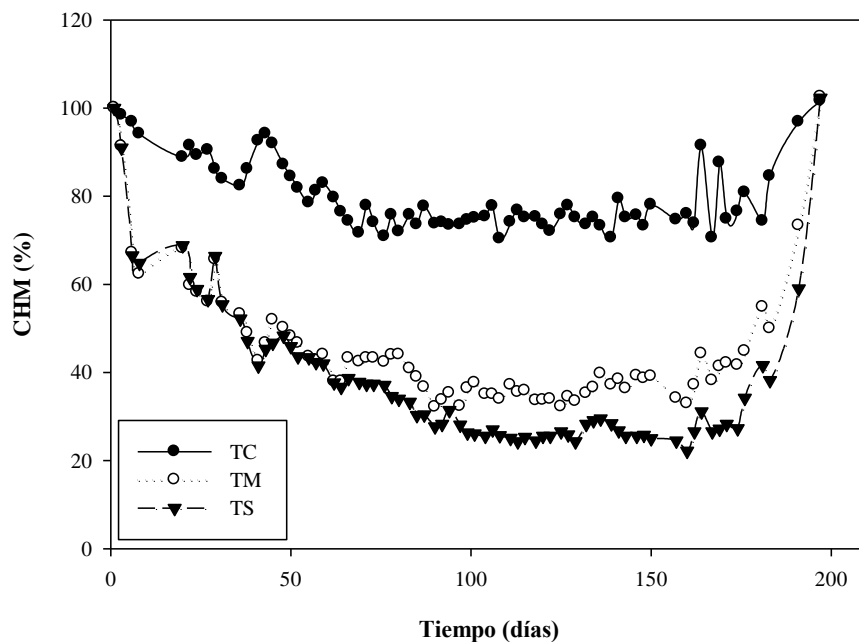
### 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### 3.1. Condición hídrica de los individuos

La productividad de las plantas bajo condiciones de restricción hídrica depende del agua disponible y del uso eficiente por parte de ésta. Una planta que es capaz de adquirir más agua o que tiene una mayor eficiencia en su uso resistirá mejor una sequía (Taiz y Zeigers, 2002).

##### 3.1.1. Variación del contenido hídrico de la maceta (CHM%) durante el ensayo

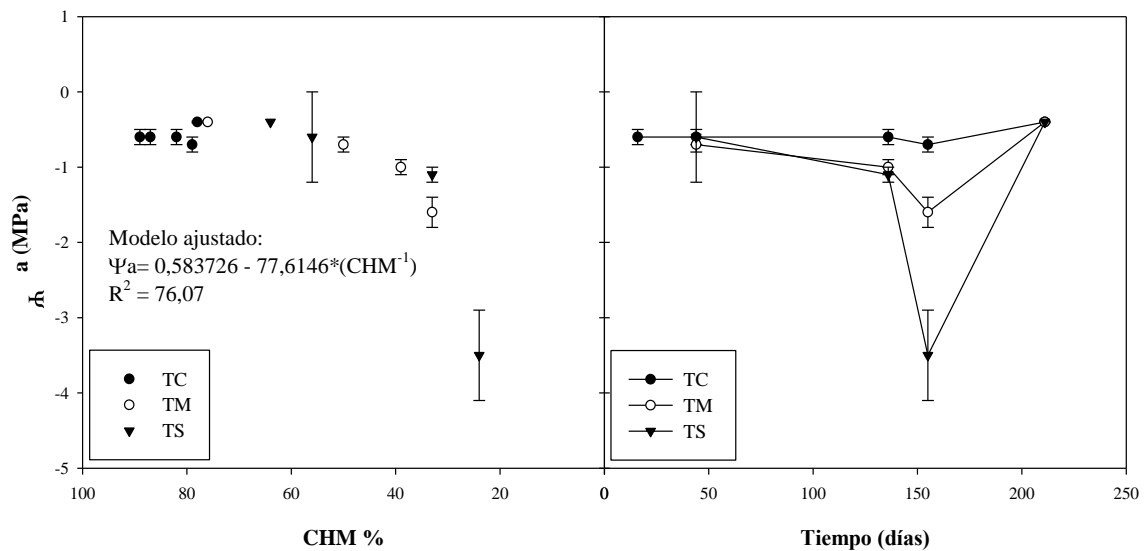
Las plantas del tratamiento control mantuvieron un CHM% sobre el 70% durante todo el ensayo. Las del tratamiento moderado se encontraron en los niveles requeridos el día 41. En el caso de las plantas del tratamiento severo, se les continuó disminuyendo el riego encontrándose dentro del rango requerido el día 85. El valor más bajo de CHM% al cual se llegó en el tratamiento de restricción severa (TS), fue de 22%. Esto se vio determinado por el  $\Psi_a$ , que para esta condición, se encuentra en -3,5 MPa. Descender de este valor podría haber causado pérdida del follaje o muerte de las plantas. Este límite se observó en el estudio realizado en *Quillaja saponaria* realizado por Luna (2006). La restricción hídrica se mantuvo hasta el día 157, para luego comenzar la rehidratación, también de forma paulatina (Figura 1).



**Figura 1.** Contenido hídrico de la maceta (CHM%) promedio, por día de medición, para los tres tratamientos durante el desarrollo del ensayo.

### 3.1.2. Variación del $\Psi_a$ y CHM% durante el ensayo

Durante el desarrollo del ensayo se observa que el potencial hídrico al alba ( $\Psi_a$ ), está altamente relacionado con el contenido hídrico de la maceta (CHM%) ( $r = 0,88$ ;  $p < 0,01$ ) (Figura 2). En los tratamientos sometidos a restricción hídrica, se observó una mayor tasa de descenso de  $\Psi_a$  a partir del 40% del CHM%. Luna (2006), también estableció una alta correlación entre  $\Psi_a$  y el CHM% en plantas de *Quillaja saponaria* ( $r = 0,78$ ) sometidas a condiciones de restricción hídrica. Aguirre (2008) e Ilabaca (2008), también encontraron esta alta correlación entre los parámetros en *Cryptocarya alba* ( $r = 0,86$ ) y *Peumus boldus* ( $r = 0,88$ ) respectivamente, lo que indicaría el apropiado uso del CHM% como variable de seguimiento del  $\Psi_a$  en especies esclerófilas (Figura 2). Esta estrecha relación entre  $\Psi_a$  y el contenido hídrico del suelo también fue observado por un estudio realizado en terreno en especies esclerófilas desarrollado por Galmés *et al.* (2007).



**Figura 2.** Variación del potencial hídrico al alba ( $\Psi_a$ ), según contenido hídrico de la maceta (CHM%) y días del ensayo (medias  $\pm$  error estándar;  $n = 8$ ).

