



UNIVERSIDAD DE CHILE

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO**

MEMORIA DE TÍTULO

**ESTUDIO DE LA CONDUCTANCIA HIDRÁULICA FOLIAR EN SEIS ESPECIES
FRUTALES CULTIVADAS EN ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS DEL NORTE
DE CHILE.**

SEBASTIÁN DAVID VERGARA LARA

**Santiago, Chile
2022**



UNIVERSIDAD DE CHILE

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO**

MEMORIA DE TÍTULO

**ESTUDIO DE LA CONDUCTANCIA HIDRÁULICA FOLIAR EN SEIS ESPECIES
FRUTALES CULTIVADAS EN ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS DEL NORTE
DE CHILE.**

**STUDY OF THE FOLIAR HYDRAULIC CONDUCTANCE IN SIX FRUIT
SPECIES CULTIVATED IN ARID AND SEMI-ARID ZONES OF NORTHERN
CHILE.**

SEBASTIÁN DAVID VERGARA LARA

**Santiago, Chile
2022**



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

Memoria de Título

**ESTUDIO DE LA CONDUCTANCIA HIDRÁULICA FOLIAR EN SEIS ESPECIES
FRUTALES CULTIVADAS EN ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS DEL NORTE
DE CHILE.**

Memoria para optar al título profesional de
Ingeniero Agrónomo.

SEBASTIÁN DAVID VERGARA LARA

PROFESOR GUÍA

Sr. Marco Garrido Salinas
Ingeniero Agrónomo, Dr. Ing.

7,0

PROFESORES EVALUADORES

Sr. Claudio Pastenes Villareal
Ingeniero Agrónomo, Ph. Dr.

7,0

Sr. Thomas Fichet Lagos
Ingeniero Agrónomo, Dr.

6,9

Santiago, Chile
2022

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
“SUMMARY”	2
INTRODUCCIÓN	3
Hipótesis.....	5
Objetivo general	5
Objetivo específico.....	5
METODOLOGÍA	6
Lugar de estudio	6
Material vegetal.....	6
Configuración experimental	6
Mediciones y estimaciones.....	7
Análisis estadístico	9
RESULTADOS.....	11
DISCUSIÓN	20
CONCLUSIÓN.....	23
BIBLIOGRAFÍA	24
APÉNDICES.....	29

RESUMEN

Ante una restricción hídrica se espera que la capacidad de transporte de agua en la hoja decline, un proceso relacionado con la obstrucción del aire en el xilema (embolia). Se hipotetiza que una mayor tolerancia al déficit hídrico estaría asociada a una menor eficiencia de conducción de agua, sugiriéndose una compensación entre la seguridad y la eficiencia hidráulica en plantas. Se realizó un experimento en el Centro de estudios de Zonas Áridas (Estación Experimental Las Cardas, Región de Coquimbo) durante la temporada estival 2020 con el objetivo de estudiar la relación entre la eficiencia de transporte de agua y la vulnerabilidad hidráulica foliar en seis especies frutales cultivadas en zonas áridas y semi-áridas del norte de Chile. Para ello, se evaluó si existe una compensación entre la eficiencia y seguridad hidráulica a nivel foliar a través de la conductancia hidráulica máxima ($K_{m\acute{a}x}$) y estomática de mediodía (g_s) como parámetros de eficiencia, y el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{tp}) y al que se pierde un 50% de la conductancia hidráulica foliar (P_{50}) como parámetros de seguridad hidráulica. No se observó una asociación positiva y significativa entre los rasgos de eficiencia y seguridad hidráulica foliar a través de las especies estudiadas. Es así como la compensación eficiencia-seguridad hidráulica ampliamente reportada a nivel de xilema no sería tan evidente a niveles de integración mayores, i.e. hoja. Las especies más tolerantes al estrés hídrico mostraron mayor masa seca por unidad de área de hoja y densidad de madera, lo que sugiere una asociación entre la tolerancia al estrés hídrico y la resistencia mecánica del tejido. Estas variables pueden resultar buenos indicadores de la tolerancia al estrés hídrico, siendo además más fáciles y eficientes de medir que los rasgos funcionales.

Palabras claves: Compensación hidráulica, arquitectura hidráulica, curva de presión-volumen, potencial hídrico foliar, vulnerabilidad a la embolia.

“SUMMARY”

In the face of water restriction, the leaf's water transport capacity is expected to decline, a process related to air obstruction in the xylem (embolism). It is hypothesized that a greater tolerance to water deficit would be associated with a lower water conduction efficiency, suggesting a trade-off between safety and hydraulic efficiency in plants. An experiment was carried out at the Centro de Estudios de Zonas Áridas (Las Cardas Experimental Station, Coquimbo Region) during the 2020 summer season to study the relationship between leaf water transport efficiency and hydraulic vulnerability in six fruit species grown in arid and semi-arid areas of northern Chile. For this, it was evaluated whether there is a trade-off between efficiency and hydraulic safety at the leaf level through the maximum leaf hydraulic conductance (K_{max}) and midday stomatal conductance (g_s) as efficiency parameters, and the water potential at turgor loss point (Ψ_{tp}) and to which 50% of the leaf hydraulic conductance is lost (P_{50}) as hydraulic safety parameters. No positive and significant association was observed between foliar hydraulic efficiency and safety traits across the species. Thus, the efficiency-safety trade-off widely reported at the xylem level would not be as evident at higher integration levels, i.e. leaves. More water stress tolerant species showed higher dry mass per unit of leaf area and wood density, which suggests an association between water stress tolerance and mechanical resistance of the tissue. These variables can be good indicators of tolerance to water stress, being also easier and more efficient to measure than functional traits.

“Key words”: Hydraulic trade-offs, hydraulic architecture, pressure-volume curve, leaf water potential, vulnerability to embolism.

INTRODUCCIÓN

Los cambios que está experimentando el clima son cada día más evidentes y amenazantes para la biota del planeta. Esta amenaza climática de gran magnitud tiende a agravar el escenario hidrológico de zonas con climas áridos y semiáridos ya que pertenecen a áreas de alta vulnerabilidad frente al fenómeno de aumento en la frecuencia, magnitud y duración de los eventos de sequía, produciendo niveles críticos de disponibilidad de agua (Verbist et al., 2010). Esto se ha visto en Chile a través de la mega-sequía de la última década, con déficits de precipitación superiores al 25% en la zona centro del país (Garreaud et al., 2017; Garreaud et al., 2019). Dada la ausencia de precipitación estival y la alta demanda atmosférica, las principales especies frutales que se cultivan en estas zonas del país requieren desde medianos a altos volúmenes de riego para alcanzar una óptima producción, presentando una sensibilidad a la sequía en un rango de moderada a alta (Franck et al., 2010). Esto convierte a la fruticultura del centro norte del país en un sistema agrícola vulnerable desde el punto de vista hídrico.

La variación espacial y temporal de la disponibilidad de agua es una característica clave que potencialmente selecciona la arquitectura hidráulica de los árboles y puede explicar los patrones de distribución de las plantas terrestres (Apgaua et al., 2015). Este concepto es definido por la estructura del sistema de transporte del agua en las plantas (Tyree y Ewers, 1991), en donde el xilema se constituye como un tejido especializado en el transporte de agua a larga distancia, sin gasto energético, y que determina la cantidad de dosel que puede ser suministrada con agua (Cruiziat et al., 2002). Los rasgos hidráulicos asociados a la arquitectura hidráulica son la segmentación transversal y vertical del tejido xilemático, conductancia hidráulica, vulnerabilidad del xilema a la cavitación, capacitancia del tejido y valor Huber. Estos tienen un carácter cualitativo y cuantitativo, y se expresan a distintos niveles de integración, por ejemplo, tejido, órgano, árbol. Otras variables asociadas a la arquitectura hidráulica son la altura del árbol, la densidad del tejido conductor, área foliar específica y otros rasgos anatómicos. Cada especie exhibe una combinación en su arquitectura hidráulica regida por reglas biofísicas que establece patrones en el transporte de agua (Cosme et al., 2017).

La hoja es el órgano más plástico frente a las condiciones ambientales (Levitt, 1980). Se ha reportado que los rasgos de la lámina foliar reflejan los efectos del estrés hídrico de forma más clara que las estructuras presentes a nivel de tallo y/o raíz (Ennajeh et al., 2010). La eficiencia de transporte de agua en la hoja, medida como conductancia hidráulica foliar (K_{leaf}), se logra invirtiendo en grandes vasos xilemáticos (Fan et al., 2011), con una alta densidad de venas y una menor longitud de la vía extra-xilemática, en términos de grosor y ancho del mesófilo (Brodribb et al., 2007). Una alta eficiencia se asocia a un mayor consumo de agua y a una alta tasa de asimilación neta máxima ($A_{\text{máx}}$), ya que las hojas son capaces de suministrar más agua a las células fotosintéticas del mesófilo (Sack y Holbrook, 2006). Brodribb et al. (2007), observaron que K_{leaf} es directamente proporcional a $A_{\text{máx}}$. Por su parte, De Guzmán et al. (2016), predijeron que las plantas hidráulicamente eficientes presentan un

rápido retorno de la inversión del espectro de la economía foliar, altas concentraciones de elementos foliares y una baja masa foliar por unidad de área (LMA). Y en efecto, se vincula con la composición isotópica estable de ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$), ya que tiene relación con la eficiencia en el uso del agua intrínseca, es decir, la relación entre fotosíntesis y la conductancia estomática (g_s). Se postula que los rasgos de eficiencia se compensan con la seguridad hidráulica, la cual se adquiere a través de la reducción en el diámetro de vasos aumentando la resistencia a la cavitación, y con paredes más gruesas que minimizan el riesgo de implosión de vasos a altas tensiones, no obstante, aumentando la resistencia al flujo de agua (Maherali et al., 2004). Esta compensación teórica entre eficiencia y seguridad hidráulica (Tyree et al., 1994), sugiere que las especies vegetales sacrifican su eficiencia en el transporte de agua cuando invierten en una mayor seguridad.

