

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL INTERCAMBIO
GASEOSO EN DOS FENOTIPOS DE CHÍA (*Salvia*
hispanica L.)

SEBASTIÁN MIGUEL PAVEZ REBOLLEDO

SANTIAGO-CHILE
2017

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL INTERCAMBIO
GASEOSO EN DOS FENOTIPOS DE CHÍA (*Salvia*
hispanica L.)

EFFECT OF WATER AVAILABILITY ON GAS EXCHANGE IN TWO
PHENOTYPES OF CHIA (*Salvia hispanica* L.)

SEBASTIÁN MIGUEL PAVEZ REBOLLEDO

SANTIAGO-CHILE
2017

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

**EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL INTERCAMBIO
GASEOSO EN DOS FENOTIPOS DE CHÍA (*Salvia hispanica* L.)**

Memoria para optar al Título Profesional de:
Ingeniero Agrónomo

SEBASTIÁN MIGUEL PAVEZ REBOLLEDO

PROFESOR GUÍA	CALIFICACIONES
Sr. Herman Silva Robledo Profesor de Biología y Ciencias, Mg. Sc. Dr.	6,4
PROFESORES EVALUADORES	
Sra. Paola Silva C. Ingeniero Agrónomo Mg. Sc. Dr.	6,5
Sr. Fernando Santibañez Q. Ingeniero Agrónomo, Dr.	6,0

SANTIAGO-CHILE
2017

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Hipótesis:	5
Objetivo general:	5
Objetivos específicos:.....	6
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
Lugar de estudio y material vegetal.....	6
Manejo agronómico	6
Tratamientos y diseño experimental.....	7
Mediciones	8
Intercambio gaseoso	8
Déficit de presión de vapor (DPV).....	9
Análisis estadístico	10
RESULTADOS	11
Parámetros fisiológicos	12
Fotosíntesis	12
Conductancia estomática	13
Transpiración	15
EUA intrínseca	16
EUA instantánea.....	18
Relación ci/ca	18
DISCUSION.....	20
CONCLUSIONES.....	25
BIBLIOGRAFÍA	26
ANEXO I Materia seca aérea total al momento de la cosecha, rendimiento en grano, peso de 1.000 granos, granos por metro cuadrado, y eficiencia en el uso del agua (EUA) para la producción de biomasa y rendimiento.....	32
ANEXO II Discriminación isotópica del ¹³ C	33
ANEXO III Discriminación isotópica del ¹⁸ O.....	33
ANEXO IV Análisis de agua del sitio experimental.....	34
ANEXO V Análisis de suelo del sitio experimental	35

RESUMEN

Con el objetivo de determinar el efecto del estrés hídrico en el intercambio gaseoso en chía (*Salvia hispánica* L.), se realizó un ensayo en el campo experimental de INIA ubicado en la localidad de Pan de Azúcar, IV Región. Se utilizaron dos fenotipos (negro y blanco) a los cuales se le aplicaron tres porcentajes de riego, equivalente al 100, 70 y 40% de la ET_0 del sector calculada de acuerdo a Penman-Monteith. Se realizaron mediciones a escala diaria y estacional a los 65, 82 y 130 días después de siembra (DDS) de fotosíntesis (F), transpiración (T), conductancia estomática (Ce) y relación ci/ca. Con estos parámetros se obtuvo además la EUA intrínseca ($F Ce^{-1}$) y la EUA instantánea ($F T^{-1}$). Los ciclos diarios no mostraron una relación directa entre el intercambio gaseoso y el déficit de presión de vapor atmosférico (DPV) en ninguno de los tratamientos, mientras que tampoco se observó un cierre de estomas en las horas de mayor DPV, lo cual sugiere que la chía posee un comportamiento anisohídrico. Los resultados muestran que no hubo efecto fenotípico en ninguno de los parámetros evaluados ($p < 0,05$), mientras que sí hubo efecto del tratamiento hídrico, provocando una disminución en los parámetros de conductancia estomática (Ce), transpiración (T), fotosíntesis (F) y relación ci/ca, lo cual se atribuyó principalmente al cierre de estomas causado por el estrés hídrico. Este cierre de estomas se manifestó en una menor conductancia estomática al disminuir el nivel de riego, llegando en la etapa final del cultivo a valores promedios de $0,2 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en el tratamiento control y $0,04 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en las plantas más estresadas. En cuanto a la EUA intrínseca y EUA instantánea, los valores máximos fueron de $81,67 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $7,68 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente, pero no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en ninguna fecha, lo que indica que al disminuir el riego los parámetros de F, T y Ce disminuyen de manera similar. Las diferencias en F, T y Ce entre el tratamiento control (T1 y T2) y plantas estresadas (T5 y T6) fueron aumentando con el tiempo, mientras que una conducta adaptativa al estrés hídrico se observaron en las plantas de tratamiento intermedio (T3 y T4). Un nivel de riego del 70% de ET_0 podría ser el óptimo para la chía dado que no se encontraron diferencias significativas en F, T y Ce en la etapa final del cultivo, con este nivel de riego.

Palabras clave: estrés hídrico Intercambio gaseoso, eficiencia en el uso de agua.

ABSTRACT

To determine the effect of drought stress on gas exchange of chía (*Salvia hispánica* L.) a study was conducted in the Experimental Station of INIA located in the town of Pan de Azúcar, IV Region. Two phenotypes (black and white) were used, to which were applied three irrigation percentages, equivalent to 100, 70 and 40% of the sector ET₀ calculated agreement Penman-Monteith. Measurements of photosynthesis, transpiration and stomatal conductance were made a daily and seasonal scale at 65, 82 and 130 days after sowing. With these parameters was obtained the intrinsic WUE ($F Ce^{-1}$) and instantaneous WUE ($F T^{-1}$). Daily cycles showed no directly relation between gas exchange and the deficit of atmospheric vapor pressure (VPD) in any of the treatments, which suggest that the chia has an anisohydric behavior. The results showed no phenotypic effect, but the lower water availability produced a decrease in stomatal conductance (C_e), transpiration (T), photosynthesis (F) and ratio of intercellular to atmospheric CO₂ (c_i/c_a), which was primarily attributable to stomatal closure caused by water stress. This stomatal closure was manifested in a lower stomatal conductance when the irrigation is reduced, reaching in the final stage of the crop to average values of 0.2 mol H₂O m⁻² s⁻¹ in the control treatment and 0.04 mol H₂O m⁻² s⁻¹ in the most stressed plants. In the case of the intrinsic WUE and instantaneous WUE, the maximum values were 81.67 mol CO₂ m⁻² s⁻¹/mol H₂O m⁻² s⁻¹ and 7.68 mol CO₂ m⁻² s⁻¹/mmol H₂O m⁻² s⁻¹, respectively, but no significant differences were found between treatments at none stage, indicating that the reduction of irrigation the F , T and C_e decreases in a similar way. The differences in F , T and C_e between the control treatment (T1 and T2) and stressed plants (T5 and T6) were increasing with time, while an adaptative behavior to water stress were observed in the plants with intermediate treatment (T3 and T4). An irrigation of 70% of ET₀ could be the optimum for chía because the gas exchange was not reduced significantly at this irrigation percentage.

Keywords: gas exchange, water use efficiency, water stress.

INTRODUCCIÓN

Las plantas han sido adaptadas fisiológicamente por la evolución para reducir el consumo de agua en condiciones de sequía. Como la producción de la planta está en función del uso de agua, el problema para el agricultor es cómo reducir el uso de agua bajo estrés, sin provocar pérdidas de rendimiento (Blum, 2005). En sistemas de riego artificial, esto se lograría disminuyendo el caudal o la frecuencia de riego. Sin embargo, en casos de estrés hídrico, los mecanismos de prevención de las plantas pueden ser por sí mismos suficientes para mantener su rendimiento (Kramer y Boyer, 1995). La cantidad de agua en una planta se puede determinar mediante el potencial hídrico, que va cambiando de mayor a menor desde la raíz hacia la hoja por el flujo transpiratorio de la planta (Hsiao et al., 2007).

El potencial hídrico foliar depende del contenido de agua del suelo y de la demanda evapotranspirativa de la atmosfera. En la medida que hay un menor suministro de agua, y que la demanda de agua de la atmosfera aumenta, el potencial hídrico de la planta es menor (Ferreira et al., 2002). La apertura estomática proporciona a la planta un control de la pérdida de agua y de la incorporación de CO₂ (Taiz y Zeiger, 2006). Dada la simultaneidad de los procesos de entrada de CO₂ y salida de H₂O hacia y desde la cámara subestomática, respectivamente, es esperable que la tasa fotosintética resulte proporcional a la tasa transpiratoria (Satorre et al., 2010). Una menor apertura estomática reduce la pérdida de agua, pero esto significa para la planta una disminución de la fotosíntesis, al haber una menor asimilación de CO₂ (Farquhar y Sharkey, 1982). Los cambios producidos en el potencial hídrico del suelo son censados por las raíces, las cuales producen ABA como señales que son enviadas a las células de guarda involucradas en la apertura de estomas, produciendo el cierre de éstos con el fin de disminuir la transpiración (Buckley, 2005).

En muchas especies tropicales es común observar mecanismos de evasión y/o tolerancia a una baja disponibilidad de agua en el suelo (Winkel et al., 2001). Uno de estos mecanismos es la apertura de las estomas, ya que es por esta vía por donde ocurre la mayor pérdida de agua o transpiración (Taiz y Zeiger, 2006), lo cual se puede observar mediante la medición de la conductancia estomática e isotopos estables (Scheidegger, 2000). Otros mecanismos son, por ejemplo, la disminución del área foliar, cambios en ajuste osmótico, aumento del crecimiento radicular, etc. (Moreno, 2009).

Se ha observado una relación estrecha entre tolerancia a estrés hídrico y niveles de intercambio gaseoso. Por una parte, plantas resistentes muestran niveles mayores de intercambio gaseoso en comparación a otras, a un mismo potencial hídrico, lo cual se puede atribuir al hábitat natural de crecimiento (Ni y Pallardy, 1991). Además, son capaces de mantener de forma más constante los parámetros de intercambio gaseoso a medida que el estrés hídrico se hace más severo. En ensayos realizados con frijol (Aguirre-Medina y Kohashi Shibata, 2002) y algodón (Rahman et al., 2008), variedades con mayor tolerancia al estrés hídrico sufrían un menor descenso en los niveles de intercambio gaseoso que variedades más sensibles. Probablemente, variedades menos resistentes tienen un mecanismo de control estomático menos eficiente en comparación a las otras. (Aguirre-Medina y Kohashi Shibata., 2002).

Conocer los valores de conductancia estomática con distintos aportes de agua permite obtener una estimación de la tasa de fotosíntesis, lo cual es un factor determinante en la producción de biomasa. La transpiración es un parámetro propio del estado hídrico de la planta. Junto a la asimilación de CO_2 (fotosíntesis), determina la eficiencia de transpiración (F T^{-1}) o EUA instantánea, el cual es un parámetro fundamental en ambientes con periodos de déficit hídrico (Cooper et al., 1987). La eficiencia en el uso de agua también puede medirse mediante la eficiencia intrínseca (F Ce^{-1}), la cual relaciona fotosíntesis con apertura estomática. Si bien estos parámetros son útiles en cuanto a que permiten estimar la EUA del cultivo a partir de mediciones instantáneas a nivel foliar, esta relación no siempre es consistente, y algunos autores afirman que no es posible determinar la EUA de la planta a partir de mediciones a nivel de hoja, por lo cual se requiere mayor investigación en la representatividad de mediciones simples en la evaluación de las respuestas de la planta (Medrano et al., 2015). No obstante, en los últimos años la EUA intrínseca ha sido utilizada como indicador para el mejoramiento genético mediante, por ejemplo, la manipulación de la regulación de la conductancia estomática y su sensibilidad al déficit hídrico, con la finalidad de obtener cultivos con una mayor eficiencia en el uso del agua (Flexas, 2016).

En cuanto a la EUA instantánea, esta puede aumentar, disminuir o mantenerse constante ante un déficit hídrico. Autores como Acevedo et al. (1997) y Sun et al. (2013) señalan que esta aumenta, mientras que Silva (1990) y Hsiao (2007) muestran que es un valor constante y no cambia por la falta de agua. Las diferencias entre especies están dadas principalmente por la vía de fijación de carbono, por la composición de materia seca y por el déficit de presión de vapor del aire (DPV) (Gregory, 1991).