### 3.1.3. Variación del $\Psi_a$ y CHRa durante el ensayo

Los individuos del tratamiento control (TC), permanecieron bien hidratados durante el ensayo, con valores promedio de  $\Psi_a$  de -0,6 MPa y de contenido hídrico relativo al alba (CHRa) de 95% (Cuadro 1). Esto es similar a lo observado por Luna (2006) en *Quillaja saponaria*, Aguirre (2008) en *Cryptocarya alba* e Ilabaca (2008) en *Peumus boldus*, donde los valores encontrados para  $\Psi_a$  fueron -0,5, -0,6 y -0,32 MPa respectivamente, mientras que los valores de CHRa fueron 92%, 99% y 90,2% para cada una. Esta respuesta se debe a que las plantas logran recuperar el agua pérdida durante el día en la hidratación de la noche.

Las plantas de los tratamientos sometidos a restricción hídrica mostraron valores más negativos de  $\Psi_a$  a medida que disminuye el CHM%, lo que evidencia que se va generando un déficit hídrico en estos individuos, siendo significativamente menores los valores de  $\Psi_a$ , con respecto al tratamiento control, a partir de valores cercanos a 39% de CHM% con un  $\Psi_a$  de -1,0 MPa (Cuadro 1). En el caso puntual de los tratamientos moderado y severo los cambios significativos entre ellos se produjeron cuando TS bajo a niveles de CHM% cercanos a 24% y un  $\Psi_a$  de -3,5 MPa (Cuadro 1).

Luna (2006) determinó, en un ensayo similar, diferencia significativa entre el tratamiento control y el sometido a déficit hídrico en valores para  $\Psi_a$  de -3,3 MPa y de 35% para el CHM%. Esta diferencia se puede deber al hecho de que las plantas de Luna (2006), fueron sometidas a déficit hídrico de forma rápida, lo que produjo que estas no pudieron preparar sus tejidos para soportar esta condición y además, a la diferencia de edad entre las plantas y su procedencia, ya que estas últimas pertenecían al vivero Antumapu de la Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza.

Para el caso de *Cryptocarya alba* (Aguirre, 2008) y *Peumus boldus* (Ilabaca 2008) se encontraron diferencias significativa para valores de  $\Psi_a$  de -2,7 y -3,9 MPa con un CHM% de 45% y 18% respectivamente. Estas diferencias, en comparación a lo encontrado en este estudio, se pueden explicar por los diferentes ajustes fisiológicos que realizan. Para el primer caso se debe a un ajuste osmótico lo que se traduce en la acumulación activa de solutos disminuyendo el potencial osmótico a plena turgencia y en el punto de marchitez permitiendo mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos. Para el caso del estudio realizado por Ilabaca (2008), las plantas realizan ajuste elástico el cual se manifiesta con la presencia de paredes celulares más plásticas y elásticas, las cuales permiten el mantenimiento de la turgencia a pesar de potenciales hídricos bajos, esta plasticidad posibilita la extensión permanente de las células en crecimiento.

Sobrado (1986) y Lo Gullo *et al.* (2003), en estudios realizados en especies esclerófilas encontraron la misma relación, al disminuir el contenido hídrico del suelo el  $\Psi_a$  se hace más negativo en respuesta a esta condición.

Al término del ensayo las plantas de TM y TS muestran un aumento en el valor de  $\Psi_a$  llegando a ser igual a los de TC ( $\Psi_a = -0,4$  MPa) (Cuadro 1). Esto se explica porque la rehidratación se hizo de forma paulatina y por más de 54 días, lo que le dio tiempo a las plantas para recuperarse de la restricción hídrica a la cual fueron sometidos (Cuadro 1). Sumado a esto se debe tener en cuenta que las condiciones climáticas para este período son menos exigentes, ya que se realizaron en otoño lo que disminuye la pérdida de agua por medio de la transpiración.

Dentro de los tratamientos, el CHRa, en el caso de TC, no mostró diferencias significativas durante el ensayo, para el caso de TM hubo diferencias significativas en el mes de abril donde se encuentra el valor más bajo de CHM% para este tratamiento. Finalmente, en el caso de TS las diferencias significativas se observaron en los meses de marzo y abril que corresponden a los meses del período de restricción hídrica severa, en donde los CHM% fueron más bajo que los de los tratamientos TC y TM. Estas diferencias se deben a que las

plantas de TM y TS no logran recuperar en la noche el agua pérdida durante el día en sus procesos fisiológicos.

**Cuadro 1.** Variación del potencial hídrico al alba ( $\Psi_a$ ), el contenido hídrico relativo al alba (CHRa) y contenido hídrico de la maceta (CHM%), según tratamiento y período de medición. (medias  $\pm$  error estándar; n = 8). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (momento de medición) ( $p < 0,05$ ).

Mediciones	Parámetros	Tratamientos		
		TC	TM	TS
Noviembre 2008	$\Psi_a$ (MPa)	-0,6 $\pm$ 0,1 Aa		
	CHRa (%)	94 $\pm$ 1 Aa		
	CHM (%)	87 $\pm$ 4 a		
Diciembre 2008	$\Psi_a$ (MPa)	-0,6 $\pm$ 0,1 Aa	-0,7 $\pm$ 0,1 Aa	-0,6 $\pm$ -0,6 Aa
	CHRa (%)	95 $\pm$ 1 Aa	95 $\pm$ 1 Aa	94 $\pm$ 1 Aa
	CHM (%)	89 $\pm$ 2 Aa	50 $\pm$ 5 Bb	56 $\pm$ 4 Bb
Marzo 2009	$\Psi_a$ (MPa)	-0,6 $\pm$ 0,1 Aa	-1,0 $\pm$ 0,1 Ba	-1,1 $\pm$ 0,1 Ba
	CHRa (%)	96 $\pm$ 1 Aa	92 $\pm$ 1 Ba	89 $\pm$ 2 Bb
	CHM (%)	82 $\pm$ 3 Aa	39 $\pm$ 4 Bc	33 $\pm$ 3 Bc
Abril 2009	$\Psi_a$ (MPa)	-0,7 $\pm$ 0,1 Aa	-1,6 $\pm$ 0,2 Bb	-3,5 $\pm$ 0,6 Cb
	CHRa (%)	95 $\pm$ 1 Aa	88 $\pm$ 1 Bb	76 $\pm$ 4 Cc
	CHM (%)	79 $\pm$ 8 Aa	33 $\pm$ 5 Bc	24 $\pm$ 3 Bc
Junio 2009	$\Psi_a$ (MPa)	-0,4 $\pm$ 0,01 Aa	-0,4 $\pm$ 0,01 Aa	-0,4 $\pm$ 0,01Aa
	CHRa (%)	97 $\pm$ 1 Aa	97 $\pm$ 1 Aa	96 $\pm$ 1 Aa
	CHM (%)	78 $\pm$ 5 Aa	76 $\pm$ 4 Aa	64 $\pm$ 3 Bb

En un estudio realizado por Cavender-Bares y Bazzaz (2000), en *Quercus rubra*, se observó que las plántulas sometidas a veranos secos disminuyeron el  $\Psi_a$  de -0,4 a -1,6 Mpa mientras que en los árboles maduros la disminución fue más leve en  $\Psi_a$  de -0,2 a -0,5 Mpa.

Lo anteriormente expuesto corrobora lo encontrado en este estudio, donde las plantas de quillay resisten la sequía mediante el temprano cierre de estomas en el día a costa de la captación de carbono, mientras que los árboles maduros la evitan mediante el acceso a las reservas de agua más profunda y el ajuste del uso eficiente del agua (Peña y Donoso, 2010).

