



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA

ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES

DEPARTAMENTO DE GESTIÓN FORESTAL Y SU MEDIO AMBIENTE

EFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO EN ALGUNAS RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE *Eucalyptus globulus* LABILL, *Eucalyptus camaldulensis* DEHNH y *Eucalyptus cladocalyx* F. MUELL.

Memoria para optar al Título

Profesional de Ingeniero Forestal

ESTEFANÍA ALEJANDRA MILLA MORENO

Profesores Guía: Sr. Manuel Toral Ibáñez. Ingeniero Forestal, Doctor en Ciencias
Forestales y Recursos Naturales

Sr. Herman Silva Robledo, Ingeniero Agrónomo, Doctor en
Ecofisiología Vegetal

Santiago, Chile

2010



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA

ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES

DEPARTAMENTO DE GESTIÓN FORESTAL Y SU MEDIO AMBIENTE

EFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO EN ALGUNAS RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE *Eucalyptus globulus* LABILL, *Eucalyptus camaldulensis* DEHNH y *Eucalyptus cladocalyx* F. MUELL.

Memoria para optar al Título

Profesional de Ingeniero Forestal

ESTEFANÍA ALEJANDRA MILLA MORENO

Calificaciones:	Nota	Firma
Prof. Guía: Sr. Manuel Toral Ibáñez70.....
Prof. Guía: Sr. Herman Silva Robledo60.....
Prof. Consejero: Srta. Karen Peña Rojas58.....
Prof. Consejero: Sr. Juan Caldentey Pont63.....

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Antecedentes de <i>Eucalyptus</i> sp.	2
1.1.1 <i>Eucalyptus cladocalyx</i> F. Muell	2
1.1.2 <i>Eucalyptus globulus</i> Labill	3
1.1.3 <i>Eucalyptus camaldulensis</i> Dehnh	3
1.2 Déficit hídrico y respuestas fisiológicas relacionadas	3
2. MATERIALES Y MÉTODO	7
2.1 MATERIALES	7
2.2 MÉTODO	8
2.2.1 Diseño estadístico y tratamientos aplicados	8
2.2.2 Evaluación del potencial hídrico xilemático (MPa).	10
2.2.3 Evaluación de la conductancia estomática (mol/m ² s).	10
2.2.4 Evaluación de intercambio gaseoso y eficiencia en el uso del agua.	10
2.2.5 Análisis del funcionamiento del fotosistema II.	11
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	12
3.1 Contenido de agua en el suelo	12
3.2 Evaluación de la respuesta de potencial hídrico	14
3.3 Evaluación de la respuesta de conductancia estomática	16
3.4 Evaluación de la respuesta de intercambio gaseoso y variables relacionadas	20
3.5 Evaluación del fotosistema II	33
4. CONCLUSIONES	37
5. BIBLIOGRAFÍA	38
6. APÉNDICES	44

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Representación fotosistema II.....	6
Figura 2. Equipos utilizados en mediciones de suelo.....	7
Figura 3. Equipos utilizados en mediciones de hojas y tallos.....	8
Figura 4. Disposición de las plantas en el invernadero (n=90).....	9
Figura 5. Contenido volumétrico de agua en macetas sin estrés.....	12
Figura 6. Plantas de la investigación en estrés severo.....	12
Figura 7. Contenido volumétrico de agua en macetas de estrés moderado.....	13
Figura 8. Contenido volumétrico de agua en macetas de estrés severo.....	13
Figura 9. Potencial hídrico xilemático en macetas sin estrés.....	14
Figura 10. Potencial hídrico xilemático en macetas de estrés moderado.....	15
Figura 11. Potencial hídrico xilemático en macetas de estrés severo.....	15
Figura 12. Conductancia estomática en macetas sin estrés.....	17
Figura 13. Conductancia estomática en macetas de estrés moderado.....	18
Figura 14. Conductancia estomática en macetas de estrés severo	19
Figura 15. Fotosíntesis en macetas sin estrés	21
Figura 16. Fotosíntesis en macetas de estrés moderado.....	22
Figura 17. Fotosíntesis en macetas de estrés severo	23
Figura 18. Transpiración en macetas sin estrés	24
Figura 19. Transpiración en macetas de estrés moderado.....	25
Figura 20. Transpiración en macetas de estrés severo	26
Figura 21. Concentración interna de CO ₂ en macetas sin estrés	27
Figura 22. Concentración interna de CO ₂ en macetas de estrés moderado.....	28
Figura 23. Concentración interna de CO ₂ en macetas de estrés severo	29

Figura 24. Eficiencia del uso del agua en macetas sin estrés.....	30
Figura 25. Eficiencia del uso del agua en macetas de estrés moderado.....	31
Figura 26. Eficiencia del uso del agua en macetas de estrés severo	32
Figura 27. Fluorescencia de clorofila en macetas sin estrés.....	34
Figura 28. Fluorescencia de clorofila en macetas de estrés moderado.....	34
Figura 29. Fluorescencia de clorofila en macetas de estrés severo.....	35

*A mis padres, Maritza y Guillermo,
Que me educaron y apoyaron siempre con su amor infinito.*

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de esta investigación fue posible gracias al respaldo y apoyo profesional del Instituto de Investigaciones Agropecuarias INIA, La Platina. Donde pude conocer a excelentes profesionales como la Dra. María Teresa Pino y el Dr. Gabriel Sellés, propulsores de esta investigación y quienes dieron aportes importantes para el desarrollo de este trabajo. También a Philippe Plantat, compañero de mediciones, a Don Carlos Saavedra, por su colaboración y preocupación cada día de trabajo en el invernadero, al profesor Hugo Flores, por su constante ayuda y enseñanzas que me permitieron defender mi trabajo en cada revisión, y a Raúl Eguiluz, por su apoyo profesional y emocional.

Mi sincero agradecimiento a mis profesores Guías, Dr. Manuel Toral Ibáñez, por incentivar a superarme y convertirme en una profesional, por su valioso apoyo y comprensión en el desarrollo y término de este documento, y al Dr. Herman Silva Robledo, por sus exhaustivas revisiones y disposición frente a cada consulta que tuve. Gracias a los dos por su rigurosidad y por fortalecer mi seguridad acerca del trabajo realizado.

A mis profesores consejeros, Dra. Karen Peña y al Dr. Juan Caldentey, por sus oportunas observaciones y comentarios, que mejoraron sustancialmente esta memoria.

A mis profesores de la Facultad, que con su aporte profesional y experiencia, ayudaron a formar mi carácter, desarrollarme intelectual y emocionalmente, y entregarme las herramientas para insertarme con éxito en el mundo profesional.

A mis amigos: Fernanda Miranda, María Fernanda Ruiz, Rocío Muñoz, Verónica Fuentes, Carolina Fuentes, Catalina Carvajal, Gustavo Radrigán, Carla Sandoval y Alejandro Venegas, compañeros incondicionales de sala, terrenos, olimpiadas deportivas y momentos inolvidables. Hicieron de esta etapa, la más linda de mi vida. Los quiero mucho.

A mis padres, siempre presentes activamente en cada desafío, llenos de amor y fuerza, los admiro infinitamente. A mi madre Maritza Moreno, por su sabiduría y calma frente a las situaciones adversas, por tus normas llenas de amor, eres la mejor. A mi padre Guillermo Milla, por tu sensibilidad frente a la vida, por tu desorden frente a lo estricto, gracias por los escapes. Los amo.

A mi hija Rayen Antonia, luz y energía de mi vida, por tu alegría y espíritu desbordante, por entender que soy una mamá estudiante y deportista, por no entender cuando necesitaba tiempo y silencio para hacer la memoria, por ser mi ángel, te amo con todo mi corazón. A mi nani, Avelina Cruces, gracias por tu ayuda y paciencia, por ser tan jugada con nosotras tres, te quiero demasiado. A mi hermano, Carlo Saavedra, gracias por estar siempre, te admiro y te quiero infinito.

A mi esposo, José Arias, por tu compañía y amor incondicional, por creer en mí y aceptarme tal como soy. Eres mi gran compañero de la vida, juntos conseguiremos todo lo que nos proponamos. Gracias por tu aliento, cada vez que lo necesité. Por recordarme que el amor todo lo puede y que la única forma de conseguir las cosas es teniendo fe... “Te Todo”

RESUMEN

El agua es el principal factor limitante para el desarrollo de especies de cultivo agrícola y especies forestales. En Chile más de tres cuartos de la superficie continental corresponde a zonas áridas y semiáridas. Diversos estudios han demostrado que las especies del género *Eucalyptus*, poseen un amplio potencial en la tolerancia a condiciones de pluviometría limitada. Por esta razón, se evalúa el efecto de la disponibilidad de agua en algunas respuestas fisiológicas de tres especies de Eucaliptos: *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus camaldulensis* y *Eucalyptus cladocalyx*.

El estudio comprende un total de 90 plantas de eucaliptos, 30 de cada especie, las cuales se disponen en un diseño factorial de cinco bloques al azar.

Las plantas fueron sometidas a tres niveles de disponibilidad de agua, definidos como: sin estrés, estrés moderado y estrés severo. Las plantas se mantuvieron bajo condiciones semi-controladas en invernadero y las respuestas fueron evaluadas durante dos ciclos de desecamiento, el primero de cinco semanas y el segundo de nueve semanas. Al finalizar cada ciclo, las plantas fueron rehidratadas durante una semana.

Los resultados señalan que, *E. camaldulensis* tiene mayor plasticidad fisiológica respecto de los valores de potencial hídrico xilemático, conductancia estomática, fotosíntesis (junto a *E. cladocalyx*) y fluorescencia de clorofila.

La gran limitación que se observa en *Eucalyptus camaldulensis* y *Eucalyptus cladocalyx* con restricción hídrica, es de tipo estomática, influyendo directamente en la fotosíntesis, concentración interna de CO₂ y conductancia estomática. En *E. globulus*, en tanto, es no estomática.

Este estudio permitió confirmar que *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx*, toleran el déficit hídrico, estando habilitadas para ser establecidas en zonas con disponibilidad hídrica baja, como las zonas semiáridas y áridas de Chile.

Palabras claves

E. camaldulensis, *E. cladocalyx*, *E. globulus*, estrés hídrico, Chile.

ABSTRACT

Water is the main limiting factor for the development of agricultural species and forest species. In Chile more than three quarters of the surface land corresponds to arid and semiarid areas. Several studies have shown that species of the genus *Eucalyptus*, have a wide potential in the tolerance to limited rainfall. For this reason, we evaluate the effect of water availability in some physiological responses of three species of *Eucalyptus*: *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus camaldulensis* and *Eucalyptus cladocalyx*.

The study includes 90 *eucalyptus* plants, 30 species, which are arranged in a factorial design of five blocks at random.

The plants were subjected to three levels of water availability, defined as: no stress, moderate stress and severe stress. The plants were kept under semi-controlled environments and responses were evaluated during two drying cycles, the first of five weeks and the second of nine weeks. At the end of each cycle, plants were rehydrated for one week.

The results indicate that *E. camaldulensis* has higher physiological plasticity with respect to the values of stem water potential, stomatal conductance, photosynthesis (with *E. cladocalyx*) and chlorophyll fluorescence.

The major constraint observed in *Eucalyptus camaldulensis* and *Eucalyptus cladocalyx* with water restriction, is of type stomatal directly influence photosynthesis, internal CO₂ concentration and stomatal conductance. In *E. globulus*, meanwhile, is non stomatal.

This experiment allowed us to confirm that *E. camaldulensis* and *E. cladocalyx* tolerate water deficit, being entitled to be located in areas with low water availability, such as semi-arid and arid areas of Chile.

Keywords

E. camaldulensis, *E. cladocalyx*, *E. globulus*, water stress, Chile.

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques poseen funciones ecológicas de envergadura e importancia, como el reciclaje de nutrientes, protección de los suelos, conservación de la biodiversidad, regulación climática, control hidrológico y sumideros de carbono. Éstas permiten una mejor utilización del recurso hídrico en las ciudades, acuicultura y muchos otros servicios ecosistémicos, así como también la generación de productos forestales madereros y no madereros. Bajo un escenario de cambio climático global, el abastecimiento de agua en cantidad y calidad pasa a ser una de las principales actividades ecosistémicas de los bosques (Oyarzún *et al.*, 2005).

A nivel mundial, el género *Eucalyptus* es el más extensamente propagado. Aunque se encuentra mayoritariamente en Australia, puede crecer en la mayoría de las regiones tropicales y de clima templado del mundo, entre las latitudes 45° S y 40° N. El género *Eucalyptus* incluye una amplia gama de especies que poseen una gran adaptación a sitios, sistemas de manejo y la variedad de usos, tanto en bosques naturales como en plantaciones (Eldridge *et al.*, 1994).

Es reconocido como un género de alto consumo hídrico; estudios en la India indican que el consumo de agua por evapotranspiración en estas plantaciones excede el ingreso de agua vía precipitaciones (Oyarzún *et al.*, 2005). Diversos investigadores han demostrado que las plantaciones de *Eucalyptus sp.*, pueden extraer agua del suelo hasta aproximadamente siete metros de profundidad, afectando sus reservas profundas (Calder *et al.*, 1997; Oyarzún *et al.*, 2005).

En Chile, el sector forestal basa su producción en el uso de especies de rápido crecimiento, correspondiendo en su mayoría a plantaciones de *Pinus radiata* D. Don y *Eucalyptus globulus* Labill. La superficie de estas plantaciones equivalen a 2,3 millones de hectáreas, de las cuales un 28,8% corresponde a *Eucalyptus sp.* (principalmente *E. globulus* con 20,5%) y el 63,4% a *Pinus radiata* (INFOR, 2009). Aún cuando *Eucalyptus sp.* es plantado en menor proporción que *Pinus sp.*, en este último tiempo ha aumentado su superficie por su atractivo económico, debido a un mayor rendimiento en la fabricación de pulpa, mayor blancura, menor contenido de lignina y mayor peso específico (0,85 g/cm³) (Díaz-Vaz *et al.*, 2002).

En la zona semiárida del país, existe una superficie disponible de 2,5 millones de hectáreas para forestar, sus suelos se caracterizan por altos grados de erosión, baja pluviometría, exposición a largos periodos de sequía estival y alto potencial forestal. En este sentido, es de gran importancia conocer el comportamiento de estas especies bajo condiciones de baja pluviometría para mejorar su producción y crecimiento, ampliando la distribución de plantación hacia el norte del país.

En este marco, el Instituto Forestal (INFOR), ha estado realizando ensayos de introducción de especies a fin de incorporar estos terrenos a la producción forestal (Wrann *et al.*, 1993). En un estudio realizado por Barros y Rojas (1987), se observan con mejor sobrevivencia y crecimiento para zonas con precipitaciones de 150 mm anuales a *E. camaldulensis* Dehnh, *E. cladocalyx* F. Muell y *Eucalyptus sideroxylon* A. Cunn ex Woolls (Mugga), además se señala que en la zona centro de Chile, con precipitaciones anuales de 400 mm, a

buenas posibilidades para *Eucalyptus globulus* Labill con sus subespecies *maidenii* y *bicostata*.

Para el éxito de la forestación en zonas áridas y semiáridas de Chile con especies de rápido crecimiento e interés económico, como *E. globulus*, *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx*, es fundamental emplear técnicas de establecimiento y procedencias adecuadas, para que tengan la capacidad de adaptación a estos sitios (Parra y Chung, 1997).

De acuerdo a lo señalado anteriormente, existe gran interés en aumentar las existencias de *Eucalyptus* sp., hacia zonas de baja pluviometría. En este sentido, se postula que es posible encontrar que algunas especies de eucaliptos, que puedan desarrollarse en estas condiciones, con una plasticidad fisiológica que les permita tolerar el déficit hídrico. Al tenor de ello, en este estudio se plantean los siguientes objetivos específicos: evaluar en diferentes disponibilidades hídricas, el potencial hídrico foliar, la conductancia estomática, la fotosíntesis, la eficiencia en el uso del agua (EUA) y el funcionamiento del fotosistema II, a través de la fluorescencia de clorofila.

1.1 Antecedentes de *Eucalyptus* sp.

1.1.1 *Eucalyptus cladocalyx* F. Muell

Es una especie originaria del sur de Australia. Su fuste es columnar, y puede alcanzar grandes dimensiones con alturas y diámetros de 40 m y 1,5 m respectivamente. En Chile, se encuentra entre los 32 y 36° de latitud sur y entre 30 y 600 msnm. Posee gran plasticidad a la aridez, sequía y calor, pero escasa plasticidad al frío. Se adapta bien a precipitaciones entre 200 y 300 mm/año (Wrann *et al.*, 1993). Se utiliza principalmente en tableros aglomerados, carpintería, traviesas, postes, construcción en general y construcción naval (INFOR, 1981).

E. cladocalyx, crece en suelos arenosos y gravosos, de baja fertilidad y de tolerancia moderada a la salinidad (Prado y Barros, 1989). Se desarrolla en condiciones similares a *E. camaldulensis*, pero posee menores rendimientos y es más tolerante a la aridez y a los suelos de baja fertilidad (FAO, 1979).

Otra característica de gran interés de esta especie según Hanks *et al.* (1994) y Jonquera (1998), citados por Mora *et al.* (2007), es su resistencia a *Phoracantha semipunctata*, coleóptero introducido en Chile, que afecta a plantaciones de *Eucalyptus* comprendidas entre la III Región de Atacama y X Región de Los Lagos de Chile.

Mora y Perret (2002), señalan que la densidad de la madera en estado verde es de 1.200 Kg/m³ y en seco 1.100 Kg./m³ (12% de contenido de humedad). Debido a sus características, *E. cladocalyx* o el eucalipto del azúcar (nombre común), podría plantarse en la Región de Coquimbo, en una superficie estimada en 695.900 ha, siendo la Provincia de Choapa la de mayor potencial, con 612.720 ha.

1.1.2 *Eucalyptus globulus* Labill

Es originaria de Tasmania, Australia. En Chile crece entre los 29° y los 39° de latitud sur. Se desarrolla en localidades costeras, de hasta 400 msnm, en terrenos de buena calidad, distribuida entre la V Región de Valparaíso y la X Región de los Lagos (Mora *et al.*, 2005). Es una especie de crecimiento acelerado, de madera pesada, cuya densidad es de 800 kg/m³ al 12% de contenido de humedad. Por su alta resistencia mecánica, es usada en construcciones mayores, como puentes y construcciones pesadas (Díaz-Vaz *et al.*, 2002).

E. globulus, también conocido como el eucalipto azul, tiene plasticidad moderada a la aridez, sequía y calor, adaptándose bien a precipitaciones entre 500 y 1.500 mm/año. Prefiere suelos ligeramente ácidos y zonas frescas y húmedas. Por el contrario rechaza el frío intenso y es sensible a las sequías prolongadas. Es la materia prima para la obtención de celulosa. Se utiliza en papel, tableros aglomerados y contrachapados, ebanistería y carpintería, traviesas, postes y pilotes, entre otros. Es susceptible a *Phoracantha semipunctata*, gran limitante en zonas semiáridas (INFOR, 1981). Esto sucede debido a la debilidad que se origina por las restricciones ambientales.

1.1.3 *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh

Es un eucalipto de bajo requerimiento hídrico, habitando zonas con montos pluviométricos entre 300 y 500 mm/año (Barros *et al.*, 1987). Esta especie, es más tolerante que *Eucalyptus cladocalyx* en suelos infértiles y áridos, y soporta temperaturas de hasta -4°C. Además, presenta una mejor calidad de madera que *Eucalyptus cladocalyx* (Mora y Perret, 2002). Su fuste es recto, alcanzando 30 m de altura y 1 m de diámetro. Su distribución en Chile se encuentra de los 32,5° a los 34,5° latitud sur y entre 270 y 400 msnm. Se utiliza en carpintería y confección de traviesas y postes (INFOR, 1981).