Ante una restricción hídrica, sostener la captura de carbono a través de la fotosíntesis y el crecimiento celular requiere mantener la K_{leaf} y la turgencia celular de la hoja (Johnson et al., 2018). Un parámetro que asocia estos dos términos es la relación entre el potencial hídrico de prealba (Ψ_{pd}) y mediodía (Ψ_{md}), ya que refleja la sensibilidad relativa de la tasa de transpiración y la conductancia hidráulica al gradiente entre Ψ_{pd} y Ψ_{md} , que se constituye como un índice cuantitativo para ubicar a las especies a lo largo del continuo comportamiento ani/isohidrismo, es decir, una regulación estomática sobre el potencial hídrico menos y más conservadora, respectivamente (Martínez-Vilalta et al., 2014). No obstante, a medida que el tejido foliar se deshidrata, la eficiencia del transporte de agua en la hoja declina, un proceso muy relacionado con la obstrucción del aire en el xilema (embolia), por lo que la disminución de K_{leaf} se vincula con la vulnerabilidad hidráulica (Sack et al., 2016). La función que resulta de la relación entre la K_{leaf} y el potencial hídrico foliar se conoce como curva de vulnerabilidad hidráulica foliar (Brodribb y Holbrook, 2004). Esta última, describe la disminución del potencial hídrico en función del porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica. Y a través del análisis de la curva de vulnerabilidad se pueden inferir puntos críticos como el potencial hídrico foliar en el cual se pierde un 12 (P_{12}), 50 (P_{50}) y 88% (P_{88}) (Domec y Gartner, 2001). Estos parámetros permiten comparar especies y se han relacionado con rasgos funcionales de resistencia al estrés hídrico a nivel foliar, tales como la sensibilidad estomática, el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{tlp}), capacidad de ajuste osmótico, entre otros (Bartlett et al., 2016). En particular, el P_{50} es el indicador que interpreta de mejor medida la compensación hidráulica y proporciona información del punto en donde pequeños cambios en el potencial hídrico foliar resultan en grandes cambios en la conductancia hidráulica, que representa el punto de inflexión de la curva de vulnerabilidad hidráulica foliar (Choat et al., 2012).

Mucho se ha discutido sobre la necesidad de incorporar especies resistentes a estrés hídrico, y que, además tengan una alta eficiencia en el uso del agua. No obstante, también es necesario entender los mecanismos de respuesta a la sequía y los márgenes de resistencia al estrés hídrico de las especies actualmente cultivadas con el objetivo de optimizar su manejo. Los rasgos asociados a las estrategias desplegadas frente al estrés hídrico (Levitt, 1980) permitirían realizar predicciones sobre el establecimiento, la supervivencia y la distribución de las especies en el futuro (Cosme et al., 2017).

Hipótesis

La conductancia hidráulica foliar máxima de las especies frutales estudiadas se asocia de forma positiva con su P_{50} y potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor, evidenciando una compensación entre eficiencia y seguridad hidráulica a nivel foliar.

Objetivo general

Estudiar la relación entre la eficiencia de transporte de agua y la vulnerabilidad hidráulica foliar en seis especies frutales cultivadas en zonas áridas y semiáridas del norte de Chile.

Objetivo específico

- Determinar rasgos foliares de tolerancia al estrés hídrico a través de curvas de presión-volumen en seis especies frutales cultivadas en zonas áridas y semiáridas del norte de Chile.
- Estimar parámetros de eficiencia y seguridad hidráulica desde curvas de vulnerabilidad hidráulica foliar en seis especies frutales cultivadas en zonas áridas y semiáridas del norte de Chile.
- Relacionar rasgos de eficiencia y seguridad hidráulica foliar, y otros rasgos morfo-fisiológicos de seis especies frutales cultivadas en zonas áridas y semiáridas del norte de Chile.

METODOLOGÍA

Lugar de estudio

El presente estudio se realizó en el Centro de Estudios de Zonas Áridas, ubicado en la Estación Experimental Las Cardas, región de Coquimbo, provincia del Elqui, comuna de Coquimbo. Las coordenadas geográficas del campo experimental son 30° 14' de latitud sur, 71° 14' de longitud oeste y 260 m de altitud, aproximadamente a 37 km al sur de La Serena.

Material vegetal

El estudio contó con 6 especies frutales que se cultivan en las zonas áridas y semiáridas del norte de Chile, presentadas en el Cuadro 1. Las plantas de un año se obtuvieron en Viveros La Serena, y 10 plantas de cada especie se trasplantaron en octubre de 2019 en macetas de 20 litros con un sustrato compuesto por una mezcla 1:1 v/v de turba (DMS2 Protekta; NPK de 15-12-29 + microelementos en concentración de 0,6 kg m⁻³) y suelo agrícola. Las macetas contaron con perforaciones en su base para permitir el drenaje de agua.

Cuadro 1. Especies evaluadas en el ensayo.

Nombre científico	Nombre común	Variedad
<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Mandarino	Orogrande
<i>Ficus carica</i> L.	Higuera	Black Mission
<i>Olea europaea</i> L.	Olivo	Sevillana
<i>Persea americana</i> Mill.	Palto	Hass
<i>Punica granatum</i> L.	Granado	Wonderfull
<i>Vitis vinífera</i> L.	Vid	Emperor

Configuración experimental

El estudio fue realizado entre mediados de enero y mediados de febrero de 2020. Se evaluaron 6 especies frutales en un diseño experimental completamente aleatorizado con 10 repeticiones por especie. La unidad experimental fue definida como un árbol en una maceta. Dado el carácter destructivo de las mediciones, no todas fueron realizadas en el total de repeticiones. Los árboles se dejaron a la intemperie entre octubre y enero para estimular su aclimatación a las condiciones de la Estación y se regaron manualmente cada 2-3 días para suplir su demanda de agua antes y durante el desarrollo del experimento. La superficie del sustrato en cada maceta fue cubierta con una capa de malla Rachell negra para minimizar la evaporación directa.

Mediciones y estimaciones

Conductancia hidráulica foliar

Se estimó la conductancia hidráulica foliar (K_{leaf} ; $\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$) a través del método de rehidratación parcial (Brodribb y Holbrook, 2003) en base a la siguiente ecuación:

$$K_L = C_{\text{leaf}} \frac{\ln\left(\frac{\Psi_o}{\Psi_f}\right)}{t} \quad [1]$$

Donde C_{leaf} es la capacitancia foliar absoluta ($\text{mmol m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$), Ψ_o y Ψ_f son los potenciales hídricos foliares previo y posterior de una rehidratación parcial (-MPa), y t es el tiempo de rehidratación (s).

Para esta medición se utilizaron hojas y ramillas de 6 árboles de cada especie, las que se muestrearon temprano en la mañana cuando la tensión del xilema era baja, y fueron llevadas rápidamente a laboratorio. Para asegurar una correcta hidratación de las ramas, posterior al corte de la rama, se recortó inmediatamente bajo el agua y la parte superior de las ramas fueron cubiertas con bolsas de plástico opaco durante dos horas con su zona de corte sumergida en un recipiente. Luego del periodo de hidratación las ramas se dejaron deshidratar sobre mesón un tiempo variable para lograr un gradiente de Ψ_o . Antes de cada medición, cada rama fue envuelta en plástico opaco durante 10-30 minutos de manera de equilibrar el potencial hídrico de las hojas (Ψ_{leaf} ; -MPa) y el potencial hídrico del xilema (Ψ_x ; -MPa), y minimizar las diferencias entre las hojas de la misma rama. Ψ_o fue medido con una cámara de presión modelo 1505D EXP (PMS Instrument Company, EE. UU.), e inmediatamente después una hoja adyacente fue cortada bajo agua dejando el peciolo sumergido por 30 s (t ; Ecuación 1) para permitir la rehidratación de la hoja. Pasado ese tiempo, Ψ_f fue medido en esa hoja con la misma cámara de presión. Esta medición se repitió a lo largo del periodo de deshidratación sobre un mesón hasta que la variación entre Ψ_o y Ψ_f fuese mínima, por tanto, K_{leaf} tuviese un valor cercano a cero. Cabe mencionar que, para granado y olivo, las variables se midieron sobre una ramilla terminal. El rasgo C_{leaf} de la Ecuación 1, se estimó desde curvas de presión volumen.

Rasgos derivados de la curva presión-volumen (PV)

Se realizaron curvas de presión volumen (PV) en dos a cuatro hojas completamente expandidas por planta de cada especie, y se muestrearon entre 4 y 6 plantas por especie. Para construir las curvas PV se necesitó de una balanza de precisión y una cámara de presión. El material fue muestreado temprano y puesto rápidamente en un recipiente con agua destilada. Ya en laboratorio fue cubierto con bolsa de polietileno oscura, de manera de evitar la transpiración y permitir su hidratación entre 1 y 2 horas. A partir de este momento, se realizaron mediciones repetidas de peso fresco (PF) y potencial hídrico foliar a medida que se perdía agua libremente sobre mesón. El peso a saturación se estimó como el intercepto del eje x de la relación entre los primeros puntos medidos de potencial hídrico y el contenido de agua de la hoja. Una vez medidos los ocho o más puntos que conforman la curva, se procedió a medir el área foliar de la muestra y se secó la muestra en una estufa de aire forzado a 70°C

hasta peso constante para obtener el valor de peso seco (PS) indispensable para calcular el CRA (Ecuación 2).

$$CRA: \frac{PT - PF}{PT - PS} \quad [2]$$

Donde PT es el peso a turgor máximo, PF es el peso fresco y PS es el peso seco, que se obtuvo secando las hojas en una estufa de aire forzado a 70 °C por 24 h.

El análisis de la curva PV se realizó graficando la relación entre $1/\Psi$ y $1-CRA$. Una vez ajustada la curva PV se pudo calcular los rasgos de potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor, potencial osmótico a turgor máximo y capacitancia hidráulica foliar (Graciano y Fernández, 2010).

El potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor foliar (Ψ_{tp}) se estimó como el punto de inflexión de la curva en el cual el potencial de presión (Ψ_p) es cero. El intercepto de la curva en que el Ψ_p es cero con el eje de las ordenadas correspondió al potencial osmótico a turgor máximo (Ψ_o). El módulo de elasticidad (ϵ) se determinó a través del cálculo de la pendiente de la relación entre el Ψ_p y CRA antes del punto de pérdida de turgor (Graciano y Fernández, 2010) y la capacitancia foliar absoluta (C_{leaf} ; Ecuación 1) fue estimada como la relación entre los cambios del contenido de agua por cambios de potencial hídrico por unidad de área foliar (mol m^{-2}) antes (C_{FT}) y después (C_{tp}^*) del punto de pérdida de turgor.

Potencial hídrico de prealba (Ψ_{pd}) y mediodía (Ψ_{md})

Se midió el potencial hídrico de prealba (Ψ_{pd} ; -MPa) entre las 4:00 y 6:00 h, y el potencial hídrico de mediodía (Ψ_{md} ; -MPa) entre las 13:00 y 14:00 h. Ambas medidas se llevaron a cabo entre el 30 de enero y el 07 de febrero de 2020 y se realizaron en una hoja o ramilla terminal por árbol, en cuatro árboles por especie con una cámara de presión modelo 1505D EXP (PMS Instrument Company, EE. UU.) a través de un procedimiento estándar (Scholander et al., 1965). En particular, la medición de Ψ_{md} fue realizada sobre hojas o ramillas terminales que fueron cubiertas previamente con plástico y aluminio para suprimir la transpiración y permitir el equilibrio entre el potencial hídrico xilemático y el de la hoja.