#### 3.1.4. Parámetros derivados de la curva presión/volumen

Los parámetros hídricos derivados de la curva presión/volumen, permiten caracterizar la estrategia adoptada por quillay frente al déficit hídrico. Estos parámetros se midieron periódicamente a lo largo del ensayo, de manera de ir observando los cambios fisiológicos a medida de que iba bajando el CHM% en comparación a lo ocurrido con las plantas del tratamiento control, regadas a saturación.

Tanto el potencial osmótico a pleno turgor ( $\pi_{100}$ ), como a cero turgor ( $\pi_0$ ), mostraron diferencias significativas entre el tratamiento control y los sometidos a restricción hídrica, TM y TS, pero estos últimos no mostraron diferencias entre sí (Cuadro 2). En los tres tratamientos los valores de  $\pi_{100}$  y  $\pi_0$  se hicieron más negativos en el período que corresponde a restricción hídrica con valores en el CHM% de 33 y 24% para TM y TS respectivamente, lo que le indicaría que quillay tiende a realizar ajuste osmótico aunque no es muy marcado y la disminución en los valores de  $\pi_0$  indicará una tolerancia a la sequía (Cuadro 2). Este ajuste evita que los tejidos pierdan la escasa agua que lograron capturar, manteniendo la turgencia de estos.

Pardos *et al.* (2005), en un estudio realizado en *Q. suber* L. sometido a una restricción hídrica moderada, observaron que una disminución en el potencial osmótico (tanto  $\pi_{100}$  como  $\pi_0$ ) producido por una baja disponibilidad de agua facilita la absorción de ésta por parte de la planta generando un mecanismo de tolerancia a la sequía, como es el ajuste osmótico. Así también, lo demuestra un estudio realizado por Mitchel *et al.* (2008).

El contenido hídrico relativo ( $CHR_0$ ), en todos los tratamientos muestra un aumento en sus valores, siendo significativamente diferentes en TM en comparación con TC y TS; estos últimos no muestran diferencias entre sí (Cuadro 2). Este aumento indicaría que las plantas están realizando modificaciones fisiológicas para evitar la pérdida de agua causada por la restricción hídrica. El módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) no muestra diferencias significativas entre todos los tratamientos durante el ensayo (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Contenido hídrico relativo a cero turgor ( $CHR_0$ ), potencial de presión a pleno turgor ( $\Psi_{p100}$ ), potencial osmótico a pleno turgor ( $\pi_{100}$ ), potencial osmótico a cero turgor ( $\pi_0$ ) y módulo de elasticidad de la pared celular ( $\varepsilon$ ) según tratamiento y período de medición (medias  $\pm$  error estándar;  $n = 6$ ). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (momento de medición) ( $p < 0,05$ ).

Mediciones	Parámetros	Tratamientos		
		TC	TM	TS
<b>Noviembre 2008</b>	$CHR_0$ (%)	$67 \pm 7$ a		
	$\Psi_{p100}$ (MPa)	$1,8 \pm 0,1$ a		
	$\pi_{100}$ (MPa)	$-1,9 \pm 0,1$ a		
	$\pi_0$ (MPa)	$-2,3 \pm 0,1$ a		
	$\varepsilon$	$10,7 \pm 1,1$ a		
	CHM (%)	$87 \pm 4$ a		
<b>Diciembre 2008</b>	$CHR_0$ (%)	$82 \pm 1$ Ab	$82 \pm 1$ Ab	$81 \pm 2$ Aa
	$\Psi_{p100}$ (MPa)	$2,0 \pm 0,2$ Aab	$1,8 \pm 0,1$ Aa	$1,7 \pm 0,1$ Aa
	$\pi_{100}$ (MPa)	$-2,1 \pm 0,2$ Aab	$-1,9 \pm 0,1$ Aa	$-1,7 \pm 0,1$ Aa
	$\pi_0$ (MPa)	$-2,6 \pm 0,2$ Aab	$-2,4 \pm 0,1$ Aa	$-2,3 \pm 0,1$ Aa
	$\varepsilon$	$11,8 \pm 0,6$ Aa	$11,3 \pm 0,9$ Aa	$10,7 \pm 1,1$ Aa
	CHM (%)	$89 \pm 2$ Aa	$50 \pm 5$ Bb	$56 \pm 4$ Bb
<b>Marzo 2009</b>	$CHR_0$ (%)	$83 \pm 1$ Ab	$84 \pm 1$ Ab	$80 \pm 2$ Aa
	$\Psi_{p100}$ (MPa)	$2,4 \pm 0,2$ Ab	$2,5 \pm 0,2$ Ab	$2,8 \pm 0,1$ Abc
	$\pi_{100}$ (MPa)	$-2,5 \pm 0,2$ Ab	$-2,5 \pm 0,2$ Aa	$-2,9 \pm 0,1$ Ac
	$\pi_0$ (MPa)	$-3,1 \pm 0,2$ Abc	$-3,2 \pm 0,3$ Abc	$-3,6 \pm 0,1$ Ac
	$\varepsilon$	$15 \pm 1,0$ Aab	$17,0 \pm 1,3$ Ab	$14,3 \pm 1,7$ Aab
	CHM (%)	$82 \pm 3$ Aa	$39 \pm 4$ Bc	$33 \pm 3$ Bc
<b>Abril 2009</b>	$CHR_0$ (%)	$80 \pm 2$ Bb	$90 \pm 6$ Ab	$72 \pm 4$ Ba
	$\Psi_{p100}$ (MPa)	$2,4 \pm 0,2$ Bb	$3,1 \pm 0,4$ Ac	$2,5 \pm 0,2$ Ab
	$\pi_{100}$ (MPa)	$-2,5 \pm 0,2$ Bb	$-3,2 \pm 0,4$ Ac	$-2,5 \pm 0,2$ Abc
	$\pi_0$ (MPa)	$-3,3 \pm 0,2$ Cc	$-3,5 \pm 0,1$ Ac	$-3,7 \pm 0,4$ Ac
	$\varepsilon$	$12,2 \pm 2,6$ Aa	$14 \pm 3,9$ Aa	$9,7 \pm 1,8$ Aa
	CHM (%)	$79 \pm 8$ Aa	$33 \pm 5$ Bc	$24 \pm 3$ Bc
<b>Junio 2009</b>	$CHR_0$ (%)	$89 \pm 1$ Ab	$86 \pm 1$ Ab	$87 \pm 1$ Aa
	$\Psi_{p100}$ (MPa)	$2,1 \pm 0,2$ Aab	$2,4 \pm 0,2$ Aab	$2,5 \pm 0,1$ Ab
	$\pi_{100}$ (MPa)	$-2,2 \pm 0,2$ Aa	$-2,3 \pm 0,2$ Aa	$-2,5 \pm 0,1$ Ab
	$\pi_0$ (MPa)	$-2,8 \pm 0,2$ Aabc	$-3,2 \pm 0,1$ Abc	$-3,2 \pm 0,1$ Abc
	$\varepsilon$	$18,8 \pm 1,1$ Ab	$16,8 \pm 0,9$ Ab	$18,7 \pm 1,4$ Ab
	CHM (%)	$78 \pm 5$ Aa	$76 \pm 4$ Aa	$64 \pm 3$ Bb