La relación entre el CO_2 intercelular y el CO_2 atmosférico (c_i/c_a), integra una serie de factores ambientales que afectan el intercambio gaseoso en la planta. Además, representa un balance entre la entrada de CO_2 (controlado por la conductancia estomática) por difusión y el CO_2 por asimilación (controlado por la fotosíntesis) (Ehleringer y Cerling, 1995). Este valor está determinado por el equilibrio entre la conductancia estomática y la capacidad fotosintética. La primera incide en la difusión de CO_2 hacia el interior de la hoja mientras que la capacidad fotosintética determina la demanda de CO_2 . Por tanto, el valor de c_i/c_a de una especie depende tanto de su conductancia estomática como de su capacidad fotosintética (Ehleringer y Cerling, 1995; Condon et al., 2002).

Se ha propuesto en numerosos estudios que la medición de la discriminación isotópica del ^{13}C foliar está relacionada lineal y negativamente con la eficiencia en el uso del agua (EUA) (Farquhar, 1982; Acevedo, 1997; Bchir, 2016), por lo que conocer este parámetro puede ser útil en programas de fitomejoramiento (Farquhar y Sharkey, 1982). La discriminación isotópica (δ) indica la proporción de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en los tejidos en comparación al aire. Esta discriminación ocurre porque el ^{13}C es más pesado y menos reactivo que el ^{12}C . Por otro lado, en el intercambio gaseoso también se discrimina contra ^{18}O , habiendo mayor afinidad con el ^{16}O . La $\delta^{18}\text{O}$ refleja la acumulación de agua en los órganos que actúan en la regulación estomática, por lo que una variación en esta se debe solo a cambios en la conductancia estomática, mientras que la $\delta^{13}\text{C}$ puede ser afectada tanto por F como por Ce (Luttge, 2008). Al determinar $\delta^{18}\text{O}$ en el material vegetal, se obtiene una medición integrada de la resistencia estomática y la tasa de transpiración en un período (Barbour y

Farquhar, 2000). La $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en plantas resulta interesante porque permite evaluar las respuestas de la planta al agua en una escala de tiempo más amplia que las mediciones instantáneas (F T^{-1} y F Ce^{-1}) (Bchir, 2016).

En Chile las zonas áridas y semiáridas representan más de la mitad del territorio nacional (Verbist et al., 2010). En estas zonas, la agricultura no ha sido igual de exitosa que en la zona centro-sur, debido principalmente a la limitada disponibilidad de agua. Por esto, la incorporación en la agricultura nacional de especies tolerantes a la falta de agua parece ser una buena alternativa.

Una de estas especies es la chía (*Salvia hispánica* L.), la cual no es cultivada comercialmente en Chile. Según Cahill (2004) y Gutiérrez (2004), la chía es una especie resistente al estrés hídrico y puede desarrollarse bien con un aporte limitado de agua. Esta característica de la planta la convierte en una buena alternativa para el desarrollo agrícola en las regiones áridas y semiáridas de la zona centro-norte del país, donde la escasez de agua es un problema que los agricultores pueden solucionar con cultivos que no demanden una gran cantidad de ella, lo cual podría ser el caso de la chía. Sin embargo, no existe evidencia en terreno que demuestre esta capacidad de tolerancia al estrés hídrico, por lo cual se requiere de mayor información desde el punto de vista agronómico y fisiológico de esta especie, para poder implementar exitosamente su cultivo en el país.

Por otra parte, se ha observado en diversos estudios que existen diferencias en la tolerancia a estrés hídrico entre distintos fenotipos de una especie, como por ejemplo en maíz (Trapani y Gentinetta, 1984), trigo (Neira, 2004) y triticale (Grzesiak et al., 2007). En chía existen dos fenotipos distintos, que se diferencian por el color de la semilla, pudiendo ser de color blanco o negro, siendo esta última más frecuente. Se ha señalado que no existen diferencias nutricionales importantes entre las semillas de color blanco o negro, sino que existen variaciones dadas por la producción en distintas localidades (Liers, 2008). Por otro lado, Ayerza y Coates (2009) encontraron un rendimiento mayor en el fenotipo de semilla blanca, mientras que en un ensayo realizado en Antumapu el año 2013, se observó que el fenotipo negro tuvo un mayor rendimiento que el blanco. Estas diferencias podrían estar dadas por la alta interacción entre fenotipo y ambiente de esta especie (Ayerza y Coates, 2009). Debido a que existe poca evidencia en terreno que demuestre la tolerancia al estrés hídrico de la chía, ni que fenotipos son los más adecuados en condiciones de sequía, se hace necesario el estudio de las distintas respuestas fisiológicas de la planta en función de su disponibilidad hídrica.

Hipótesis:

-El déficit hídrico no influye en el intercambio gaseoso en chía y la eficiencia en el uso de agua intrínseca e instantánea es constante.

Objetivo general:

-Determinar el efecto que tiene el estrés hídrico en el intercambio gaseoso de la chía.

Objetivos específicos:

- Evaluar el efecto de la disponibilidad de agua en el intercambio gaseoso en términos de conductancia estomática, transpiración, asimilación de CO₂ y relación ci/ca.
- Determinar el efecto del déficit hídrico en la EUA instantánea e intrínseca.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar de estudio y material vegetal

El ensayo se realizó en la Parcela Experimental Pan de Azúcar perteneciente al INIA Intihuasi, localizada en la comuna de Coquimbo, IV Región, 30° 02' 16" latitud sur y 70° 41' 48" longitud oeste. El sitio, que corresponde a la serie de suelo Xeres, es de textura franco arenoso, muy profundo y de buen drenaje. El contenido de materia orgánica y nitrógeno es bajo, por lo que se requirió de fertilización nitrogenada (Anexo V). El clima de la zona es templado producto de la influencia marina, con temperaturas moderadas con una media anual de 14,7°C y cuyas precipitaciones se concentran entre los meses Mayo-Agosto (Squeo et al., 2001).

Se utilizaron dos fenotipos de *Salvia hispánica* L: uno de chía blanca y otro de chía negra, los cuales fueron proporcionados por la empresa Benexia.

Manejo agronómico

La siembra se realizó, previo rastraje y aradura, el día 24 de enero del 2014, de forma manual y a 1 cm de profundidad. La dosis de semilla utilizada fue de 1,2 g por hilera, que equivale a 5 kg ha⁻¹. El raleo se realizó a los 20 DDS dejando un total de 60 plantas por metro lineal. Las malezas se controlaron de forma manual, desde la pre siembra hasta que el cultivo alcanzó su máxima cobertura, aproximadamente 60 DDS.

La fertilización se realizó mediante fertirriego de forma parcializada (5 aplicaciones), 20 kg de fosfato monoamónico y 18 kg de sulfato de potasio en total. La dosis se calculó en base a un cultivo comercial de chía y se realizó un análisis de agua y suelo, que se muestran en los anexos IV y V, respectivamente.

El riego fue por goteo, con una línea de cinta con un caudal de 2 L h⁻¹ por emisor, controlado mediante un programador Rain Bird (Rain Bird Corporation, Tucson EE.UU.) y manteniendo una tubería independiente para cada tratamiento hídrico. Para aplicar cantidades variables de agua en cada tratamiento se programó de forma manual pero con funcionamiento automático. Mediante el programador, se establecieron distintos tiempos de

riego en función de los tratamientos hídricos, midiendo los volúmenes de agua aplicados mediante un caudalímetro, lo que permitió asociar tiempos de riego a volúmenes aplicados en cada tratamiento. En base al análisis de suelo realizado por Agrolab, se obtuvo el contenido de agua a capacidad de campo (CDC), y el punto de marchitez permanente (PMP), que se estimó como un 40% de la CDC (Fig. 2). El último riego se realizó en estado de inflorescencia senescente (137 DDS).

Tratamientos y diseño experimental

El ensayo consistió en seis tratamientos, donde se utilizaron dos fenotipos, uno de semilla negra y otro de semilla blanca, y tres porcentajes de reposición de agua por riego que corresponden a un 100%, 70% y 40% de la ET_0 , designándolos como T1, T3 y T5 para el fenotipo negro y T2, T4 y T6 para el fenotipo blanco (Cuadro 1). La ET_0 fue calculada diariamente mediante el método de Penman-Monteith (FAO, 2006), utilizando los datos climáticos provenientes de la estación meteorológica Pan de Azúcar del INIA, ubicada a 100 metros del ensayo.

Cuadro 1. Tratamiento del ensayo Pan de Azúcar 2014.

Tratamiento	Dosis de riego (% ET_0)	Fenotipo
T1N	100	Negro
T1B	100	Blanco
T2N	70	Negro
T2B	70	Blanco
T3N	40	Negro
T3B	40	Blanco

Se utilizó como criterio de riego la ET_0 acumulada por semana, que fue obtenida de la estación climática del sector ubicado a 100 m del sitio experimental. Para el cálculo del riego para cada tratamiento, se transformó la ET_0 acumulada en mm durante un periodo a litros por m^2 . Por ejemplo, si la ET_0 acumulada durante un periodo fue de 8 mm, el tratamiento de 100% recibió 8 L m^{-2} , el tratamiento de 70% recibió 5,6 L m^{-2} , y el tratamiento de 40% recibió 3,2 L m^{-2} .

Los tratamientos se iniciaron a los 53 días después de siembra (DDS), que es el periodo de inicio del crecimiento exponencial del cultivo, de acuerdo a ensayos preliminares, hasta el final del periodo floración. El diseño experimental fue en parcelas divididas, donde la parcela principal correspondió a la reposición de agua y la sub-parcela al fenotipo. Las parcelas principales corresponden al tratamiento hídrico y estuvieron constituidas por dos subparcelas de 5 m x 3,3 m, donde se establecieron los dos fenotipos. Se realizaron seis repeticiones por cada tratamiento, por lo que hubo un total de treinta y seis sub-parcelas, que corresponden a las unidades experimentales. Las parcelas principales se establecieron con una separación de dos metros para anular el efecto del tratamiento entre ellas. Se establecieron cinco hileras de plantas en cada sub-parcela, con un espaciamiento entre hilera de 0,6 m y sobre hilera de 0,1 m (Figura 1). La superficie total de sitio experimental fue de 40 m x 23,8 m.

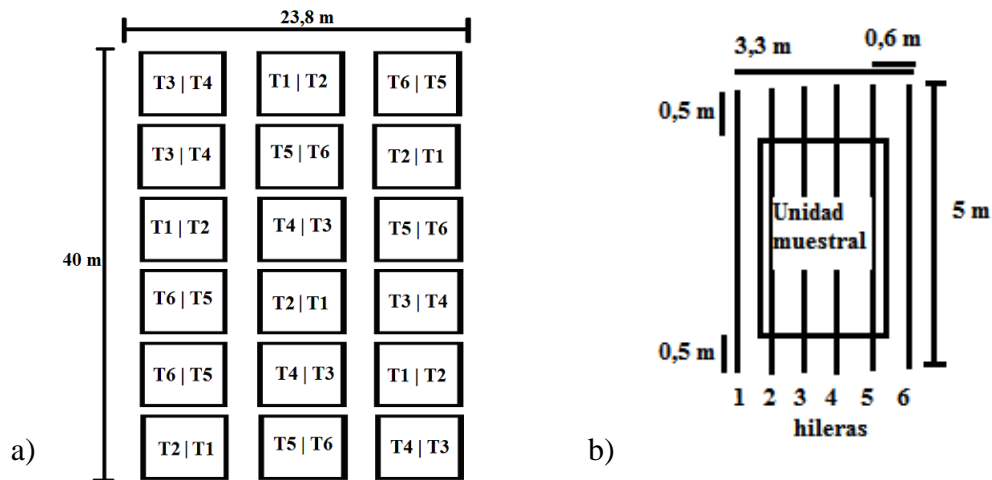


Figura 1. Distribución espacial de los tratamientos (a) y dimensiones de la unidad muestral (b).

Mediciones

Con el objetivo de evaluar el efecto de los tratamientos sobre los parámetros de intercambio gaseoso, se realizaron mediciones a escala diaria y estacional, cuya metodología se describe a continuación.

Intercambio gaseoso

En cada fecha se realizó un ciclo diario para fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración, tomando mediciones a las 12:00, 14:00, 16:00 y 18:00 horas. Debido a la alta humedad ambiental de la mañana, no fue posible tomar mediciones antes del mediodía.