Conductancia estomática (g_s)

La conductancia estomática se midió con un porómetro de estado estacionario (DECAGON Devices, Steady State Diffusion Leaf Porometer Model SC-1) en 4 hojas por árbol los mismos días y en el mismo rango de horario en que se midió el Ψ_{md} y se examinaron las 6 especies por día. Las hojas en las que se realizaron las mediciones debían estar completamente expandidas, en un aparente buen estado fitosanitario y expuestas a radiación directa.

Masa foliar por unidad de área (LMA) y densidad del peciolo (D_p)

Se muestreó una hoja completamente expandida por árbol y se separó la lámina del peciolo. El peciolo fue medido en largo y diámetro basal y terminal para estimar su volumen. Las láminas fueron escaneadas para determinar su área a través del software ImageJ. Tanto los peciolo, como las láminas fueron secadas en una estufa de aire forzado a 60 °C hasta peso constante y se midió su peso seco en una balanza de precisión. La densidad de peciolo fue estimada como la razón entre la masa seca y el volumen, mientras que la masa foliar por unidad de área se estimó como la razón entre la masa foliar y su área.

Composición isotópica de ^{13}C foliar

Se realizó un muestreo de 1 hoja por árbol (la misma hoja en que se midió LMA y densidad de peciolo). Las muestras se secaron en una estufa de aire forzado a 60°C (Venticell, Grupo MMM) hasta peso constante, y luego se trituraron con un mortero hasta obtener un polvo fino el cual fue encapsulado en una capsula de estaño. Se midió la composición isotópica de ^{13}C de cada muestra utilizando procedimientos estándar en el Laboratorio de Isótopos Estables de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile con un espectrómetro de masas de relación isotópica (IRMS) modelo IMTEGRA2 (Sercon Ltd Cheshire, UK).

Análisis estadístico

Para las mediciones y estimaciones descritas anteriormente se determinó el promedio y su error estándar para cada especie y se analizaron las variables a través de un análisis de varianza de una vía con el método de comparación DGC para un nivel de significancia del 5% con el software estadístico InfoStat (Di Rienzo et al., 2011).

En cada especie se ajustó una función de Weibull propuesta por Ogle et al. (2009) (Ecuación 3) a la relación entre la conductancia hidráulica foliar (K_{leaf}) y el potencial hídrico de la hoja o ramilla (Ψ_{leaf}), utilizando el paquete R fitplc (Duursma y Choat, 2017). Esto permitió obtener el parámetro P_{50} , que describe el potencial hídrico en el cual se pierde un 50% de la conductancia foliar máxima ($K_{\text{máx}}$). Este último índice se estimó a través del promedio de los 10 valores más altos de K_{leaf} de cada especie. Para $K_{\text{máx}}$ se realizó una inferencia basada en una muestra para los intervalos de confianza con una estimación paramétrica bilateral del 95% de confianza. En cambio, para los puntos críticos de la curva de vulnerabilidad (P_{12} , P_{50} y P_{88}) se realizó una inferencia basada en una muestra para los intervalos de confianza con una estimación por Bootstrap.

$$K = K_{\text{sat}} \left(1 - \frac{X}{100} \right) \left[\left(\frac{P}{P_x} \right)^{\frac{P_x S_x}{V}} \right] \quad [3]$$

Donde K_{sat} es la conductividad hidráulica saturada, P es el potencial hídrico del xilema, P_x es el potencial hídrico del xilema donde se pierde $x\%$ de la conductividad, S_x es el parámetro de la pendiente de la curva en $P = P_x$ y V es un parámetro de ajuste de la función.

Se realizaron correlaciones lineales de Pearson entre los rasgos de eficiencia y seguridad hidráulica foliar ($K_{\text{máx}}$, P_{50} y Ψ_{tp}), con un nivel de significancia del 5%.

Con el fin de complementar el estudio se llevó a cabo un análisis multivariado de Componentes Principales, con el propósito de explicar la variabilidad de todos los rasgos evaluadas con la especie como variable de clasificación. Estos resultados se representaron mediante un correlograma utilizando los paquetes R `library(ggplot2)` y `library(ggcorrplot)`.

RESULTADOS

Información meteorológica

La Figura 1 muestra la información meteorológica necesaria para realizar las estimaciones durante el ensayo, que fue obtenida a partir de la estación meteorológica ubicada en Las Cardas desde el centro de estudios avanzados en zonas áridas (Ceazamet).

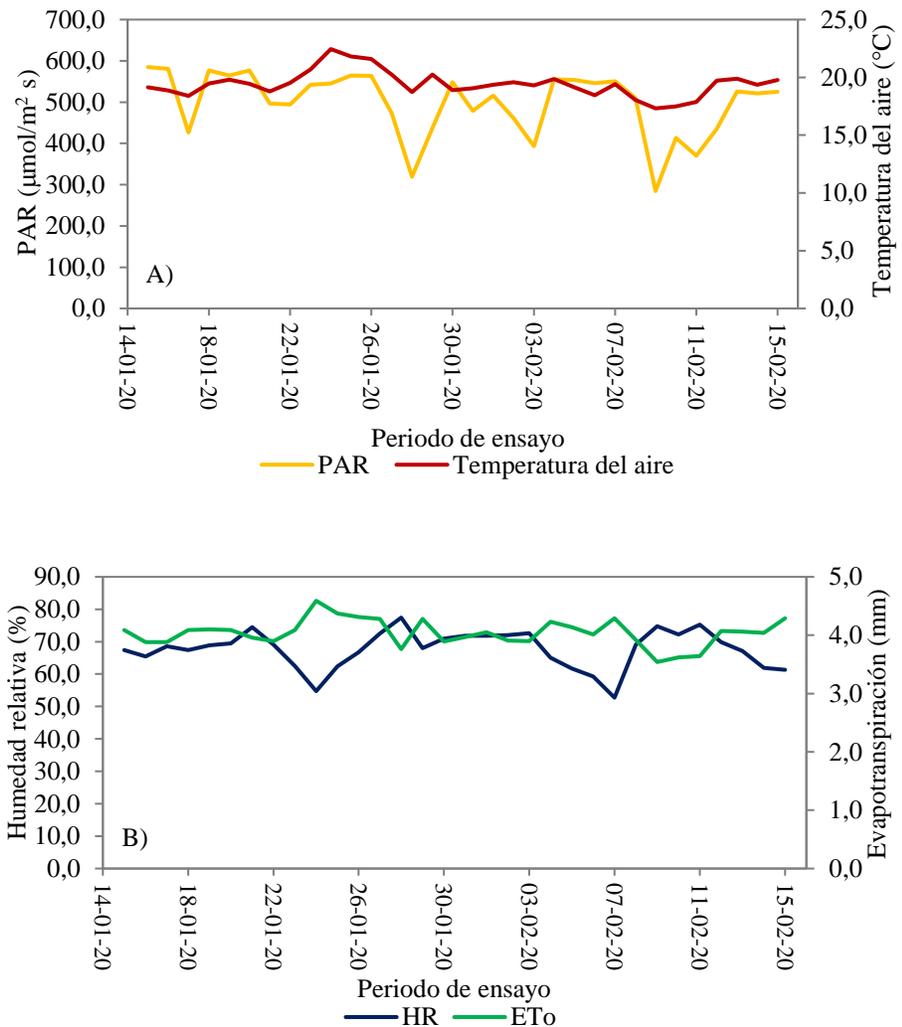


Figura 1. Gráficos de dispersión con líneas rectas obtenidos a partir del promedio diario de las variables meteorológicas durante el ensayo. En A se presenta la radiación fotosintéticamente activa y la temperatura de aire, y en B la humedad relativa y la evapotranspiración.

Estado hídrico de las especies

Como se observa en el Cuadro 2, la conductancia estomática a mediodía (g_s) difirió significativamente entre las especies ($p < 0,0001$), siendo mandarina la especie de menor g_s , mientras que olivo e higuera fueron las especies de mayor g_s . En los potenciales hídricos, al mediodía, las especies olivo y mandarina tuvieron los valores más negativos en ambas variables. En cuanto al Ψ_{pd} no difirió significativamente entre las especies ($p = 0,7145$).

Cuadro 2. Conductancia estomática (g_s), potencial hídrico de prealba (Ψ_{pd}), potencial hídrico xilemático (Ψ_x) y potencial hídrico foliar (Ψ_l) de seis especies frutales. Medias \pm error estándar.

Especies	Estado hídrico			
	g_s (mmol m ² s)	Ψ_{pd}	Ψ_x	Ψ_l
Granado	380,6 \pm 52,1 b	-0,57 \pm 0,04 a	-1,31 \pm 0,10 b	-1,79 \pm 0,09 b
Higuera	616,7 \pm 61,6 c	-0,54 \pm 0,09 a	-1,28 \pm 0,12 b	-1,70 \pm 0,22 b
Mandarino	145,3 \pm 51,1 a	-0,59 \pm 0,06 a	-1,52 \pm 0,09 a	-2,20 \pm 0,22 a
Olivo	601,9 \pm 45,9 c	-0,61 \pm 0,05 a	-1,61 \pm 0,15 a	-2,50 \pm 0,44 a
Palto	262,0 \pm 48,7 b	-0,48 \pm 0,02 a	-1,08 \pm 0,10 b	-1,42 \pm 0,10 b
Vid	353,6 \pm 52,1 b	-0,56 \pm 0,07 a	-1,04 \pm 0,10 b	-1,31 \pm 0,08 b

Valores con la misma letra y en sentido vertical, no difieren significativamente según test *post hoc* DGC ($p > 0,05$).

Variables integradas en el tiempo

Se observaron diferencias estadísticamente significativas en la masa foliar por unidad de área (LMA) entre las especies ($p < 0,0001$). Cabe destacar que olivo y vid tuvieron los valores más altos y bajos, respectivamente. Respecto a la densidad de peciolo (D_p), se conformaron tres grupos estadísticamente diferentes ($p < 0,0001$), destacando el grupo de mandarina y olivo por exhibir los valores más altos. En cuanto a la composición isotópica ($\delta^{13}C$), se obtuvieron dos grupos estadísticamente diferentes ($p = 0,0071$) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Masa foliar por unidad de área (LMA), densidad de peciolo (D_p) y composición isotópica de ¹³C ($\delta^{13}C$) de seis especies frutales. Medias \pm error estándar.

Especies	Variables integradas en el tiempo		
	LMA (g m ⁻²)	D_p (mg mm ⁻³)	$\delta^{13}C$ (‰)
Granado	95,8 \pm 3,0 b	0,35 \pm 0,06 b	-25,3 \pm 0,3 b
Higuera	86,7 \pm 5,6 b	0,21 \pm 0,02 a	-27,8 \pm 0,6 a
Mandarino	124,3 \pm 10,5 c	0,44 \pm 0,02 c	-25,1 \pm 0,6 b
Olivo	181,0 \pm 14,4 d	0,53 \pm 0,05 c	-25,6 \pm 0,3 b
Palto	108,5 \pm 4,1 c	0,32 \pm 0,01 b	-27,5 \pm 0,6 a
Vid	52,9 \pm 4,1 a	0,14 \pm 0,01 a	-26,5 \pm 0,8 a

Valores con la misma letra y en sentido vertical, no difieren significativamente según test *post hoc* DGC ($p > 0,05$).