## 3.2. Crecimiento y biomasa

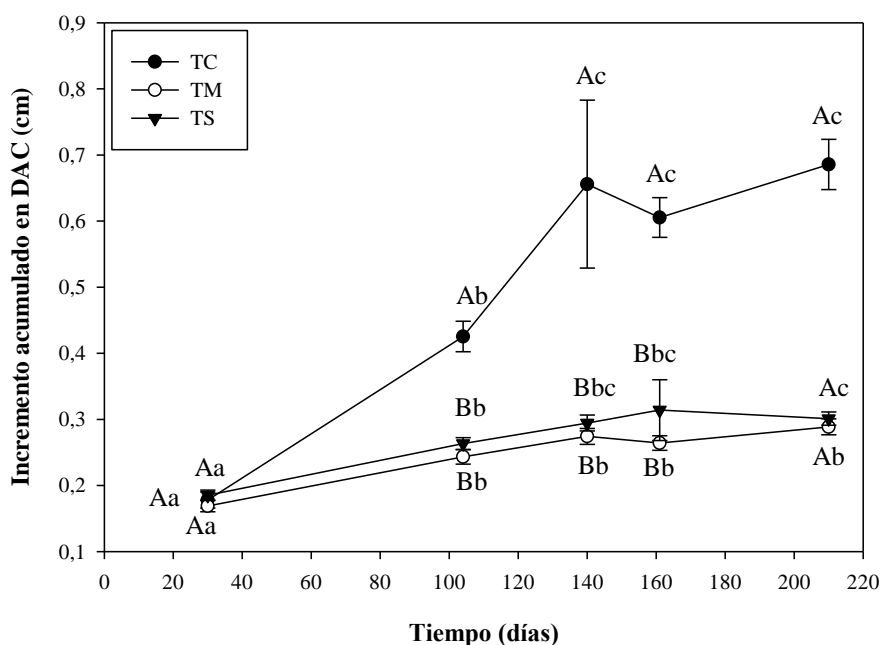
### 3.2.5. Crecimiento en diámetro a la altura del cuello

Al inicio del ensayo las plantas presentaron un DAC promedio de 0,4 cm sin mostrar diferencias significativas entre los tratamientos, por esta razón no se utilizó este valor como covariable (Figura 3). A lo largo del estudio, el tratamiento control (TC) presentó un aumento constante en el crecimiento del DAC siendo significativamente mayor que los tratamientos moderados (TM) y severo (TS). En el caso de estos últimos, no se presentaron diferencias entre ellos (Figura 3).

La tasa de crecimiento de los individuos de TM y TS se vio afectada de forma negativa en comparación a las plantas de TC, las cuales al final del período de restricción presentaban un DAC de 1,010 cm mientras que para TM y TS era de 0,661 y 0,705 cm respectivamente (Figura 3). Esto se explica por los bajos potenciales hídricos y los bajos niveles de CHRa presentados por estos últimos en comparación a los del tratamiento control.

Al término del estudio, las plantas del tratamiento TC, incrementaron el DAC en el 58% y 56% por sobre TM y TS respectivamente. A pesar que estos últimos fueron rehidratados por dos meses, en forma paulatina, se mantuvo esta diferencia, por lo que se podría deducir que este tiempo no es suficiente para recuperar las tasas de crecimiento mostradas por el tratamiento TC.

Estudios realizados bajo condiciones hídricas restrictivas hechos en otras especies esclerófilas ratifican lo presentado en este documento. Luna (2006), Aguirre (2008) e Ilabaca (2008), observaron diferencias significativas en el desarrollo del DAC, a lo largo del ensayo entre el tratamiento control y el sometido a restricción hídrica que se mantiene a pesar de haber sido rehidratados.



**Figura 3.** Incremento acumulado del diámetro a la altura del cuello (DAC), según tratamiento y días de medición (medias  $\pm$  error estándar;  $n = 6$ ). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (momento de medición) ( $p < 0,05$ ).

Así también en un estudio realizado en *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* y *Arbutus unedo* por Ogaya *et al.* (2003), se observaron disminuciones en el incremento del diámetro. En el caso de la primera especie la disminución durante el experimento llegó a ser 55% menor que en las plantas control.

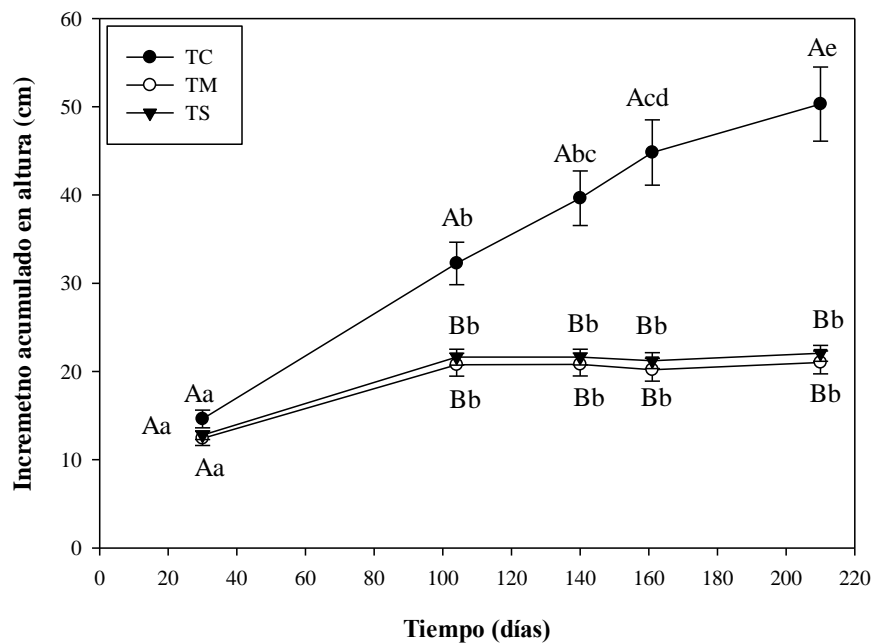
### 3.2.6. Crecimiento en longitud del ápice

Al comienzo del estudio, la longitud del ápice promedio de los individuos fue de 31 cm sin mostrar diferencias significativas entre los tratamientos, por esta razón no se utilizó este valor como covariable (Figura 4). Los individuos de TC mostraron un incremento en la altura a lo largo del ensayo siendo significativamente mayor que los tratamientos TM y TS en un 55% y 53% respectivamente, en el período de restricción hídrica, y de un 58% y 56%, en el período de rehidratación. En el caso de los tratamientos TM y TS no presentan diferencias significativas entre ellos (Figura 4).