1.2 Déficit hídrico y respuestas fisiológicas relacionadas (fotosíntesis, transpiración, eficiencia en el uso del agua, funcionamiento del fotosistema II y potencial hídrico)

El déficit hídrico corresponde a una reducción en la disponibilidad de agua para las plantas, que puede potencialmente producir efectos negativos sobre su crecimiento, desarrollo o sobrevivencia. Las plantas utilizan mecanismos que evitan condiciones de déficit hídrico, como la conservación del agua por medio del control estomático y el aumento del flujo en el xilema. También pueden tolerarlo, como es el caso de los eucaliptos, manteniendo el turgor celular por medio de ajuste osmótico o acumulando solutos que protegen el citoplasma y membranas celulares como azúcares y aminoácidos (Sellés *et al.*, 2002). En un tercer caso, las plantas pueden tener un mejoramiento de la eficiencia del uso del agua (EUA), que se traduce en una optimización del balance entre materia seca producida y agua transpirada (Levitt, 1980; Bradford y Hsiao, 1982). Por otro lado, Sands y Mulligan (1990) describen la EUA como la cantidad de concentración interna de CO₂, expresado ya sea en CO₂ asimilado, en biomasa total, o en producción de semillas, con relación al agua consumida expresada por la transpiración, por la evaporación o bien por el aporte total de agua al sistema. En esta investigación se descarta trabajar con el CO₂ interno, ya que no está asimilado, y para considerarlo en el cálculo de la EUA debe estar asimilado por medio de la fotosíntesis, siendo fijado y utilizado en crecimiento o biomasa. La EUA instantánea

está muy influida por las variables ambientales, sin embargo da una buena noción de lo que se debe invertir para producir un producto vendible (planta, madera, u otros). Es uno de los indicadores más usados para evaluar plantas en zonas de baja pluviometría y está fuertemente relacionado con el comportamiento estomático y la disponibilidad de agua (Sands y Mulligan, 1990).

El déficit hídrico, influye directamente en el crecimiento, desarrollo y funcionamiento de las plantas. En el suroeste de Australia, las muertes por sequías en *E. globulus* son explicadas en función del volumen de suelo, donde se indica que los perfiles profundos evitan este desenlace, proporcionando un almacén para las lluvias de invierno. Señalan también, que para una forestación exitosa en zonas de aguas estacionales, además de la profundidad del suelo, se debe extremar la rigurosidad al seleccionar los sitios de plantación (Harper *et al.*, 2009).

Diversos procesos fisiológicos y metabólicos se ven afectados ante condiciones de estrés hídrico, lo que en su conjunto afecta el desarrollo de las plantas. En este contexto es necesario conocer, las respuestas ecofisiológicas que desarrollan los *Eucalyptus* cuando se ven sometidos a restricción hídrica.

La fotosíntesis es uno de ellos, siendo un proceso metabólico que transforma la energía lumínica solar en energía química. Si no hay fotoasimilados, no hay sustrato para la respiración y por lo tanto no hay energía para mantención y crecimiento. Las plantas respiran para mantener y si tienen más de lo que utilizan para mantener, pueden crecer. Si su energía es menor que la que necesitan para mantener su biomasa actual, como puede ocurrir en plantas afectadas por estrés severo y prolongado, o no adaptadas al estrés que están recibiendo, pueden incluso eliminar tejidos (Tilman *et al.*, 1996). Nilsen y Orcutt (1996), sostienen que el factor limitante más importante en la fotosíntesis y por tanto en la productividad de las plantas adultas es el agua. La influencia del estrés hídrico hace que las plantas cierren sus estomas evitando la pérdida de agua por transpiración a pesar de decrecer su productividad fotosintética (Hsiao, 1973). Sin embargo, frente a restricciones hídricas severas y/o prolongadas, aparece una limitación no estomática, sino que metabólica. Según Tezara *et al.*, (1999) y Lawlor (2002), las causas relacionadas a la presencia de limitantes metabólicos de la fotosíntesis, con el estrés hídrico pueden ser las siguientes:

- Limitación por actividad de la Rubisco.
- Regeneración de Ribulosa 1,5 bisfosfato.
- Limitación por la disponibilidad de ATP y NADPH.
- Disminución del transporte electrónico a nivel tilacoidal.

Kaiser (1987), señala que, la mayoría de la reducción de la asimilación de CO₂ en el día, bajo condiciones de estrés hídrico, se debe al cierre estomático. Sin embargo, como se dijo anteriormente, puede haber una explicación no-estomática, que dependerá del grado y duración del estrés hídrico. La medición de la transpiración, en tanto, es una de las variables determinantes en el conocimiento del balance energético de las hojas y el estado hídrico de las plantas (Percy *et. al.*, 1989). La adaptación a esta limitante en las plantas requiere necesariamente la regulación de pérdida de agua vía transpiración y transporte

hídrico. Esta regulación es llevada a cabo manejando el intercambio gaseoso a través de los estomas. La apertura y cierre estomático es regulado estableciendo un balance entre la fotosíntesis (que las plantas intentan maximizar) y la transpiración que tienden a minimizarse mediante los estomas, como consecuencia del estrés hídrico (Field *et al.*, 1989).

Durante el día la planta es incapaz de utilizar toda la energía solar, desarrollando estrategias que disipen el exceso de energía incidente, para resguardar su aparato fotosintético, más aún en condiciones de restricción hídrica. Sin esta habilidad, puede haber daño en el aparato fotosintético, que puede incluso terminar en un daño severo e irreversible (Powles, 1984; Barber y Andersson, 1992). El daño se traducirá en una disminución de la eficiencia fotosintética, denominado fotoinhibición, que puede incrementarse si es que la planta es sometida a una condición ambiental restrictiva (Arenas, 2000).

Para estimar la eficiencia del aparato fotosintético, se puede evaluar el funcionamiento del fotosistema II a través de la fluorescencia de la clorofila, muy sensible en plantas con déficit hídrico, debido a la relación existente entre la actividad del fotosistema II (PSII) y la fijación de CO₂ (Strasser *et al.*, 1995 y 2000; Barth *et al.*, 2001). La fotosíntesis y la fluorescencia de la clorofila en plantas con estrés hídrico, son variables que decrecen conforme la escasez de agua aumenta, es por esto que este estudio propone como objetivo el seguimiento de dichas variables durante el experimento.

Monneveux (1993) citado por Arenas (2000) señala que, la energía total absorbida por la activación de la clorofila, se disipa por medios fotoquímicos (fotosíntesis), energía calórica y mediante la emisión de fluorescencia. Estos procesos son competitivos entre sí, por lo que cambios en la actividad fotosintética o en la disipación como calor, implicarán cambios en la emisión de la fluorescencia y viceversa.

Cuando las hojas adaptadas a la oscuridad son iluminadas, los mecanismos de disipación como calor, estarán desactivados con todas las QA (aceptoras de electrones del fotosistema II) en un estado reducido, siendo máxima la emisión de fluorescencia (F_m). En tanto que, la fluorescencia mínima (F_o), es aquella observada cuando los centros de reacción están abiertos con las QA en estado oxidado (Seaton y Walker, 1990; Strasser *et al.*, 1995; Kautsky y Hirsh, 1934; Krause y Weis, 1984 y 1991).

El fotosistema II se conforma de los siguientes elementos: un centro de reacción que contiene el P680 (dador primario de electrones), Tirosina “Tyrz” (primer dador de electrones), “Pheo” (feofitina), QA y QB (plastoquinonas aceptoras de electrones), 2 citocromos (proteínas que reúnen moléculas de clorofila), proteínas D1 y D2, y una antena de luz “LHCII” (Figura 1) (Arenas, 2000).

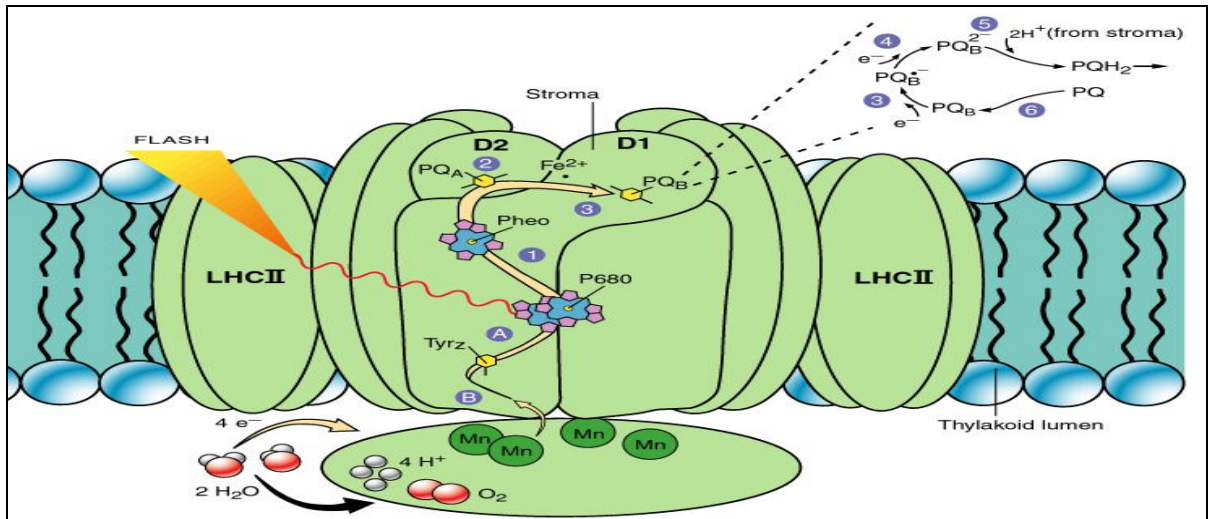


Figura 1. Representación fotosistema II, los números indican el orden de acontecimientos.
Fuente: Universidad de Salamanca, 2010.

Por último, la fluorescencia variable (Fv) refleja el máximo variable de emisión de fluorescencia.

El rendimiento fotoquímico potencial está dado por: $\phi_p = (F_m - F_0) / F_m = F_v / F_m$. La razón F_v / F_m en plantas que no se encuentran bajo estrés está generalmente en el rango de $0,832 \pm 0,004$ (Krause y Weis, 1991) y es proporcional a la cantidad del rendimiento de la fase fotoquímica de la fotosíntesis. Una disminución de esta relación es un buen indicador de los daños causados por la foto inhibición de la luz cuando las plantas sufren diversos tipos de estrés ambiental, como la sequía, el frío, la congelación, el exceso de iluminación o la salinidad. Esta proporción se utiliza a fondo como un indicador de estrés inducido en el aparato fotosintético (Reigosa *et al.*, 2001).

El potencial hídrico no se escapa de esta norma, la literatura lo señala como un buen indicador global del estado hídrico de una planta, ya que el crecimiento celular, fotosíntesis, intercambio gaseoso, desarrollo y productividad, están fuertemente influenciados por el potencial hídrico y sus componentes (Repellin *et al.*, 1997; Pardossi *et al.*, 1998; Morales *et al.*, 1998; Taiz y Zieger, 1998). Sall (1988), citado por Donoso y Ruiz (2001), indica que en *E. camaldulensis* sometido a un déficit hídrico estival severo, se produce una fuerte limitación al intercambio gaseoso, bloqueando la transpiración y crecimiento. Este es uno de los ejes de esta memoria, ya que permite calificar el estado hídrico de las plantas y vincularlo con la tolerancia interespecífica en el estrés moderado y severo.

2. MATERIALES Y MÉTODO

2.1 MATERIALES

La investigación se realizó bajo condiciones semicontroladas de invernadero, con una temperatura constante de 25 °C y un 50% de humedad relativa en un invernadero del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA), la Platina, en Santiago de Chile. Las plantas de *Eucalyptus sp.* de dos años, corresponden a material obtenido por reproducción vegetativa en un vivero del INFOR de Concepción, VIII Región del Bío Bío.

Se emplearon 90 plantas de *Eucalyptus sp.*, de las cuales 30 fueron *Eucalyptus globulus*, 30 *Eucalyptus camaldulensis* y 30 *Eucalyptus cladocalyx*. Las plantas se encontraban en bolsas de polietileno de 60 cm x 60 cm, llenas de turba Sunshine Sungro, mezcla mix # 6 – premix, que se compone de 70 ppm de nitrógeno (N), 30 ppm de fosfato (P₂O₅) y 130 de potasio (K), de acuerdo al catálogo del fabricante (Sunshine, 2010).

Para evaluar el potencial hídrico, se utilizó la cámara de presión tipo Scholander (Scholander *et. al.*, 1965). La fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y concentración interna de CO₂, fueron obtenidas mediante un analizador de fotosíntesis LICOR LI 6400 XT Portable Photosynthesis System 1999-2007. La eficiencia en el uso de agua en tanto, se calcula a partir de la fotosíntesis y transpiración, anteriormente señalados. Y la fluorescencia de la clorofila, se midió con un fluorómetro modelo FMS2 portátil Hansatech Instruments Ltd. Inglaterra (Figuras 2 y 3).

Paralelamente se monitoreó el contenido volumétrico de agua de las macetas con 27 sondas del tipo FDR (Decagon Devices), ECHO 20 y se evaluó el consumo de agua de algunas plantas, mediante una balanza electrónica Pesamatic Tscale (Taiwán), modelo AHW-30, con capacidad de 30 kg. Esto se realiza para dimensionar el agua evapotranspirada en cada especie y para definir la cantidad de agua que recibirán las plantas de las disponibilidades hídricas sin estrés y de estrés moderado.



Figura 2. Equipos utilizados en mediciones de suelo, a) variación de peso en macetas (transpiración), b) tensión de Succión, c) data loggers (sensores de humedad).



Figura 3. Equipos utilizados en mediciones de hojas y tallos, a) proceso de envolver ramas a muestrear en medición de potencial xilemático, b) cámara de presión utilizada para medir Potenciales, c) analizador de fotosíntesis LI – COR 6400.

Los Software que se emplearon en el estudio fueron:

- ECH₂O Data Trac. Copyright © 2006. Decagon Devices, Inc.
- LI-6400 File Exchange, versión 2.05. Copyright © 1999-2007 by LI-COR, Inc.

2.2 MÉTODO

2.2.1 Diseño estadístico y tratamientos aplicados

Con las 90 plantas, 30 plantas por especie, se establecieron tres tratamientos de disponibilidad hídrica:

- Sin estrés: Las plantas se regaron diariamente con 3 litros de agua, para asegurar que el potencial hídrico xilemático a medio día se mantuviera en valores superiores a -1 MPa.
- Estrés moderado: Estas plantas recibieron periódicamente una fracción del agua (50%) de la que recibió el tratamiento sin estrés, tratando de mantener potenciales hídricos xilemáticos que variaran entre -1 y -2 MPa.
- Estrés severo. Las plantas no recibieron agua en las dos fases de estrés, alcanzando potenciales hídricos inferiores a -2 MPa.

Éstas se dispusieron en un diseño factorial de 5 bloques al azar (3 especies * 3 niveles de disponibilidad de agua* 10 repeticiones), lo que origina nueve tratamientos, al combinar las tres especies y los tres niveles de estrés. Esto se hizo de esta manera, para considerar la fuente de variación de luz en el invernadero (Figura 4). La unidad experimental correspondió a dos plantas por tratamiento en cada período de evaluación, esto debido a que las mediciones eran en algunos casos destructivas, y se buscó resguardar la opción de muestrear al menos una vez por semana.

BLOQUE 1	BLOQUE 2	BLOQUE 3	BLOQUE 4	BLOQUE 5
CA10 G3 CL2 CA25 G18 CL17	G1 CA8 CL1 G16 CA23 CL29	CA1 G14 CL14 CA16 G29 CL29	CA13 CL8 G13 CA28 CL23 G28	CA7 CL11 G7 CA22 CL26 G22
CA11 CL7 G12 CA26 CL22 G27	CL6 CA14 G8 CL21 CA29 G23	CL12 CA15 G2 CL27 CA30 G17	CL9 CA4 G9 CL24 CA19 G24	CL4 G5 CA12 CL19 G20 CA27
CA3 G10 CL15 CA18 G25 CL30	G11 CL10 CA6 G26 CL25 CA21	CL3 CA5 G15 CL18 CA20 G30	CA9 CL13 G6 CA24 CL28 G21	CA2 CL5 G4 CA17 CL20 G19

Figura 4. Disposición de las plantas en el invernadero (n=90). Donde; CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*; X: 1, ..., 30 número identificador de la muestra en el diseño; □ Sin estrés, ■ estrés moderado y ■ estrés severo.

El análisis estadístico se realizó utilizando el software Statistical Analysis Software SAS versión 9.2. El modelo estadístico utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + \xi_j + \theta_k + (\xi*\theta)_{jk} + \varepsilon_{ijk}$$

Con

Y_{ijk} : observación cualquiera del experimento.

μ : efecto del promedio general de todos los datos.

β_i : efecto del bloque i.

ξ_j : efecto de la especie j.

θ_k : efecto del estrés hídrico k.

$(\xi*\theta)_{jk}$: efecto de la interacción de la especie j y el estrés hídrico k.

ε_{ijk} : error aleatorio.

Con el fin de que sólo existiera efecto del tratamiento de disponibilidad hídrica, cada planta se fertilizó una vez en la primera fase con Nitromag, en dosis de 9 gr/ planta, cuya formulación fue: 27% de N, 5% de óxido de magnesio (MgO), 7% de óxido de calcio (CaO) y 20% de cal dolomita (Mosaic Chile, 2009).

Ciclos de desecamiento

Los tratamientos de disponibilidad de agua se aplicaron de la siguiente forma: una primera fase de restricción hídrica de cinco semanas de duración, luego una recuperación con riego a todas las plantas durante una semana, con tres litros de agua al día. Posteriormente se realizó una segunda fase de estrés, luego de la semana de recuperación, que se extendió por nueve semanas, donde se aplicaron nuevamente los tratamientos. Finalmente se aplicó una semana de recuperación, empleando la misma dosis de agua de la recuperación anterior.

Para cada tratamiento se midió el contenido de agua del suelo en las macetas. Para ello, en los maceteros se insertaron sondas del tipo FDR, conectadas a un data logger (EM 50),

registrándose la variación del contenido de humedad (%) de los maceteros cada 30 minutos. Se utilizaron seis data loggers, con 27 sondas en total. El contenido volumétrico de agua fue monitoreado con dos sondas en la disponibilidad hídrica sin estrés, tres sondas en estrés moderado y cuatro en estrés severo, para cada una de las especies de eucaliptos.

Diariamente se realizaron mediciones de pérdida de agua en el sustrato, por efecto de la transpiración y evaporación, de seis plantas sin estrés (dos de cada especie), mediante la diferencia de peso que presentaban las macetas en el curso del día. Estas plantas se regaron con tres litros a las 8.00 hrs, posteriormente eran pesadas a las 18.00 hrs e inmediatamente se regaban con la misma cantidad. Al día siguiente se pesaba antes de regarlas, y así sucesivamente. Para hidratar las macetas en el tratamiento estrés moderado, se aplicó sólo la mitad del agua transpirada por estas plantas, supervisando a su vez, que los contenidos volumétricos de agua de esta disponibilidad hídrica oscilara en 15% (según los registros de los loggers).

2.2.2 Evaluación del potencial hídrico xilemático (MPa).

Se realizó una medición semanal, al medio día, del potencial hídrico de las plantas, midiendo tres ramas por planta y una repetición en plantas sin estrés y estrés severo y dos repeticiones en estrés moderado, por 14 semanas en cada especie. Previo a estas mediciones, las ramas fueron envueltas en bolsas cubiertas por papel aluminio, una hora antes de la medición. Esta cámara consiste en un receptáculo de presión, una fuente de gas comprimido (nitrógeno) y un manómetro, que permite leer y registrar la tensión (o presión) a la cual estaba sometida la columna de agua antes del corte en unidades de presión (Scholander *et. al*, 1965). Para cada evaluación y tratamiento, se tomó la precaución de que las ramas fueron extraídas en la misma posición, altura y con un largo promedio de 20 cm.

2.2.3 Evaluación de la conductancia estomática ($\text{mol/m}^2\text{s}$).

Se midió una vez por semana a las 12.00 hrs., en cinco repeticiones de cada disponibilidad hídrica (sin estrés, estrés moderado y estrés severo), midiendo tres hojas por planta.

2.2.4 Evaluación de intercambio gaseoso y eficiencia en el uso del agua.

Se realizaron mediciones de fotosíntesis ($\text{umol/m}^2/\text{s}$), concentración interna de CO_2 (umol/mol) y transpiración ($\text{mmol/m}^2/\text{s}$), una vez por semana, en cinco repeticiones de cada disponibilidad hídrica, midiendo tres hojas por especie, durante 16 semanas de aplicación de tratamientos. En una etapa preliminar a la aplicación de tratamientos se hicieron curvas de CO_2 – luz fotosintéticamente activa (PAR) en cada especie según Reigosa *et al.*, (2001), para definir la concentración de CO_2 y la radiación PAR a la cual se realizarán las mediciones de intercambio gaseoso, con esta información se calibró el IRGAS con 600 nm de PAR y 400 ppm de CO_2 externo.