Parámetros de la curva presión-volumen (PV)

En el Cuadro 4 se observa que la vid tuvo un potencial osmótico (Ψ_o) significativamente mayor (-1,13 MPa) que el del resto de las especies. Con relación al $\Psi_{t\text{tp}}$ se observaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,0001$), destacándose nuevamente la vid por su mayor valor. Para los parámetros ε , CFT y CFT* se observaron diferencias estadísticamente significativas ($p = 0,0116$), ($p = 0,0039$) y ($p = 0,0185$) respectivamente, siendo palto y vid los de mayor módulo de elasticidad, y menor capacitancia foliar.

Cuadro 4. Potencial osmótico (Ψ_o), potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor ($\Psi_{t\text{tp}}$), módulo de elasticidad (ε), capacitancia hidráulica antes del punto de pérdida de turgor (CFT) y la capacitancia hidráulica después del punto de pérdida de turgor (CFT*) de seis especies frutales. Medias \pm error estándar.

Especies	Parámetros de la curva presión-volumen				
	Ψ_o	$\Psi_{t\text{tp}}$	ε	CFT	CFT*
	(mol m ⁻² MPa ⁻¹)				
Granado	-1,81 \pm 0,22 a	-2,48 \pm 0,18 a	10,12 \pm 1,74 a	0,98 \pm 0,15 b	1,85 \pm 0,53 b
Higuera	-1,64 \pm 0,19 a	-2,10 \pm 0,19 b	10,19 \pm 0,84 a	1,41 \pm 0,20 b	2,43 \pm 0,60 b
Mandarino	-1,66 \pm 0,12 a	-2,33 \pm 0,15 a	12,67 \pm 2,21 a	1,17 \pm 0,25 b	2,73 \pm 0,52 b
Olivo	-1,86 \pm 0,23 a	-2,75 \pm 0,08 a	11,80 \pm 2,46 a	1,22 \pm 0,16 b	2,90 \pm 0,74 b
Palto	-1,53 \pm 0,09 a	-1,85 \pm 0,07 b	19,77 \pm 3,38 b	0,67 \pm 0,13 a	1,07 \pm 0,14 a
Vid	-1,13 \pm 0,03 b	-1,44 \pm 0,01 c	15,75 \pm 1,51 b	0,49 \pm 0,04 a	0,70 \pm 0,08 a

Valores con la misma letra y en sentido vertical no difieren significativamente según test *post hoc* DGC ($p > 0,05$).

Vulnerabilidad hidráulica foliar

En la Figura 2 se observa que las curvas de vulnerabilidad hidráulica foliar de las seis especies estudiadas, siguieron una función sigmoidea, con diferencias sustanciales en la resistencia a la cavitación entre las especies denotadas por la variable P_{50} . En la misma figura se destaca el valor de potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor ($\Psi_{t\text{tp}}$) de cada especie. En particular, mandarino mostró una alta variabilidad de K_{leaf} para un mismo valor de potencial hídrico foliar, lo que se tradujo en un P_{50} con un intervalo de confianza particularmente amplio. Por último, la tasa a la que se pierde la conductancia hidráulica foliar en función del potencial hídrico foliar, es decir, la pendiente de la curva de vulnerabilidad hidráulica (S_x ; Figura 2).

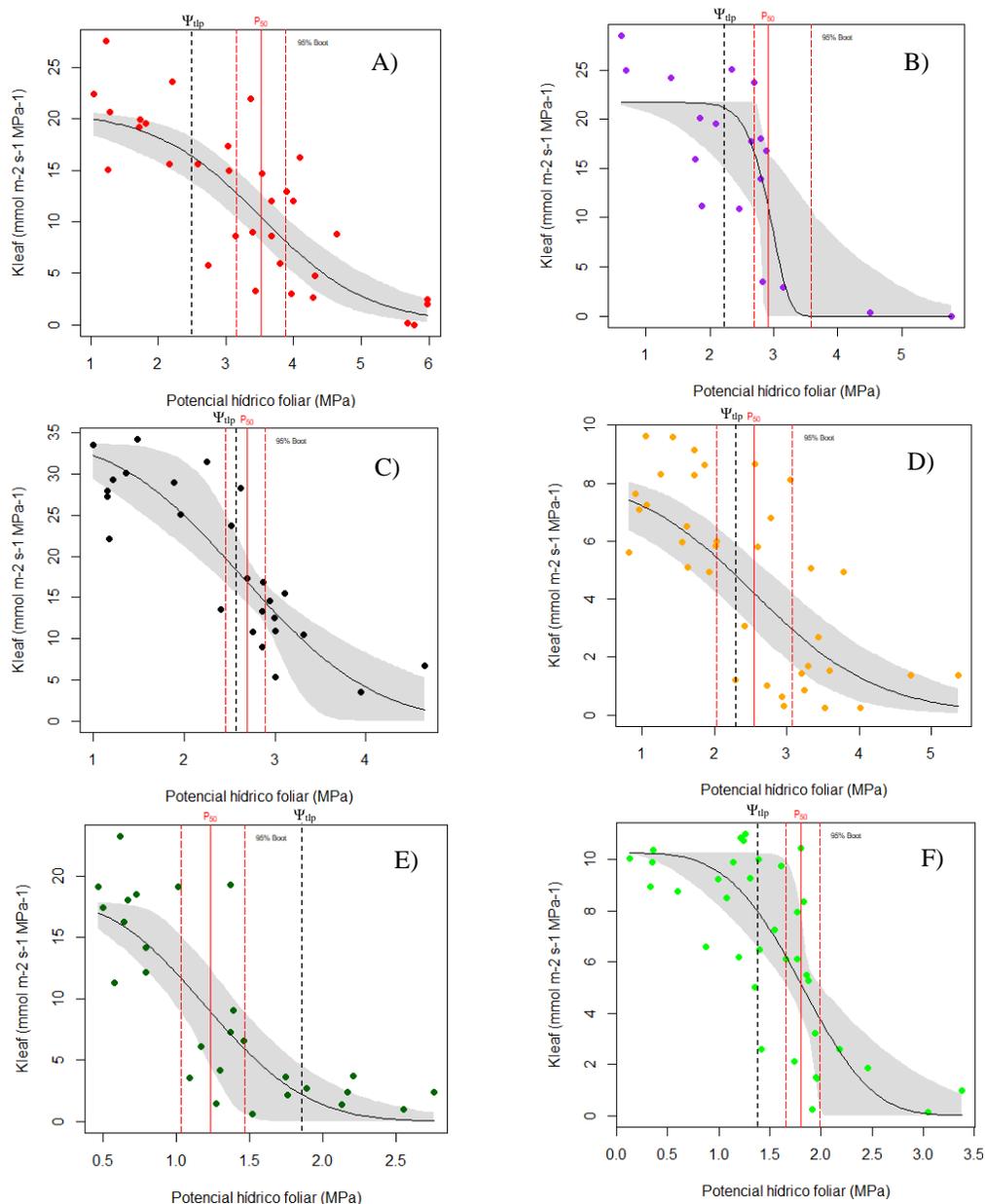


Figura 2. Curvas de vulnerabilidad hidráulica. Gráficos de dispersión obtenidos a partir de la relación entre la conductancia hidráulica foliar (K_{leaf}) y potencial hídrico foliar para granado (A), higuera (B), olivo (C), mandarino (D), palto (E) y vid (F). El área sombreada representa el intervalo de confianza de la regresión al 95% de confianza. Las líneas verticales representan el P_{50} (línea roja continua) y su intervalo de confianza (línea roja segmentada) y el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor (línea negra segmentada).

En el Cuadro 5 se presentan los parámetros de la curva de vulnerabilidad hidráulica foliar en cada especie. Cabe destacar que olivo presentó el valor más alto de K_{leaf} , seguido por higuera, granado y palto que obtuvieron un valor medio de K_{leaf} y por último con los valores más bajos se encuentran vid y mandarino. Para los puntos críticos de la curva de vulnerabilidad, resalta el parámetro P_{50} por su importancia fisiológica, en donde se pudo observar que la especie granado exhibió el mayor valor de P_{50} , seguido por higuera, olivo y mandarino, con valores medios de P_{50} y con los valores más bajos de P_{50} se encuentran las especies vid y palto. Finalmente, en el parámetro de S_x hubo diferencias entre las especies, variando de $-29,1 \text{ mmol s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ MPa}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ para mandarino a $-146,0 \text{ mmol s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ MPa}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ para higuera, esta última nos demuestra que es una especie que pierde más rápidamente su K_{leaf} en relación con pequeños cambios en el potencial hídrico foliar.

Cuadro 5. Promedios con sus intervalos de confianza en conductancia hidráulica foliar máxima ($K_{m\acute{a}x}$), potencial hídrico foliar en el cual se pierde un 12 (P_{12}), 50 (P_{50}) y 88% (P_{88}) de la conductividad hidráulica y pendiente de la curva de vulnerabilidad hidráulica foliar (S_x).

Variables	Granado	Higuera	Mandarino	Olivo	Palto	Vid
$K_{m\acute{a}x}$ ($\text{mmol s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$)	20,9	21,7	8,4	29,6	17,9	10,3
LI (2,5%)	18,5	18,7	7,8	27,6	15,7	9,9
LS (97,5%)	23,2	24,7	9,1	31,6	20,0	10,6
P_{12} (MPa)	1,9	2,5	0,8	2,0	0,7	1,5
LI (2,5%)	1,1	1,4	0,4	1,4	0,5	0,8
LS (97,5%)	2,5	2,8	1,5	2,5	1,0	1,7
P_{50} (MPa)	3,5	2,9	2,5	2,9	1,2	1,8
LI (2,5%)	3,2	2,7	2,0	2,7	1,0	1,7
LS (97,5%)	3,9	3,6	3,1	3,0	1,5	2,0
P_{88} (MPa)	5,1	3,2	4,3	3,6	1,9	2,4
LI (2,5%)	4,5	2,8	3,5	3,1	1,3	2,0
LS (97,5%)	6,0	5,2	5,3	4,6	2,2	3,2
S_x ($\text{mmol s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ MPa}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$)	-31,5	-146,0	-29,1	-60,2	-76,6	-72,2
LI (2,5%)	-21,4	-26,8	-20,2	-29,6	-53,8	-39,3
LS (97,5%)	-42,6	-2249,4	-42,9	-134,5	-193,9	-489,1

Los intervalos de confianza se componen de límite inferior (LI) y límite superior (LS).

Asociación entre rasgos hidráulicos y morfológicos

Se evaluó la asociación entre los parámetros de eficiencia y seguridad hidráulica (Figura 3). No se observó una asociación significativa entre $K_{\text{máx}}$ y los rasgos de seguridad Ψ_{tlp} ($p = 0,1825$), y P_{50} ($p = 0,3766$).