El crecimiento en longitud en TM y TS se vio disminuido en 0,6 y 0,4 cm respectivamente (Figura 4), lo que puede atribuirse a la muerte de tejidos en el ápice central, provocados por la restricción hídrica, que se ve reflejado por los bajos valores observados de  $\Psi_a$  y en el CHM%. Para el período de rehidratación, se observa un leve aumento en el crecimiento lo que indicaría que los individuos se comienzan a recuperar con el riego y con las

condiciones climáticas que se hacen más favorables para su desarrollo. Esta disminución en el crecimiento de longitud también se observó en un estudio realizado por Prieto *et al.* (2009), en donde existe una alta correlación entre la elongación de los tallos y el contenido de humedad del suelo en arbustos mediterráneos.

En el caso de las especies esclerófilas *Cryptocarya alba* (Aguirre, 2008) y *Quillaja saponaria* (Luna, 2006), los resultados concuerdan con lo encontrado en este estudio. En ambas especies el comportamiento de los individuos sometidos a restricción hídrica se ve disminuido por el bajo CHM%.



**Figura 4.** Incremento acumulado en altura (L), según tratamiento y días de medición (medias  $\pm$  error estándar;  $n = 6$ ). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (momento de medición) ( $p < 0,05$ ).

Así también, efectos similares se encontraron en estudios realizados en arbustos mediterráneos (Llorens *et al.*, 2004; Lo Gullo *et al.*, 2003), en donde el tratamiento sometido a restricción hídrica, en comparación al control, disminuyen considerablemente llegando incluso a detener su crecimiento en la época de mayor restricción hídrica.

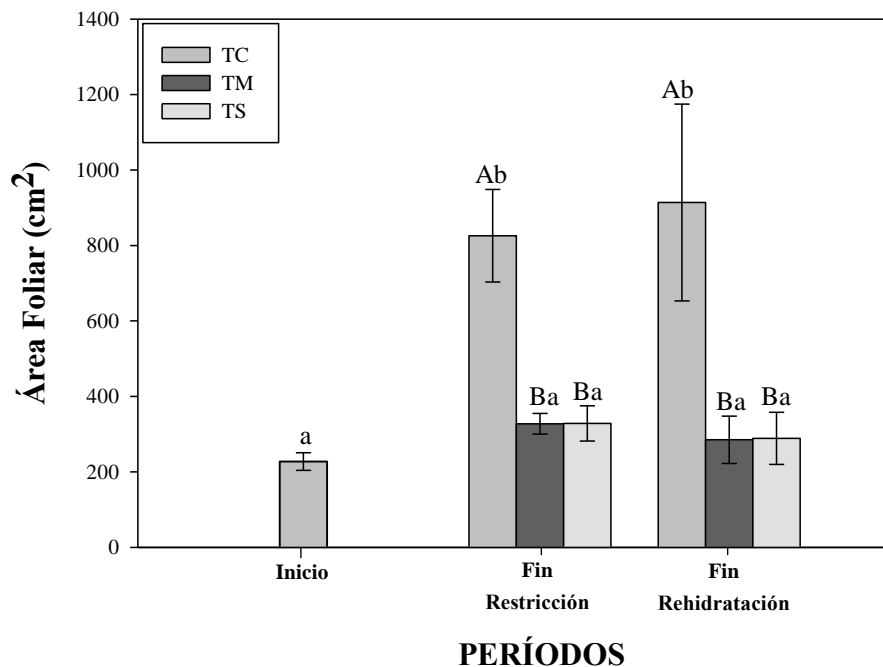
### 3.2.7. Comportamiento del área foliar

En el estudio se observó un aumento significativo en el área foliar del tratamiento control, en comparación con los tratamientos sometidos a déficit hídrico, tanto en el período de

restricción hídrica como en el de rehidratación (Figura 5). No se observaron a lo largo del ensayo, diferencias significativas entre los tratamientos moderado y severo (Figura 5).

Al inicio del estudio las plantas presentaron en promedio un área foliar de 227,3 cm<sup>2</sup>. En el tratamiento TC, el desarrollo del área foliar en el segundo período de evaluación llegó a ser de 825,8 cm<sup>2</sup> mientras que para el tercer período, fue de 913,9 cm<sup>2</sup> (Figura 5). Este aumento se explica por el crecimiento de las hojas, ya que contaban con riego permanente sumado a la aparición de hojas nuevas. Además, en el período de rehidratación las condiciones ambientales eran más favorables, ya que se encontraban próximas al otoño. En el caso de las del tratamiento moderado y severo presentaron un aumento en área foliar aunque éste no fue significativo en comparación a las condiciones iniciales, sólo aumentó en 100,2 y 57,7 cm<sup>2</sup> para TM, mientras que TS lo hizo en 100,9 y 61,4 cm<sup>2</sup> en los períodos de restricción y rehidratación respectivamente (Figura 5). Esta disminución en el área foliar en comparación a lo sucedido con TC se debe a que las plantas frente al déficit hídrico desarrollan mecanismos morfo fisiológicos para disminuir las pérdidas de agua, ya sea con el cierre estomático para reducir la transpiración, por ajustes fisiológicos a través de ajuste osmótico o como es el caso de quillay a través de cambios morfológicos como es la orientación de las hojas, su enroscamiento, o simplemente la eliminación de éstas.

Llorens, *et al.* (2004), en un estudio realizado en especies mediterráneas encontraron que el restricción hídrica puede dar lugar a una senescencia acelerada de la hoja, lo que disminuye el área foliar debido a la caída de hojas jóvenes de las plantas.



**Figura 5.** Comportamiento del área foliar (AF), según tratamiento y período de medición (medias  $\pm$  error estándar; n = 6). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (momento de medición) ( $p < 0,05$ ).

Esta disminución en el área foliar se interpreta como una adaptación temprana en respuesta al déficit hídrico. Taiz y Zeiger (2002), explican que, por lo general, como el contenido hídrico de la planta disminuye, sus células se contraen y las paredes celulares se relajan. Esta disminución en el volumen celular da como resultado una presión de turgencia menor y la posterior concentración de solutos en las células. La membrana plasmática se vuelve más gruesa y más comprimida porque cubre un área más pequeña que antes. Como la reducción del turgor es el primer efecto biofísico significativo de la restricción hídrica, las actividades dependientes de la turgencia tales como la expansión foliar y la elongación de las raíces son las más sensibles a los déficits hídricos. La expansión de la célula es un proceso impulsado por la turgencia y es extremadamente sensible al déficit hídrico.

Debido a que la expansión de la hoja depende principalmente de la expansión celular, los principios que subyacen a los dos procesos son similares. La inhibición de la expansión celular resulta en una temprana desaceleración de la expansión foliar durante períodos de déficit hídrico. Las hojas más pequeñas transpiran menos agua, manteniendo eficazmente un suministro limitado de agua desde el suelo durante un período más largo. Por lo tanto, la reducción del área foliar se puede considerar una primera línea de defensa contra la sequía (Taiz y Zeiger, 2002).

### 3.2.8. Distribución de la biomasa

Al comienzo del ensayo la biomasa total fue de 9,5 g de los cuales el 38% corresponde a hojas, el 34% a tallos y ramas, y el 28% a raíces (Figura 6 A, B y C).