A partir de las mediciones intercambio gaseoso, se calculó la eficiencia del uso del agua (EUA; $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$), a escala instantánea, utilizando la siguiente expresión (Morales *et al.*, 2004):

$$\mathbf{EUA = F/T}$$

Donde,

EUA: Eficiencia en el uso del agua ($\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$)

F: Fotosíntesis ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

T: Transpiración ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

2.2.5 Análisis del funcionamiento del fotosistema II.

Para evaluar el funcionamiento del fotosistema II, se realizaron mediciones al mediodía, de la fluorescencia de las clorofilas. Para ello se evaluaron tres repeticiones por tratamiento, durante 12 semanas de aplicación de tratamientos. Se fijaron tres pinzas por un periodo de 20 minutos, para dejar parte de las hojas en oscuridad. El funcionamiento del fotosistema II (PSII) se evaluó al medio día mediante el cociente F_v/F_m , que define el rendimiento cuántico máximo dicho sistema al medio día (Reigosa *et al.*, 2001).

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Contenido de agua en el suelo

En todos los tratamientos se obtuvieron comportamientos diferenciados para cada especie, en función de la disponibilidad de agua en el suelo, con cambios abruptos en las respuestas fisiológicas, al aplicar riego en cada una de las recuperaciones en el estrés moderado y severo.

El contenido de agua en plantas regadas frecuentemente, fue en promedio del 30%, con un contenido mayor de agua entre los 63 y 70 días de iniciados los tratamiento (alrededor de un 4%) (Figura 5).

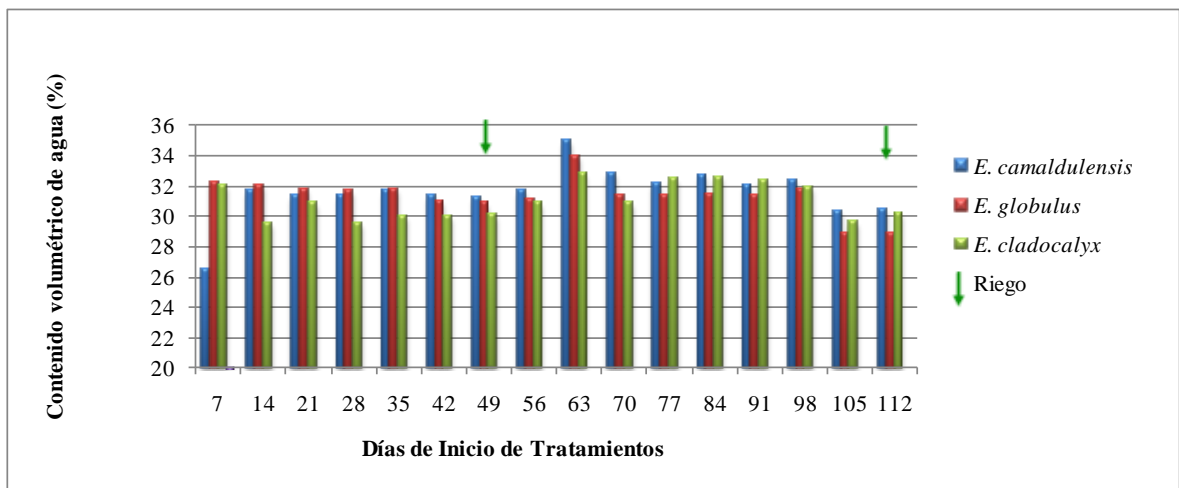


Figura 5. Promedio semanal del contenido volumétrico de agua, en *E. camaldulensis*, *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas sin estrés.

La restricción hídrica modificó las características fenológicas de los tres *Eucalyptus* evaluados, pero fue más notorio en *Eucalyptus globulus*, en estrés moderado y severo. Y conforme avanzaba el experimento, presentó hojas y tallos poco túrgidos y de colores más opacos (Figura 6). Además tuvo un consumo o evaporación de agua mayor a *E. camaldulensis* conforme se aplicaban los tratamientos (Figura 7 y 8).



Figura 6. Plantas bajo estrés severo, a) *Eucalyptus camaldulensis*, b) *Eucalyptus globulus*, c) *Eucalyptus cladocalyx*.

En estrés moderado, *E. camaldulensis* presenta una disminución del contenido de agua durante la primer ciclo de desecamiento, en tanto que, en la segunda fase, no disminuyó su contenido de agua manteniendo alrededor de 28% de contenido volumétrico de agua, mientras que las otras dos especies disminuyeron bajo el 12% (Figura 7).

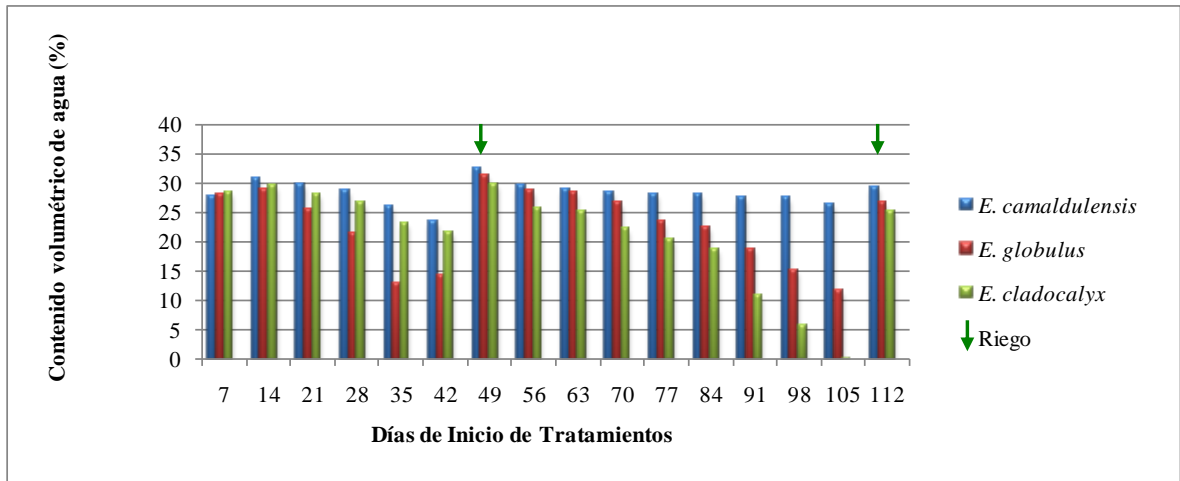


Figura 7. Promedio semanal del contenido volumétrico de agua, en *E. camaldulensis*, *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés moderado.

Al término de período sin riego los contenidos volumétricos de agua, en *E. globulus* y *E. cladocalyx* en estrés severo, son cercanos al 5%. En tanto que, *E. camaldulensis* fue la que menos agua consumió o transpiró, tolerando de mejor forma a los tratamientos, ya que con disponibilidad hídrica de estrés severo siempre presentó contenidos volumétricos de agua por sobre el 20%. En el caso de *Eucalyptus cladocalyx*, el consumo de agua en el tratamiento de estrés severo fue el mayor entre las tres especies, llegando incluso a registrar valores cercanos a cero, en el límite del funcionamiento del sensor (Figura 8).

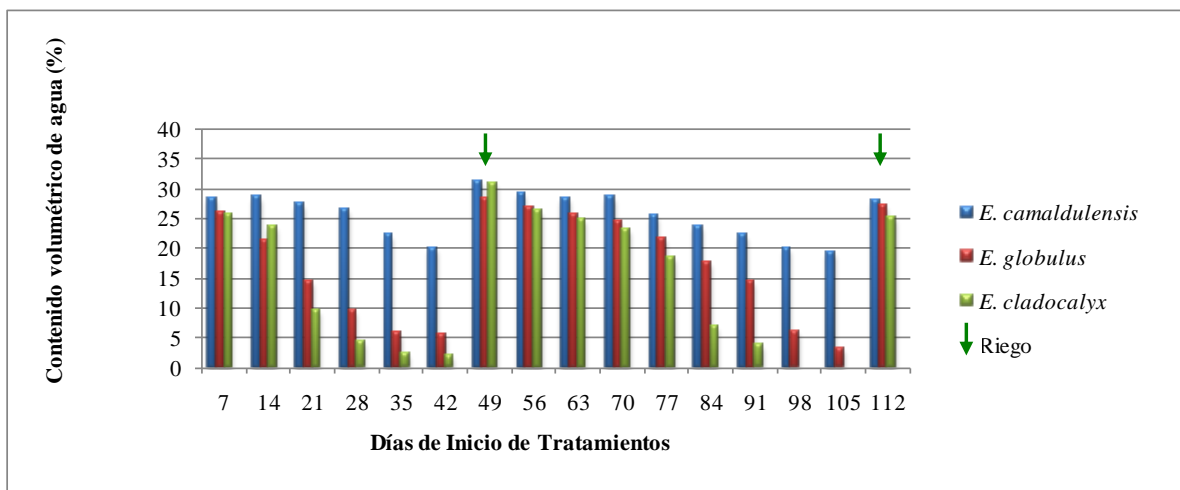


Figura 8. Promedio semanal del contenido volumétrico de agua, en *E. camaldulensis*, *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés severo.

Tener el conocimiento acerca del consumo de agua de estas tres especies, permite diferenciarlas y observar con qué rapidez actúan frente a cambios volumétricos de agua en el sustrato. En este caso, se observó que el *E. cladocalyx*, fue la especie que más consume o transpira agua en estrés severo.

3.2 Evaluación de la respuesta de potencial hídrico en *E. globulus*, *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx*.

El análisis estadístico, basado en la prueba Duncan ($p \leq 0,05$), indicó que hubo diferencias significativas entre los tratamientos por el efecto de la especie, al llevar 14, 21, 35, 70 y 84 días de iniciados los tratamientos. Respecto del efecto del estrés, se encontraron diferencias significativas producto de este factor, tras los 21, 35 y 105 días de iniciados los tratamientos. Por último, se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos debido a la interacción entre especie y estrés, al llevar 28, 42, 49, 56, 63, 77, 91 y 98 días de iniciados los tratamientos. Por lo tanto, la mayor cantidad de diferencias significativas en los tratamientos, al medir el potencial hídrico xilemático, fueron por efecto de la interacción especie – estrés (ver Apéndices I y II).

En plantas con tratamiento sin estrés, *E. globulus* presentó potenciales más negativos que las otras dos especies. En tanto que *E. cladocalyx* tuvo potenciales menos negativos que *E. globulus* y *E. camaldulensis* (Figura 9).

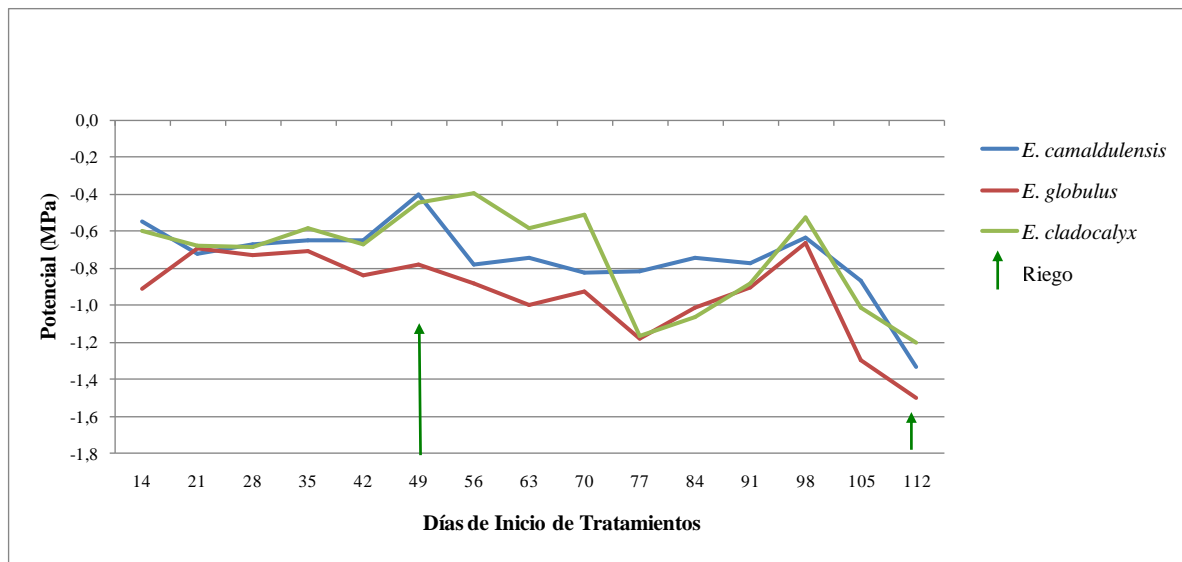


Figura 9. Promedios semanales de potencial hídrico xilemático, al medio día, en *E. globulus*, *E. cladocalyx* y *E. camaldulensis*, en macetas sin estrés.

Los tratamientos de estrés moderado se mantuvieron en un rango muy estable de potenciales, con valores que oscilaban entre -1 y -2 MPa, con *E. globulus*, escasamente más afectado por el estrés respecto de las demás especies. En macetas con estrés moderado, se observan potenciales hídricos más negativos conforme avanzan los días de aplicación de los tratamientos, cada semana adicional de estrés fue afectando características físicas, como la turgencia en tallos y hojas, su verdor característico por tonos más grisáceos, y

características fisiológicas, como valores de potencial hídrico más negativos que los -4 MPa en la segunda fase de estrés, este hecho se observa claramente a los 105 días de iniciados los tratamientos, ya en la segunda fase del estrés moderado (Figura 10).

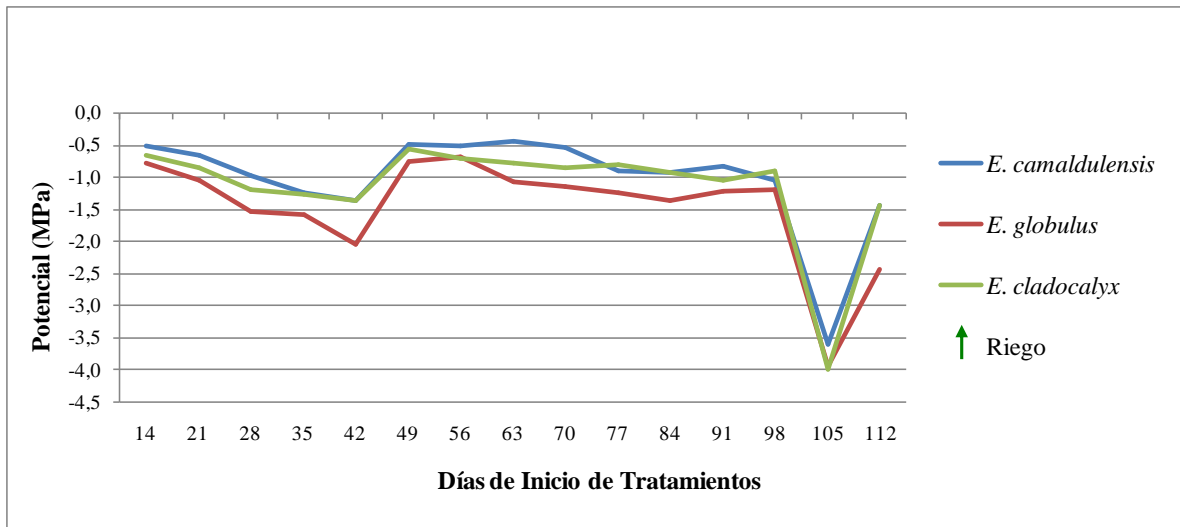


Figura 10. Promedios semanales de potencial hídrico xilemático, al medio día, en *E. globulus*, *E. cladocalyx* y *E. camaldulensis*, en macetas de estrés moderado.

En el caso de los tratamientos relacionados con el estrés severo, en la segunda fase de estrés, las plantas demoraron más tiempo en presentar potenciales hídricos más negativos que -3 MPa, ocurriendo esto recién, a las 8 semanas de estrés. Esta demora puede deberse, a un acondicionamiento de las plantas a condiciones de déficit hídrico (Figura 11).

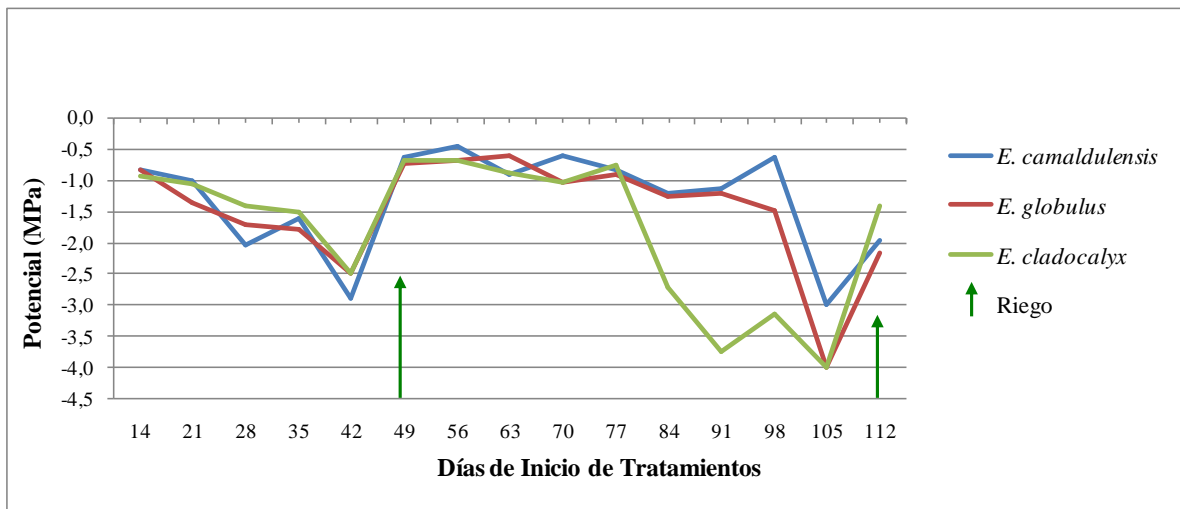


Figura 11. Promedios semanales de potencial hídrico xilemático, al medio día, en plantas de *E. globulus*, *E. cladocalyx* y *E. camaldulensis*, en macetas de estrés severo.

Davidson y Reid (1989), determinaron en condiciones de campo que, árboles de *Eucalyptus delegatensis* con valores de potencial hídrico menores a -5 MPa morían, y que en valores cercanos a los -4,4 MPa existían niveles de daño en la copa de *Eucalyptus pulchella*, *E.*

coccifera y *E. delegatensis* (ordenados de menor a mayor). En tanto que, en este experimento, del total de muestras murieron tres plantas, correspondientes al tratamiento de estrés severo, dichas plantas fueron dos de *Eucalyptus globulus* y una de *Eucalyptus cladocalyx*, con valores de potencial de -4 MPa en la última fase de estrés, esto corresponde al 10% de mortalidad en plantas de estrés severo.

Sall (1988), citado por Donoso y Ruiz (2001), concluyó que en *E. camaldulensis*, sometidos a un déficit hídrico estival severo (potencial hídrico xilemático = -3 MPa), se produce una fuerte limitación al intercambio gaseoso, bloqueando la transpiración y crecimiento, mientras que en valores de potencial de -1,9 MPa el crecimiento en altura continúa, pero lentamente. De todas formas, al rehidratar el suelo se reinicia el crecimiento, alcanzando máximos a potenciales hídricos de -0,3 MPa. Por el contrario, en este estudio *E. camaldulensis* no mermó su crecimiento, evaluado visualmente, aún cuando presentó potenciales cercanos a los -3 MPa en los regímenes de estrés moderado y severo. Además, tal como indican Donoso y Ruiz (2001), al rehidratar esta especie (en dos oportunidades en este experimento), los valores de potencial hídrico se recuperaron rápidamente a los valores de potencial obtenidos en el régimen sin estrés. De hecho, en el primer riego, hay ausencia de diferencias significativas por el nivel de estrés, sino que por efecto de la interacción especie – estrés.

3.3 Evaluación de la respuesta de conductancia estomática en *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus camaldulensis* y *Eucalyptus cladocalyx*.

El análisis estadístico, basado en la prueba Duncan ($p \leq 0,05$), indicó que hay diferencias significativas entre los tratamientos por el efecto de la especie, únicamente al llevar 7 días de iniciados los tratamientos. Sin embargo, el efecto de la interacción entre especie y estrés es mucho más influyente, provocando diferencias significativas en la conductancia estomática al llevar 14, 21, 28, 35, 42, 49, 56, 63, 70, 77, 84, 91, 98, 105 y 112 días de iniciados los tratamientos. Por lo tanto, al igual que en el potencial hídrico xilemático, la mayor cantidad de diferencias significativas en los tratamientos, fueron por efecto de la interacción especie – estrés (ver Apéndices III y IV).