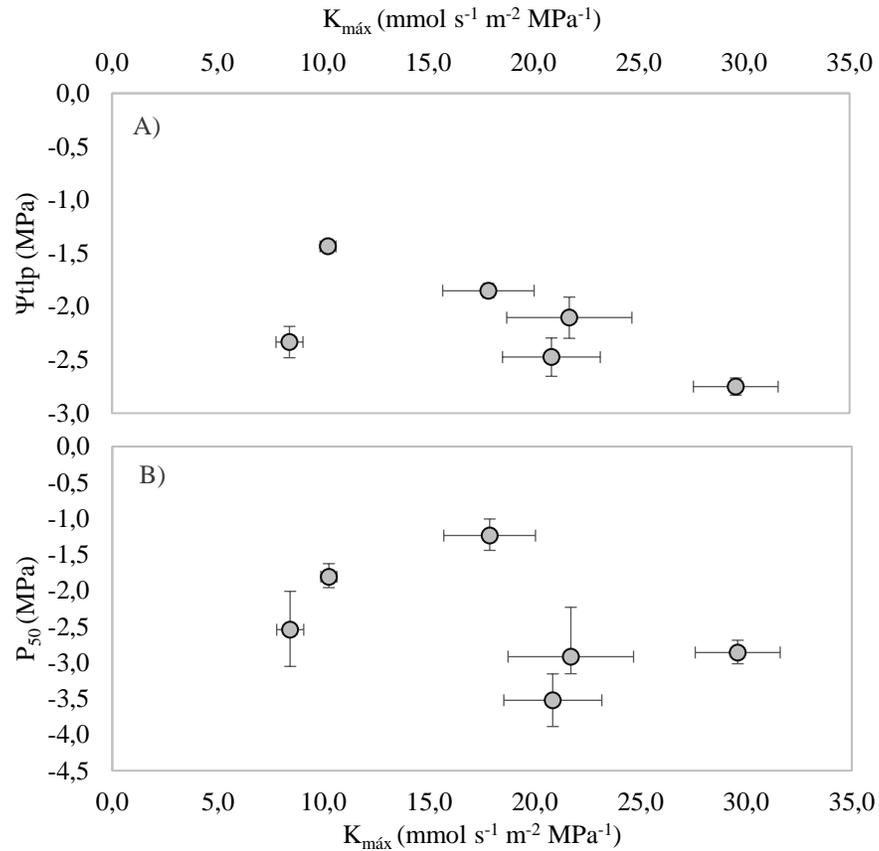


Figura 3. Gráficos de dispersión obtenidos a partir de la asociación entre $K_{\text{máx}}$ con Ψ_{tlp} (A) y P_{50} (B). Cada punto representa la media por especie y las barras horizontales provienen de intervalos de confianza para ambos gráficos, las barras verticales en A provienen del error estándar y en B provienen de intervalos de confianza.

Se observó una asociación negativa y significativa entre g_s y P_{12} ($p = 0,0142$) (Figura 4A), y positiva y significativa entre g_s y $K_{m\acute{a}x}$, aunque con una significancia de 0,1 ($p = 0,052$) (Figura 4B).

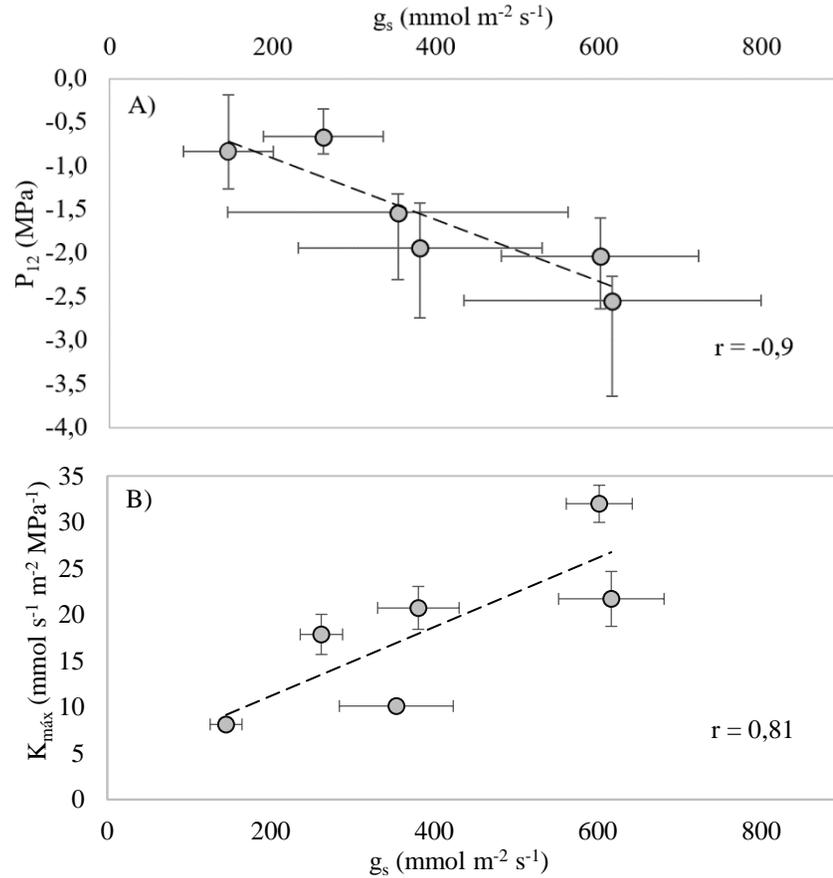


Figura 4. Gráficos de dispersión obtenidos a partir de la asociación entre g_s con P_{12} (A) y $K_{m\acute{a}x}$ (B). Cada punto representa la media por especie. Las barras horizontales provienen del error estándar y las verticales provienen de intervalos de confianza.

Finalmente, se asociaron rasgos de seguridad con el potencial hídrico xilemático de mediodía. Los resultados revelaron una asociación significativa entre los rasgos Ψ_{tp} ($p = 0,0145$), LMA ($p = 0,0407$) y D_p ($p = 0,0307$) en función de P_x (Figura 5). En particular, se observó que el potencial mínimo diario siempre se mantuvo por sobre el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor de cada especie.

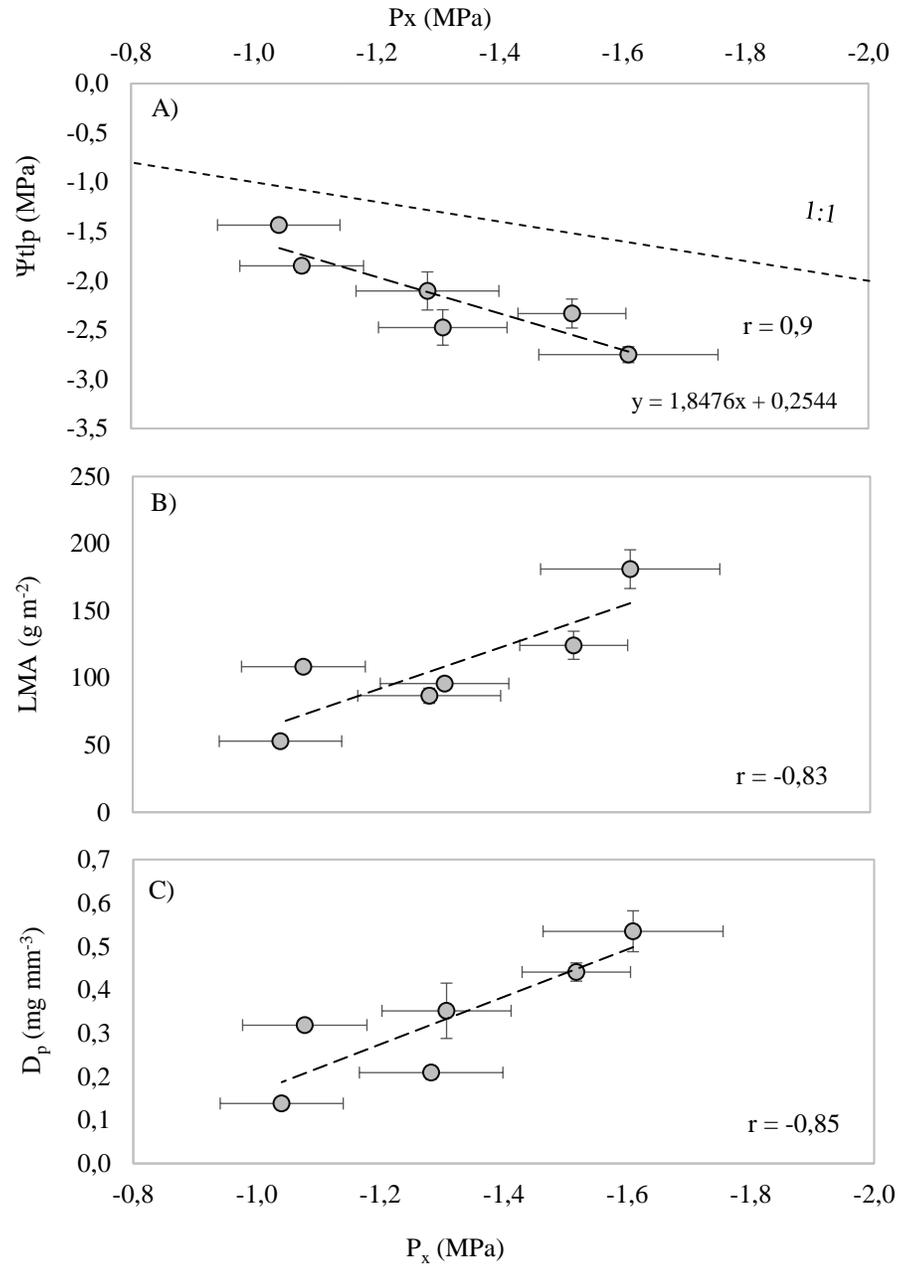


Figura 5. Gráficos de dispersión obtenidos a partir de la asociación entre P_x con Ψ_{tlp} (A), LMA (B) y D_p (C). Cada punto representa la media por especie. Las barras horizontales provienen de intervalos de confianza y las verticales del error estándar en los tres gráficos.

Análisis de correlación entre rasgos

Los resultados del análisis de correlación entre los rasgos medidos en este trabajo están representados mediante una matriz de correlación (Figura 6), a partir de la cual se observan las asociaciones obtenidas y se resaltan los valores significativos al 5%, tanto positivos como negativos. En efecto, es importante destacar las asociaciones positivas y significativas entre

$\delta^{13}\text{C}$ y S_x ($r = 0,88$), seguida por la correlación entre LMA y D_p ($r = 0,95$) que son rasgos integrados en el tiempo, y por último la asociación entre los puntos críticos de la curva de vulnerabilidad hidráulica como P_{50} con P_{88} ($r = 0,89$). Por otro lado, cabe señalar las asociaciones negativas y significativas entre Ψ_{tlp} y LMA ($r = -0,82$), y Ψ_x con CFT^* ($r = -0,95$).