En relación a la biomasa foliar, los tratamientos moderado y severo, al final del período de restricción, no son significativamente diferentes a lo presentado al comienzo del ensayo, siendo de 6,3 y 5,9 g para TM y TS respectivamente (Figura 6 A). Tampoco se muestran diferencias entre ambos tratamientos. En el caso del tratamiento control, es significativamente mayor a la presentada tanto al comienzo del ensayo como en comparación con TM y TS, con 15,8 g (Figura 6 A). Al final del período de rehidratación se mantiene la diferencia significativa entre los tratamientos TC y los sometidos a restricción hídrica. Estos últimos muestran una disminución en la biomasa foliar con respecto al período de restricción, aunque no es significativa, con 5,4 g para TM y 5,3 g para TS (Figura 6 A). Esto se debe a las modificaciones que realizan las plantas para evitar la pérdida de agua a través de la transpiración. En el caso de este ensayo, se observaron cambios morfológicos como enroscamiento de las hojas además, de una disposición vertical a los rayos del sol, luego un marchitamiento y pérdida de flexibilidad de la hoja, y posteriormente la caída de las hojas.

La disminución por parte de los tratamientos sometidos a restricción hídrica, en la biomasa foliar, en comparación al control, también se observa en otras especies esclerófilas Luna (2006), Aguirre (2008) e Ilabaca (2008).

En cuanto a la biomasa de tallos y ramas se observa un aumento significativo para todos los tratamientos en comparación con lo observado al inicio del ensayo. TC presentó una biomasa de 17,4 g mientras que TM y TS, 7,3 y 8,2 g respectivamente (Figura 6 B). En el

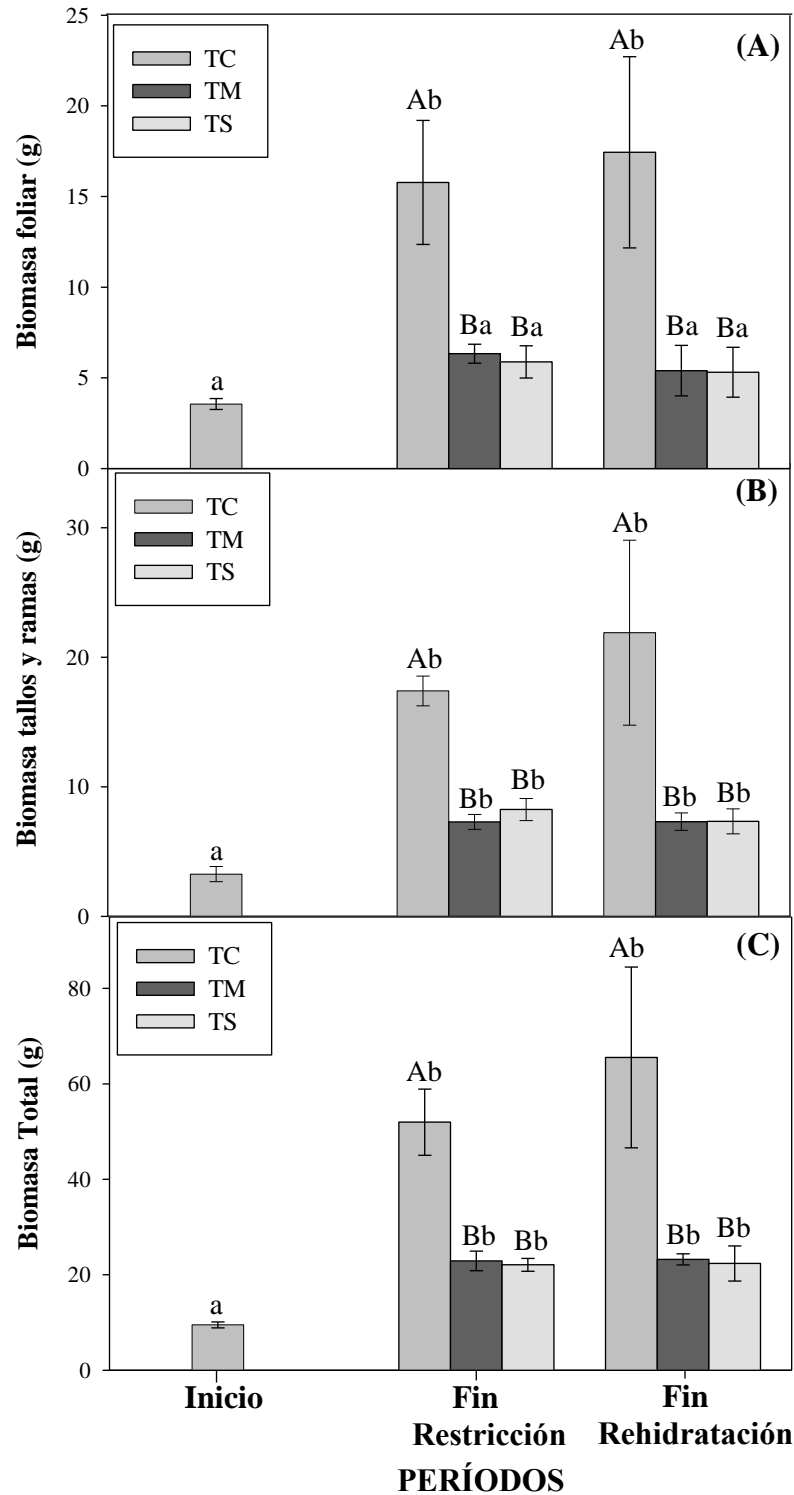
caso del tratamiento control se debe al buen estado hídrico en el que se mantuvieron las plantas durante el ensayo, lo que se refleja en el aumento de la biomasa aérea, con el desarrollo de hojas nuevas y, el alargamiento y desarrollo de ramas secundarias. En cuanto a los tratamientos sometidos a restricción hídrica esta disminución se explica por el crecimiento mostrado durante el ensayo en cuanto a DAC y longitud. Tanto para el período de restricción hídrica como para la rehidratación se mantiene una diferencia significativa entre TC y, TM y TS. Para el caso de estos últimos, no existen diferencias entre ellos durante el ensayo (Figura 6 B).

La biomasa total mantiene el comportamiento mostrado por la biomasa de tallos y ramas, en donde existe un aumento significativo por parte del tratamiento control en comparación con el inicio del ensayo y los tratamientos sometidos a restricción hídrica. Para el final del período de restricción la biomasa total de TC fue de 52 g aumentando a 65,6 g al final del período de rehidratación, mientras que para TM y TS fue de 22,9 g y 22 g respectivamente para el final del período de restricción y de 23,2 y g 22,4 g para el final del período de rehidratación, no mostrando diferencias entre ambos durante el ensayo (Figura 6 C).

Llorens *et al.* (2004), encontraron una disminución en la biomasa de tallos y ramas en plantas sometidas a restricción hídrica en comparación a las plantas control. Esto corrobora lo encontrado en este estudio mostrando una relación estrecha entre la disponibilidad de agua y el crecimiento de las especies.