Las mediciones se hicieron en tres fechas, que corresponden a tres etapas fenológicas distintas: vegetativo, inicio de floración y fines de floración, que fueron realizadas a los 65, 82 y 130 DDS. Además de los ciclos diarios, se realizaron mediciones a escala estacional de asimilación de CO_2 (F), conductancia estomática (Ce), transpiración (T) y relación ci/ca, que fueron medidas simultáneamente mediante un analizador de gases infrarrojos (marca ADC, modelo LC-Pro), a las 12:00 hrs. Además, con las variables F y T, se obtuvo la eficiencia de transpiración (ET), a través de la siguiente ecuación.

$$ET = \frac{F}{T} \quad (1)$$

En donde,

F: Entrada neta de CO₂ en la hoja ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
 T: Salida de agua de la hoja ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Además, se obtuvo la eficiencia intrínseca (EI), a través de la siguiente ecuación:

$$EI = \frac{F}{C_e} \quad (2)$$

En donde,

F: Entrada neta de CO₂ en la hoja ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
 C_e: Conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Por cada tratamiento se hicieron cuatro mediciones en cuatro parcelas distintas, tomando una hoja completamente desplegada de la sección media de la planta, y en la zona media de la hilera para anular el efecto borde.

Déficit de presión de vapor (DPV)

El DPV se calculó en función de los datos climáticos del sector, utilizando la diferencia entre la presión de vapor a saturación (e_s) y la presión de vapor actual (e_a) (FAO, 2006). Se utilizaron los valores diarios de temperatura y humedad relativa.

$$e^o(T) = \frac{0,6108 \times \exp[17,27 \times T]}{[T + 237,3]} \quad (3)$$

En donde,

e^o(T): Presión de saturación de vapor a la temperatura del aire
 T: Temperatura del aire [°C]
 Exp: 2,7183 (base del logaritmo natural) elevado a la potencia

Con este valor se calculó e_a:

$$e_a = \frac{e^o(T_{\min}) * \frac{HR_{\max}}{100} + e^o(T_{\max}) * \frac{HR_{\min}}{100}}{2} \quad (4)$$

Donde,

e_a: Presión real de vapor [kPa]
 e^o(T_{min}): Presión de saturación de vapor a la temperatura mínima diaria [kPa]

$e^{\circ}(T_{\max})$: Presión de saturación de vapor a la temperatura máxima diaria [kPa]

HR_{\max} : Humedad relativa máxima [%]

HR_{\min} : Humedad relativa mínima [%]

El valor de e_s es el promedio de la ecuación 3 aplicada para la temperatura mínima y máxima (Ec.5):

$$e_a = \frac{e^{\circ}(T_{\min}) + e^{\circ}(T_{\max})}{2} \quad (5)$$

Siendo finalmente la diferencia entre e_s y e_a el déficit de presión de vapor, expresada en unidades de kPa.

Análisis estadístico

Los resultados obtenidos de las mediciones fueron analizados mediante un ANDEVA por medio del software Infostat (Infostat, 2008). Cuando se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos, estos fueron sometidos a una prueba de Tukey ($\alpha \leq 0,05$).

RESULTADOS

Las máximas temperaturas y el mayor DPV ocurrieron en enero, cuando se sembró el cultivo, mientras que el menor DPV ocurrió en la etapa final del mismo. Estos valores fueron importantes de considerar para el análisis de los parámetros fisiológicos de intercambio gaseoso, que fueron medidos en los meses de marzo, abril y mayo.

Cuadro 1. Promedios mensuales obtenidos de las variables climáticas y montos de agua aplicados.

Mes	T prom (°C)	HR máx (%)	DPV (kPa)	ET ₀ (mm)	Riego acumulado (m ³ há ⁻¹)		
					100%	70%	40%
Enero	18,4	72,8	0,693	151,8	240,3	253,5	266,2
Febrero	17,5	75,8	0,610	117,4	1123,2	1119,6	1127,4
Marzo	15,0	81,7	0,440	91,6	1557,5	1574,8	1188,9
Abril	13,1	81,1	0,416	61,8	2717,2	2046,2	1889,9
Mayo	11,8	83,7	0,406	52,8	3833,2	2487,6	2106,3
Junio	10,2	82,3	0,357	37,2	4102,9	2591,6	2146,1

DPV: déficit de presión de vapor

La cantidad total de agua aplicada fue de 4102, 2591 y 2146 m³ ha⁻¹ para los tratamientos regados al 100, 70 y 40% de la ET₀, respectivamente (Cuadro 1). La zona se caracterizó por presentar abundante nubosidad que se disipaba hacia el mediodía, esto influyó en la alta humedad relativa durante las mañanas lo que determinó un valor bajo de DPV promedio en verano.

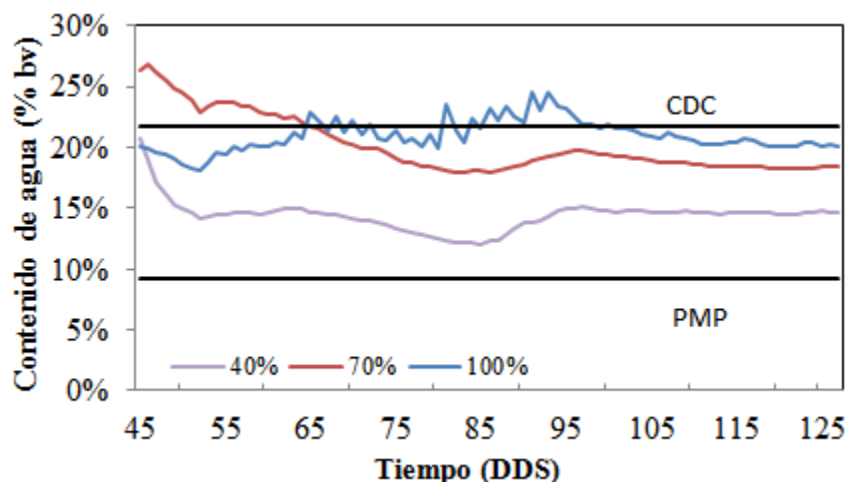


Figura 2. Variación del contenido volumétrico de agua en el suelo por tratamiento durante la temporada 2014, líneas horizontales CDC: capacidad de campo, PMP: punto de marchitez permanente, DDS: días después de siembra.

Los tratamientos de riego se aplicaron desde los 54 DDS, momento en el cual el contenido volumétrico de agua en el tratamiento de 100% de ET_0 comienza a aumentar (Fig. 2), manteniendo valores cercanos a CDC, que corresponde a un contenido de agua en suelo de un 22% aproximadamente, mientras que el tratamiento intermedio y el menos regado mantuvieron valores aproximados de un 18 y un 15%, respectivamente

Parámetros fisiológicos

Los parámetros de intercambio gaseoso demuestran que hubo efecto del tratamiento hídrico, pero no efecto fenotipo (Fig. 4, Fig. 6, Fig. 8, Fig. 12) ni interacciones entre ambas variables ($p < 0,05$). Esto ocurrió en todos los parámetros evaluados, a excepción de los indicadores de eficiencia en el uso de agua (EUA instantánea, EUA intrínseca) donde no hubo efecto del tratamiento hídrico.

Fotosíntesis

Los ciclos diarios de fotosíntesis mostraron que ésta no siempre sigue a la variación diaria de DPV, pero sí se observa un comportamiento similar entre los niveles de agua en cada fecha (Fig. 3). Esto se observa más claramente en la primera fecha, ya que la fotosíntesis disminuye desde las 12:00 hrs. en adelante, mientras que el DPV va en aumento. En la segunda fecha, a inicios de floración, sí existe una influencia más notoria del DPV en la fotosíntesis, lo cual se mantiene hasta fines de floración. Se observó que el estrés hídrico no tuvo efecto en la variación diaria de fotosíntesis, ya que los tres niveles de agua muestran una curva similar. Sin embargo, las plantas bajo régimen de riego de 40% de la ET_0 mostraron valores más bajos durante todo el periodo de floración, principalmente en la última fecha, y además se observa una variación menor por efecto del DPV.

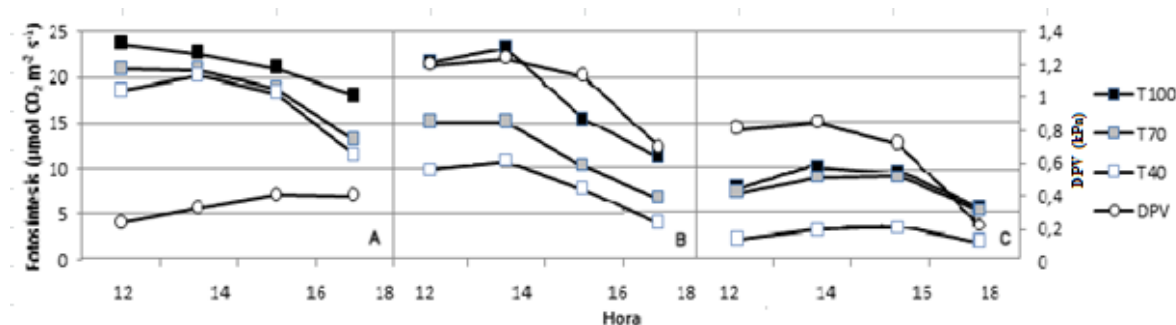


Figura 3. Ciclo diario de fotosíntesis y DPV, obtenido en periodo vegetativo (A), inicios de floración (B) y fines de floración (C).

En cuanto al efecto del riego a escala estacional, en las tres etapas fenológicas evaluadas, el tratamiento del 100% de ET_0 , presentó los valores más altos de fotosíntesis, mientras que el de 40% de ET_0 , presentó los valores más bajos (Fig. 4). Se observaron diferencias significativas en todas las etapas fenológicas entre estos dos tratamientos hídricos, y a medida que transcurrió el tiempo esta diferencia se fue acrecentando, desde un 50% aproximadamente a inicios de floración a un 70% a fines de floración. Por otra parte, las

plantas bajo régimen hídrico del 70% de ET_0 , mostraron un comportamiento que fue cambiando en relación al tratamiento control, no encontrándose diferencias significativas con el mismo a fines de floración.

En el periodo vegetativo, no se observaron diferencias significativas entre el tratamiento más regado y el intermedio, ni entre este último y el menos regado, pero sí entre el tratamiento control y el menos regado. A partir de inicios de floración, existen diferencias significativas por tratamiento hídrico, donde el tratamiento de 70 y 40% de ET_0 disminuye, mientras que el de 100% se mantiene constante. A fines de floración, se puede observar que la fotosíntesis disminuye en todos los tratamientos, y el de 70% de ET_0 se diferencia significativamente de las plantas más estresadas, pero con valores cercanos al tratamiento control, lo cual sugiere que estas plantas tuvieron cierto comportamiento adaptativo al estrés hídrico.

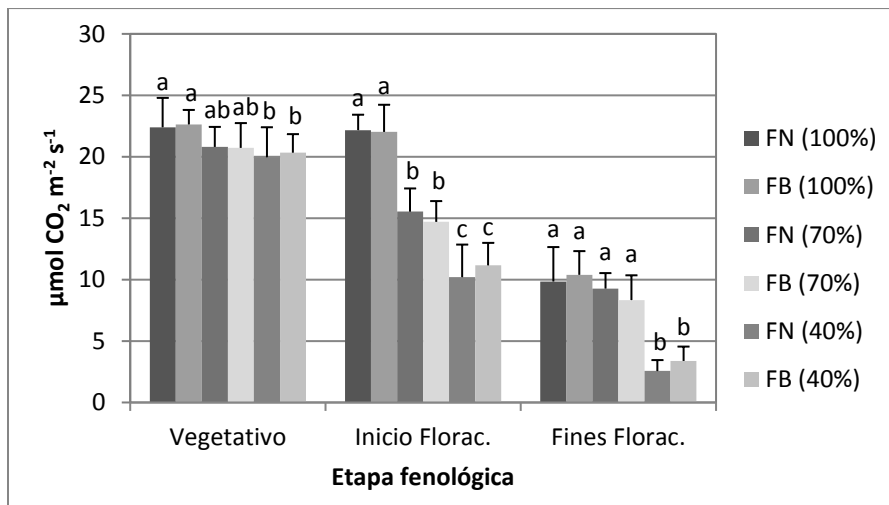


Figura 4. Tasa de asimilación de CO_2 según estado de desarrollo. Letras distintas indican diferencias significativas dentro de cada estado de desarrollo ($p < 0,05$). FN: Fenotipo negro, FB: Fenotipo blanco.

Conductancia estomática

El tratamiento hídrico no afectó en la respuesta estomática frente a la variación del DPV a lo largo del día, ya que todos los tratamientos mostraron una tendencia similar (Fig. 5). Al igual que en la fotosíntesis, en la primera fecha la conductancia estomática muestra una curva totalmente independiente al DPV. Sin embargo, a inicio de floración, esta sigue una tendencia similar al DPV, llegando a un máximo a las 14:00 hrs. y un mínimo a las 18:00 hrs. en todos los tratamientos. Finalmente, en la última fecha, se observa que todos los tratamientos mantienen los niveles de conductancia más constante que las fechas anteriores, a pesar de que existe una leve caída a las 18:00, cuando el DPV fue menor. Cabe señalar que a medida que avanzó el cultivo la conductancia sufrió una variación cada vez menor a lo largo del día.