Al analizar la conductancia estomática en *E. globulus*, *E. cladocalyx* y *E. camaldulensis*, en plantas sin restricciones hídricas, se puede afirmar que la conductancia fue superior en *E. camaldulensis*, luego en *E. cladocalyx* y finalmente en *E. globulus*. Para éstas especies, la conductancia estomática disminuyó conforme avanzó el experimento, lo que se explica por el efecto de interacción especie – estrés indicado anteriormente (Figura 12).

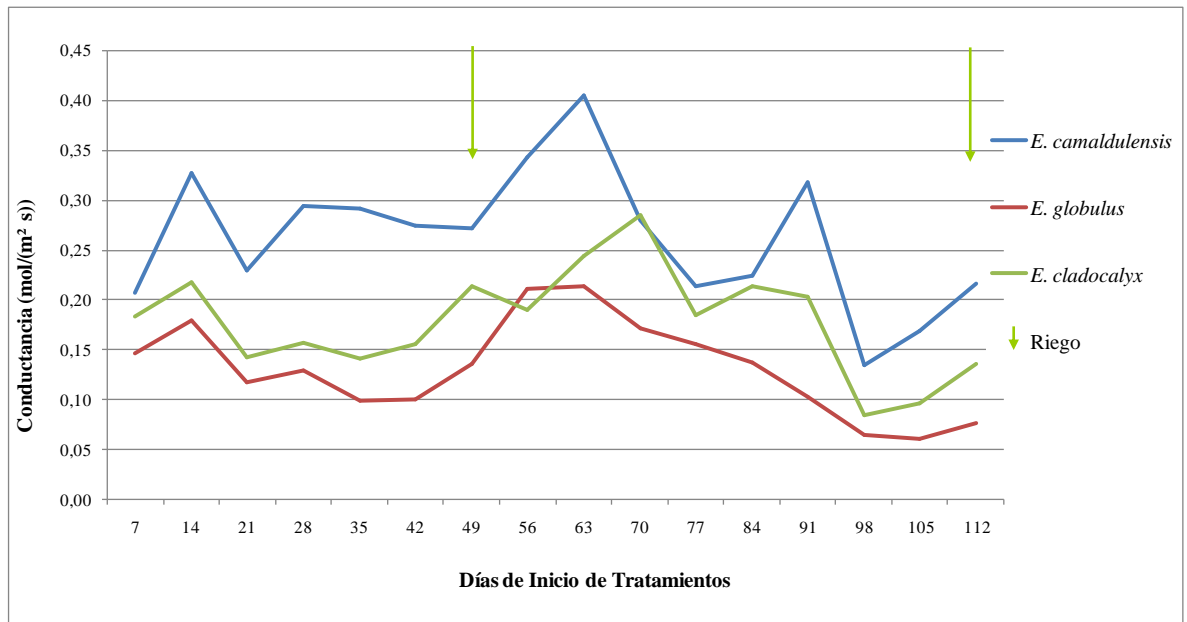


Figura 12. Promedios semanales de conductancia estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas sin estrés.

En el tratamiento de estrés moderado, se observan conductancias superiores en *E. camaldulensis*, constituyéndose como una gran alternativa en zonas con disponibilidad hídrica baja, ya que su tolerancia a este estrés le asigna un gran valor, sobretodo en términos de ampliar las plantaciones nacionales. La conductancia estomática llega a su máximo en las tres especies, al llevar 70 días de iniciados los tratamientos, lo que puede deberse al efecto del riego a los 49 días, situación que se define anteriormente por contenidos volumétricos de agua entre 25 y 30 % y potenciales hídricos xilemáticos entre -1 y -0,5 MPa (Figura 13).

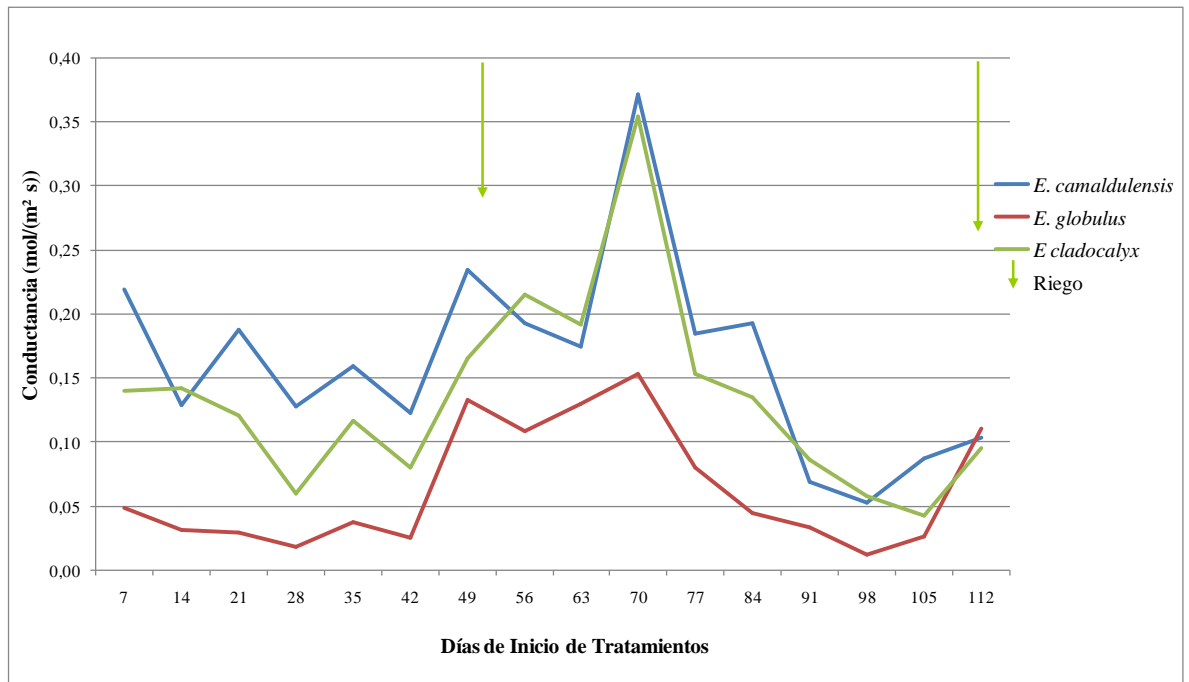


Figura 13. Promedios semanales de conductancia estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés moderado.

E. globulus con estrés severo, presenta menos tolerancia al estrés hídrico, presentando conductancias muy por debajo de las obtenidas en las dos especies restantes. Esto causó dificultad incluso al realizar las mediciones, ya que las hojas en muchos casos, particularmente en los últimos tramos de las fases de estrés, se hallaban sin turgencia y quebradizas, desprendiéndose en muchos casos las hojas a partir del pecíolo. Para *E. cladocalyx* y *E. camaldulensis* en la mayoría de los casos, la conductancia estomática aumentó en la medida que se incrementaron los días estrés hídrico, lo que podría atribuirse por una mayor demanda de asimilados por parte de las plantas estresadas, para asegurar su sobrevivencia en condiciones hídricas desfavorables (Figuras 13 y 14).

En el primer ciclo de estrés severo, *E. camaldulensis* presentó una conductancia estomática muy elevada respecto de las otras especies de eucaliptos, así como del comportamiento presentado en las disponibilidades hídricas sin estrés y de estrés moderado. Se presenta como una especie capaz de tolerar y aumentar su conductancia estomática, aún cuando las condiciones hídricas sean desfavorables. Nuevamente se observa que al llevar 70 días de iniciados los tratamientos, la conductancia estomática llega a su máximo en las tres especies, condición definida por los contenidos volumétricos de agua entre 25 y 30 % y potenciales hídricos xilemáticos entre -1 y -0,5 MPa (Figura 14).

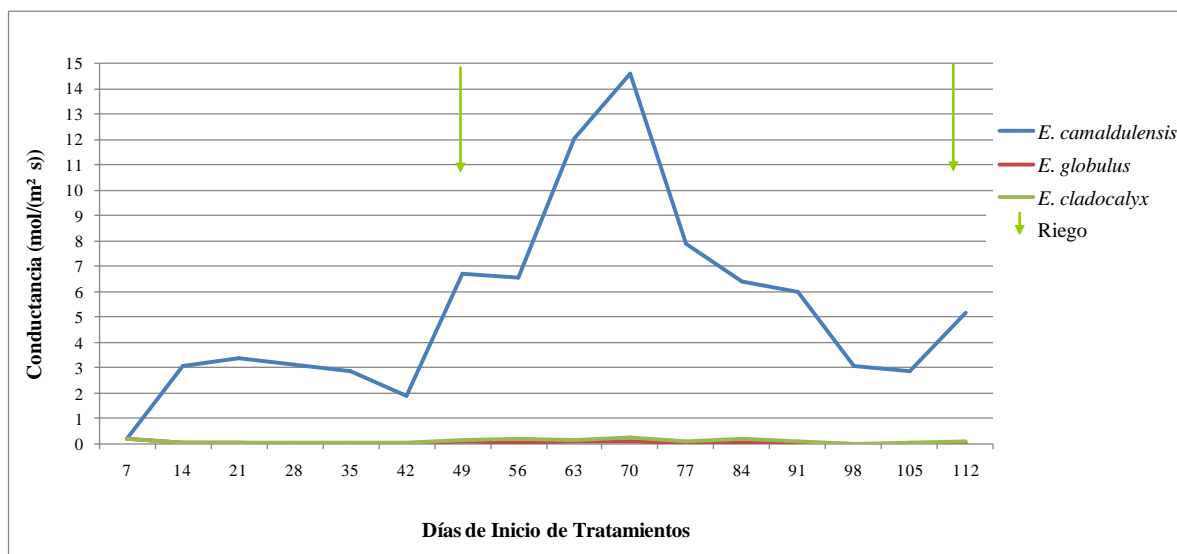


Figura 14. Promedios semanales de conductancia estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés severo.

En España, Pita *et al.*, 2008, encuentran en cuatro clones de *E. globulus*, conductancias entre $0,01$ y $1,6 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en plantas con potenciales hídricos xilemáticos de -2 MPa . En Brasil en tanto, Lessa de Castro *et al.*, 2008, observan en eucaliptos en condiciones de secano, conductancias entre los $0,24$ y $0,38 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las conductancias obtenidas en el régimen sin estrés y estrés moderado (régimenes con potenciales hídricos xilemáticos alrededor de los -2 MPa), oscilan cercanos a estos valores, con tasas entre los $0,1$ y $0,4 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Tal como lo señala Torres (2005), en *Phaseolus vulgaris* (poroto), las conductancias de especies sin estrés hídrico son mayores que aquellas que si lo reciben. En este experimento se confirma esta relación al comparar *E. globulus* y *Eucalyptus cladocalyx* en el régimen sin estrés, respecto del estrés severo. No obstante, en *Eucalyptus camaldulensis*, existió un aumento en la conductancia estomática en el estrés severo, respecto del régimen hídrico sin estrés.

La relación entre la conductancia estomática máxima y el potencial hídrico en especies leñosas, es de gran interés en esta investigación. Un estudio realizado en un bosque mediterráneo de España, por Valladares (2004), con dos especies de árboles perennifolios (*Quercus ilex* y *Quercus suber*), dos árboles caducifolios (*Quercus faginea* y *Quercus pyrenaica*) y dos arbustos caducifolios (*Crataegus monogyna* y *Pyrus bourgeana*) señala que, mientras los perennifolios presentan conductancias estomáticas moderadas ($0,17$ y $0,22$ moles de $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$, para *Quercus ilex* y *Quercus suber*, respectivamente), que coinciden con valores altos de potencial hídrico en verano (-1 MPa), los caducifolios, particularmente los arbustos, presentan conductancias ($0,28$ moles de $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$ en *Quercus faginea*, $0,38$ moles de $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$ en *Quercus pyrenaica* y *Crataegus monogyna*, y $0,4$ moles de $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$ en *Pyrus bourgeana*) y transpiraciones elevadas (desde $6,5$ moles de $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$ en *Q. suber*, hasta $10,5$ moles de $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$ en *Q. pyrenaica*), que llevan a un potencial hídrico muy bajo en verano, con valores de -3 MPa . En este estudio, se observa un

comportamiento diferente, las conductancias estomáticas mayores fueron observadas en potenciales hídricos menos negativos (cercaos a -1 MPa, y no en los valores más negativos, cercaos a -4 MPa), en *Eucalyptus camaldulensis*, se obtiene la máxima conductancia ($14,63 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), con -0,6 MPa de potencial hídrico, en *E. globulus*, se obtiene la máxima conductancia ($0,21 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), con -1 MPa de potencial hídrico y en *E. cladocalyx*, la máxima conductancia estomática ($0,35 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), es obtenida con -0,9 MPa. Valladares (2004), señala que potenciales hídricos cercaos a -1 MPa, son considerados como sin estrés en muchas especies leñosas. Por lo tanto, en este estudio, las mayores conductancias estomáticas son obtenidas en valores de potencial hídrico, referentes a especies leñosas sin estrés.

Porter (2000) y Torres (2005), señalan que existe una similitud de comportamientos entre la asimilación de CO_2 y la conductancia estomática, que indica una fuerte interdependencia entre ambas variables, como se mencionó anteriormente, esto puede ser lo que ocurre en *E. cladocalyx* y *E. camaldulensis* en estrés moderado y severo (Figuras 13 y 14).

En esta investigación, la conductancia estomática fue menor en los últimos días de iniciados los tratamientos, de cada una de las fases de estrés, esto se explica debido a que la disponibilidad de agua fue cada vez menor en las condiciones hídricas de estrés moderado y severo y ocurrió un cierre estomático, afectando drásticamente esta variable. Esto sucede, ya que tratan de recuperar sus niveles hídricos para comenzar a realizar sus metabolismos fundamentales, y son especies consumidoras, en especial *E. globulus*.

3.4 Evaluación de la respuesta de intercambio gaseoso y variables relacionadas (eficiencia en el uso de agua), en *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus camaldulensis* y *Eucalyptus cladocalyx*.

Fotosíntesis

Al analizar la fotosíntesis, según la prueba Duncan ($p \leq 0,05$), el efecto de la especie provocó diferencias significativas en los tratamientos, al llevar 7, 14, 21, 28, 35, 42, 49, 56, 63, 77, 84, 91, 98, 105 y 112 días de iniciados los tratamientos. El efecto del estrés en tanto, provocó menores diferencias significativas al llevar 14, 28, 35, 42, 91, 98 y 105 días de iniciados los tratamientos (ver Apéndice V).

En los tratamientos sin estrés se puede observar que la fotosíntesis se mantiene mayormente estable en el rango comprendido entre los 6 y 8 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$. En este régimen hídrico, los potenciales hídricos estuvieron cercaos a -0,7 MPa. En las mediciones destacaron *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx*, con valores de fotosíntesis superiores a *E. globulus* (Figura 15).

De forma similar a lo ocurrido en conductancia estomática, destaca la tendencia de aumento de fotosíntesis al llevar entre 63 y 70 días de aplicación de los tratamientos en los regímenes sin estrés, estrés moderado y severo. El máximo de fotosíntesis se demoró una semana más en el estrés severo, respecto del régimen sin estrés. En este caso, el contenido volumétrico de agua fue mayor en estas fechas, incluso en la disponibilidad hídrica sin

estrés, por lo que esta respuesta se explica por el efecto del primer riego, ya que la cantidad de CO₂ y luz aplicados al hacer las mediciones, fue la misma en todos los tratamientos.

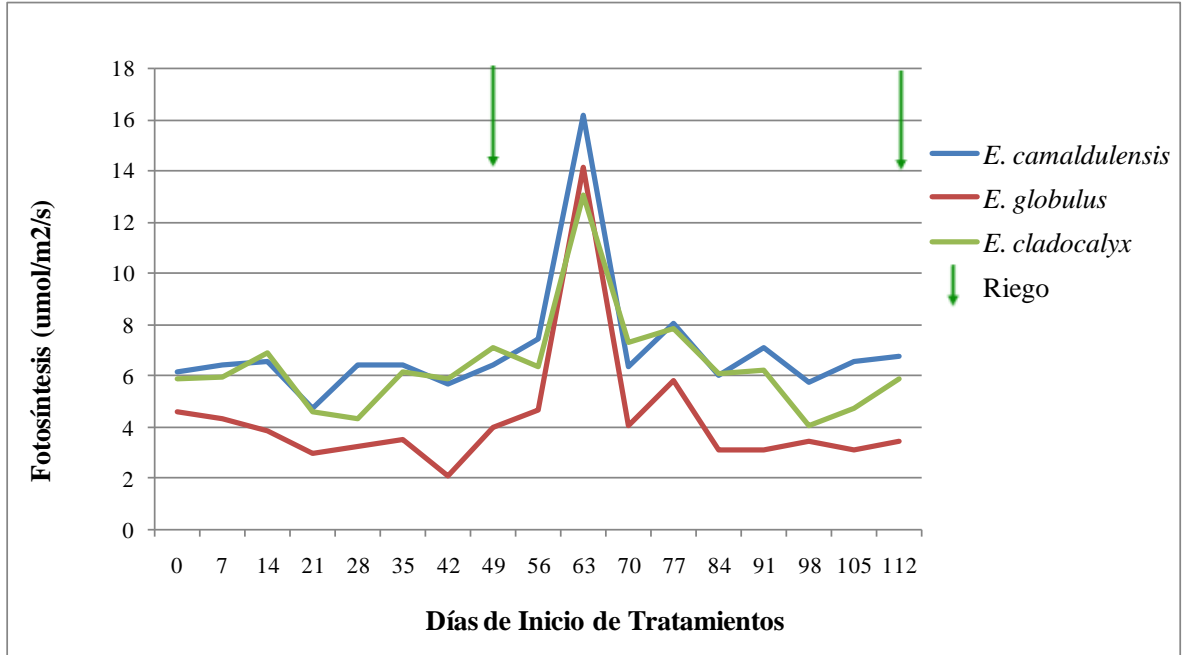


Figura 15. Promedios semanales de fotosíntesis en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas sin estrés.

En la disponibilidad hídrica de estrés moderado, se mantiene la misma tendencia observada en las plantas bien regadas, en el sentido que *E. globulus* presenta la menor tasa de fotosíntesis. Cabe destacar que, en las tres especies hubo una respuesta positiva respecto del estrés, ya que a diferencia de lo ocurrido en plantas sin estrés, al recuperar con riego las macetas, la fotosíntesis fue mucho mayor. De todas formas, paulatinamente ocurrió una reducción de la misma conforme avanzaron los días de estrés (Figura 16).

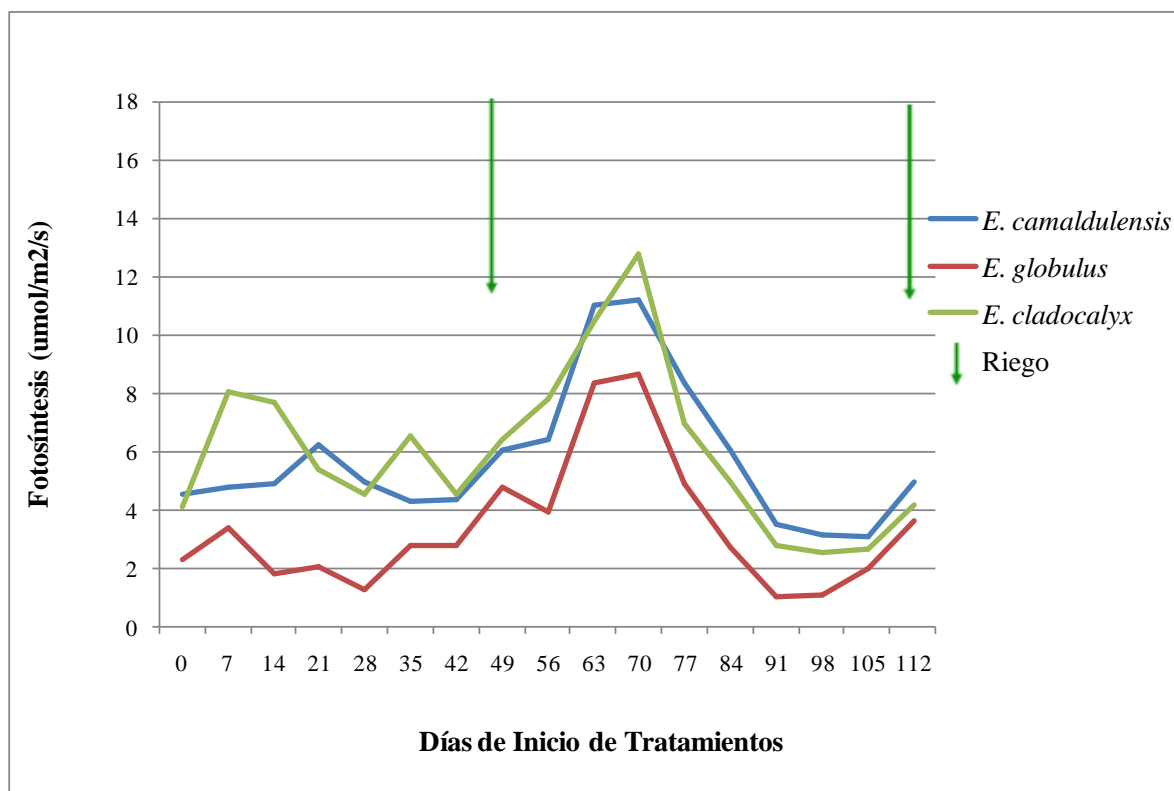


Figura 16. Promedios semanales de fotosíntesis en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés moderado.