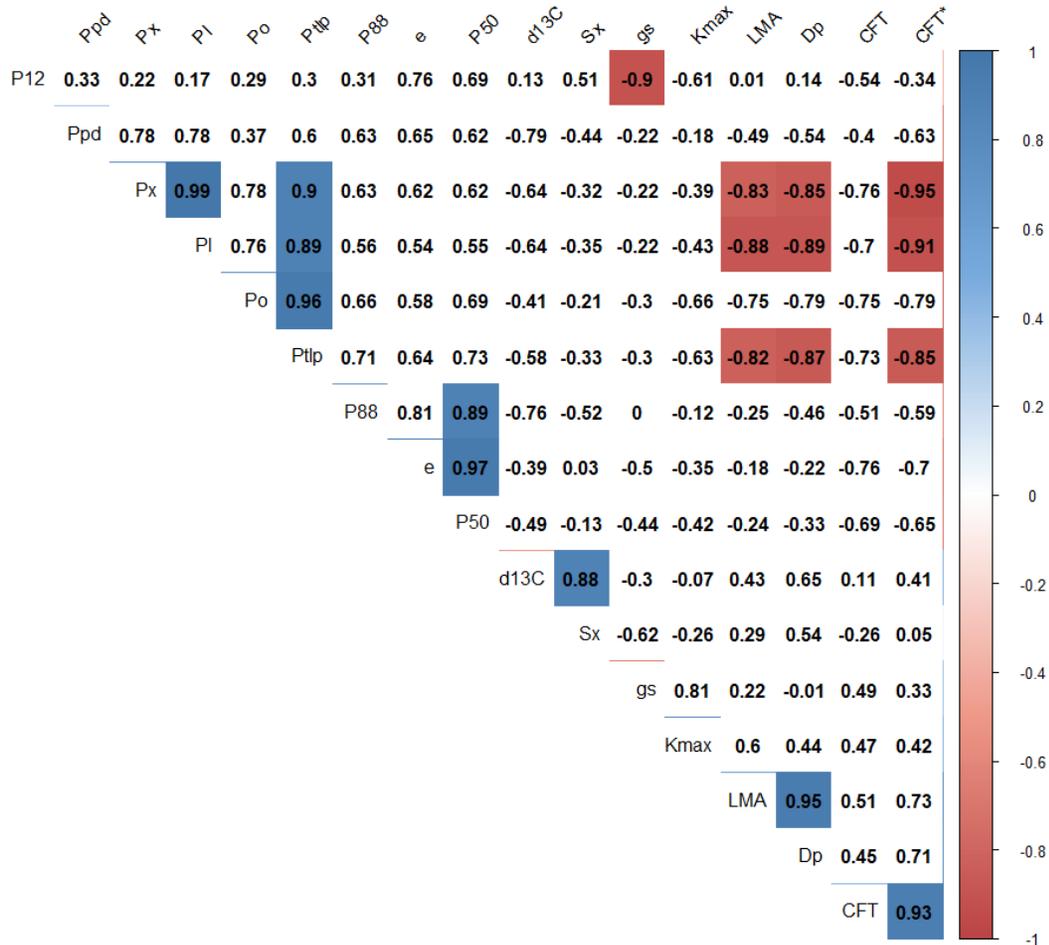


Figura 6. Correlograma de las variables evaluadas. El valor en cada interacción entre variables representa el coeficiente de Correlación de Pearson de su asociación. Solo las asociaciones significativas ($p < 0.05$; $n = 6$) se encuentran en celdas coloreadas. El color rojo y azul indica si la asociación es positiva o negativa, respectivamente, mientras que la intensidad de color indica el grado de significancia. Variables: conductancia estomática (g_s), potencial hídrico de prealba (Ψ_{pd}), potencial hídrico xilemático (Ψ_x), potencial hídrico foliar (Ψ_l), masa foliar por unidad de área (LMA), densidad de peciolo (D_p), composición isotópica de ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) potencial osmótico (Ψ_o), potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{tlp}), módulo de elasticidad (ϵ), capacitancia hidráulica antes del punto de pérdida de turgor (CFT), la capacitancia hidráulica después del punto de pérdida de turgor (CFT^*), conductancia hidráulica foliar máxima ($K_{\text{máx}}$), potencial hídrico foliar en el cual se pierde un 12 (P_{12}), 50 (P_{50}) y 88% (P_{88}) de la conductividad hidráulica y pendiente de la curva de vulnerabilidad (S_x).

DISCUSIÓN

Compensación entre seguridad y eficiencia hidráulica a nivel foliar

Las curvas de vulnerabilidad hidráulica (Figura 2) permiten verificar las estrategias hidráulicas que despliegan las especies frente al estrés hídrico, lo que se relaciona con el grado de compromiso entre eficiencia y seguridad hidráulica (Liu et al., 2020). En el presente estudio las especies más vulnerables (menor seguridad hidráulica) fueron vid y palto. Se determinó que pierden su conductividad a potenciales hídricos foliares relativamente altos (Cuadro 5), no obstante, no presentaron un comportamiento particularmente eficiente con altas conductancias hidráulicas foliares (cuadro 2 y 5). Estos resultados concuerdan con lo reportado por Gleason et al. (2015), quienes observaron que un gran porcentaje de las especies estudiadas exhibieron una baja eficiencia y seguridad, sugiriendo que una compensación entre estos dos rasgos hidráulicos no sería algo generalizado. De manera similar los estudios de Maherli et al. (2004) y Westoby y Wright (2006), muestran que las especies tienden a estar fuera de la zona óptima de compensación, lo que demuestra que, para tener una alta eficiencia, debería existir una base anatómica que sostenga el compromiso con la seguridad hidráulica.

Por otro lado, el granado desplegó una estrategia de tolerancia, perdiendo el 50% de la conductividad hidráulica a potenciales hidráulicos más negativos que el resto de las especies (-3,5 MPa). Sin embargo, se observó al mismo tiempo una conductancia hidráulica máxima relativamente alta (Cuadro 5). Algo similar ocurrió con olivo e higuera, los que mostraron una tendencia a presentar valores altos de eficiencia y seguridad hidráulica. Este resultado sustenta la idea propuesta por Liu et al. (2020), de un xilema optimizado, por presentar un comportamiento hidráulico eficiente y seguro. Sin embargo, la especie mandarina fue la única que expresó una compensación hidráulica a nivel foliar, con una pérdida del 50% de la conductancia hidráulica a potenciales hídricos foliares bajos (-2,5 MPa), con un bajo valor de $K_{m\acute{a}x}$ ($8,4 \text{ mmol s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$), saliendo de la tendencia. Los resultados obtenidos sugieren que, a través de las especies, no existiría una compensación hidráulica a nivel foliar entre eficiencia y seguridad (Figura 3). Respecto de esto, Gleason et al. (2015), sugieren que la hipotética correlación negativa entre seguridad y eficiencia puede ser inevitable a nivel de poros de membranas individuales, pero que esta correlación se debilita a medida que el nivel de análisis sea más complejo, como el tejido foliar o xilemático. Además, es posible que otras compensaciones específicas del xilema puedan interferir esta asociación, por ejemplo, si hubiera un compromiso entre eficiencia y estabilidad mecánica

Se observó una asociación negativa y significativa entre P_{12} y la conductancia estomática (g_s) (Figura 4A). Este resultado es contrario a la hipótesis propuesta, debido a que desde el punto de vista de g_s como rasgo eficiencia y P_{12} como rasgo de seguridad, las especies más eficientes son al mismo tiempo las más seguras. Es esperable que especies más tolerantes a una disminución temprana de su conductancia hidráulica foliar (granado, higuera y olivo), sean eficientes en mantener a la hoja en un estado de equilibrio entre la demanda y el suministro de agua, manteniendo así una mayor apertura estomática. Por otra parte, la

asociación positiva y significativa entre rasgos de eficiencia hidráulica (Figura 4B) concuerda con los resultados de Brodribb et al. (2007) y Scoffoni et al. (2018), quienes reportaron correlaciones entre g_s , asimilación neta máxima y la conductancia hidráulica foliar (K_{leaf}). Sin embargo, se desconoce el vínculo entre K_{leaf} y el intercambio gaseoso a medida que las hojas se deshidratan al punto de pérdida de turgor, por lo cual, se deben investigar los mecanismos fisiológicos precisos que subyacen esta falla hidráulica. También se observó una compensación entre eficiencia y seguridad a través de la asociación positiva y significativa entre $\delta^{13}C$ foliar y la pendiente de la curva de vulnerabilidad en P_{50} (S_x). $\delta^{13}C$ ha sido establecido como un indicador integrado de la eficiencia intrínseca del uso del agua ($WUE_i = A/g_s$) (Farquhar et al., 1982), y esta fue menor en las especies con menor P_{12} , muy probablemente por una mayor capacidad de mantener altos valores de g_s .

Asociación entre rasgos de tolerancia al estrés hídrico y morfológicos foliares

Se establece que una mayor inversión en seguridad hidráulica permite que las plantas operen a tensiones más altas y con menos obstrucciones de gas dentro de los conductos del xilema (Gleason et al., 2015). Esto se traduce en que las especies deben exhibir valores de P_{50} más negativos (Urli et al., 2013), por lo que se podría jerarquizar a las especies estudiadas en un continuo de tolerancia foliar al estrés hídrico (o seguridad hidráulica) a través de este parámetro. No obstante, dada la contribución de la vía extra-xilemática a la conductancia hidráulica foliar (Brodribb et al., 2007; Sack et al., 2003), el parámetro potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor puede contribuir en esta caracterización. De hecho, Meinzer et al. (2016), propusieron utilizar el $\Psi_{t_{tp}}$ como un indicador del grado de isohidratación, porque integra variables asociadas a los rangos de control estomático sobre el potencial hídrico. Especies de menor control estomático (relativamente anisohídricas) tendrían menores $\Psi_{t_{tp}}$. Es así como desde el punto de vista de P_{50} y $\Psi_{t_{tp}}$, las especies constituyeron 3 grupos: granado y olivo en alta tolerancia, seguido por higuera y mandarina en tolerancia media, y por último palto y vid en baja tolerancia. Esto resultó en una asociación positiva entre $\Psi_{t_{tp}}$ y P_{50} al 10% ($p = 0,0984$) lo que ha sido observado en otros estudios (Bartlett et al., 2016).