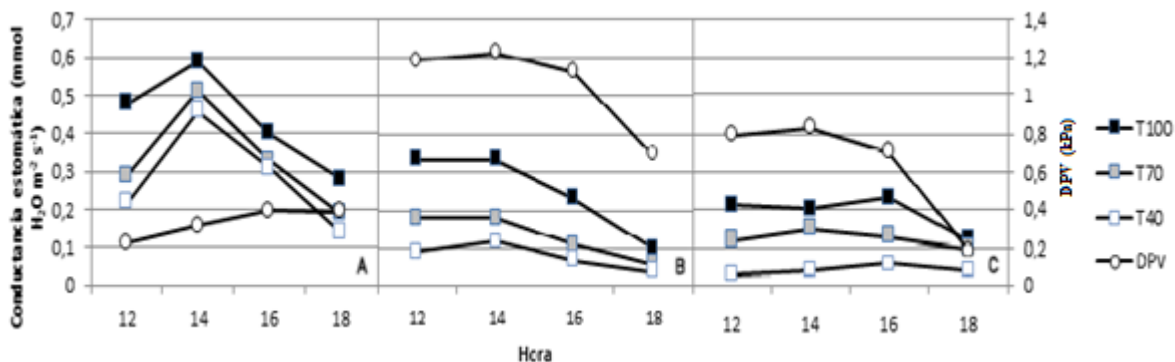


Figura 5. Ciclo diario de conductancia estomática y DPV, obtenido en periodo vegetativo (A), inicios de floración (B) y fines de floración (C).

Durante el periodo vegetativo no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (Fig. 6). Posteriormente, a inicios de floración, los tratamientos de 70% y 40% de ET_0 se acercan, siendo significativamente menores al tratamiento control, lo cual indica que la chíá sufre un descenso importante en la conductancia estomática incluso estando bajo un estrés hídrico moderado. Las plantas del tratamiento control también disminuyeron su conductancia estomática en aproximadamente un 40% con respecto al periodo vegetativo. Desde esta fecha en adelante, las plantas bajo régimen del 70% de ET_0 mantienen relativamente estables los valores de conductancia estomática, disminuyendo en 15% en promedio hasta fines de floración. En cambio, en las plantas más estresadas (40% de la ET_0) la conductancia estomática disminuye de forma mucho más severa, teniendo una caída de 70% en promedio y llegando a $0,03 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ aproximadamente. Además, se observa una leve caída en la conductancia cuando el DPV es más alto, a las 12.00 y 14.00 hrs. En promedio, desde el periodo vegetativo hasta la cosecha, las plantas control disminuyen la conductancia en un 64%, mientras que las plantas más estresadas lo hacen en un 92%.

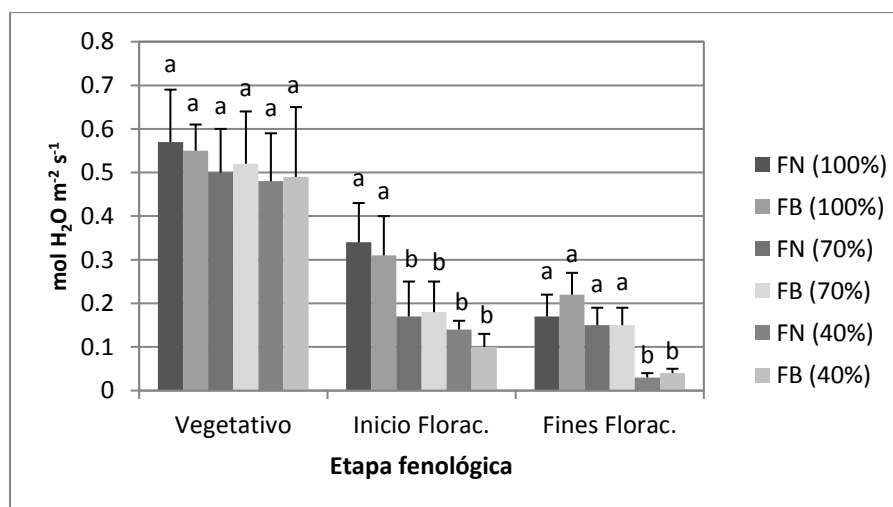


Figura 6. Conductancia estomática según estado de desarrollo. Letras distintas indican diferencias significativas dentro de cada estado de desarrollo ($p < 0,05$).

Transpiración

Al igual que la conductancia estomática y la fotosíntesis, la transpiración mostró una curva similar en los tres niveles de riego, desde inicio de los tratamientos (Fig. 7). Se observó efecto del DPV sobre la transpiración desde inicios de floración, mientras que en el periodo vegetativo la transpiración no se vio afectada por la fluctuación del DPV. Este último fue mayor en la segunda fecha, donde la transpiración de las plantas control alcanzó valores más altos que en la primera, mientras que las plantas bajo estrés hídrico mostraron un descenso en la transpiración. Durante el día, las mínimas y máximas de DPV coinciden con las de la transpiración desde inicios de floración en adelante. En la última fecha, el tratamiento de 70% de ET_0 muestra valores de transpiración similares al tratamiento control, mientras que en el tratamiento de 40% de ET_0 la transpiración fue significativamente menor.

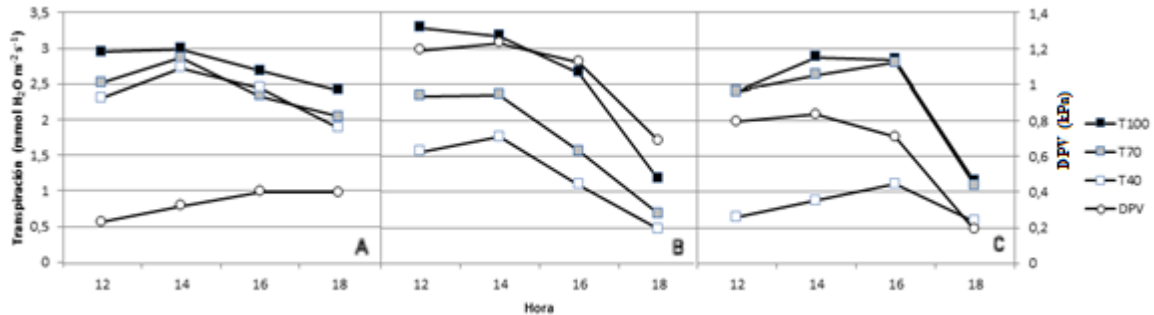


Figura 7. Ciclo diario de transpiración y DPV, obtenido en periodo vegetativo (A), inicios de floración (B) y fines de floración (C).

En la figura 8 se observa que durante el periodo vegetativo no hubo efecto significativo del tratamiento hídrico en la fotosíntesis. Al comparar los tratamientos de riego del 100 y 40% de ET_0 , se observó que a partir de abril, luego de iniciada la floración, las diferencias fueron significativas y sostenidas hasta el fin del período de crecimiento del cultivo. La transpiración prácticamente no disminuyó en las plantas control, mientras que en los otros tratamientos sí lo hizo. Por su parte, en el tratamiento de 70% de ET_0 hubo una disminución en la fotosíntesis a inicios de floración, sin presentar diferencias significativas con los otros dos tratamientos, pero posteriormente aumenta la transpiración llegando a valores cercanos al tratamiento control, al igual que como ocurrió con la fotosíntesis y la conductancia estomática. A fines de floración las plantas más estresadas redujeron su transpiración considerablemente, diferenciándose significativamente de los otros dos tratamientos.

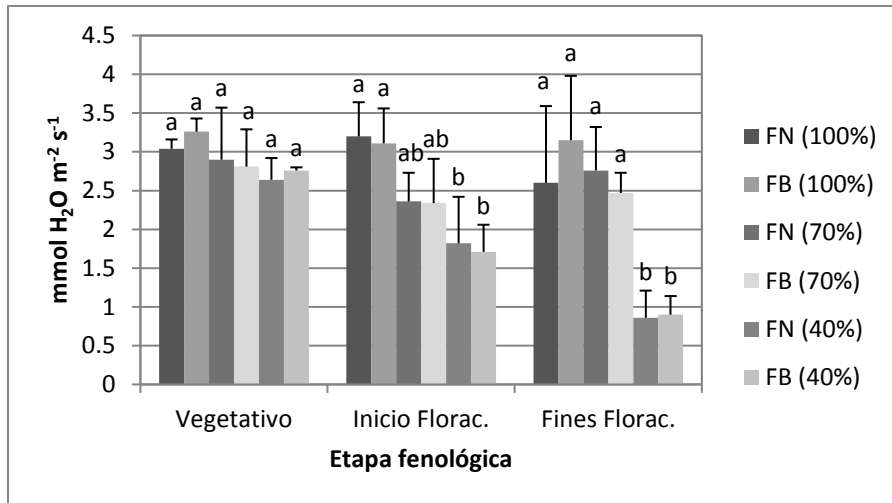


Figura 8. Transpiración foliar según estado de desarrollo. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos dentro de cada estado de desarrollo ($p < 0,05$).

EUA intrínseca

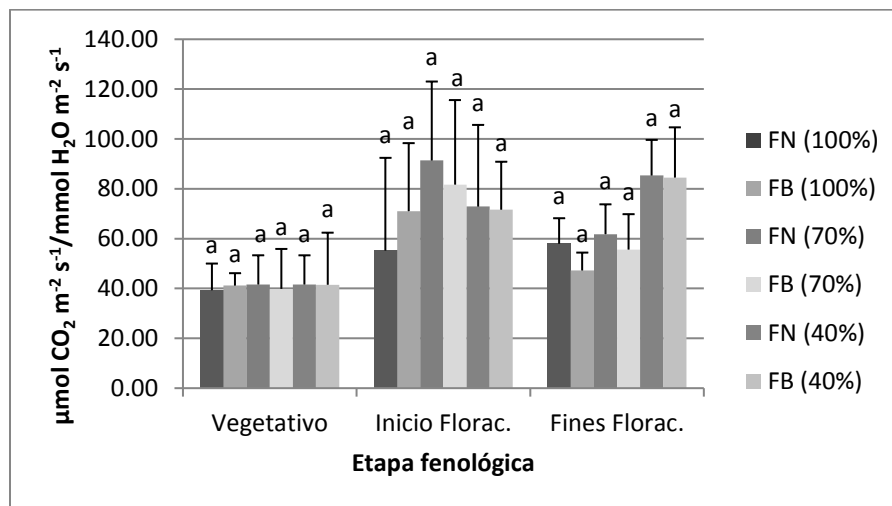


Figura 9. Eficiencia intrínseca según estado de desarrollo. Letras distintas indican diferencias significativas dentro de cada estado de desarrollo ($p < 0,05$).

En cuanto a la EUA intrínseca, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en ninguna etapa de desarrollo (Fig. 9). Tampoco hubo diferencias significativas entre ambos fenotipos ni interacción entre las dos variables ($p < 0,05$). Sin embargo, se encontró que la EUA intrínseca aumenta desde inicio de floración en todos los tratamientos, siendo en esta etapa ligeramente mayor en el tratamiento de 70%, mientras que a fines de floración se observó que el tratamiento más estresado es el que mostró los valores más altos. Si bien no hubo diferencias significativas entre los tratamientos en ninguna etapa, se observó en las plantas más estresadas un aumento constante en la EUA

intrínseca desde el periodo vegetativo hasta fines de floración, lo cual no ocurrió en plantas con un mayor riego.