El comportamiento de las plantas sujetas al estrés severo, fue similar a lo ocurrido en el estrés moderado, en las semanas posteriores a la recuperación se incrementó el número de días en que la fotosíntesis aumentó; así como también la reducción de la misma al aplicar el cese del riego, según lo definido en los tratamientos de estrés severo.

Un antecedente interesante en este experimento, directamente relacionado a la respuesta fisiológica de las plantas de *E. camaldulensis*, evaluado visualmente, es que creció en altura más que las otras dos especies, en especial sobre *E. globulus*, presentando además, valores más elevados especialmente en la fotosíntesis y menos negativos en potencial hídrico (Figura 17).

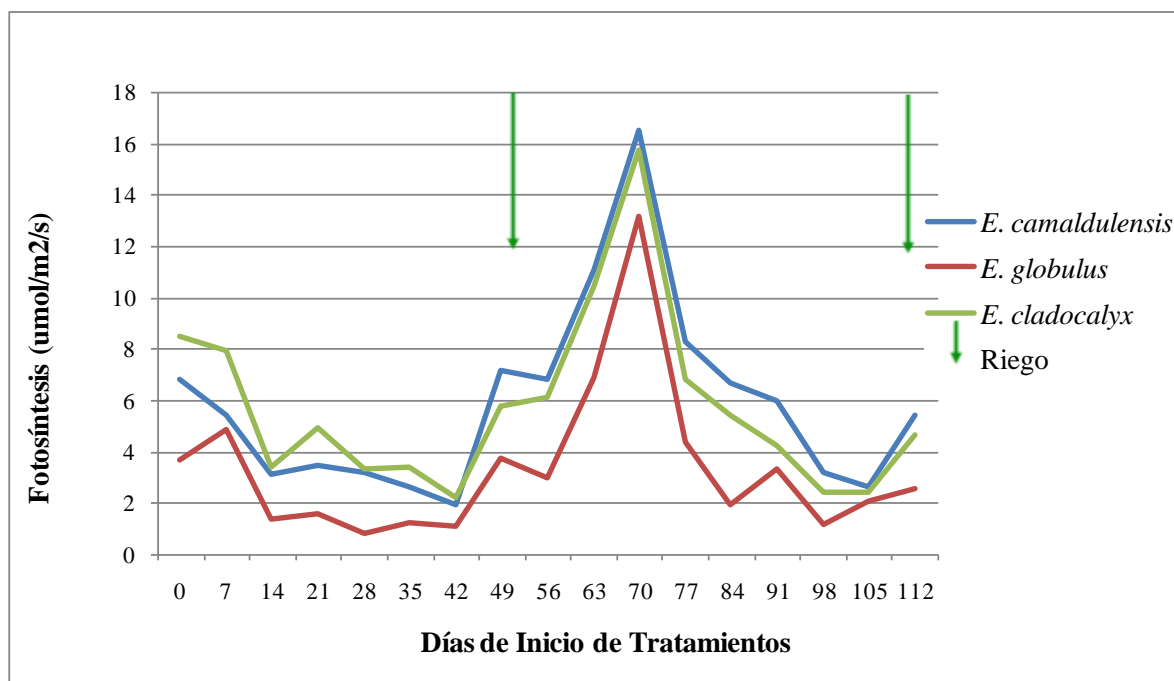


Figura 17. Promedios semanales de fotosíntesis en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés severo.

Transpiración

En transpiración, según la prueba Duncan ($p \leq 0,05$), se observaron diferencias significativas producto del efecto de las especies al llevar 7, 14, 21, 28, 35, 42, 49, 56, 63, 70, 84, 91, 98 y 105 días de iniciados los tratamientos. El efecto del estrés en tanto, provocó menores diferencias significativas, al llevar 14, 21, 28, 35, 42, 91, 98 y 105 días de iniciados los tratamientos (ver Apéndice VI).

En las Figuras 18, 19 y 20, se observa que la transpiración es otra de las variables afectadas al variar la disponibilidad hídrica, presentando valores entre 4 y 5 mmol/m²/s en los tratamientos sin estrés, en tanto que en los tratamientos relacionados a estrés moderado y severo, se identifican transpiraciones menores, con valores cercanos a los 2 y 1 mmol/m²/s respectivamente. *E. camaldulensis* destaca por su mayor tasa de transpiración en casi la totalidad del experimento, esto se explica ya que la mayoría de las diferencias significativas en transpiración, son por el efecto de la especie.

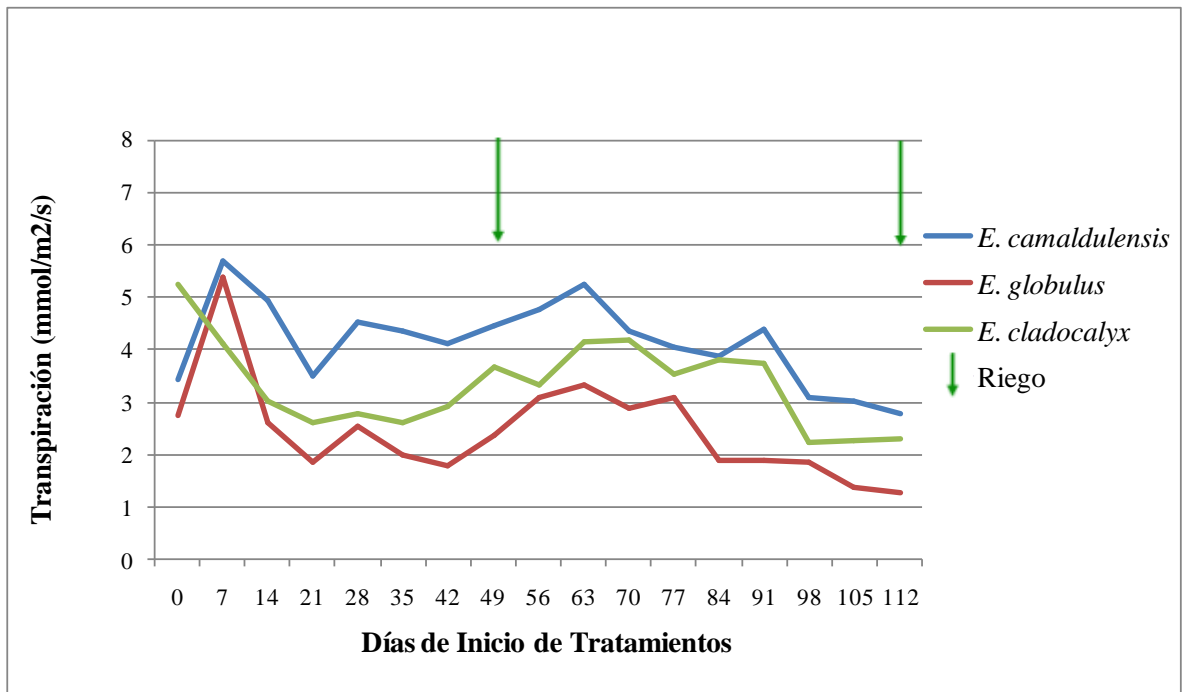


Figura 18. Promedios semanales de transpiración en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas sin estrés.

E. globulus sobresale por su baja transpiración en las fases de estrés moderado y severo, este comportamiento coincide con la disminución de conductancia y fotosíntesis. De todas formas, la transpiración aumenta al aplicar el riego correspondiente a la recuperación (Figura 19).

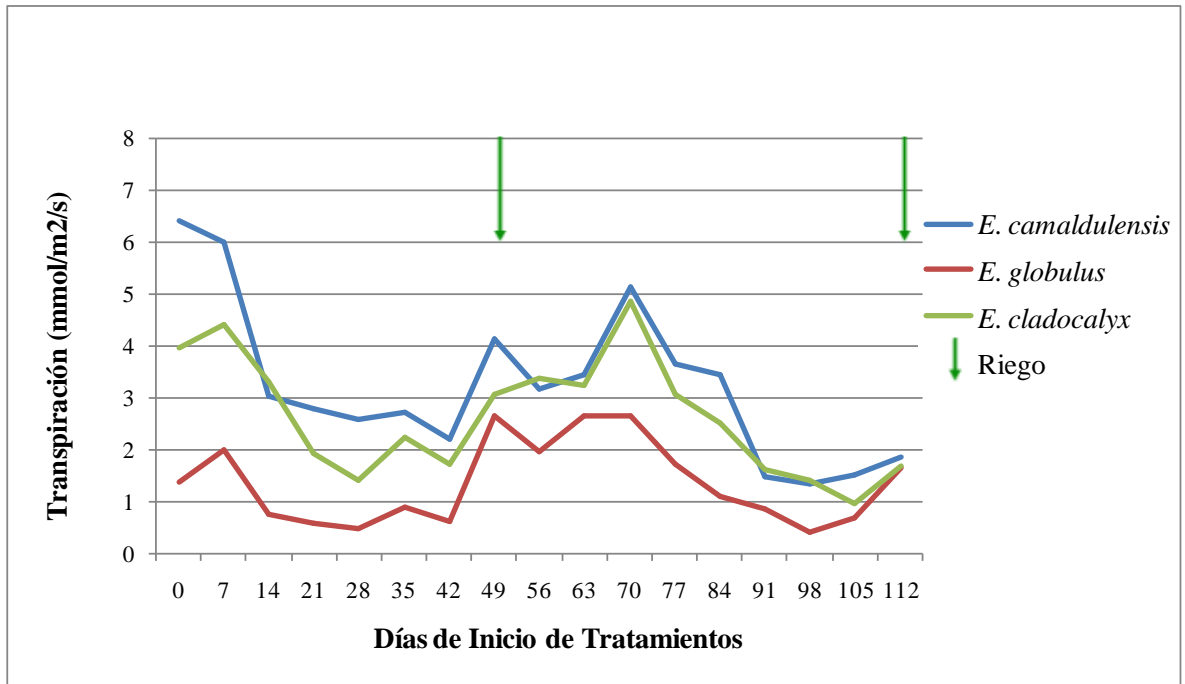


Figura 19. Transpiración en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés moderado.

Al igual que las variables descritas, la transpiración es afectada directamente según el nivel de estrés aplicado, tendiendo a cero mientras más severo fue el estrés y cercano a 4 mmol/m²/s luego del primer riego. El efecto de la recuperación hídrica sobre la transpiración es muy rápido, ya que a una semana de aplicar el riego, las plantas ya habían recuperado en gran medida su tasa inicial de transpiración, esto se pudo constatar en todas las variables estudiadas (Figura 20).

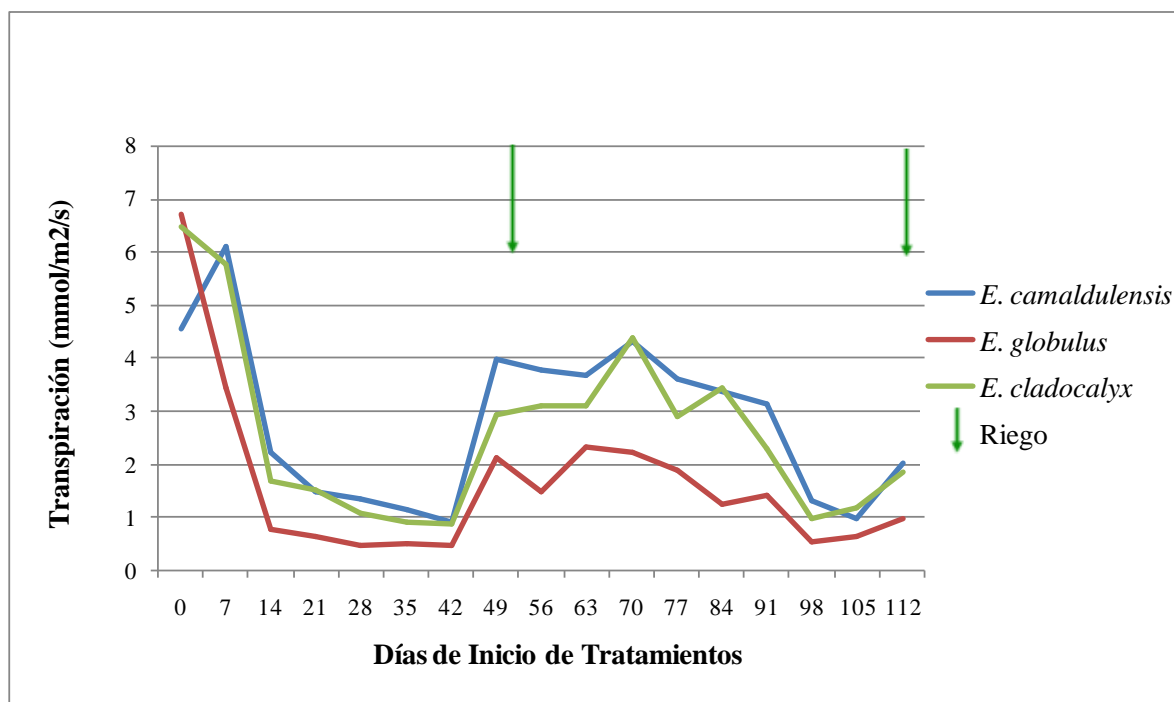


Figura 20. Transpiración en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés severo.

Concentración interna de CO₂

A diferencia de lo ocurrido en fotosíntesis y transpiración, casi no se observan diferencias significativas en los tratamientos en la concentración interna de CO₂ a lo largo del experimento. En este caso, el efecto de la especie provocó diferencias significativas según la prueba Duncan ($p \leq 0,05$), al llevar 7, 14, 28. El efecto del estrés en tanto, provocó diferencias significativas sólo al llevar 14 y 28 días de iniciados los tratamientos (ver Apéndice VII).

La concentración interna de CO₂, que pasará a formar parte de un azúcar, si existe un buen funcionamiento del fotosistema o de la planta, se observó homogénea en cada uno de los tratamientos (Figuras 21, 22 y 23), con valores cercanos a los 300 (umol/mol). Sin embargo, el día 63 las tres especies presentaron un valor inferior, donde *E. globulus* tuvo menores concentraciones de esta variable, lo que puede explicarse por la influencia tardía de la recuperación de las plantas tras efectuar el riego el día 49, o bien a que esta especie fue la que más afectó sus órganos y tejidos morfológicamente, presentando tallos secos casi totalmente, así como hojas altamente deshidratadas al finalizar la primera y segunda semana de estrés, en especial en tratamientos con estrés severo.

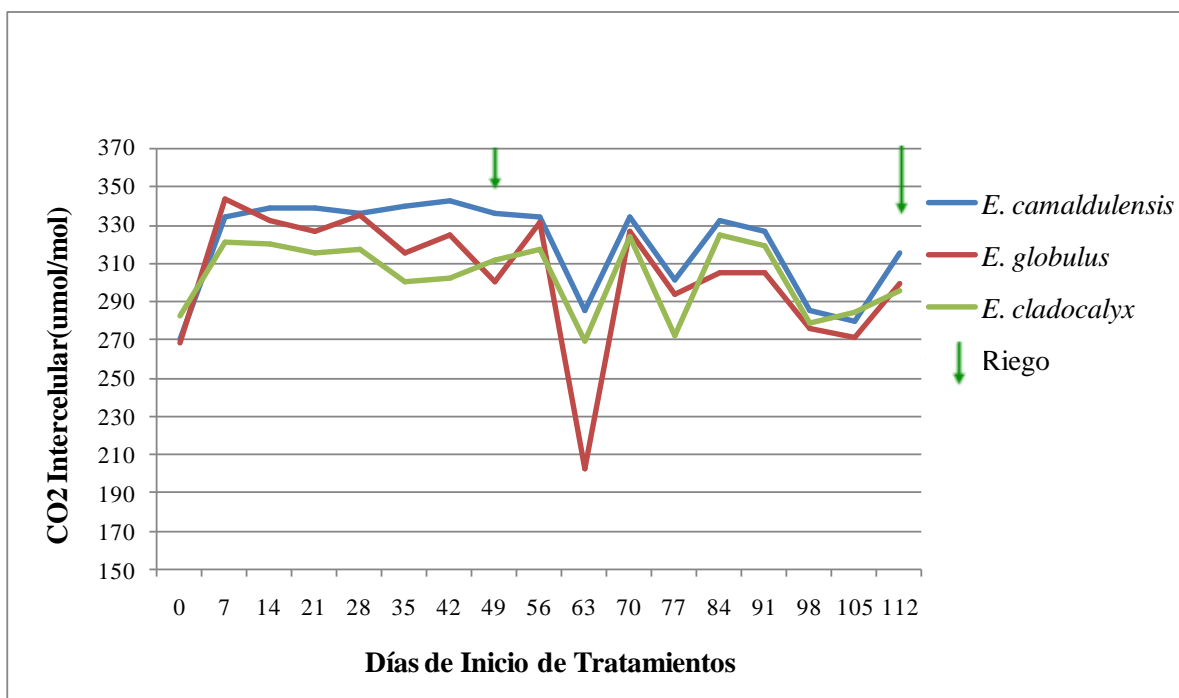


Figura 21. Concentración interna de CO₂ en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis* en macetas sin estrés.

En estrés moderado, destaca la mayor capacidad de fijar este elemento químico por parte de *E. camaldulensis*, respecto de *E. cladocalyx* y *E. globulus*, lo que se relaciona directamente con el análisis estadístico efectuado en este estudio, ya que la diferencia significativa entre los tratamientos, al analizar los valores de fotosíntesis, se explica en su mayoría por el efecto de la especie (Figura 22).

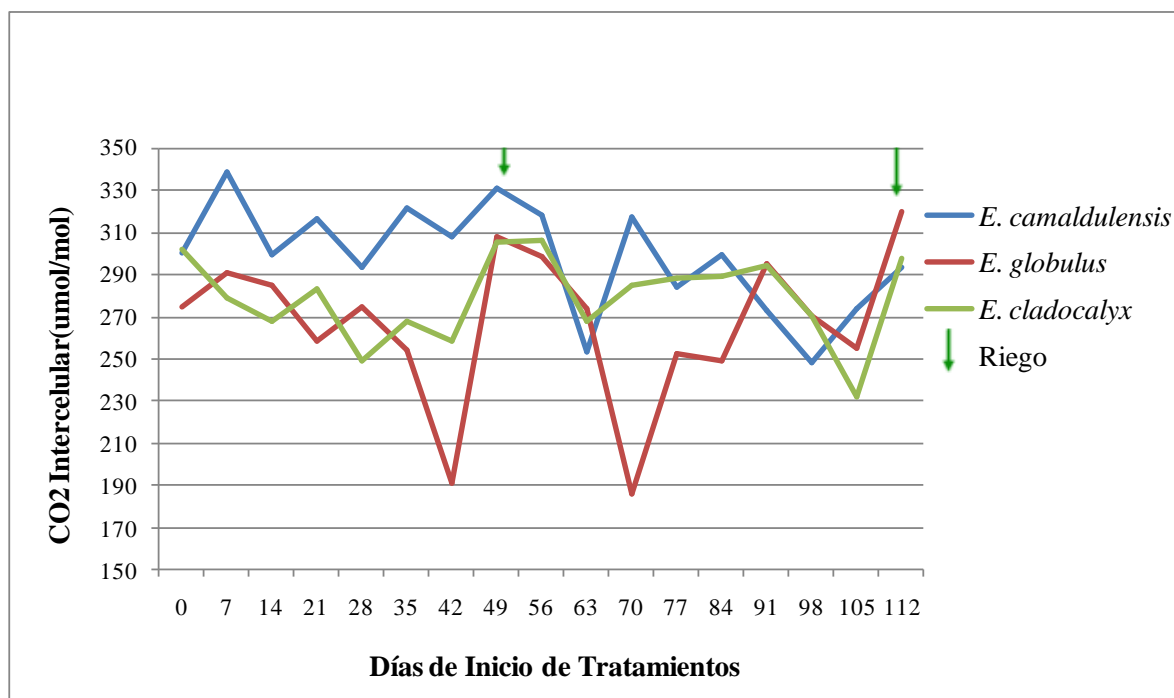


Figura 22. Concentración interna de CO₂ en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés moderado.