La biomasa aérea para los tres tratamientos es significativamente mayor que la del inicio del ensayo (Figura 7 A). Para ambos períodos de medición, el tratamiento control es estadísticamente diferente que los tratamientos moderado y severo, estos últimos no muestran diferencias entre si. Al inicio del ensayo la biomasa aérea total es de 6,8 g mientras que para los tratamientos control, moderado y severo al final del período de restricción es de 33,2 g, 13,6 g y 14,1 g respectivamente. Al final del período de rehidratación la biomasa fue de 39,3 g para TC, 12,7 g para TM y 12,6 g para TS (Figura 7 A).

Por otro lado, la biomasa radicular aumenta en los tres tratamientos en comparación con el inicio del ensayo, donde la biomasa es de 2,7 g siendo significativamente mayor en el tratamiento control, representando el 36% del total de la biomasa (Figura 7 B). Los tratamientos sometidos a restricción hídrica aumentan su biomasa radicular siendo mayor en TM que en TS, con valores de 9,3 g y 8g para el período de restricción y de 10,5 g y 9,7 g para el período de rehidratación respectivamente (Figura 7 B). Estos valores representan el 41% y 36 % del total de la biomasa para el período de restricción y el 45% y 43%, en el período de rehidratación para TM y TS (Figura 7 B). El desarrollo de raíces profundas puede mejorar la absorción de agua y aumentar la probabilidad de supervivencia en las comunidades vegetales que se desarrollan en un clima mediterráneo, ya que logran acceder a reservas estables de agua, manteniendo su desarrollo en la estación seca (Padilla y Pugnare, 2007).



**Figura 6.** Biomasa foliar (A), biomasa de tallos y ramas (B), biomasa total (C) según tratamiento y días de medición (medias  $\pm$  error estándar;  $n = 6$ ). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (momento de medición) ( $p < 0,05$ ).

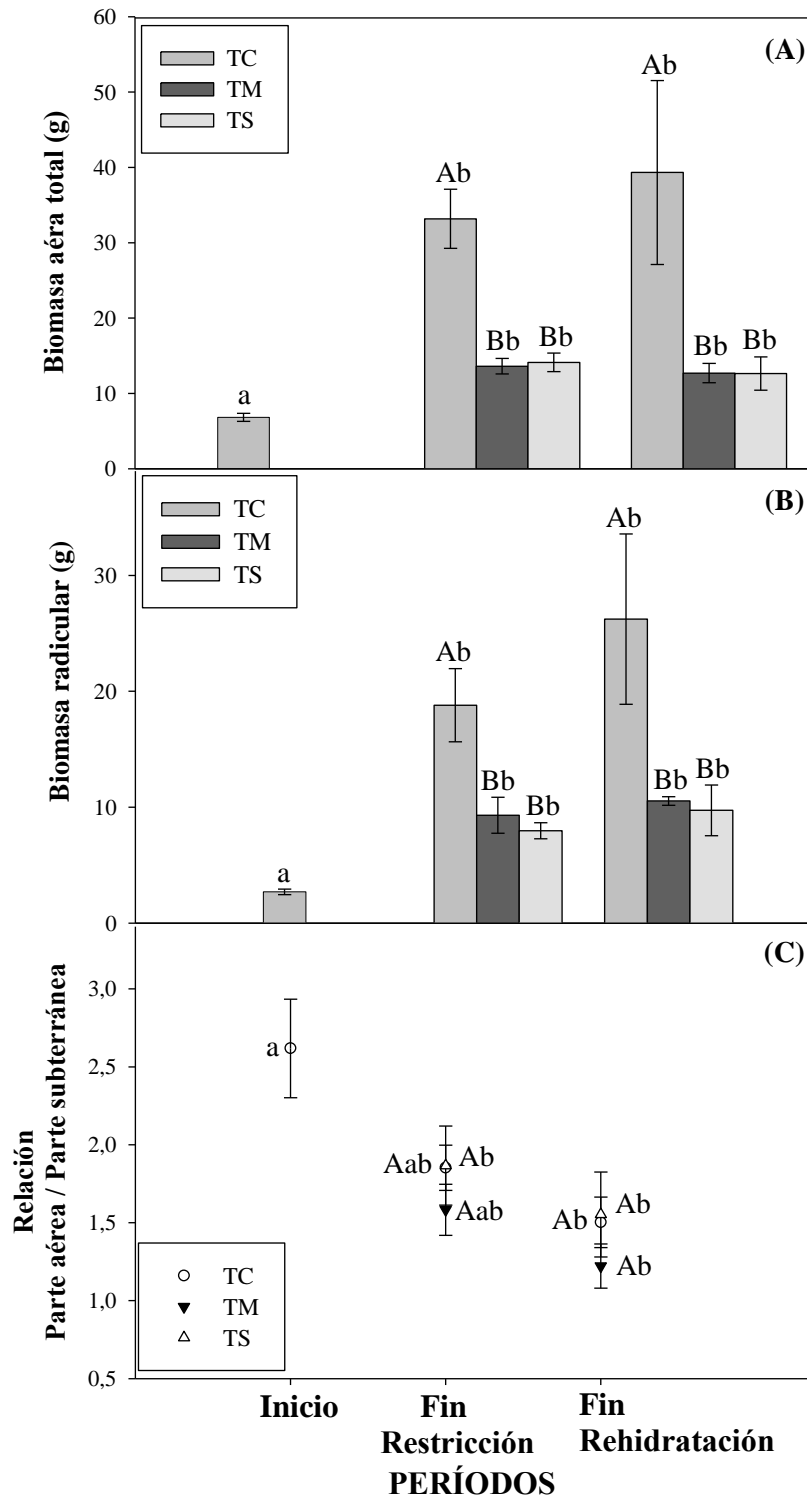
En estudios realizados en *Q. saponaria* (Luna, 2006), *C. alba* (Aguirre, 2008) y *P. boldus* (Ilabaca, 2008), también se observó un aumento significativo en el crecimiento de las raíces por parte del tratamiento control.

Del comportamiento de los componentes aéreos y subterráneos se obtiene que la relación parte aérea / parte subterránea (PA/PS) al inicio del ensayo es de 2,6. En los tres tratamientos se observó una reducción de la relación PA/PS, siendo mayor la reducción en el tratamiento moderado, seguido por el tratamiento control y en último lugar el tratamiento severo (Figura 7 C). Como TM tuvo un mayor CHM% durante el ensayo en comparación con TS, el desarrollo radicular fue levemente mayor, lo que hace que la relación parte aérea/parte subterránea sea menor. Para el caso de TC se explica por el aumento tanto de la biomasa foliar como de la biomasa radicular. (Figura 7 (C)). La disponibilidad de agua afecta la relación entre el crecimiento de la parte aérea y la raíz; la raíz continúa su desarrollo mientras que la parte aérea deja de crecer por causa del estrés. Así, las plantas son capaces de continuar el desarrollo de sus raíces en búsqueda de agua en zonas más profundas del suelo (Potters *et al.*, 2007; Shao *et al.*, 2008).