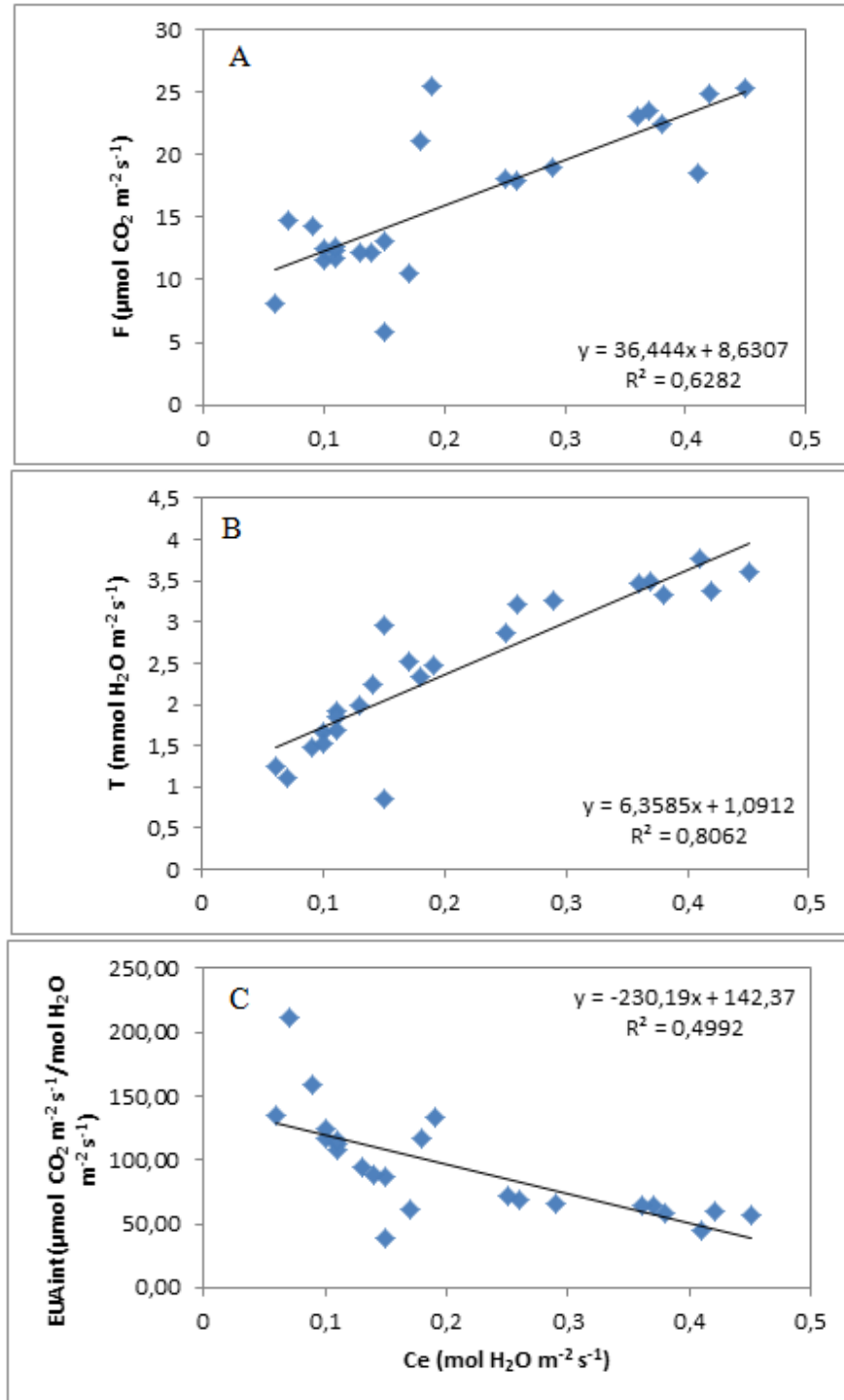


Figura 10. Relación entre conductancia estomática y: Fotosíntesis (A), Transpiración (B) y EUA intrínseca (C), a inicios de floración ($p < 0,05$, $n = 24$).

Al evaluar el efecto de la conductancia estomática sobre la fotosíntesis (Fig. 10A) y la transpiración (Fig. 10B) se observó una correlación positiva entre estas variables, ya que el mayor o menor cierre de estomas afecta directamente estos parámetros. Sin embargo, los resultados indican que la conductancia estomática explica en mayor medida la transpiración que la fotosíntesis, debido a los valores de R^2 presentados, los cuales fueron de 0,806 y 0,628, respectivamente. Por otro lado, se observó una relación inversa entre conductancia estomática y EUA intrínseca (Fig. 10C), a pesar de que no encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en la EUA intrínseca a inicios de floración.

EUA instantánea

Al igual que la EUA intrínseca, la EUA instantánea no mostró efecto del fenotipo ni de riego, ni interacción entre ambos (p -valor $>0,05$), por lo que no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en ninguna de las tres etapas fenológicas evaluadas (Fig. 11). Durante el periodo vegetativo se registraron valores superiores a $7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en todos los tratamientos, lo que se mantuvo hasta inicios de floración, a excepción de las plantas más estresadas, las cuales sufrieron una disminución de aproximadamente un 15%. Esta constancia en la EUA instantánea se debió a que si bien la fotosíntesis y la transpiración disminuyeron, lo hicieron en similar proporción, por lo cual la eficiencia de transpiración se mantuvo. Sin embargo, a fines de floración, la eficiencia de transpiración se reduce en aproximadamente un 50% en todos los tratamientos, lo cual está asociado a la senescencia del cultivo.

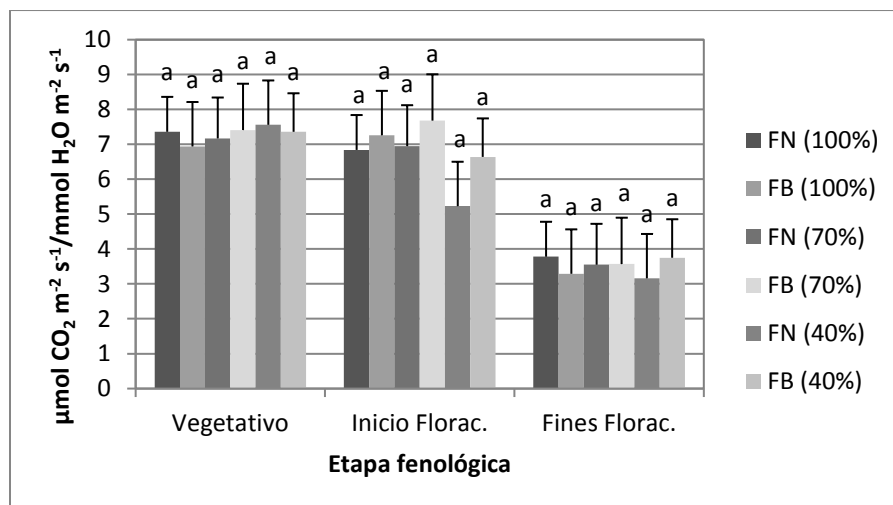


Figura 11. Eficiencia de transpiración según estado de desarrollo. Letras distintas indican diferencias significativas dentro de cada estado de desarrollo ($p < 0,05$).

Relación ci/ca

La relación carbono interno y carbono atmosférico fue alta en la etapa vegetativa, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en esta etapa (Fig. 12). Posteriormente, a inicios de floración, se observa una importante caída en el ci/ca de

aproximadamente un 40% en promedio en todos los tratamientos. Se encontraron diferencias significativas para el tratamiento de 40% de ET_0 con el resto de los tratamientos desde inicios de floración en adelante, aunque estas no fueron tan marcadas como en otros parámetros evaluados (F, Ce y T). A fines de floración el tratamiento del 70% de ET_0 presentó valores más altos que el tratamiento control, mientras que el tratamiento de menor riego mantuvo valores significativamente más bajos. Cabe señalar que en la etapa final del cultivo existió un aumento en la relación ci/ca en todos los tratamientos, e incluso las plantas más estresadas presentaron valores más altos que el tratamiento control a inicios de floración.

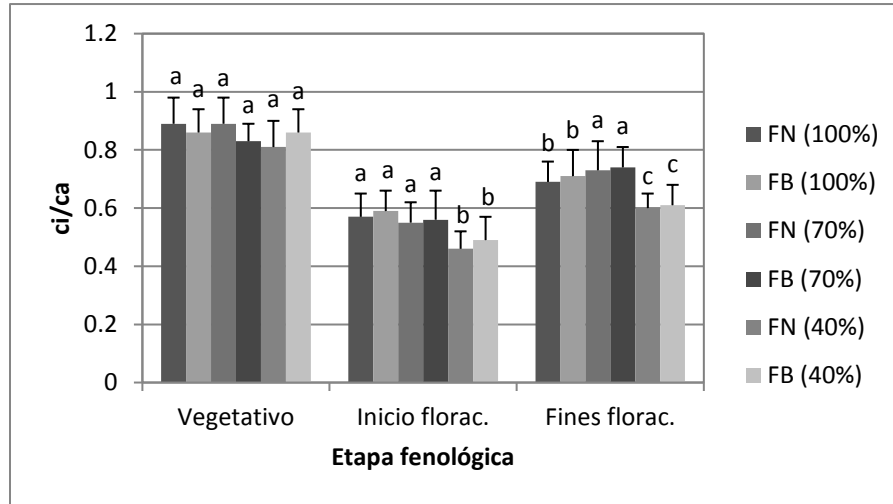


Figura 12. Radio ci/ca según etapa fenológica. Letras distintas indican diferencias significativas dentro de cada estado de desarrollo ($p < 0,05$).

DISCUSION

Los niveles de intercambio gaseoso están determinados por la disponibilidad hídrica y no por el fenotipo. Se observó que el suministro de agua afectó significativamente ($p < 0,05$) en la mayor parte de los parámetros de intercambio gaseoso (fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración, relación ci/ca), mientras que el fenotipo no afectó de manera significativa a ninguna de las variables evaluadas. Esto se debió probablemente a que no existen diferencias en la tolerancia al estrés hídrico entre el fenotipo de semilla negra y semilla blanca, a pesar de que sí se dieron diferencias significativas en cuanto a rendimiento, el cual fue un 21% mayor en fenotipo blanco, y en materia seca total, que fue un 18% mayor en el fenotipo negro (Cuadro 2). Estas diferencias fenotípicas estarían relacionadas con respuestas a largo plazo o de interacción fenotipo-ambiente, que no pudieron ser observadas en este estudio.

Los factores involucrados en la apertura de estomas son múltiples, y pueden ser tanto fisiológicos como ambientales, por lo cual depende de las adaptaciones morfológicas de cada especie, de la sensibilidad de los estomas al potencial hídrico de la hoja (que varía según la especie y genotipo), y de las condiciones ambientales durante el cultivo (Medrano et al., 2002; Tuzet et al., 2003). En este sentido, el descenso de la temperatura desde marzo en adelante (Cuadro 1) debió afectar a las distintas variables de intercambio gaseoso, aunque la variación del DPV fue muy baja, debido a que la humedad ambiental fue prácticamente constante durante el cultivo. Esto se observa también en los ciclos diarios, donde el DPV en la fecha del periodo vegetativo fue menor que el DPV registrado a inicios y a fines de floración.

Los resultados de este ensayo indican que los estomas no modifican su comportamiento a lo largo del día cuando existe un estrés hídrico, lo que se ve demostrado con el hecho de que la conductancia estomática mostró un patrón similar en todos los tratamientos, desde la etapa vegetativa hasta la cosecha (Fig. 3). En lugar de modificar su comportamiento diario, las plantas bajo estrés hídrico mostraron un menor intercambio gaseoso, que se pudo observar tanto a escala diaria como estacional en F, Ce y T, lo cual muestra una alta relación entre estos parámetros (Fig. 10A, Fig. 10B), que ya ha sido descrita anteriormente en otros estudios (Tuzet et al., 2003; Sun et al., 2013). El comportamiento observado en chíá es propio de plantas anhisohídricas, las cuales mantienen sus estomas abiertos incluso con una disminución en el potencial hídrico de la hoja o un aumento en la demanda evapotranspirativa atmosférica (Lovisolo et al., 2010). Lo observado en chíá se diferencia de otras Lamiaceas, como *Salvia mellifera* (Lambrech et al., 2011) y *Salvia 'Vista Red'* (Ferrarezi et al., 2016), que muestran un comportamiento isohídrico, al reducir su conductancia estomática a mediodía, cuando el DPV es mayor, con el fin de evitar la pérdida excesiva de agua por transpiración. No obstante, al igual que en la chíá, el estrés hídrico provocó una disminución en los niveles de intercambio gaseoso, pero sin modificar el comportamiento estomático diario.

No existe un consenso acerca de que si el estado hídrico de la planta influye en la respuesta estomática frente a la variación en el DPV. De hecho, Streck (2003) señala que incluso a

nivel de planta, para el caso del trigo invernal, las hojas basales no responden al DPV mientras que hojas nuevas si lo hacen. Este problema no debió afectar las mediciones realizadas en este ensayo, ya que éstas fueron hechas todas en la misma zona de la planta.

Si bien se observó una relación inversa entre DPV y potencial hídrico foliar durante el día (Valenzuela, 2016), no ocurrió lo mismo con el intercambio gaseoso, lo cual muestra una baja regulación estomática en el control del potencial hídrico foliar a escala diaria. Esto concuerda con los estudios de Johnson y Ferrel (1983), Turner et al. (1985) y Tardieu y Simonneau (1998), quienes señalan que los estomas responden al DPV de la misma manera independiente del tratamiento hídrico.