García *et al.*, (2006) indican que esto sucede porque en las plantas, el CO₂ va siendo transformado por fotosíntesis en otros compuestos y no llega a acumularse de forma significativa. Este principio se cumple, a menos que existan limitaciones, señalando que la más frecuente en déficit hídrico es la estomática, ya que en este caso el CO₂ no llega al cloroplasto y se interrumpe la fotosíntesis. En este estudio, las plantas con estrés severo, presentaron mayores concentraciones internas de CO₂, respecto de aquellas con estrés moderado, en especial en *E. globulus*, esto indica que la limitación en estrés moderado es de tipo estomático, pero en estrés severo es no estomática, lo que indica que, cuando la planta llega a cierto nivel moderado de estrés, responde cerrando sus estomas, para evitar la transpiración, que implica una pérdida de agua, teniendo como costo obligado, el cese de transporte de CO₂, que permite la productividad de las plantas, y consiguientemente, la disminución de la fotosíntesis, por lo que las plantas no tienen energía para mantenerse, e incluso gastan sus reservas para poder respirar y mantenerse. Esto se relaciona con los potenciales más negativos y la disponibilidad hídrica del suelo menor.

El estrés severo (Figura 23), afectó en mayor medida a *Eucalyptus cladocalyx* en la primera fase de estrés, sin embargo en la segunda fase, fue *Eucalyptus globulus* la especie que fijó menos carbono, ya que, al no contar con los recursos adecuados para realizar sus funciones metabólicas, no creció, incluso se evidenciaron visualmente señales de decrecimiento.

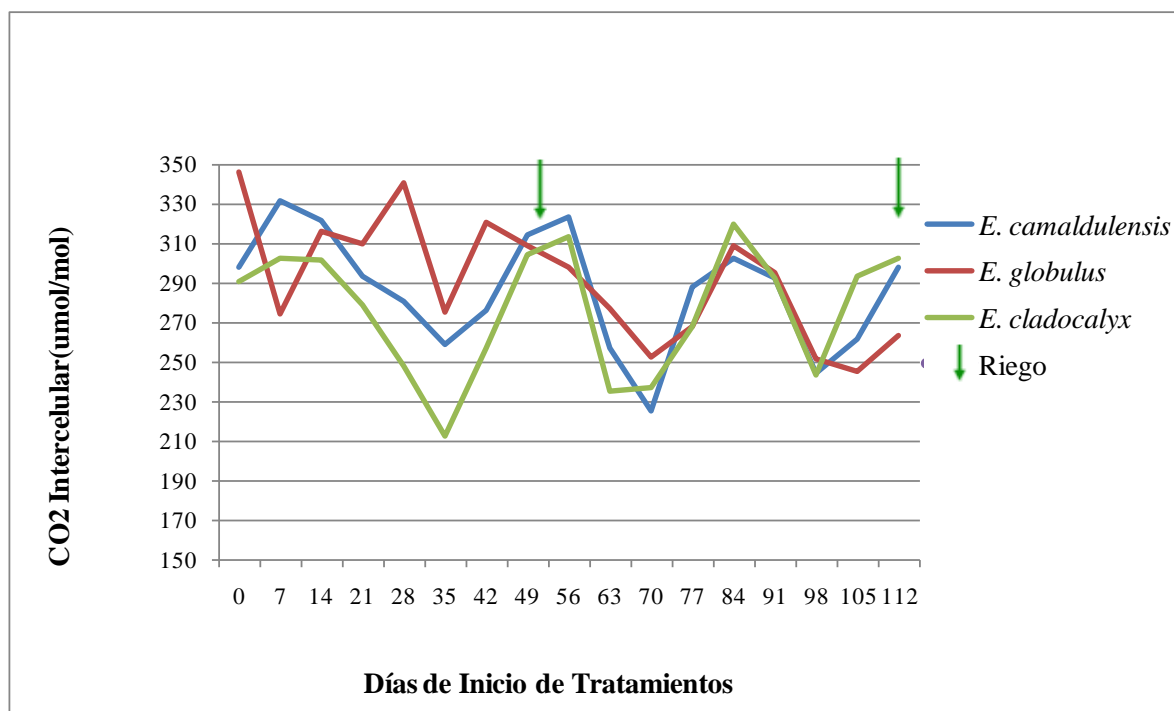


Figura 23. Concentración interna de CO₂ en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis*, en macetas de estrés severo.

Respecto de las mediciones de intercambio gaseoso, se pudo observar que a medida que se aplicaban los tratamientos, la conductancia estomática, fotosíntesis y la concentración interna de CO₂ disminuyeron, esto indica que la limitación es de tipo estomática, lo que hace suponer que al llegar a cierto nivel moderado de estrés la planta responde cerrando sus estomas para evitar la transpiración que conlleva una pérdida de agua, lo que tiene como costo el cese de transporte de CO₂ que permiten la productividad de las plantas.

Canell (1989), sostiene que la tasa de respiración de *Eucalyptus globulus* spp *biscostata* se incrementa exponencialmente con la temperatura. Esto permite asociar la gran pérdida de agua que sufren las macetas, debido a dos razones, la primera es debido a la transpiración, que enfría las hojas para no fotorespirar y la segunda es que necesita agua para fotosintetizar. También indica que, la fotosíntesis no se reduce en gran medida hasta que potencial hídrico disminuye de - 0,5 MPa. En este experimento, en los tratamientos de régimen sin estrés, se puede observar que la fotosíntesis se mantiene mayormente estable en el rango comprendido entre los 6 y 8 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ (Figura 15). Esto está directamente relacionado con lo expuesto anteriormente por Canell (1989), ya que los potenciales presentados en ambas fases de estrés estuvieron cercanos a los 0,5 MPa.

Serrano (1992), indica que las mayores tasas fotosintéticas en *E. globulus* registradas a medio día ocurren en invierno y primavera. En tanto que, en el verano, al aumentar las temperaturas y la sequedad atmosférica, unido a un estrés hídrico, existe una reducción de la tasa fotosintética, alcanzando valores cercanos a cero debido al cierre estomático. Esto se pudo corroborar a lo largo de este experimento, en *Eucalyptus globulus*, que cuando está debilitada, como se observa bajo el efecto del estrés severo, es susceptible a *Phoracantha*

semipunctata, evidenciando aún más, su escasa plasticidad fisiológica, y por lo tanto baja tolerancia al déficit hídrico.

Eficiencia en el uso del agua

La disponibilidad de agua limita el rendimiento de la fotosíntesis y del funcionamiento de las plantas, cuando existe estrés hídrico, se afecta directamente la producción de materia seca y la cantidad total de transpiración, esta relación es definida como la EUA (Begg y Turner, 1976; Zhang, *et al.*, 1996; Brady y Weil, 1999).

El análisis estadístico, basado en la prueba Duncan ($p \leq 0,05$), indicó que, casi en la totalidad de los días de iniciado el estudio, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en la eficiencia del uso del agua. Esto señala que tanto las especies como los niveles de estrés no influenciaron comportamientos diferentes entre los nueve tratamientos. El efecto de la especie únicamente provocó diferencias significativas al llevar 28 días de iniciados los tratamientos. El efecto del estrés en tanto, provocó diferencias significativas al llevar 28, 42, 70 y 84 días de iniciados los tratamientos (ver Apéndice VIII).

En relación a la EUA, se pueden observar cambios en el comportamiento de las plantas conforme se establecen los tratamientos, observando en aquellas plantas sin estrés, un gran ascenso en la eficiencia el día 63 de tratamiento, lo que se explica debido al riego que tuvieron las plantas en el día 49 (Figuras 24, 25 y 26).

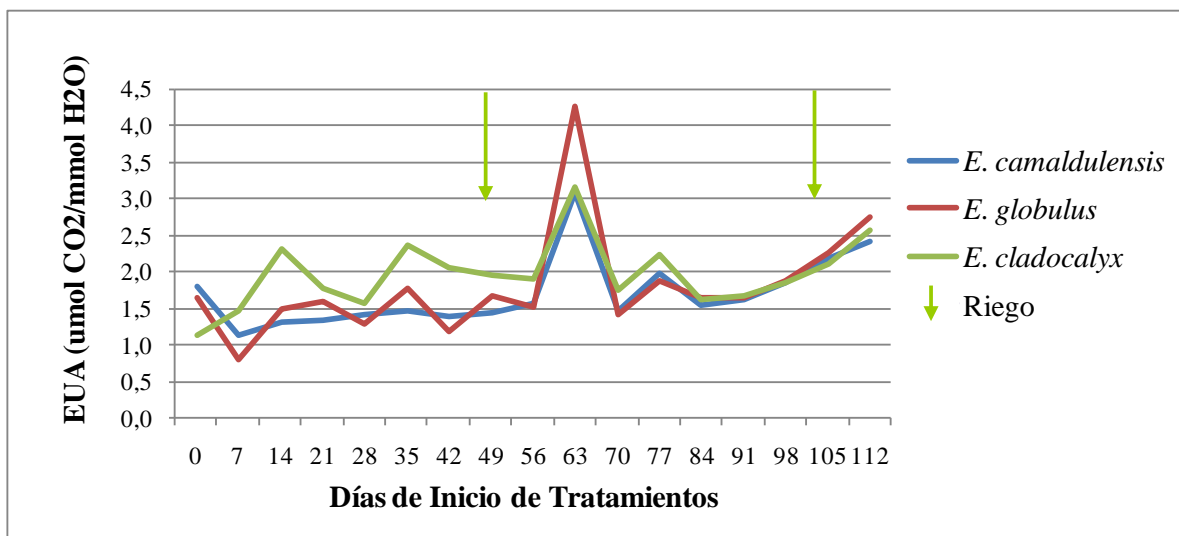


Figura 24. Eficiencia del uso del agua en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis* en macetas sin estrés.

En tratamientos de estrés moderado, la EUA fue más alta en la mayoría de los días de iniciado el estudio, siendo *E. camaldulensis* la especie más conservadora en la EUA (Figura 25).

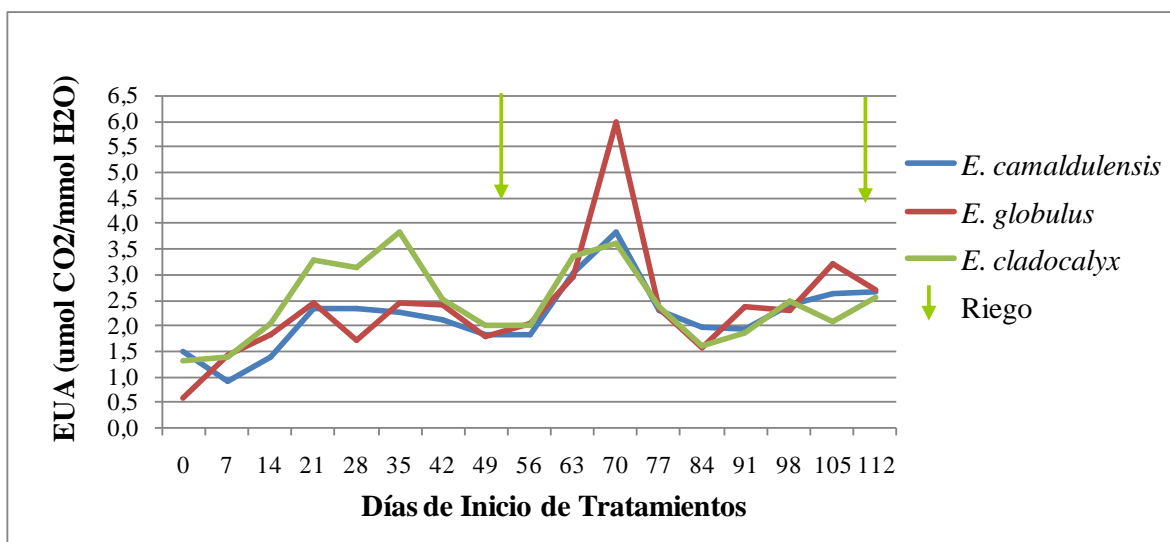


Figura 25. Eficiencia del uso del agua en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis* en macetas con estrés moderado.

En plantas con estrés severo, la EUA fue mayor, con incrementos apreciables tras el riego de las plantas luego de la primera fase de estrés. Esto señala un comportamiento muy favorable de las plantas, que al tener progresivamente menores cantidades de agua fueron aumentando la economía del recurso agua, regulando la transpiración y manteniendo en lo posible, la cantidad de concentración interna de CO₂. En otras palabras, el déficit hídrico aumenta la EUA en las tres especies (Figura 26).

Al observar la concentración interna de CO₂ y la disminución de la fotosíntesis a lo largo del experimento, se observó que, a pesar de la existencia de CO₂, no se utilizó, afectando la fotosíntesis y por tanto, la EUA disminuyó. Esto se explica ya que, la EUA relaciona la fotosíntesis con la transpiración. Este fenómeno es más claro en *E. globulus*, donde la disminución de la fotosíntesis, se explica por una limitación no estomática.

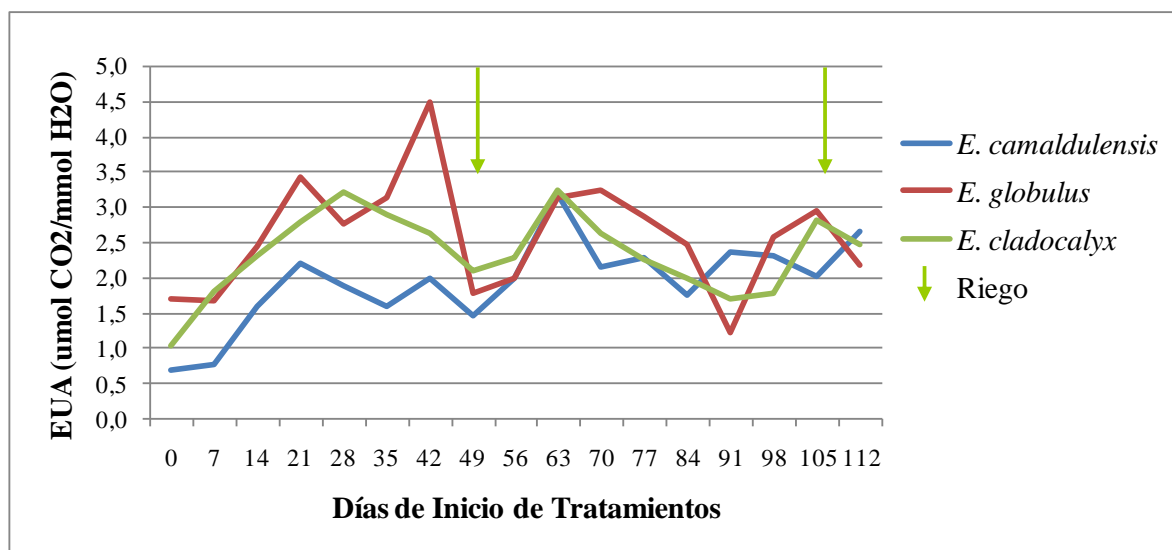


Figura 26. Eficiencia del uso del agua en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis* en macetas con estrés severo.

Este indicador señala una alta eficiencia en el uso del agua mediante la acumulación rápida de materia seca, baja transpiración, o ambos. En este experimento, se confirmó esta aseveración, ya que las plantas de los diferentes tratamientos expresaron una EUA mayor en la medida que el estrés fue más intenso, con *E. globulus* como la especie que más destaca en este sentido, presentando un peak en el rendimiento por unidad de agua evapotranspirada por sobre de *E. cladocalyx* y *E. camaldulensis* (4,5; 3,2 y 3 $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$, respectivamente). Sin embargo, *E. cladocalyx* presentó una mayor eficiencia en los tratamientos relacionados al estrés moderado respecto de aquellas plantas del tratamiento sin estrés, con 3,8 $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$, siendo incluso más efectivo que *E. globulus* en la primera fase de estrés en los regímenes sin estrés y estrés moderado. Esto implica que, *Eucalyptus* cuando tiene recursos los utiliza, y si no, trata de sobrevivir, pero no crece.

Respecto del efecto del déficit hídrico en el suelo sobre la EUA se encuentran resultados muy diversos. Sands, *et al.*, 1984 y Baldocchi, *et al.*, 1985, encontraron que la EUA en *Glicine max* (soya) y *Pinus radiata* se reduce cuando el potencial hídrico del suelo disminuye. Por otro lado Fisher (1980), indica que se produce un pequeño aumento en la EUA bajo un déficit hídrico en el suelo. Al respecto Hernández (1998), señala que la EUA aumenta con bajos y altos valores de humedad del suelo. En términos generales, en este estudio ocurre lo que señala Fisher, esta situación se observa al comparar la EUA sin estrés respecto de la EUA con estrés moderado y severo (Figuras 24, 25 y 26).

La EUA puede variar entre especies de la misma familia, como lo demuestran Sands, *et al.*, 1984, en un estudio entre familias de *Pinus radiata*. Para el caso de este experimento, se verifica esta información, ya que *E. globulus*, *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx* demostraron diferentes niveles de EUA en cada uno de los tratamientos y respectivas fases de estrés. En varios casos, la capacidad para resistir en estrés hídrico está correlacionada negativamente con la productividad, por ejemplo en *Simmondsia chinensis* (jojoba), que puede tolerar el estrés, pero no hacen uso eficiente del agua en ausencia de éste (Begg y

Turner, 1976; Jarvis y McNaughton, 1986). En este mismo sentido, Wuenscher y Kozolowski (1971), citados por Zorn (2001), indican que las condiciones que provocan un cierre estomático, reducen la transpiración más que la fotosíntesis, por lo debería ocurrir un aumento en la EUA. En este caso, el comportamiento de las tres especies de eucalipto responden a este patrón, aumentando significativamente su EUA al estar afectadas por un estrés moderado, respecto de los tratamientos relacionados al régimen sin estrés. Sin embargo al analizar la respuesta de las tres especies en el estrés severo, existe una reducción de la eficiencia, que puede explicarse debido a un daño considerable en los tejidos y órganos de las plantas que no fueron regadas por largos períodos de tiempo en las dos fases de estrés, implicando daños al fotosistema II. Cabe destacar que, *E. camaldulensis*, *E. globulus* y *E. cladocalyx*, no han tenido un comportamiento conservador o eficiente en el uso del agua en la mayoría del experimento, sino más bien, se presentan como especies consumidoras, en especial *E. globulus*.

3.5 Evaluación del fotosistema II en *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus camaldulensis* y *Eucalyptus cladocalyx*.

Según el análisis estadístico, basado en la prueba Duncan ($p \leq 0,05$), el efecto de la especie provocó diferencias significativas al llevar 49, 70 y 77 días de iniciados los tratamientos. No se observaron diferencias significativas por el efecto del estrés aplicado en los tratamientos (ver Apéndice IX).

Los valores de Fv/Fm (rendimiento fotoquímico potencial), para *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx*, variaron dentro del rango correspondiente a especies que no se encuentran estresadas. A diferencia de las otras dos especies, *E. globulus* presentó una disminución de este indicador en el estrés severo. Según Carrasco y Escobar (2002), una disminución de este indicador es un buen referente del daño foto inhibitorio producido por la luz cuando las plantas son estresadas por estrés hídrico. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, en *E. globulus* existió una limitación no estomática.

En el tratamiento sin estrés (Figura 27), la fluorescencia varió en torno a 0,82, valor aceptado como referente a plantas que no han afectado o dañado su fotosistema II (Reigosa *et al.*, 2001).