En este punto se encuentran diferencias con los estudios realizados por Aguirre (2008) e Ilabaca (2008), en donde en el primer caso, no se encontraron diferencias entre los tratamientos y la condición inicial, y en el segundo la disminución más importante fue por parte del tratamiento control. Los valores de este estudio si concuerdan con los encontrados por Luna (2006), en donde el tratamiento sometido a restricción hídrica mostró un descenso mayor que el tratamiento control.

Todos los cambios en la distribución de la biomasa se interpreta como un mecanismo de la planta para tolerar las condiciones de sequía, al tratar de mantener un equilibrio favorable entre la capacidad de absorción del agua y la demanda transpiratoria.





**Figura 7.** Biomasa aérea total (A), biomasa radicular (B), relación parte aérea/parte subterránea (C) según tratamiento y días de medición (medias  $\pm$  error estándar;  $n = 6$ ). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (momento de medición) ( $p < 0,05$ ).

#### 4. CONCLUSIONES

- Las variaciones del potencial hídrico al alba están estrechamente relacionadas con el contenido hídrico de la maceta.
- Ante déficit hídrico *Quillaja saponaria* logra mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos a través del ajuste osmótico.
- El crecimiento del diámetro a la altura del cuello y la longitud del ápice se muestran afectados negativamente por la restricción hídrica.
- La acumulación y distribución de biomasa en *Quillaja saponaria* se vio afectada negativamente por el efecto del déficit hídrico.
- La relación PA/PS disminuye independientemente del nivel hídrico del sustrato.

## 5. BIBLIOGRAFÍA

AGUIRRE, A. 2008. Identificación de mecanismos fisiológicos desarrollados por *cryptocarya alba* (Mol.) Looser (peumo) ante condiciones de sequía. Memoria Ingeniería Forestal. Santiago, Chile. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 33 p.

AZCON – BIETO, J. y TALÓN, M. 2008. Fundamentos de Fisiología Vegetal. Segunda Edición. Editorial McGraw- Hill Iberoamericana. España. 651 p.

CAVENDER-BARES, J. y BAZZAZ, F. 2000. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124: 8–18.

CHAPIN III, F., AUTUMN, K. y PUGNAIRE, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142: 79 - 92.

CHIMENTI, C. 2004. Déficit Hídrico. [en línea] <<http://www.agro.uba.ar/agro/carreras/jardineria/materias/fisio/deficit.pdf>> [Consulta: 27 junio 2010]

DELARD, C .2008. Alternativas de especies y opciones productivas para la producción forestal maderera y no maderera de la zona central de Chile. Instituto Forestal.

DONOSO, C. 1998. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. *Ecología Forestal*. Cuarta Edición. Editorial Universitaria. 484 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.

HERRALDE, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de las variedades de almendro. Tesis doctoral. Barcelona, España. Universidad de Barcelona. 140 p.

ILABACA, D. 2008. Respuestas ecofisiológicas desarrolladas por *Peumus boldus* Mol. frente a condiciones de restricción hídrica. Memoria Ingeniería Forestal. Santiago, Chile. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 32 p.

KIKUTA SB. y RICHTER H. 1986 Graphical evaluation and partitioning of turgor responses to drought in leaves of durum wheat. *Planta* 168:36–42

KRAMER, P y DUKE, J. 1974. Relaciones hídricas de suelo y plantas. McGraw- Hill New York, Estados Unidos. 538 p.

- LLORENS, L; PEÑUELAS, J; ESTIARTE, M y BRUNA, P. 2004. Contrasting growth changes in two dominant species of a Mediterranean shrubland submitted to experimental drought and warming. *Annals of Botany* 94: 843–853.
- LO GULLO, M.A.; SALLEO, S.; ROSSO, R. y TRIFILÒ, P. 2003. Drought resistance of 2-year-old saplings of Mediterranean forest trees in the field: relations between water relations, hydraulics and productivity. *Plant and Soil* 250: 259–272.
- LUNA, G. 2006. Evaluación de parámetros fisiológicos y de crecimiento en plantas de *Quillaja saponaria* Mol. bajo condiciones de déficit hídrico. Memoria Ingeniería Forestal. Santiago, Chile. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 35 p.
- MARTINEZ, T; VARGAS, J; LÓPEZ, J y MUÑOZ, A. 2002. Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: acumulación de biomasa, desarrollo de hojas secundarias y mortandad de plántulas. *Terra*, 20 (3): 291 – 301.
- MITCHELL, P.; VENEKLAAS, E.; LAMBERS & STEPHEN S, H. y BURGESS O. 2008. Leaf water relations during summer water deficit: differential responses in turgor maintenance and variation in leaf structure among different plant communities in southwestern Australia. *Plant, Cell and Environment* 31, 1791–1802
- 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 and Management* 180 175–184
- PADILLA, F y PUGNARE, F. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 21: 489–495.
- 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 of Forest Science* 62: 377 – 384.
- PASSIOURA, J.B. 1996. Drought and drought tolerance. En: HERRALDE, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de las variedades de almendro. Tesis doctoral. Barcelona, España. Universidad de Barcelona. 140 p.
- PEÑA, K y DONOSO, S. 2010. Informe técnico para Natural Response S.A. Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- PLANES, J. 1994. Relaciones agua – planta del almendro (*Amygdalus communis* L.) en condiciones hídricas adversas. Tesis doctoral. Murcia, España. Universidad de Murcia. 123 p.
- PRIETO, P.; PEÑUELAS, J.; LLUSIÀ, 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.

- POTTERS, G; PASTERNAK, T; GUISEZ, Y; PALME, K y JANSEN, B M. 2007. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble?. *Plant Science*, 12 (3): 98 – 105.
- QUINTANA, A. 2008. Biomasa aérea y contenido de carbono de una plantación de siete años de *Quillaja* saponaria Mol. del secano interior de Chile central. Memoria Ingeniería Forestal. Santiago, Chile. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 44 p.
- RODRÍGUEZ, R.; MATTHEI, O. y QUEZADA, M. 1986. Flora arbórea de Chile. Concepción, Chile. Editorial de la Universidad de Concepción. 407 p.
- SHAO, H; CHU, L; JALEEL, C y ZHAO, C. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C. R. Biologies* 331: 215–225.
- SOBRADO, M. 1986. Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* (Berlin) 68 : 413-416.
- TAIZ, L. y ZEIGER, E. 2002. *Plant Physiology*. Tercera edición. Universidad de California. Editorial Sinauer Associates Inc. Estados Unidos. 690 p.
- TESKEY, R y HINCKLEY, T. 1986. Moisture: effects of water stress on trees. Pp. 9 – 33. En: Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: acumulación de biomasa, desarrollo de hojas secundarias y mortandad de plántulas. *Terra*, 20 (3): 291 – 300.
- TURNER, N.C., 1986. Adaptation to water deficits: a changing in perspective. En: HERRALDE, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de las variedades de almendro. Tesis doctoral. Barcelona, España. Universidad de Barcelona. 140 p.
- TYREE, M. y JARVIS, P. 1982. Water in tissues and cells. En: Physiological Plant Ecology I. Water relations and Carbon Assimilation. *Encyclopedia of plant Physiology*, new ser., Vol 12B: 35 - 77. Lange, O., Nobel, P., Osmond, C., y Ziegler, H. (eds). Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- 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.