Las diferencias en el intercambio gaseoso, entre el tratamiento control y el más estresado, se van haciendo cada vez más marcadas a través del tiempo, en todos los parámetros. Sin embargo, el tratamiento del 70% de ET_0 no sigue el mismo comportamiento, sino que tiene mayor tendencia a acercarse al tratamiento control, lo cual probablemente se deba a los mecanismos de adaptación o aclimatación al estrés hídrico propios de la chíá. Resultados similares se observaron en lechuga (Molina-Montenegro et al., 2011) y remolacha (Stagnari et al., 2014). Ellos observaron que, ante un estrés hídrico severo, los niveles de intercambio gaseoso se van reduciendo de forma constante, mientras que en un estrés moderado se mantienen estables y tienden a tomar valores cercanos al tratamiento control. Estas diferencias entre estas dos especies pueden deberse a distintos mecanismos de regulación del estrés y no necesariamente a diferencias en tolerancia al mismo. Sobre este punto, Sade et al. (2012) menciona que especies C3 con un comportamiento anisohídrico, como se sugiere que posee la chíá, son más resistentes que especies isohídricas ante un estrés leve o moderado, manteniendo niveles mayores de F y Ce, pero ante un estrés severo esta ventaja no se manifiesta.

La recuperación en los niveles de intercambio gaseoso observada en F, T y Ce en el tratamiento del 70% de ET_0 durante la floración, puede atribuirse a distintos cambios fisiológicos y morfológicos que tuvo lugar en las plantas de este tratamiento, y que no pudo desarrollarse en las plantas más estresadas, debido a la escasez de agua en los tejidos. Es probable que bajo un estrés hídrico moderado la chíá, mediante diversos mecanismos de adaptación, pudo recuperarse y mantener una fotosíntesis y transpiración alta, mientras que bajo un estrés hídrico severo los niveles de intercambio gaseoso se mantienen bajos, ya que la planta se ve forzada a cerrar los estomas. La estabilidad en el intercambio gaseoso en plantas del tratamiento intermedio, se podrían atribuir al mantenimiento de la turgencia de la hoja positiva como resultado de ajuste osmótico (Basu et al., 2004). Esto concuerda con un estudio paralelo realizado en el mismo ensayo (Silva et al., 2016), que demuestran que esta especie realiza ajuste osmótico en condiciones de estrés hídrico, y que bajo un estrés hídrico moderado (70% de ET_0) las plantas son capaces de mantener un potencial de presión foliar similar al de las plantas con mayor riego.

La disponibilidad de agua afecta la relación entre el crecimiento de la parte aérea y la raíz; la raíz continúa su desarrollo mientras que la parte aérea deja de crecer por causa del estrés. Así, las plantas son capaces de continuar el desarrollo de sus raíces en búsqueda de agua en zonas más profundas del suelo (Shao *et al.*, 2008). Es posible que esto haya ocurrido en plantas bajo estrés hídrico moderado, permitiéndole a éstas obtener un suministro óptimo

de agua y así mantener una conductancia estomática cercana al tratamiento control desde inicio de floración en adelante.

La fotosíntesis disminuyó antes que la conductancia estomática y la transpiración, ya que desde la etapa vegetativa se advierten diferencias significativas en las plantas más estresadas. Esto podría deberse a que la fotosíntesis es uno de los primeros procesos fisiológicos que se ven afectados por un déficit hídrico (Chaves, 1991) o que es un parámetro más sensible que la transpiración (Medrano et al., 2002). Si bien la fotosíntesis es controlada principalmente por los estomas, la asimilación de CO₂ en plantas estresadas pudo ser afectada también por factores no estomáticos. La mayor parte de la reducción de la asimilación de CO₂ debido a una sequía se atribuye a un cierre de estomas que ocurre rápidamente, mientras que la otra parte se atribuye a una inhibición en la fijación de CO₂ (Saedi y Abdoli, 2015), lo cual ocurre debido a una disminución de la reacción de los fotosistemas, de la conductancia del mesófilo y de la actividad de algunas enzimas fotosintéticas tales como la Rubisco, resultando en una reducción en la asimilación de carbono (Marocco et al., 2002; Gomes et al., 2004).

Además, el contenido de clorofila en las hojas puede disminuir drásticamente con un déficit hídrico, lo cual reduce la fotosíntesis y aumenta la senescencia foliar (Yooyongwech et al., 2013). Este hecho se observó principalmente en las plantas más estresadas a fines de floración, que sufrieron una caída brusca en los niveles de intercambio gaseoso junto a un aumento en la senescencia. La defoliación, que ha sido asociada a un mecanismo de tolerancia al estrés hídrico (Ruiz-Sanchez et al., 2000), ocurrió solo en la etapa final del cultivo.

En el caso de la chíá, existió una relación positiva entre intercambio gaseoso y rendimiento en granos, donde las plantas con mayor intercambio gaseoso a fines de floración fueron las que mostraron un mayor rendimiento. Al igual que en fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática, solo las plantas más estresadas mostraron un rendimiento significativamente menor, lo cual sugiere que existe una relación estrecha entre estos parámetros. Esto se ve manifestado también por el hecho de que no hubo diferencias significativas de rendimiento entre ambos fenotipos, tal como ocurrió en todos los parámetros de intercambio gaseoso que fueron evaluados. El hecho de que las plantas bajo estrés moderado hayan tenido un crecimiento y rendimiento e intercambio gaseoso similar al de las plantas control en la fase final del cultivo, indica que un nivel de riego del 70% de la ET₀ podría ser el adecuado para plantas de chíá. Esto coincide también con los resultados de discriminación isotópica a nivel foliar obtenidos el 2015, que muestran que bajo este tratamiento de riego tanto la $\delta^{13}\text{C}$ como la $\delta^{18}\text{O}$ se mantienen constantes.

El menor rendimiento observado en el tratamiento del 40% de ET₀ se debió a un menor n° de granos por m², a pesar de que el peso de grano fue significativamente mayor al resto de los tratamientos (Cuadro 2). Saedi y Abdoli (2015) señalan una correlación positiva entre conductancia, transpiración y n° de granos por espiga, tal como fue observado en este ensayo, siendo el n° de granos el componente más importante que el peso de los mismos en el rendimiento final (Acevedo, 1997). El peso de los granos está relacionado con el hecho de que los asimilados disponibles se asignaron para producir muchas semillas pequeñas o pocas semillas de mayor tamaño, en función de la disponibilidad de recursos (Gambín y

Borrás, 2009), lo cual es una posible causa de que se hayan encontrado una mayor proporción de semillas vanas en el tratamiento control y el de estrés moderado en comparación a un estrés severo. Esto último también está relacionado con las bajas temperaturas que afectaron al cultivo durante el llenado de granos.

Elheringer y Cerling (1995) muestran la utilización de la relación entre carbono intracelular y carbono atmosférico (ci/ca) como un parámetro que representa un balance entre la difusión de CO₂ a la hoja (controlada por la conductancia estomática) y la asimilación de CO₂ (controlada por las reacciones de fase clara y oscura de la fotosíntesis). Debido a que el carbono atmosférico se mantiene más o menos constante, las variaciones en este parámetro se deben principalmente a cambios fotosintéticos causados por estrés hídrico (Medrano et al., 2002).

La relación ci/ca durante el periodo vegetativo fue alta en comparación a otras especies C3 (Elheringer y Cerling, 1995; Zanella et al., 2004), llegando a valores cercanos a 0,9 en todos los tratamientos, lo cual disminuye a inicios de floración y luego aumenta a fines de la misma (Fig. 12). La disminución en ci/ca registrada a inicios de floración muestra la dominancia estomática en la concentración de CO₂ interno en la hoja, mientras que el aumento posterior podría deberse a que los factores no estomáticos pasan a ser predominantes sobre el ci, cuando la Ce es muy baja (Medrano et al., 2002). Zhang et al. (2016) señala que un aumento en el ci bajo estrés hídrico puede deberse a que además de haber una menor asimilación de CO₂ producto del cierre de estomas, existe una menor capacidad fotosintética, lo cual provoca un aumento en el ci. En el caso de la chíá, es probable que, en la primera etapa del estrés, es decir, durante el periodo vegetativo e inicio de floración, la disminución en ci/ca, que fue observado tanto con estrés moderado como con estrés severo, se haya debido principalmente al cierre de estomas, mientras que en la etapa final del cultivo, los factores no estomáticos (Regeneración de RuBP, síntesis de ATP, etc.) tuvieron mayor incidencia sobre la fotosíntesis, lo cual provocó un aumento en ci. Por otra parte, un menor ci en plantas con un 40% de riego, se atribuye principalmente a una menor actividad de los mecanismos de asimilación de CO₂, junto con un decrecimiento en la eficiencia de carboxilación (Farquhar y Sharkey, 1982), lo cual ocurre cuando la conductancia es muy baja (Medrano et al., 2002).

En un estudio paralelo (resultados no mostrados), el déficit hídrico provocó una menor $\delta^{13}\text{C}$ en el tratamiento 40% de riego en comparación a plantas regadas al 70% de la ET₀, debido a una menor presión interna de CO₂ que se debe a una menor difusión de este gas dentro de la hoja, y que puede ser causada por una disminución de la Ce o de la asimilación máxima (Luttge, 2008). El análisis simultáneo de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (Anexo II y III) permite determinar la causa fisiológica de un menor carbono interno. Según Luttge, una relación negativa entre ambas variables, indica que el control es ejercido principalmente por los estomas y no por los mecanismos de asimilación de CO₂, ya que la $\delta^{18}\text{O}$ no se ve afectada por el proceso fotosintético. La $\delta^{18}\text{O}$ está asociada solo a la transpiración, mientras que la $\delta^{13}\text{C}$ puede ser afectada por otros factores, como por ejemplo la presencia de N en la hoja (Cabrera-Bosquet et al., 2010). En cuanto al tratamiento del 70% de ET₀, el hecho de que tanto la $\delta^{13}\text{C}$ como la $\delta^{18}\text{O}$ se hayan mantenido relativamente estables, a diferencia de los otros dos tratamientos, sugiere que este porcentaje de agua no produce un cierre estomático importante. Sin embargo, al observar el comportamiento de la curva de $\delta^{13}\text{C}$ (Anexo II) en

este tratamiento se puede apreciar cierta relación con lo ocurrido con la conductancia estomática, donde en principio existe una disminución en la conductancia estomática seguida de un comportamiento adaptativo de la misma.

Como una característica fisiológica de gran importancia en relación a la tolerancia de la planta a la sequía y su rendimiento, toma vital importancia el conocimiento de la eficiencia en el uso del agua (EUA) (Wang et al., 2005). En chíá, la EUA instantánea fue relativamente alta en comparación a otras especies C3 como tomate (Martin y Thorstenston, 1988), lechuga (Molina-Montenegro et al., 2011) y Vid (Medrano et al., 2015). La EUA instantánea también fue mayor a la observada en un ensayo realizado en Arica (resultados no mostrados), donde los máximos valores fluctuaron entre 2 y 3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Estas diferencias dependen tanto del manejo agronómico como de la fisiología de la planta, por lo cual se requiere a futuro de cultivos que tengan una alta EUA en cualquier ambiente (Flexas, 2016). Si bien la EUA instantánea disminuyó a fines de floración, esto ocurrió de forma similar en todos los tratamientos, por lo que se sugiere que se debió al estado fenológico y no a una menor disponibilidad de agua

Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos hídricos, lo cual también ocurrió con la EUA de biomasa y de rendimiento (Cuadro 2). Esto indica que en chíá el déficit hídrico no afecta la EUA instantánea y que la fotosíntesis y la transpiración disminuyen de forma similar a través del tiempo. Del mismo modo, el déficit hídrico tampoco afectó a la EUA intrínseca. Esto se atribuye a un decrecimiento similar en F y Ce en respuesta a una menor disponibilidad de agua, lo cual concuerda con Lovisolo et al. (2010) y Conesa et al. (2016) en plantas de vid. Estos resultados coinciden con lo observado en Arica, donde un menor nivel de riego tampoco afectó la EUA intrínseca y EUA instantánea. Sin embargo, a diferencia de la EUA instantánea, en la EUA intrínseca se observó un aumento constante en plantas bajo un 40% de riego, desde el periodo vegetativo hasta fines de floración, lo cual no ocurrió con los otros tratamientos. Esto sugiere que a largo plazo las plantas más estresadas sufrieron una reducción mayor en la conductancia estomática que en la fotosíntesis.

Además de la EUA, la cual es de gran importancia en cultivos de zonas áridas y semiáridas, la conductancia estomática puede ser utilizada para determinar la cantidad y la eficiencia en el uso de agua y su productividad (Condon et al., 2002). Sin embargo, puede ocurrir que variedades con mayor Ce no siempre tienen los mayores rendimientos, como fue observado por Jiang (2000) en distintos cultivares de trigo invernal. En el presente estudio, los parámetros de intercambio gaseoso permitieron comparar rendimientos por tratamientos hídricos, pero no por fenotipo. Actualmente, el estudio de estos parámetros fisiológicos otorga información que puede ser usada como base genética para el mejoramiento de plantas bajo condiciones de estrés (Saedi y Abdoli, 2015).