Johnson et al. (2018) observaron que especies más anisohídricas, es decir, que experimentan los menores y más variables potenciales hídricos durante la temporada, tienen menores valores de $\Psi_{t_{tp}}$, además de menores valores de masa foliar seca por unidad de área. También observaron que estas especies fueron capaces de ajustar estos rasgos, invirtiendo en seguridad, cuando la intensidad del déficit hídrico aumentó en la temporada. En el presente estudio se observó que las especies de mayor masa foliar por unidad de área (LMA) y densidad de peciolo (D_p) tuvieron los menores valores de potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor ($\Psi_{t_{tp}}$) y se exponían a menores potenciales hídricos a mediodía (Figura 5). Los resultados obtenidos permiten inferir que existe un vínculo entre los rasgos morfológicos con rasgos de seguridad hidráulica. En la misma línea se observó una correlación positiva y significativa entre P_{50} y ϵ ($r = 0,97$). Podría inferirse una relación causal entre estas variables, ya que con un menor módulo de elasticidad (paredes más elásticas), son capaces de mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos manteniendo así una relativamente alta conductancia hidráulica foliar. Esto sería importante para mantener el crecimiento y la apertura estomática frente a un estrés hídrico (Graciano y Fernández, 2010). Esto coincide

con los expuesto por McCulloh et al. (2019), quienes postulan que los requisitos mecánicos para tolerar altas tensiones dentro de los conductos del xilema, exigen una mayor densidad de los tejidos, lo que se traduciría en una mayor resistencia mecánica. Esta mayor tolerancia a bajos potenciales hídricos tendría una consecuencia ecológica, ya que una inversión en tejidos de mayor densidad implicaría tasas de crecimiento más lenta (Poorter et al., 2008) y mayor costo en carbono.

Rangos de la función hidráulica foliar

Se observó una correlación significativa entre el Ψ_{tlp} y Ψ_o ($r = 0,96$), y los potenciales hídricos lo que ha sido observado en otros estudios (Meinzer et al., 2016; Martorell et al., 2015). Si bien todas las especies experimentaron potenciales hídricos xilemáticos mínimos bajo riego siempre por sobre Ψ_{tlp} , la pendiente de la relación tuvo un valor de $1,8 \text{ MPa MPa}^{-1}$, lo que implica que las especies de menor Ψ_{tlp} tenían un margen de seguridad mayor en esta condición. Algo similar se observó con el P_{50} y P_{88} , aunque las relaciones no resultaron significativas. Este resultado puede ser interpretado en términos de márgenes de funcionamiento hidráulico ($\Psi_x - \Psi_{\text{tlp}}$), en las especies palto y vid con un rango de funcionamiento más restrictivo (entre $0,4$ y $0,77 \text{ MPa}$) que mandarino e higuera ($0,82 \text{ MPa}$), y que granado y olivo (entre $1,14$ y $1,17 \text{ MPa}$). Lo anterior tiene relación con la realidad respecto de que se indica que especies como higuera, granado y olivo podrían ser buenas candidatas para manejos restrictivos de agua. Si bien es cierto que vid es manejada rutinariamente bajo estrés (vid de interés enológico), se ha documentado que potenciales xilemáticos entre $-1,1$ y $-1,4 \text{ MPa}$ se consideran estreses moderados, mientras que potenciales xilemáticos menores de $-1,4 \text{ MPa}$ se consideran estreses severos (Van Leeuwen et al., 2009). Lo anterior guardaría relación con la propuesta de Meinzer et al. (2016) y Fu y Meinzer (2019), quienes indican que el Ψ_{tlp} sería un buen predictor del grado iso/anisohídrico de distintas especies.

En este punto vale destacar que la higuera tuvo un S_x particularmente bajo, con $-146 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ vs $-54 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ promedio del resto de las especies. Esto resulta interesante, porque pese a que higuera tiene un P_{12} particularmente alto, i.e. la pérdida de conductividad ocurre más tarde que en otras especies, una vez alcanzado este punto la pérdida ocurre en un rango de potenciales estrechos. Esto se refleja en una rápida defoliación inducida por estrés, característica de la higuera (evasión) y no de otras especies como granado o mandarino que mostraron los más bajos S_x (Figura 2, Cuadro 5).

CONCLUSIÓN

El presente estudio evaluó la compensación entre la eficiencia y seguridad hidráulica a nivel de hoja en seis especies frutales cultivadas extensamente en zonas áridas y semiáridas del norte de Chile. No se observó una asociación positiva y significativa entre los rasgos de eficiencia y seguridad hidráulica foliar a través de las especies estudiadas, por lo tanto, bajo las condiciones de estudio, la hipótesis planteada es rechazada. Es así como la compensación eficiencia-seguridad hidráulica ampliamente reportada a nivel de xilema no sería tan evidente a niveles de integración mayores, i.e. hoja. Las especies más tolerantes al estrés hídrico muestran rasgos morfológicos asociados a mayores inversiones de carbono a nivel de hoja, es decir, tejido más denso, con más carbono por unidad de área foliar o volumen de pecíolo. Esto sugiere una asociación entre la tolerancia al estrés hídrico y la resistencia mecánica del tejido. Como se observó en otros estudios, LMA y la densidad de la madera podrían ser buenos indicadores de la tolerancia al estrés hídrico, siendo además más fáciles y eficientes de medir que los rasgos funcionales.

BIBLIOGRAFÍA

- Apgaua, D., F. Ishida, D. Tng, M. Laidlaw, R. Santos, R. Rumman et al. 2015, June. Functional traits and water transport strategies in lowland tropical rainforest trees. *Plos One*, 10(6): 1-19.
- Bartlett, M., T. Klein, S. Jansen, B. Choat and L. Sack. 2016, Nov. The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(46): 13098-13103.
- Brodribb, T. J. and N. M. Holbrook. 2003, Aug. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology*, 132(4): 2166–2173.
- Brodribb, T. J., N. M. Holbrook, E. J. Edwards and M. V. Gutiérrez. 2003, Sept. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26: 443-450.
- Brodribb, T. J. and N. M. Holbrook. 2004, Apr. Diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a tropical tree species. *Plant, Cell & Environment*, 27(7): 820–827.
- Brodribb, T. J., T. S. Feild and G. J. Jordan. 2007, Aug. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, 144(4): 1890-1898.
- Cosme, L., J. Schietti, F. Costa and R. Oliveira. 2017, Mar. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist*, 1-13.
- Choat, B., S. Jansen, T. J. Brodribb, H. Cochard, S. Delzon, R. Bhaskar et al. 2012, Nov. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426): 752–755.
- Cruiziat, P., H. Cochard and T. Améglio. 2002, Nov. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59(7): 723-752.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada y C. W. Robledo. 2011. InfoStat versión 2011. [En línea]. Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Recuperado en: <<http://www.infostat.com.ar>> Consultado el: 17 de octubre de 2020.
- De Guzmán, M. E., L. S. Santiago, S. A. Schnitzer and L. Álvarez-Cansino. 2016, Sept. Trade-offs between water transport capacity and drought resistance in neotropical canopy liana and tree species. *Tree Physiology*, 00: 1–11.
- Domec, J. C and B. L. Gartner. 2001, Apr. Cavitation and water storage capacity in bole

xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees—Structure and Function*, 15(4): 204–214.

Duursma, R and B. Choat. 2017, Jan. fitplc – an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *Journal of Plant Hydraulics*, 4.

Ennajeh, M., A. Vadel, H. Cochard and H. Khemira. 2010, July. Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 85(4): 289-294.

Fan, D. Y., S. L. Jie, C. C. Liu, X. Y. Zhang, X. W. Xu, S. R. Zhang et al. 2011, Aug. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiology*, 31(8): 865-877.

Farquhar, G. D., M. H. O'Leary and J. A. Berry. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant physiology*, 9(2): 121–137.

Franck, N., E. Botti, L. Prat, L. Cánaves, D. Ioanrúdis, H. Silva, et al. 2010. Water use efficiency: fruit species with low irrigation requirement and drought tolerance as a water saving strategy in arid zones. (cap. 2, pp. 52-55). In: Verbist, K and D. Gabriels. Proceedings of the International Conference “Arid and Semi-Arid Development through Water Augmentation” (eds.). Valparaíso, Chile: UNESCO. 119p.

Fu, X., F. C. Meinzer, D. R. Woodruff, Y. Y. Liu, D. D. Smith, K. A. McCulloh et al. 2019, Feb. Coordination and trade-offs between leaf and stem hydraulic traits and stomatal regulation along a spectrum of isohydry to anisohydry. *Plant, Cell & Environment*, 42: 2245–2258.

Fu, X and F. C. Meinzer. 2019, Jan. Metrics and proxies for stringency of regulation of plant water status (iso/anisohydry): a global data set reveals coordination and trade-offs among water transport traits. *Tree Physiology*, 39(1): 122-134.

Gleason, S. M., M. Westoby, S. Jansen, B. Choat, U. G. Hacke, R. B. Pratt et al. 2016, Sept. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 209(1): 123-136.

Graciano, C y M. E. Fernández. 2010. Curvas presión-volumen para estimación de parámetros hídricos. (cap. 6, pp. 79-86). En: Fernández, M. E. y J. E. Gyengen. Técnicas de medición en ecofisiología vegetal: conceptos y procedimientos (ed.). Buenos Aires, Argentina: INTA. 140p.

Garreaud, R., C. Alvarez-Garretón, J. Barichivich, J. Boisier, D. Christie, M. Galleguillos et al. 2017, Dec. The 2010–2015 megadrought in central Chile: impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrology and Earth System Sciences*, 21:6307–6327.

- Garraud, R., J. Boisier, R. Rondanelli, A. Montecinos, H. Sepúlveda and D. Veloso-Aguila. 2019, June. The central Chile mega drought (2010–2018): A climate dynamics perspective. *International Journal of Climatology*, 1-19.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis and K. A. McCulloh. 2001, Feb. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126: 457–461.
- Johnson, D. M., Z. Berry, K. Baker, D. Smith, K. McCulloh and J. C. Domec. 2018, Dec. Leaf hydraulic parameters are more plastic in species that experience a wider range of leaf water potentials. *Functional Ecology*, 32: 894–903.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses: water, radiation, salt, and other stresses. (eds. 2). NY, EE. UU.: Academic press. 607p.
- Liu, H., Q. Ye, S. M. Gleason, P. He and D. Yin. 2020, Sept. Weak tradeoff between xylem hydraulic efficiency and safety: climatic seasonality matters. *New Phytologist*, 1-13.
- Maherali, H. W. T. Pockman and R. B. Jackson. 2004, Aug. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8): 2184–2199.
- Martínez-Vilalta, J., R. Poyatos, D. Aguad, J. Retana and M. Mencuccini. 2014, May. A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*, 204: 105–115.
- Martorell, S., H. Medrano, M. Tomàs, J. M. Escalona, J. Flexas and A. Diaz-Espejo. 2015, Mar. Plasticity of vulnerability to leaf hydraulic dysfunction during acclimation to drought in grapevines: an osmotic-mediated process. *Physiologia Plantarum*, 153(3): 381–391.
- Meinzer, F. C., D. M. Johnson, B. Lachenbruch, K. A. McCulloh and D. R. Woodruff. 2009, Mar. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, 23: 922–930.
- Meinzer, F. C., D. R. Woodruff, D. E. Marias, K. A. McCulloh and S. Sevanto. 2014, Mar. Dynamics of leaf water relations components in co-occurring iso and anisohydric conifer species. *Plant, Cell & Environment*, 37(11): 2577–2586.
- Meinzer, F. C., D. R. Woodruff, D. E. Marias, D. D. Smith, K. A. McCulloh, A. R. Howard et al. 2016, Nov. Mapping ‘hydroscares’ along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters*, 19(11): 1343–1352.
- McCulloh, K. A., J. C. Domec, D. M. Johnson, D. D. Smith and F. C. Meinzer. 2019, July. A dynamic yet vulnerable pipeline: integration and coordination of hydraulic traits across whole plants. *Plant, Cell & Environment*, 42: 2789–2807.
- McDowell, N. G. 2011, Mar. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism,

and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155(3): 1051–1059.