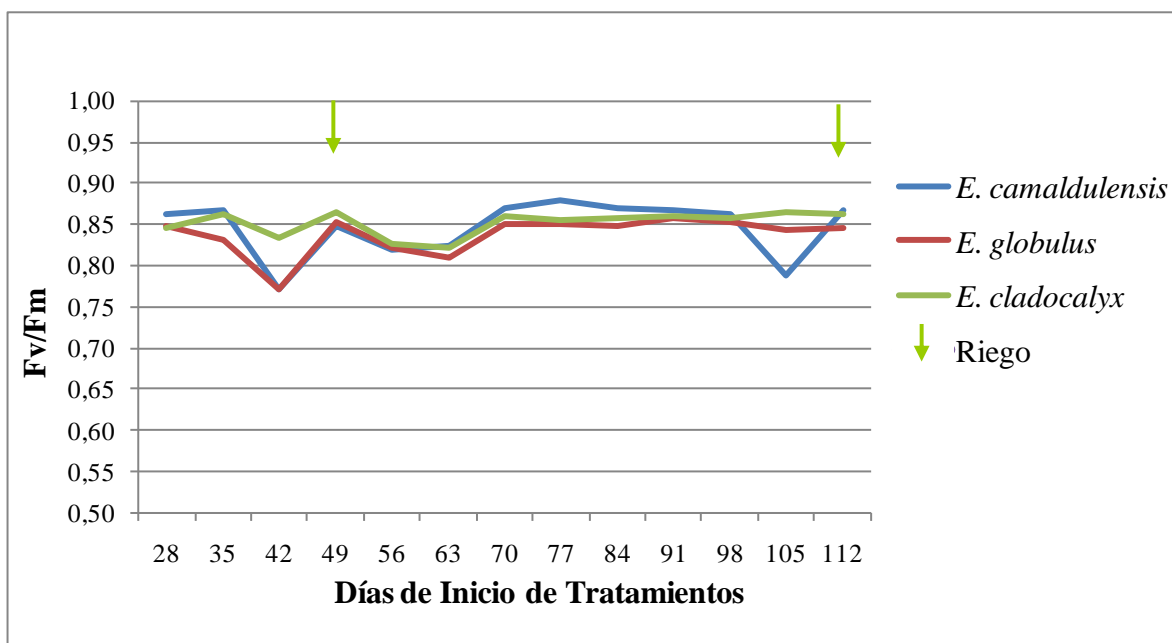


Figura 27. Fluorescencia de clorofila en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis* en macetas sin estrés.

En el caso del estrés moderado (Figura 28), la fluorescencia se mantuvo bastante estable, sin discrepar mucho de lo ocurrido en el régimen sin estrés. No obstante, el comportamiento de las plantas respecto de las recuperaciones es mayor, observando a su vez, plantas de *E. cladocalyx* más afectadas que aquellas del tratamiento sin estrés.

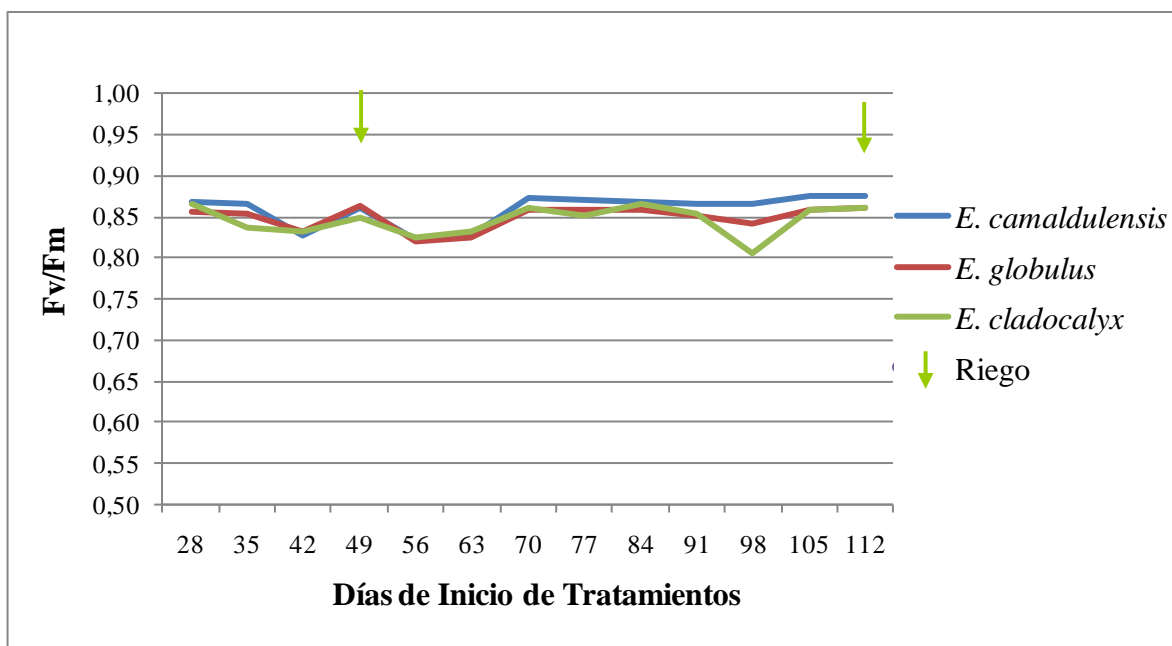


Figura 28. Fluorescencia de clorofila en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis* en macetas de estrés moderado.

E. globulus presentó valores F_v/F_m que disminuyeron progresivamente conforme avanzaba la restricción hídrica, lo que indica que existió un daño por foto inhibición de esta especie en el régimen de estrés severo. Este indicador es muy potente frente al estrés hídrico y esto se confirma al ver el estado en que quedaron las plantas luego de recuperarlas por última vez, donde se observó (evaluando visualmente), que las plantas de *E. globulus* fueron las que menos crecieron y las que tuvieron deshidrataciones más pronunciadas.

Las plantas de *E. globulus* con estrés severo (Figura 29), fueron drásticamente afectadas, cabe recordar que esta especie es la que ha sido más sensible al estrés en las mediciones fisiológicas anteriormente descritas. En esta especie, se observa al analizar en conjunto las concentraciones internas de CO_2 , fotosíntesis y la fluorescencia de clorofila, que en la primera fase de estrés, hay una limitación estomática que influye la tasa de fotosíntesis. Sin embargo, tras llevar 56 días de estrés severo, ocurre una limitación no estomática. Esto se corrobora al analizar la concentración de CO_2 interna, que se mantiene alta durante casi todo el experimento, la fluorescencia de clorofila, que decrece abruptamente desde los 56 días de aplicación de tratamientos y la tasa fotosintética, donde se observa que los estomas no estaban siendo afectados, hasta los 70 días de iniciados los tratamientos, desde donde la fotosíntesis tiene su máximo decrecimiento. Sin embargo, la discusión acerca de las limitaciones estomáticas y no estomáticas que afectan la fotosíntesis en plantas con estrés hídrico es compleja y escapa a los alcances de este trabajo.

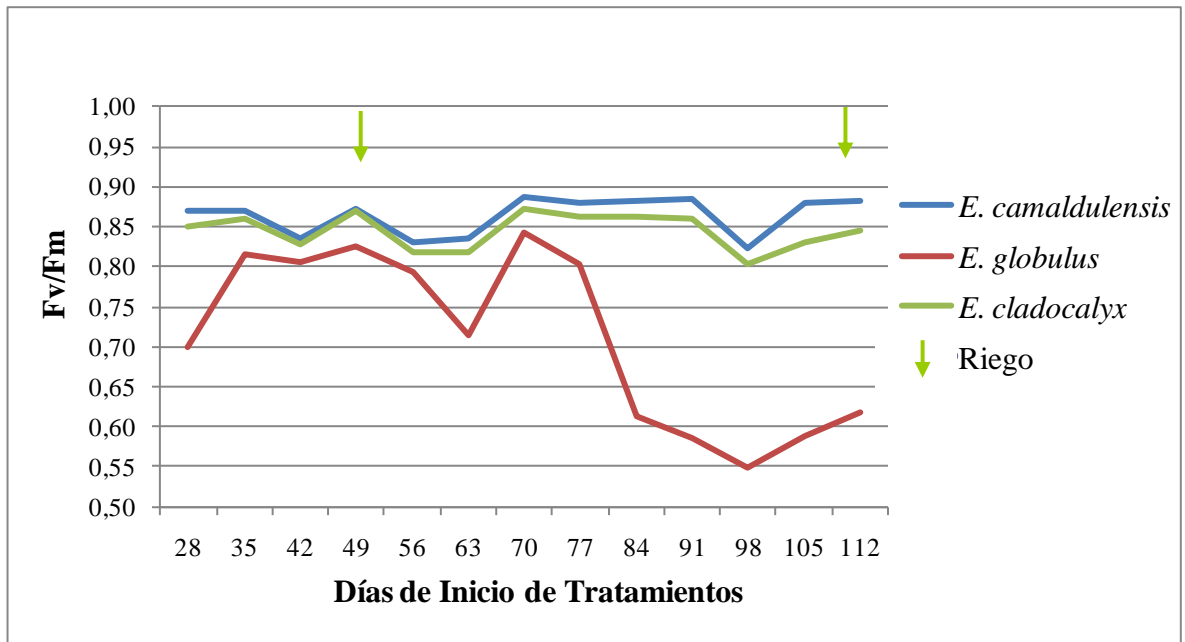


Figura 29. Fluorescencia de clorofila en plantas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis* en macetas de estrés severo.

Del estudio se obtiene que, las especies toleraron el estrés hídrico con las siguientes tendencias:

- **En potencial hídrico xilemático:**
CA>G>CL, con un mínimo de -4 MPa en G y CL.
- **En conductancia estomática:**
CA>CL>G, con un máximo de 14,5 mol/m²s en CA.
- **En Fotosíntesis:**
CA>CL>G, con un máximo de 16 umol/m²/s en CA y CL.
- **Respecto de la transpiración:**
CA>CL>G, con un máximo de 4,2 mmol/m²/s en CA y CL.
- **En la concentración de CO₂ intercelular:**
CA, CL>G, con un máximo de 325 umol/mol en CA y CL.
- **En la EUA:**
G>CL>CA, 4,5 umol CO₂/mmol H₂O en G.
- **Y en la eficiencia del Fotosistema II:**
CA>CL>G, con un máximo de 0,89 en CA.

Por lo tanto en términos de tolerancia a déficit hídrico a partir de las mediciones realizadas en este estudio, CA> CL> G. Con CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*.

4. CONCLUSIONES

El análisis estadístico indicó que, en la mayoría de los casos existieron diferencias significativas en los tratamientos, por efecto exclusivo de la especie, demostrando la variabilidad genética inter-específica en el género *Eucalyptus*.

Respecto de la evaluación del potencial hídrico foliar, la conductancia estomática, la fotosíntesis, la eficiencia en el uso del agua (EUA) y el funcionamiento del fotosistema II, de las tres especies de eucaliptos bajo déficit hídrico, se identifica a *E. camaldulensis* como la especie más tolerante al déficit hídrico, sin embargo, *E. cladocalyx* también presenta un nivel de tolerancia mayor que *E. globulus* frente al estrés hídrico.

A medida que se incrementó el estrés hídrico, especialmente en *E. globulus*, ocurrieron 2 tipos de limitaciones para la fotosíntesis, en la primera fase existió una de tipo estomática, y en la segunda fase una de tipo no estomática.

E. camaldulensis y *E. cladocalyx*, poseen una plasticidad fisiológica que les permite tolerar el déficit hídrico. Sin embargo, de las tres especies, *E. camaldulensis* pudo soportar en mayor medida el estrés, por lo que se recomienda ampliar su rango de distribución hacia zonas aún más secas, que las establecidas en la actualidad. Por otro lado, *E. globulus* no presentó una plasticidad fisiológica al estrés hídrico, puesto que tuvo bajas tasas de fotosíntesis, conductancia, transpiración, concentración de CO₂ intercelular y daños en el funcionamiento del fotosistema II. Además de esto, en esta condición hídrica, es susceptible a *Phoracantha semipunctata*, siendo una especie de escasa proyección para fines forestales en zonas áridas y semiáridas del país.

5. BIBLIOGRAFÍA

- ARENAS, J. 2000. Determinación de la recuperación del parámetro de Fluorescencia Fv/Fm en distintas variedades de Poroto (*Phaseolus vulgaris* L.) sometidas a dos disponibilidades de agua. Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias Agropecuarias, Mención producción de cultivos. Escuela de Postgrado, Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. 116 pp.
- BALDOCCHI, D.; VERMA, S. y ROSENBERG, N. 1985. Water use efficiency in a soybean field: influence of plant stress. *Agric. For. Meteorol.* 34. 53-65 pp.
- BARBER, J. y ANDERSSON, B. 1992. To much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Science.* Vol 17. 61-66 pp.
- BARROS, S. y ROJAS P. 1987. Ensayos de procedencia de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. En la zona semiárida de Chile. En: *Ciencia e Investigación Forestal.* INFOR/CORFO: 01(1): 29-40 pp.
- BARTH, C.; KRAUSE, G. y WINTER, K. 2001. Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. *Plant Cell Environ;* 24:163-176 pp.
- BEGG, J. y TURNER, N. 1976. Crop Water Deficits. *Adv. Agron.* 28. 161-217 pp.
- BRADFORD, K. y HSIAO, T. 1982. Stomatal behavior and water relations of waterlogged Tomato plants. 6 pp.
- BRADY, N. C. y WEIL, R. 1999. The nature and properties of soils. 12 th Edition. Prentice-Hall, Inc. New Jersey, U.S.A. 881 pp.
- CALDER I.; ROSIER P.; PRASANA K. y PARAMESWARAPPA S. 1997. *Eucalyptus* water use greater than rainfall input a possible explanation from southern India. *Hydrol and Earth System Science I.* 249-256 pp.
- CANELL, M. 1989. "Physiological basis of wood production: a review", *Scandinavian Journal of Forest Research* 4. 459-490 pp.
- DAVIDSON, N. y REID, J. 1989. "Response of eucalypt species to drought", *Australian Journal of Ecology* 14: 139-156 pp.
- DIAZ-VAZ, J.; POBLETE, W.; JUACIDA, R. y DEVLIEGER, F. 2002. Maderas Comerciales de Chile. 60-63 pp.
- DONOSO, S. y RUIZ, F. 2001. Potencial hídrico y crecimiento de *Eucalyptus globulus* plantado a diferentes espaciamientos en la Provincia de Huelva, España. *Revista Bosque.* Vol 22 (1). 37-44 pp.

- ELDRIDGE K., DAVIDSON J., HARWOOD C. y WYK, G. 1994. Eucalypt domestication and breeding. Oxford University Press, USA. 312 pp.
- FAO. 1979. Food and Agriculture Organization of the United Nations: “*Eucalyptus sp.* for Planting”, FAO Forestry series, N° 11, Roma, Italia. 677 pp.
- FIELD, C.; BALL, J. y BERRY, J. 1989. Photosynthesis: “Principles and Field Techniques”. En: Percy R.W., Ehleringer J., Mooney H.A., Rundel P.W. (Eds.), Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation, Chapman and hall, London. 209-253 pp.
- FISHER, R. 1980. Influence of water stress on crop yield in semi-arid regions. In: Turner, N. C. And Kramer, P. J. (Eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley – Interscience. New York. 323-339 pp.
- GARCÍA, F.; ROSELLÓ, J. y SANTAMARINA, M. 2006. Introducción al funcionamiento de las plantas. [En línea]. <
http://books.google.cl/books?id=YIF_52WRHywC&pg=PA35&lpg=PA35&dq=Concentraci%C3%B3n+interna+de+Co2&source=bl&ots=xo-6CojFu5&sig=cD5eXzHftTvy5dx_wgVCYzAMrMY&hl=es&ei=4Nb_S_umKMK78gax74XPDQ&sa=X&oi=book_result&ct=result&resnum=4&ved=0CCUQ6AEwAw#v=onepage&q=Concentraci%C3%B3n%20interna%20de%20Co2&f=false>.
 [Consulta: 28 Mayo 2010].
- HARPER, R.; SMETTEM, K.; CARTER, J. y MCGRATH, J. 2009. Drought deaths in *Eucalyptus globulus* (Labill.) plantations in relation to soils, geomorphology and climate. Plant Soil N° 324. 199–207 pp.
- HERNÁNDEZ, C. 1998. Influencia del medioambiente sobre la productividad y uso del agua en un bosque adulto de *Pinus radiata* (D. Don), Valdivia, X Región. Tesis Ing. For. Valdivia, Universidad Austral de Chile, Fac. de Cs. Forestales. 80 pp.
- HSIAO, T. 1973. Plant responses to water stress. Ann.Rev. Plant Physiol. 24:519-570 pp.
- CARRASCO, L. y ESCOBAR, H. 2002. Cambio en los contenidos de clorofila, proteínas y niveles de fluorescencia de clorofila en plantas de café (*Coffea arabica* l.) cultivadas en zonas áridas en diferentes condiciones de luminosidad. Revista IDESIA, Chile. 20 (2): 111-118 pp.
- INSTITUTO FORESTAL. (INFOR). 1981. Seminario “Nuevas Especies Forestales de Interés Económico para Chile”. 29-33 pp.
- INSTITUTO FORESTAL. (INFOR). 2009. Boletín Estadístico 125. Anuario Forestal 2009. Gobierno de Chile. Ministerios de Agricultura. 167 pp.
- JARVIS, P.; MCNAUGHTON, K. 1986. Stomatal control of transpiration. Scaling up from leaf to region. Adv. Ecol. Res. 15: 1-49 pp.

- KAISER, W. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol Plantarum* 1987;72:142-149 pp.
- KAUTSKY, H. y HIRSH, A. 1934. Chlorophyll fluoreszenz und kohlenauerassimilazion. Das fluoreszenzeverhalten grüner pflanzen. *Biochemische Zeitschrift* 274: 139-157 pp.
- KRAUSE G. y WEIS E. 1984. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology II. Interpretation of fluorescence signals. *Photosynthesis Research* 5: 139-157 pp.
- KRAUSE G. y WEIS E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rev Plant Physiol. Plant Mol Biol*; 42:313-349 pp.
- LAWLOR, D. 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany* 89: 871-885 pp.
- LESSA DE CASTRO, R.; RIBEIRO, A.; MARTÍNEZ, C.; PALHA F.; CHOHAKU, S. y FELIX, N. 2008. Consumo de água em plantios de eucalipto. Determinação da condutância estomática em tratamentos Irrigado e não-irrigado. *Revista Árvore. Viscosa – MG. V. 32, Nº1. 1-10 pp.*
- LEVITT, J. 1980. Responses of plant to environmental stress. London: Academic Press. 297 pp.
- MONNEVEAUX, P. 1993. Interpretación de curvas de asimilación de CO₂ y curvas de fluorescencia. En *Fotosíntesis y Estrés ambientales*. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile e Institut of Arable Crops Research. Apuntes curso internacional.
- MORA, F. y PERRET, S. 2002. Tierra Adentro. Septiembre-October 2002. *Eucalyptus cladocalyx* en la Región de Coquimbo. Especie maderera para el cultivo frutícola. Volumen Nº 46. 28-29 pp.
- MORA, F.; PERRET, S.; SCAPIM, C.; MARTINS E. y MOLINA, M. 2007. Variabilidad en el florecimiento de procedencias de *Eucalyptus cladocalyx* en la Región de Coquimbo. *Cien. Inv. Agr. 34 (2): 131-139 pp.*
- MORA, F.; PALMA, R. y JARA, P. 2005. Comparison of karyotype of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus cladocalyx* (Myrtaceae). *Revista Agricultura Técnica*. 2006. Santiago, Chile. Volumen 65 (1):20-25 pp.
- MORALES, D.; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A.; PETERS, J.; LUIS, V. y JIMÉNEZ, M. 2004. Ecofisiología de los bosques de laurisilva y pinar de Tenerife. *Cuad. Soc. Esp. Cien. For. 20: 25-35 pp.*
- MORALES, M.; SÁNCHEZ-BLANCO, M.; OLMOS, E.; TORRECILLAS, A. y ALARCÓN, J. 1998. Changes in the growth, leaf water relations and cell

ultrastructure in *Argyranthemum coronopifolium* plants under saline conditions. *Journal of Plant Physiology*, 153: 174-180 pp.