CONCLUSIONES

No hubo efecto fenotípico en las respuestas de intercambio gaseoso ni interacción con los tratamientos de riego, por lo que ambos fenotipos son adecuados para zonas con limitación hídrica. En cambio, la menor disponibilidad de agua causó una disminución en fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración, mientras que la EUA instantánea e intrínseca no fue afectada, lo cual sugiere una sensibilidad similar en los parámetros de fotosíntesis, transpiración y conductividad eléctrica. Un 70% de ET_0 podría ser el óptimo para esta especie dado que el intercambio gaseoso no se vio mayormente disminuido con este nivel de riego.

En cuanto a la relación carbono interno y carbono atmosférico, el efecto del estrés hídrico no fue tan evidente como los otros parámetros estudiados, aunque ante un estrés severo el C_i fue significativamente menor. Por último, los ciclos diarios de fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática permiten concluir que la chíá posee un comportamiento anisohídrico, ya que esta especie no cierra los estomas en las horas de mayor demanda evapotranspirativa y mantiene su comportamiento estomático a pesar de la menor disponibilidad hídrica.

BIBLIOGRAFÍA

Acevedo, E.; Baginsky, C.; Solar, B. and Ceccarelli, S. 1997. Discriminación isotópica de ^{13}C y su relación con el rendimiento y la eficiencia de transpiración de genotipos locales y mejorados de cebada bajo diferentes condiciones hídricas. *Investigación Agrícola*, 17 (1 y 2): 41-54.

Aguirre-Medina, J. and Kohashi-Shibata, J. 2002. Componentes morfológicos y fisiológicos del rendimiento, dinámica de la colonización micorrízica y contenido de fósforo en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultura Técnica en México*, 28(1):23-33

Ayerza, R. and Coates, W. 2009. Influence of environment on growing period and yield, protein, oil and α -linolenic content of three chia (*Salvia hispánica* L.) selections. *Industrial Crops and Products*, 30: 321-324.

Barbour, M. and Farquhar, G. 2000. Relative humidity- and ABA-induced variation in carbon and oxygen isotope ratios of cotton leaves. *Plant, Cell and Environment*, 23:473-485.

Basu, P.; Ali, M. and Chaturvedi, S. K. 2004. Adaptation of Photosynthetic Components of Chickpea to Water Stress. 4th International Crop Science Congress, 26th September and 10th October, Brisbane, Australia.

Bchir, A.; Escalona, J.; Galle, A.; Hernandez, E.; Tortosa, I.; Braham, M. and Medrano, H. 2016. Carbon isotope discrimination as indicator of wine water status and water use efficiency: Looking for the most representative sample and sampling time. *Agricultural Water Management*, 167: 11-20.

Blum, A. 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56: 1159–1168.

Buckley, T. 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytologist*, 168: 275-292.

Cabrera-Bosquet, L.; Albrizio, R.; Nogues, S. and Araus, J. 2010. Dual $\Delta^{13}\text{C}/\delta^{18}\text{O}$ response to water and nitrogen availability and its relationship with yield in field-grown durum wheat. *Plant, Cell and Environment*, 34(3): 418-433.

Cahill, J. 2004. Genetic diversity among varieties of chía (*Salvia hispánica* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 51: 773–781.

Chaves, M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42: 1–16.

- Condon, A.; Richards, R.; Rebetzke, G. and Farquhar, G. 2002. Improving intrinsic water use efficiency and crop yield. *Crop Science*, 42: 122-130.
- Conesa, M.; de la Rosa, J.; Domingo, R.; Bañon, S. and Perez-Pastor, A. 2016. Changes induced by water stress, stomatal behavior and morphology of table grapes (cv. Crimson Seedless) grown in pots. *Scientia Horticulturae*, 202: 9-16.
- Cooper, P.; Gregory, P.; Keatinge, J. and Brown, S. 1987. Effects of fertilizer, variety and location on barley production under rainfed conditions in Northern Syria 2. Soil water dynamics and crop water use. *Field Crop Research*, 16(1): 67-84.
- Elheringer, J. and Cerling, T. 1995. Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree Physiology*, 15: 105-111.
- FAO. 2006. Datos meteorológicos. (cap. 3). En su: Evapotranspiración de cultivo: Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos.
- Farquhar, G. and Sharkey, T. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Australian national university. Australia. *Annual Reviews*, 33: 317-345.
- Ferrarezi, R.; Van Iersel, M. and Testezla, R. 2016. Plant growth response of subirrigated salvia 'Vista Red' to increasing water levels at two substrates. *Horticulture Brasileira*, 34(2): 202-209.
- Ferreira, R.; Selles, G.; Peralta, A.; Burgos, R. and Valenzuela, B. 2002. Efecto de la restricción del riego en distintos períodos de desarrollo de la vid v. Cabernet Sauvignon sobre producción y calidad del vino. *Revista Agricultura Técnica* 62: 406-417
- Flexas, J. 2016. Genetic improvement of leaf photosynthesis and intrinsic water use efficiency in C3 plants: why so much little success?. *Plant Science*, 251: 155-161.
- Gambín, B. L. and Borrás, L. 2009. Resource Distribution and the Trade-off between Seed Number and Seed Weight: A Comparison across Crop Species. *Annals of Applied Biology*, 156: 91-102.
- Gomes, M.; Magalhaes, A.; Lázaro, C.; Caruso, M. and Machado, M. 2004. Interactions between leaf water potential, stomatal conductance and abscisic acid content of orange trees submitted to drought stress. *J. Plant Physiology*, 16(3):155-161.
- Gutiérrez, A. 2004. Información biomorfológica de la "Chía" *Salvia hispánica* L. Universidad Nacional Agraria la Molina, Perú. 14p.
- Gregory, P.J. 1991. Concepts of Water Use Efficiency In Soil and Crop Management for Improved Water Use Efficiency in Rainfed Areas, Proceedings of an International Workshop. Aleppo, Syria. pp-9-20.

- Grzesiak, M.; Rzepka, A.; Hura, T.; Hura, K. and Skoczowski, A. 2007. Changes in response to drought stress of triticale and maize genotypes differing in drought tolerance. *Photosynthetica*, 45(2): 280-287.
- Hsiao, T.; Steduto, P. and Fereres, E. 2007. A systematic and quantitative approach to improve water use efficiency in agriculture. *Irrigation Science*, 25: 209-231.
- InfoStat. 2008. InfoStat versión 2008 (Software Estadístico). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Jiang, G.; Hao, N.; Bai, K.; Zhang, Q.; Sun, J.; Guo, R.; Ge, Q. and Kuang, T. 2000. Chain correlation between variables of gas exchange and yield potential in different winter wheat cultivars. *Photosynthetica*, 38(2):227-232.
- Johnson, J. and Ferrel, W. 1983. Stomatal response to vapour pressure deficit and the effect of plant water stress. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, 6(3): 451-456.
- Kramer, P. and Boyer, J. 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic press. Estados Unidos. 495p.
- Lambrecht, S.; Santiago, L.; Devan, C.; Cervera, C.; Stripe, C.; Buckingham, L. and Pasquini, S. 2011. Plant water status and hydraulic conductance during flowering in the southern California coastal sage shrub *Salvia mellifera* (Lamiaceae). *American Journal of Botany*, 98(8): 1286-1292.
- Liers, F. 2008. Interview with Dr. Wayne Coates: Chia Seeds (Part 2). Natural News. [En línea]. Recuperado en: <http://www.naturalnews.com/023068_chia_seeds.html> Consultado el: 24 de septiembre de 2016.
- Lovisoló, C.; Perrone, I.; Carra, A.; Ferrandino, A.; Flexas, J.; Medrano, H. and Schubert, A. 2010. Drought induced changes in development and function of grapevines (*Vitis* spp.) organs and their hydraulic and non-hydraulic and non-hydraulic interaction at their whole-plant level: a physiological and molecular update. *Functional Plant Biology*, 37:98-116.
- Luttge, U. 2008. *Physiological Ecology of Tropic Plants*. Institut für botanic. 457 p.
- Marocco, J.; Rodrigues, M.; Lopes, C. and Chaves, M. 2002. Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought – metabolic and modelling approaches. *Functional Plant Biology*, 29: 451–459.
- Martin, B. and Thorstenson, Y. 1988. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), water use efficiency and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F₁ hybrid. *Plant Physiology*, 88: 213-217.
- Medrano, H.; Escalona, J.; Bota, J.; Gulías, J. and Flexas, J. 2002. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response of progressive drought: Stomatal conductance as a referencer parameter. *Annals of Botany*, 89: 895-905.

Medrano, H.; Magdalena, T.; Martorell, S.; Flexas, J.; Hernández, E.; Rosselló, J.; Pou, A.; Mariano, J. and Bota, J. 2015. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: Limitations of leaf WUE as a selection target. *The Crop Journal*, 3: 220-228.

Molina-Montenegro, M.; Zurita-Silva, A. and Oses, R. 2011. Effect of water availability on physiological performance and lettuce crop yield (*Lactuca sativa* L.). *Ciencia e Investigación Agraria*, 38(1):65-74.

Moreno, L. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico, una revisión. *Agronomía Colombiana*, 27(2): 179-191.

Neira, K. 2004. Eficiencia de transpiración en genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.). Memoria Ingeniero Agrónomo. Santiago, Chile: Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. 32 p.

Ni, B. and Pallardy, S. 1991. Response of gas Exchange to water stress in seedlings of woody angiosperms. *Tree physiology*, 8: 1-9.

Rahman, M.; Ullahm I.; Ahsraf, M.; Stewart, M. and Zafar, Y. 2008. Genotypic variation for drought tolerance in cotton. *Agronomy for Sustainable Development*, 28(3): 439-447.

Ruiz-Sanchez, M.; Domingo, R.; Torrecillas, A. and Perez-Pastor, A. 2000. Water stress preconditioning to improve drought resistance in young apicot plants. *Plant Science*, 156:245-251.

Sade, N.; Gebremedhin, A. and Moshelion, M. 2012. Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signal Behavior*, 7(7):767-770.

Saedi, M. and Abdoli, M. 2015. Effect of Drought Stress during Grain Filling on Yield and Its Components, Gas Exchange Variables, and Some Physiological Traits of Wheat Cultivars. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 17: 885-898.

Satorre, E.; Benech, R.; Slafer, G.; De la Fuente, E.; Miralles, D.; Otegui, M. and Savin, R. 2010. Producción de granos, bases funcionales para su manejo. Facultad de Agronomía de Buenos Aires. Argentina. 783 p.

Scheidegger, Y.; Saurer, M.; Bahn, M. and Siegwolf, R. 2002. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia*, 125:350-357.

Shao, H.; Chu, L.; Jaleel, Ch.; Chang, Z. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*, 331: 215-225.

Silva, H. 1990. Efficacite de l'utilisation de l'eauchez de especes natives et introduites de la región aride mediterraneenne du chili. Tesis Doctoral. Montpellier, Francia: Universite de

Montpellier. 206 p.

Silva, H.; Garrido, M.; Baginsky, C.; Valenzuela, A.; Morales, L.; Valenzuela, C.; Pavez, S and Alister, S. 2016. Effect of water availability on growth, water use efficiency and omega 3 (ALA) content in two phenotypes of Chía (*Salvia hispanica* L.) established in the arid Mediterranean zone of Chile. *Agricultural Water Management*, 173: 67-75.

Squeo, F.; Arancio, G.; y Gutierrez, JR. 2001. Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo. Ediciones Universidad de La Serena, Chile. 72p.

Stagnari, F.; Galieni, A.; Speca, E. and Pisante, M. 2014. Water stress effects on growth, yield and quality traits of red beet. *Scientia Horticulturae*, 165: 13-22.

Streck, N. 2003. Stomatal response to water vapour pressure deficit: an unsolved issue. *Agrociencia*, 9(4): 317-322.

Sun, X.; Yan, H.; Kang, X. and Ma, F. 2013. Growth, gas exchange, and water-use efficiency response of two young apple cultivars to drought stress in two scion-one rootstock grafting system. *Photosynthetica*, 51(3):404-410.

Taiz, L. and Zeiger, E. 2006. Fisiología vegetal. Universitat Jaume I. España. 1338 p.

Tardieu, F. and Simmoneau, T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviors. *Journal of Experimental Botany*, 49: 419-432.

Trapani, N. and E. Gentinetta, 1984. Screening of maize genotypes using drought tolerance tests. *Maydica*, 29: 89-100.