Larrañaga, P y M. A. Osores. 2019. Catastro frutícola: principales resultados. [En línea]. Arica, Chile: ODEPA, CIREN. 27p. Recuperado en: <<https://www.odepa.gob.cl/estadisticas-del-sector/catastros-fruticolas/catastro-fruticola-ciren-odepa>> Consultado el: 17 de abril de 2020.

Ogle, K., J. J. Barber, C. Willson and B. Thompson. 2009, Mar. Hierarchical statistical modeling of xylem vulnerability to cavitation. *New Phytologist*, 182(2): 541–554.

Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra- Manriquez et al. 2008, July. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7): 1908–1920.

Sack, L and N. M. Holbrook. 2006, Jan. Leaf hydraulics. *The Annual Review of Plant Biology*, 57: 361-381.

Sack, L., P. D. Cowan, N. Jaikumar and N. M. Holbrook. 2003, Aug. The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*, 26(8): 1343-1356.

Sack, L., T. Buckley and C. Scoffoni. 2016, Sept. Why are leaves hydraulically vulnerable? *Journal of Experimental Botany*, 67(17): 4917-4919.

Scholander, P. F., E. D. Bradstreet, E. A. Hemmingsen and H. T. Hammel. 1965, Apr. Sap pressure in vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148(3668): 339–346.

Scholz, F. G., S. J. Bucci, G. Goldstein, F. C. Meinzer, A. C. Franco and F. Miralles-Wilhelm. 2007, Jan. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in neotropical savanna trees. *Plant, Cell & Environment*, 30(2): 236–248.

Scoffoni, C., C. Albuquerque, H. Cochard, T. N. Buckley, L. R. Fletcher, M. A. Caringella et al. 2018, Dec. The causes of leaf hydraulic vulnerability and its influence on gas exchange in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, 178: 1584-1601.

Tyree, M. T. and F. W. Ewers. 1991, May. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(34): 345-360.

Tyree, M. T., S. D. Davis and H. Cochard. 1994, Jan. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a trade-off of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal*, 15(4): 335-360.

Urli, M., A. J. Porté, H. Cochard, Y. Guengant, R. Burllett and S. Delzon. 2013, May. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33(7): 672–683.

Van Leeuwen, C., O. Tregoat, X. Choné, B. Bois, D. Pernet and J. P. Gaudillère. 2009, Aug. Vine water status is a key factor in grape ripening and vintage quality for red Bordeaux wine. How can it be assessed for vineyard management purposes? *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 43(3): 121–134.

Verbist, K., F. Santibáñez, D. Gabriels y G. Soto. 2010. Atlas de zonas áridas de América latina y el Caribe. [En línea]. (ed. 25). Montevideo, Uruguay: UNESCO-PHI, CALAZAC. 48p. Recuperado en: <<https://snia.mop.gob.cl/sad/PHI847.pdf>> Consultado el: 19 abril de 2020).

Westoby, M and I. J. Wright. 2006, May. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(5): 261–268.

APÉNDICES

Apéndice I. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC de la conductancia estomática (gs)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
gs (mmol m ⁻² s ⁻¹)	43	0,63	0,59	35,37

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	1221396,87	5	244279,37	12,86	<0,0001
Especie	1221396,87	5	244279,37	12,86	<0,0001
Error	702628,61	37	18989,96		
Total	1924025,49	42			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=157,1406

Error: 18989,9626 gl: 37

Especie	Medias	n	E.E.		
M	145,31	7	52,09	A	
P	261,98	8	48,72		B
V	353,60	7	52,09		B
G	380,61	7	52,09		B
O	601,96	9	45,93		C
H	616,70	5	61,63		C

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

Apéndice II. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC del potencial hídrico de prealba (Ppa) (MPa)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Ppa (MPa)	48	0,06	0,00	29,85

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0,08	5	0,02	0,58	0,7145
Especie	0,08	5	0,02	0,58	0,7145
Error	1,17	42	0,03		
Total	1,25	47			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=0,1764

Error: 0,0278 gl: 42

Especie	Medias	n	E.E.	
O	-0,61	8	0,06	A
M	-0,59	8	0,06	A
G	-0,57	8	0,06	A
V	-0,56	8	0,06	A
H	-0,54	8	0,06	A
P	-0,48	8	0,06	A

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

Apéndice III. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC del potencial hídrico xilemático (Px) (MPa)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Px (MPa)	48	0,34	0,26	23,97

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2,08	5	0,42	4,25	0,0033
Especie	2,08	5	0,42	4,25	0,0033
Error	4,12	42	0,10		
Total	6,20	47			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=0,3312

Error: 0,0980 gl: 42

Especie	Medias	n	E.E.	
O	-1,61	8	0,11	A
M	-1,52	8	0,11	A
G	-1,31	8	0,11	B
H	-1,28	8	0,11	B
P	-1,08	8	0,11	B
V	-1,04	8	0,11	B

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

Apéndice IV. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC del potencial hídrico foliar (PI) (MPa)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
PI (MPa)	48	0,32	0,24	35,66

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	8,34	5	1,67	3,95	0,0050
Especie	8,34	5	1,67	3,95	0,0050
Error	17,72	42	0,42		
Total	26,06	47			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=0,6872

Error: 0,4220 gl: 42

Especie	Medias	n	E.E.	
O	-2,50	8	0,23	A
M	-2,20	8	0,23	A
G	-1,79	8	0,23	B
H	-1,70	8	0,23	B
P	-1,42	8	0,23	B
V	-1,31	8	0,23	B

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

Apéndice V. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC de la densidad de peciolo (D_p)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Densidad	31	0,79	0,75	23,42

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0,61	5	0,12	18,66	<0,0001
Especie	0,61	5	0,12	18,66	<0,0001
Error	0,16	25	0,01		
Total	0,77	30			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=0,1119

Error: 0,0065 gl: 25

Especie	Medias	n	E.E.	
V	0,14	5	0,04	A
H	0,21	5	0,04	A
P	0,32	5	0,04	B
G	0,35	4	0,04	B
M	0,44	5	0,04	C
O	0,53	7	0,03	C

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

Apéndice VI. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC de la composición isotópica de ¹³C

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
¹³ C (‰)	30	0,47	0,35	4,73

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	32,45	5	6,49	4,19	0,0071
Especie	32,45	5	6,49	4,19	0,0071
Error	37,21	24	1,55		
Total	69,66	29			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=1,7262

Error: 1,5503 gl: 24

Especie	Medias	n	E.E.	
H	-27,79	5	0,56	A
P	-27,45	5	0,56	A
V	-26,55	5	0,56	A
O	-25,57	5	0,56	B
G	-25,32	5	0,56	B
M	-25,13	5	0,56	B

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

Apéndice VII. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC del potencial osmótico (Ψ_o) (MPa)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Ψ_o (MPa)	39	0,27	0,15	27,08

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2,22	5	0,44	2,39	0,0588
Especie	2,22	5	0,44	2,39	0,0588
Error	6,14	33	0,19		
Total	8,36	38			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=0,5370

Error: 0,1860 gl: 33

Especie	Medias	n	E.E.	
O	-1,86	4	0,22	A
G	-1,81	8	0,15	A
M	-1,66	6	0,18	A
H	-1,64	8	0,15	A
P	-1,53	6	0,18	A
V	-1,13	7	0,16	B

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

Apéndice VII. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC del potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor ($\Psi_{t\text{lp}}$) (MPa)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
$\Psi_{t\text{lp}}$ (MPa)	39	0,58	0,52	17,90

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	6,58	5	1,32	9,12	<0,0001

Especie	6,58	5	1,32	9,12	<0,0001
Error	4,76	33	0,14		
Total	11,35	38			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=0,4731

Error: 0,1443 gl: 33

Especie	Medias	n	E.E.	
O	-2,75	4	0,19	A
G	-2,48	8	0,13	A
M	-2,33	6	0,16	A
H	-2,10	8	0,13	B
P	-1,85	6	0,16	B
V	-1,44	7	0,14	C

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

Apéndice VIII. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC del módulo de elasticidad (ϵ) (MPa)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
ϵ (MPa)	39	0,35	0,25	38,83

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	462,67	5	92,53	3,52	0,0116
Especie	462,67	5	92,53	3,52	0,0116
Error	866,32	33	26,25		
Total	1328,99	38			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=6,3798

Error: 26,2521 gl: 33

Especie	Medias	n	E.E.	
G	10,12	8	1,81	A
H	10,19	8	1,81	A
O	11,80	4	2,56	A
M	12,67	6	2,09	A
V	15,75	7	1,94	B
P	19,77	6	2,09	B

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

Apéndice IX. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC de la capacitancia hidráulica antes del punto de pérdida de turgor CFT (mol m⁻² MPa⁻¹)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
CFT (mol m ⁻² MPa ⁻¹)	39	0,40	0,30	44,68

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	4,21	5	0,84	4,33	0,0039
Especie	4,21	5	0,84	4,33	0,0039
Error	6,42	33	0,19		
Total	10,64	38			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=0,5494

Error: 0,1946 gl: 33

Especie	Medias	n	E.E.	
V	0,49	7	0,17	A
P	0,67	6	0,18	A
G	0,98	8	0,16	B
M	1,17	6	0,18	B
O	1,22	4	0,22	B
H	1,41	8	0,16	B

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

Apéndice X. Análisis de la varianza y test *post hoc* DGC de la capacitancia hidráulica después del punto de pérdida de turgor CFT* (mol m⁻² MPa⁻¹)

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
CFT* (mol m ⁻² MPa ⁻¹)	39	0,33	0,22	65,98

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	24,65	5	4,93	3,19	0,0185
Especie	24,65	5	4,93	3,19	0,0185
Error	50,98	33	1,54		
Total	75,62	38			

Test:DGC Alfa=0,05 PCALT=1,5476

Error: 1,5447 gl: 33

Especie	Medias	n	E.E.	
V	0,70	7	0,47	A
P	1,07	6	0,51	A
G	1,85	8	0,44	B
H	2,43	8	0,44	B
M	2,73	6	0,51	B
O	2,90	4	0,62	B

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