- MOSAIC CHILE. 2009. Especialidades Nitromag. [En línea]. <<http://www.mosaicchile.cl/productos/NitroMag.asp>>. [Consulta: 14 Junio 2009].
- NILSEN, E. y ORCUTT, D. 1996. *Physiology of plants under stress . Abiotic Factors*. New York: J. Wiley and Sons. 689 pp.
- OYARZÚN C.; NAHUELHUAL L. y NÚÑEZ D. 2005. Los servicios ecosistémicos del bosque templado lluvioso: producción de agua y su valoración económica. *Revista Ambiente y Desarrollo* 20 (3) -21 (1). Santiago de Chile. 88-95 pp.
- PARDOSSI, A.; MALORGIO, F.; ORIOLO, D.; GUCCI, R.; SERRA, G. y TOGNONI, F. 1998. Water relations and osmotic adjustment in *Apium graveolens* during long-term NaCl stress and subsequent relief. *Volumen 102, Número 3*. 369-376 pp.
- PARRA, P. y CHUNG, P. 1997. Comportamiento de procedencias de *Eucalyptus cladocalyx* F. Muell. de 31 meses de edad. Los Vilos, IV Región. Forestación y Silvicultura en zonas áridas y semiáridas de Chile. [La Serena, Chile, 21-25 Oct/1996]. Santiago, Chile, INFOR. 153-160 pp.
- PEARCY, R.; SCHULZE, E. y ZIMMERMAN, R. 1989. Measurement of transpiration and leaf conductance. In Percy et al. *Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation*. 137-160 pp.
- PITA, P.; CAÑAS, I.; RUIZ, F. y PARDOS, J. 2008. Características hidráulicas y efecto del estrés hídrico en cuatro clones de *Eucalyptus globulus* Labill. *Boletín del CIDEU* N° 6-7: 35-46 pp.
- PRADO, J. y BARROS, S. 1989. “*Eucalyptus sp.* Principios de Silvicultura y Manejo”. Santiago, Chile, INFOR-CORFO, 199 pp.
- PORTER, V. 2000. Efecto del déficit hídrico sobre la fotosíntesis y el rendimiento de cuatro cultivares de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.). Memoria de Título de Ingeniero Agrónomo. Universidad de Chile. Escuela de Agronomía. Santiago, Chile. 43 pp.
- POWLES, S. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology*. Vol 35. 15-44 pp.
- REIGOSA, M.; SÁNCHEZ – MOREIRAS, A.; WEISS, O. y RAMOS, P. 2001. Handbook of plant ecophysiology techniques. Kluwer Academy Publishers. Determination of water potencial in leaves, fluorescence techniques, techniques in photosynthesis and respiration infrared gas analyser. 451 pp.

- REPELLIN, A.; LAFFRAY, D.; DANIEL, C.; BRACONNIER, S. y ZUILY-FODIL, Y. 1997. Water relations and gas exchange in young coconut palm (*Cocos nucifera* L.) as influenced by water deficit. *Can J. Bot.* 75:18-27 pp.
- SALL, P. (1988). Etude ecophysiologique de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. en zone Sahel-Soudanienne: L'exemple du PARFOB. Thèse Docteur. Université de Nancy I, 254 pp.
- SANDS, R.; KRIEDEMANN, R. y COTTERILL, P. 1984. Water relations and photosynthesis in three families of *Pinus radiata*, to know differences in their response to weed control. *For. Ecol. Manage.* N° 9. 173-184 pp.
- SANDS, R. y MULLIGAN, D. 1990. Water and nutrient dynamics and tree growth. *Forest Ecology and Management.* 30: 91-111 pp.
- SEATON, G. y WALKER, D. 1990. Chlorophyll fluorescence as a measure of photosynthetic carbon assimilation. *Proceeding of the Royal.* 29-35 pp.
- SELLES, G.; FERREYRA R. Y MALDONADO P. 2002. Cámara de presión. INIA. 7 pp.
- SERRANO, L. 1992. Respuestas ecofisiológicas a la sequía en *Eucalyptus globulus* Labill.: relaciones hídricas y parámetros de intercambio gaseoso. 150 pp.
- SCHOLANDER, P.; HAMMEL, H.; BRADSTREET, E. y HEMMINGSEN, E. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science (NY)* 148: 339-346 pp.
- STRASSER, R.; SRIVASTAVA, A. y GOVINDJEE. 1995. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochem Photobiol;* 61:32-42 pp.
- STRASSER, R.; SRIVASTAVA, A. y TSIMILLI-MICHAEL, M. 2000. "The fluorescence transient as a tool to characterize and screen Photosynthetic Samples". En: Yunus M., Pathre U. y Mohanty P. (Eds). *Probing photosynthesis: mechanism, regulation and adaptation.* Chapter 25. Taylor and Francis, London. 443-480 pp.
- SUNSHINE. 2010. Recomendaciones para el uso de sustratos Sunshine. [En línea]. <<http://64.233.163.132/search?q=cache:y7NbY3pEsQ8J:www.protekta.cl/SistArchivos/archivos/Recomendaciones%2520turbas.doc+turba+Sunshine+Sungro,+mezcla+Mix+%23+6+--+Premix&cd=1&hl=es&ct=clnk&gl=cl>> [Consulta: 9 Enero 2010].
- TAIZ, L. y ZIEGER, E. 1998. *Plant Physiology.* Sunderland: Sinauer Associates. 792 pp.
- TEZARA, W.; MITCHELL, V.; DRISCOLL, S. y LAWLOR, D. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914-917 pp.

- TILMAN, D.; WEDIN, D. y KNOPS, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*. 379:718-720 pp.
- TORRES, N. 2005. Efecto del estrés hídrico sobre la fotosíntesis, rendimiento y abscisión en un cultivo de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.). Tesis Ing. Agr. Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. 60 pp.
- UNIVERSIDAD DE SALAMANCA. 2010. Funcionamiento del fotosistema II. [En línea]. < <http://web.usal.es/~evillar/images/fotosistema2.jpg>>. [Consulta: 19 de marzo 2010].
- VALLADARES, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8. [En línea]. <<http://www.globimed.net/ficheros/libros/Ecologia/Cap06%20-%20Estres%20hidrico%20ecofisiologia%20y%20escalas%20de%20la%20sequia.pdf>> [Consulta: 30 de abril 2010].
- WRANN, J.; ANDRADE, F. y ALVEAR, C. 1993. Técnicas de establecimiento para *Eucalyptus cladocalyx* y *Eucalyptus camaldulensis* en la zona árida y semiárida de Chile. Actas Simposio Los eucaliptos en el desarrollo forestal de Chile, Pucón, Chile. 24-26 Noviembre de 1993. Instituto Forestal (INFOR), Santiago, Chile. 417-438 pp.
- WUENSCHER y KOZOLOWSKI .1971. Relationship of gas exchange resistance to tree deadling. *Ecology* 52: 1010- 1023 pp.
- ZHANG, J.; MARSHALL, J. y FINS, L. 1996. Correlated population differences in dry matter accumulation, allocation, and water-use efficiency in three sympatric conifer species. *For. Sci.* 42 (2). 242-249 pp.
- ZORN, C. 2001. Eficiencia en el Uso del Agua, en plantaciones de *Pinus radiata* (D. Don) y *Eucalyptus nitens* (Deane maiden) Maiden, en la zona de Collipulli, IX Región. Tesis Ing. For. Valdivia, Universidad Austral de Chile, Fac. de Cs. Forestales. 41 pp.

6. APÉNDICES

I. Promedios de potencial hídrico xilemático (MPa) para los distintos días de iniciado el tratamiento.

Días de iniciado el tratamiento	Especie			Estrés		
	CA	G	CL	Sin	Moderado	Severo
14	- 0,6 a	- 0,9 b	- 0,6 a	- 0,7 a	- 0,7 a	- 0,9 a
21	- 0,8 a	- 1,0 b	- 0,8 a	- 0,7 a	- 0,9 a	- 1,1 b
35	- 1,2 a	- 1,3 b	- 1,1 a	- 0,6 a	- 1,4 b	- 1,6 c
70	- 0,7 a	- 1,3 b	- 0,6 a	- 0,8 a	- 0,8 a	- 0,8 a
84	- 1,0 a	- 1,2 b	- 1,0 a	- 1,0 a	- 1,0 a	- 1,2 a
105	- 2,3 a	- 2,6 a	- 2,9 a	- 0,9 a	- 3,5 b	- 3,7 b
112	- 1,6 b	- 2,0 b	- 1,3 b	- 1,3 b	- 1,7 b	- 1,8 b

Promedios con igual letra en la fila, no difieren estadísticamente entre sí, según prueba Duncan ($p \leq 0,05$). En el cuadro CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*.

II. Continuación promedios de potencial hídrico xilemático (MPa) para los distintos días de iniciado el tratamiento.

Días de iniciado el tratamiento	Interacción especie-estrés	Sin estrés	Estrés moderado	Estrés severo
28	CA	-0,7	-0,8	-2,0
	G	-0,7	-1,5	-1,7
	CL	-0,7	-1,2	-1,1
42	CA	-0,7	-1,7	-2,9
	G	-0,8	-2,1	-2,5
	CL	-0,7	-1,8	-1,5
49	CA	-0,4	-1,4	-0,6
	G	-0,8	-2,0	-0,7
	CL	-0,4	-1,4	-2,0
56	CA	-0,8	-0,5	-0,5
	G	-0,8	-0,8	-0,7
	CL	-0,4	-0,6	-2,5
63	CA	-0,7	-0,4	-0,9
	G	-0,9	-0,7	-0,6
	CL	-0,6	-0,7	-0,7
77	CA	-0,8	-0,9	-0,8
	G	-0,9	-1,1	-0,9
	CL	-1,2	-0,9	-0,9
91	CA	-0,8	-0,8	-1,1
	G	-1,0	-1,4	-1,2
	CL	-0,9	-0,9	-2,7
98	CA	-0,6	-1,1	-0,6
	G	-0,9	-1,2	-1,5
	CL	-0,5	-1,1	-3,7

En el cuadro CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*.

III. Promedios de conductancia (mmol/ (m² s)) para los distintos días de iniciado el tratamiento.

Días de iniciado el tratamiento	Especie			Estrés		
	CA	G	CL	Sin	Moderado	Severo
7	0,26 a	0,17 b	0,21 ab	0,28 a	0,16 b	0,22 ab

Promedios con igual letra en la fila, no difieren estadísticamente entre sí, según prueba Duncan ($p \leq 0,05$). En el cuadro CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*.

IV. Continuación promedios de conductancia (mmol/(m² s)) para los distintos días de iniciado el tratamiento.

Días I.T.	Interacción	Sin	Moderado	Severo	Días I.T.	Sin	Moderado	Severo
14	CA	0,33	0,13	3,07	70	0,30	0,41	16,51
	G	0,17	0,03	0,03		0,16	0,16	0,13
	CL	0,23	0,15	0,08		0,29	0,34	0,29
21	CA	0,23	0,19	3,48	77	0,24	0,21	8,29
	G	0,10	0,03	0,03		0,15	0,08	0,10
	CL	0,16	0,12	0,07		0,20	0,15	0,14
28	CA	0,31	0,14	3,15	84	0,25	0,20	6,68
	G	0,13	0,07	0,02		0,14	0,05	0,05
	CL	0,15	0,06	0,04		0,23	0,13	0,23
35	CA	0,30	0,16	2,60	91	0,30	0,06	5,98
	G	0,10	0,04	0,02		0,09	0,04	0,06
	CL	0,14	0,12	0,04		0,23	0,10	0,11
42	CA	0,28	0,13	1,91	98	0,15	0,06	3,16
	G	0,10	0,03	0,02		0,07	0,02	0,02
	CL	0,17	0,09	0,04		0,10	0,06	0,03
49	CA	0,30	0,26	7,15	105	0,16	0,08	2,60
	G	0,13	0,14	0,10		0,06	0,18	0,03
	CL	0,22	0,17	0,15		0,10	0,05	0,05
56	CA	0,37	0,20	6,83	112	0,22	0,12	5,42
	G	0,18	0,12	0,10		0,07	0,12	0,06
	CL	0,21	0,21	0,20		0,15	0,11	0,12
63	CA	0,41	0,18	11,05				
	G	0,21	0,14	0,11				
	CL	0,27	0,17	0,16				

En el cuadro CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*, Días I.T.: Días de iniciado el tratamiento.

V. Promedios de fotosíntesis ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) para los distintos días de iniciado el tratamiento.

Días de iniciado el tratamiento	Especie			Estrés		
	CA	G	CL	Sin	Moderado	Severo
7	5,56 ba	4,20 b	7,33 a	5,61 a	5,41a	6,07 a
14	4,90 a	2,57 b	6,07 a	5,75 a	4,72 a	3,08 b
21	4,73 a	2,38 b	5,03 a	4,04 a	4,52 a	3,59 a
28	4,88 a	1,90 b	3,99 a	4,77 a	3,47 b	2,52 b
35	4,46 a	2,75 b	5,39 a	5,61 a	4,57 a	2,42 b
42	4,42 a	2,0 b	4,12 a	4,45 a	4,19 a	1,89 b
49	6,22 a	4,26 b	6,39 a	5,72 a	5,66 a	5,49a
56	6,68 a	4,07 b	6,82 a	6,04 a	6,23 a	5,30 a
63	13,60 a	10,15 b	11,78 ba	14,33 b	10,65 b	10,54 b
70	10,41 a	7,88 a	11,14 a	5,92 b	10,16 b	13,35 b
77	7,93 a	5,24 b	7,10 a	7,24 a	6,85 a	6,19 a
84	6,00 a	2,69 b	5,52 a	5,09 a	4,67 a	4,46 a
91	5,56 a	2,59 b	4,44 a	5,42 a	2,61 b	4,56 a
98	3,89 a	1,83 c	2,89 b	4,13 a	2,23 b	2,25 b
105	4,34 a	2,48 b	3,36 b	4,81a	2,62 b	2,75 b
112	5,62 a	3,29 b	4,87 a	5,39 a	4,09 a	4,30 a

Promedios con igual letra en la fila, no difieren estadísticamente entre sí, según prueba Duncan ($p \leq 0,05$). En el cuadro CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*.

VI. Promedios de transpiración (mmol/m²/s) para los distintos días de iniciado el tratamiento.

Días de iniciado el tratamiento	Especie			Estrés		
	CA	G	CL	Sin	Moderado	Severo
7	5,94 a	3,61 b	4,78 ba	5,06 a	4,15 a	5,12 a
14	3,45 a	1,49 c	2,57 b	3,53 a	2,38 b	1,64 c
21	2,66 a	1,28 b	1,99 a	2,78 a	1,84 b	1,3 b
28	2,91 a	1,22 b	1,75 b	3,31 a	1,54 b	1,03 b
35	2,75 a	1,12 c	1,93 b	2,99 a	1,95 a	0,85 c
42	2,47 a	1,01 c	1,77 b	2,87 a	1,54 b	0,84 c
49	3,96 a	2,47 b	3,18 ba	3,51 a	3,15 a	2,96 a
56	3,78 a	2,27 b	3,2 ba	3,67 a	2,81 a	2,76 a
63	4,10 a	2,81 b	3,47 ba	4,21 b	3,1 b	3,08 b
70	4,44 a	2,58 b	4,43 a	3,8 a	4,16 a	3,5 a
77	3,57 b	2,3 b	3,13 b	3,5 a	2,82 a	2,67 a
84	3,38 a	1,39 b	3,20 a	3,07 a	2,34 a	2,56 a
91	3,21 a	1,47 c	2,50 b	3,34 a	1,40 c	2,43 b
98	1,82 a	0,88 b	1,43 ba	2,17 a	1,01 b	0,95 b
105	1,96 a	0,95 b	1,48 ba	2,24 a	1,043 b	1,12 b
112	2,12 a	1,32 a	1,84 a	2,05 a	1,60 a	1,63 a

Promedios con igual letra en la fila, no difieren estadísticamente entre sí, según prueba Duncan ($p \leq 0,05$). En el cuadro CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*.

VII. Promedios de concentración interna de CO₂ (umol/mol) para los distintos días de iniciado el tratamiento.

Días de iniciado el tratamiento	Especie			Estrés		
	CA	G	CL	Sin	Moderado	Severo
7	334,56 a	303,06 b	301 b	332,94 b	302,83 b	302,83 b
14	321,89 a	310,91 ba	295,59 b	331,21 a	285,59 c	311,59 b
21	317,81 b	298,63 b	290,83 b	327,07 b	288,8 b	291,41 b
28	307,26 a	315,02 a	273,43 b	327,74 a	276,13 b	291,83 b
35	306,37 a	278,93 a	260,26 a	315,78 b	281,15 b	248,63 b
42	309,28 a	277,37 a	273,72 a	312,48 b	250,85 b	297,04 b
49	325,21 b	307,41 b	305,63 b	316,95 a	312,24 a	309,06 a
56	324,06 a	308,71 a	310,78 a	326,98 b	303,32 b	313,24 b
63	268,76 a	249,11 a	252,38 a	254,42 a	257,76 a	258,07 a
70	298,94 a	186,64 a	289,10 a	328,63 b	270,56 b	175,50 b
77	286,72 a	267,82 a	274,91 a	286,02 a	271,93 a	271,50 a
84	311,24 a	288,85 a	311,31 a	319,02 b	281,06 b	311,33 b
91	303,49 a	303,81 a	301,41 a	317,44 a	293,26 a	298,02 a
98	260,19 a	266,50 a	261,22 a	277,15 a	259,61 a	251,15 a
105	274,85 a	267,55 a	265,74 a	281,83 a	258,38 a	267,93 a
112	300,65 a	297,30 a	295,65 a	303,54 a	299,02 a	291,04 a

Promedios con igual letra en la fila, no difieren estadísticamente entre sí, según prueba Duncan ($p \leq 0,05$). En el cuadro CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*.

VIII. Promedios de eficiencia del uso del agua ($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$) para los distintos días de iniciado el tratamiento.

Días de iniciado el tratamiento	Especie			Estrés		
	CA	G	CL	Sin	Moderado	Severo
28	2,09 b	1,86 b	2,68 a	1,46 b	2,86 a	2,30 a
35	2,14 a	2,51 a	3,20 a	1,85 a	2,69 a	3,39 a
42	2,10 a	2,53 a	2,70 a	1,66 b	3,30 a	2,36 b
49	1,63 a	1,94 a	2,03 a	1,78 a	1,85 a	1,97 a
56	1,86 a	2,08 a	2,12 a	1,73 a	2,22 a	2,11 a
63	3,15 a	3,56 a	3,18 a	3,69 a	3,13 a	3,08 a
70	2,62 a	5,01 a	2,81 a	1,59 b	3,17 ba	5,68 a
77	2,24 a	2,44 a	2,47 a	2,15 a	2,51 a	2,49 a
84	1,92 a	2,11 a	1,85 a	1,67 b	2,44 a	1,77 b
91	2,11 a	1,92 a	1,97 a	1,73 a	2,21 a	2,08 a
98	2,35 a	2,26 a	2,24 a	2,13 a	2,34 a	2,38 a
105	2,59 a	2,72 a	2,66 a	2,25 a	3,12 a	2,60 a
112	2,84 a	2,59 a	3,00 a	2,82 a	2,86 a	2,75 a

Promedios con igual letra en la fila, no difieren estadísticamente entre sí, según prueba Duncan ($p \leq 0,05$). En el cuadro CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*.

IX. Promedios de fluorescencia de la clorofila (Fv/Fm) para los distintos días de iniciado el tratamiento.

Días de iniciado el tratamiento	Especie			Estrés		
	CA	G	CL	Sin	Moderado	Severo
28	0,81 a	0,80 a	0,83 a	0,79 a	0,83 a	0,82 a
35	0,86 a	0,85 a	0,86 a	0,86 a	0,86 a	0,86 a
42	0,82 a	0,81 a	0,82 a	0,82 a	0,82 a	0,81 a
49	0,88 a	0,85 b	0,87 a	0,87 a	0,87 a	0,86 a
56	0,87 a	0,85 a	0,87 a	0,86 a	0,86 a	0,86 a
63	0,83 a	0,78 a	0,82 a	0,82 a	0,83 a	0,79 a
70	0,88 a	0,85 c	0,86 b	0,86 a	0,86 a	0,87 a
77	0,88 a	0,84 b	0,86 ba	0,86 a	0,86 a	0,85 a
84	0,87 a	0,77 a	0,86 a	0,86 a	0,86 a	0,79 a
91	0,87 a	0,77 a	0,86 a	0,86 a	0,86 a	0,78 a
98	0,85 a	0,75 a	0,82 a	0,86 a	0,84 a	0,73 a
105	0,85 a	0,76 a	0,85 a	0,83 a	0,87 a	0,77 a
112	0,87 a	0,78 a	0,86 a	0,86 a	0,87 a	0,78 a

Promedios con igual letra en la fila, no difieren estadísticamente entre sí, según prueba Duncan ($p \leq 0,05$). En el cuadro CA: *E. Camaldulensis*, G: *E. Globulus*, CL: *E. Cladocalyx*.