Turner, N.; Schulze, E. and Gollan, T. 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficit and soil water content. II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia*, 65(3): 348-355.

Tuzet, A.; Perrier, A. and Leuning, R. 2003. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment*, 26: 1097-1116.

Valenzuela, C. 2016. Efecto de la disponibilidad de agua en las relaciones hídricas, a nivel foliar, en dos fenotipos de *Salvia hispánica* L. Memoria Ingeniero Agrónomo. Santiago, Chile: Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. 33p.

Verbist, K.; Santibañez, F.; Gabriels, D. and Soto, G. 2010. Atlas de zonas áridas de américa latina y el Caribe. Universiteit Gent. 48 p.

Wang, J.Y.; Yu, T.; Chen, Z.G.; Zhang, Y.J.; Hao, J.S.; Zhang, S.Y. and Chen, Y. 2005. Functional analysis of a putative Ca²⁺ channel gene TaTPC1 from wheat. *Journal of Experimental Botany*, 56(422): 3051-3060.

Winkel, T.; Payne, W. and Renno, J. 2001. Ontogeny modifies the effects of water stress on stomatal control, leaf area duration and biomass partitioning of *Pennisetum glaucum*. New Phytologist, 149: 71–82.

Yooyongwech, S.; Theerawitaya, C.; Samphumphuang, T. and Cha-um, S. 2013. Water-deficit tolerant identification in sweet potato genotypes (*Ipomoea batatas* L.) in vegetative developmental stage using multivariate physiological indices. Scientia Horticulturae, 162: 242–251.

Zanella, F.; Watanabe, T.; Silva, A. and Schiavinato, M. 2004. Photosynthetic performance in jack bean [*Canavalia ensiformis* (L.) D.C.] under drought and after rehydration. Brazilian Journal of Plant Physiology, 16(3): 181-184.

Zhang, J.; Liu, J.; Yang, C.; Du, S. and Yang, W. 2016. Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity. South African Journal of Botany (3):279-287.

ANEXO I

Cuadro 2. Materia seca aérea total al momento de la cosecha, rendimiento en grano, peso de 1.000 granos, granos por metro cuadrado, y eficiencia en el uso del agua (EUA) para la producción de biomasa y rendimiento.

Factor	Materia seca aérea total	Rendimiento	Peso 1.000 granos	Granos·m ⁻²	EUA biomasa	EUA rendimiento
	kg·ha ⁻¹	kg·ha ⁻¹	g	Nº	kg·m ⁻³	kg·m ⁻³
<i>Riego</i>						
<i>(% de ET₀)</i>						
100	3.136,2 a	358,2 a	0,64 b	562.160 a	0,46 a	0,05 a
70	2.625,2 a	327,0 a	0,69 b	507.771 a	0,61 a	0,08 a
40	1.797,6 b	238,2 a	1,07 a	235.025 b	0,50 a	0,07 a
	**	Ns	**	**	ns	Ns
<i>Genotipo</i>						
Negro	2.732,6 a	278,6 b	0,84 a	401.191 a	0,56 a	0,06 a
Blanco	2.306,7 b	337,0 a	0,76 a	468.779 a	0,48 b	0,07 a
	**	**	ns	ns	**	Ns
<i>Riego x Genotipo</i>						
T1 (100 x N)	3.491,3 a	334,9 a	0,62 c	540.383 a	0,51 b	0,05 b
T2 (100 x B)	2.781,1 b	381,5 a	0,66 c	583.937 a	0,41 c	0,06 b
T3 (70 x N)	2.876,9 b	283,1 b	0,66 c	478.323 a	0,67 a	0,07 b
T4 (70 x B)	2.373,6 c	370,8 a	0,72 c	537.220 a	0,55 b	0,09 a
T5 (40 x N)	1.829,7 d	217,7 b	1,23 a	184.869 b	0,51 b	0,06 b
T6 (40 x B)	1.765,4 d	258,7 b	0,91 b	285.180 b	0,49 b	0,07 b
	**	Ns	**	ns	ns	Ns

** : significancia al 0,05; ns: no significativo.

ANEXO II

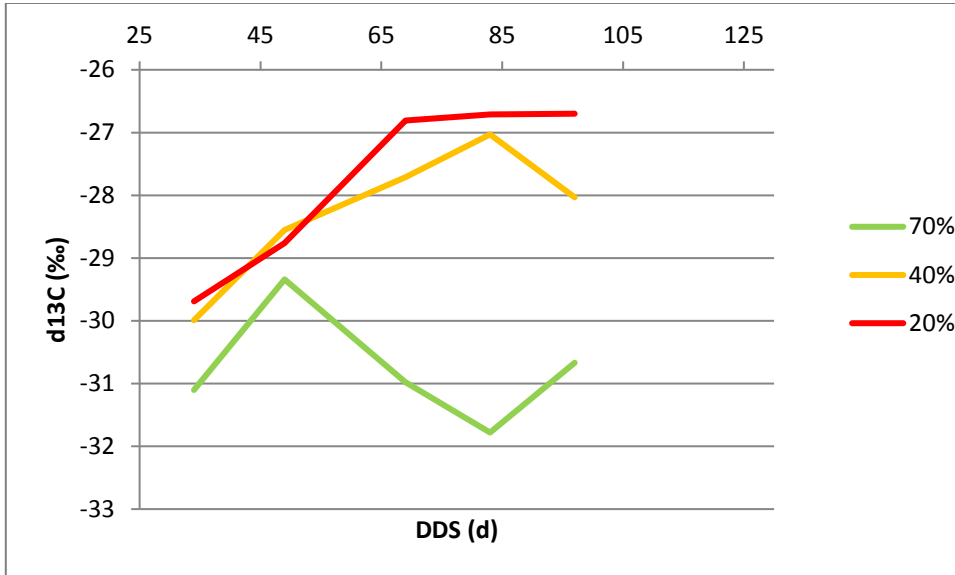


Figura 13. Discriminación isotópica del ^{13}C en 5 fechas (34, 49, 69, 83 y 97 DDS).

ANEXO III

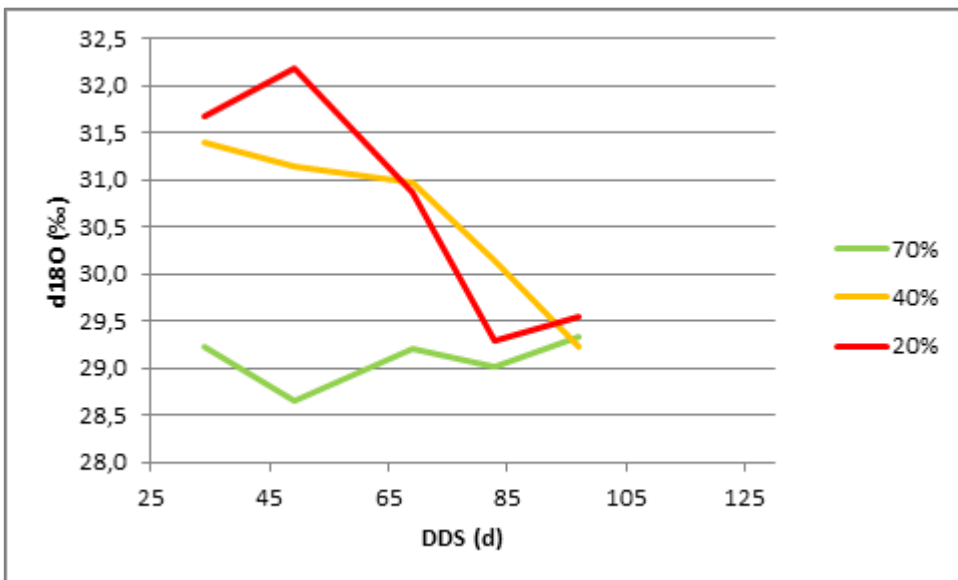


Figura 14. Discriminación isotópica del ^{18}O en 5 fechas (34, 49, 69, 83 y 97 DDS).

ANEXO IV



LABORATORIO AGRICOLA
ANALISIS DE SUELO - FOLIAR - AGUA

INFORME DE RESULTADOS - Nº Orden: 107.367
ANALISIS AGUA

Productor : Univ.De Chile Fac.De Cs.Agronomicas
Predio :

Empresa : Univ.De Chile
Remite : Herman Silva

Provincia : Elqui
Comuna : La Serena
Localidad : La Serena

Fecha muestreo : 04-02-2014 F.ingreso : 04-02-2014
Fecha análisis : 04-02-2014 F.informe : 14-02-2014

Pag. 1/1

Identificación muestra : Origen : Nº de Laboratorio :	Muestra De Agua 29955	Interpretación para Riego		
		Nch1333	Agrónomico	
		Limite máx (1)	Riesgo de uso	
			Ninguno	Alto
pH	7,98	5,5 - 9,0	6,5 - 8,4	
C.Eléctrica dS/m	0,91	(3)	< 0,75	> 3,0
RAS corregida (Relación Adsorción Sodio)	2,0		< 6,0	> 9,0
Sodio porcentual (Na) %	32,3	35		
Dureza (CaCO3) mg/l	310		< 140	> 320
Cationes y aniones (meq/l)				
Calcio (Ca) meq/l	4,2			
Magnesio (Mg) meq/l	2,0			
Potasio (K) meq/l	0,10			
Sodio (Na) meq/l	3,0		< 3,0	> 9,0
Cloruro (Cl) meq/l	1,4		< 4,0	> 10,0
Sulfato (SO4) meq/l	6,5			
Bicarbonato (HCO3) meq/l	1,2		< 1,5	> 8,5
Cationes y aniones (mg/l)				
Calcio (Ca) mg/l	84			
Magnesio (Mg) mg/l	24			
Potasio (K) mg/l	4			
Sodio (Na) mg/l	69		< 70	> 200
Cloruro (Cl) mg/l	50	200	< 140	> 350
Sulfato (SO4) mg/l	312	250		
Bicarbonato (HCO3) mg/l	73		< 90	> 500
Otras determinaciones				
N-Amoniaco (NNH4) mg/l	1,6			
N-Nitrico (NNO3) mg/l	2,1			
Fósforo (P) mg/l	0,04			
Boro (B) mg/l	0,67	0,75	< 0,5	> 2,0
Cobre (Cu) mg/l	< 0,01	0,20		0,20
Hierro (Fe) mg/l	0,03	5,00		
Manganeso (Mn) mg/l	< 0,01	0,20		0,20
Zinc (Zn) mg/l	0,06	2,00		2,00

(1) Norma NCh1333.Of78 Modificada1987. Requisitos de calidad del agua para diferentes Usos. Parte 6: Requisitos del agua para riego.

(2) Ministerio de Obras Públicas podrá autorizar valores mayores o menores para los límites máximos de cada elemento. En el caso de RAS, la autoridad competente debe establecerla en cada caso específico. Los elementos que figuran sin valor no se encuentran regulados en la norma.

(3) Clasificación del agua para riego según su salinidad de acuerdo a la norma NCh1333.

Nº Lab. 29955 : Agua que puede tener efectos perjudiciales en cultivos sensibles

Figura 15. Análisis de agua sitio experimental, INIA Intihuasi, La Serena, Chile.

ANEXO V



LABORATORIO AGRICOLA
ANALISIS DE SUELO - FOLIAR - AGUA

INFORME DE RESULTADOS - Nº Orden: 107.367
ANALISIS SUELO

Productor : Univ.De Chile Fac.De Cs.Agronomicas
Predio :

Empresa : Univ.De Chile
Remite : Herman Silva

Provincia : Elqui
Comuna : La Serena
Localidad : La Serena

Fecha muestreo : 04-02-2014 F.ingreso : 04-02-2014
Fecha análisis : 04-02-2014 F.informe : 17-02-2014

Pag. 1/1

Identificación Cuartel :	Nº 1	Nº 2
Profundidad muestreo(cm) :	0-20 cm.	20-40 cm.
Nº de Laboratorio :	158701	158702
Fertilidad		
pH (agua, relación 1:2,5) 1:2,5	6,9 Neutro	7,9 Lig.Alcalino
C.Eléctrica (en extracto) dS/m	3,2 Lev.Salino	0,86 Sin Problema
Materia orgánica %	1,1 Bajo	0,51 Bajo
Nitrógeno disponible (N) mg/kg	30 Medio	20 Bajo
Fósforo disponible (P) mg/kg	27 Adecuado	9 Bajo
Potasio disponible (K) mg/kg	167 Adecuado	106 Medio

Equivalencias. C.Eléctrica: dS/m = mmhos/cm; Nutrientes: mg/kg = ppm; Cat.Intercambiables: cmol+/kg = meq/100g

Figura 16. Análisis de suelo sitio experimental INIA Intihuasi, La Serena, Chile.