

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**  
**ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES**  
**DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA**

**EVALUACIÓN DE PARÁMETROS FISIOLÓGICOS Y DE  
CRECIMIENTO EN PLANTAS DE *Quillaja saponaria* Mol.  
BAJO CONDICIONES DE DÉFICIT HÍDRICO**

Memoria para optar al Título  
Profesional de Ingeniero Forestal

**GABRIELA LUCÍA LUNA WOLTER**

Profesores Guías: Ing. Forestal, Sr. Sergio Donoso Calderón  
Ing. Forestal, Srta. Karen Peña Rojas

**SANTIAGO - CHILE.**  
**2006**

**UNIVERSIDAD DE CHILE  
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES  
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES  
DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA**

**EVALUACIÓN DE PARÁMETROS FISIOLÓGICOS Y DE CRECIMIENTO EN  
PLANTAS DE *Quillaja saponaria* Mol. BAJO CONDICIONES DE DÉFICIT  
HÍDRICO**

Memoria para optar al Título  
Profesional de Ingeniero Forestal

**Gabriela Lucía Luna Wolter**

Calificaciones:	Nota	Firma
Prof. Guía Sr. Sergio Donoso C.	7,0	.....
Prof. Guía Srta. Karen Peña R.	7,0	.....
Prof. Consejero Sr. Manuel Ibarra M.	7,0	.....
Prof. Consejero Sr. Herman Silva R.	6,0	.....

SANTIAGO-CHILE  
2006

*No te quedes inmóvil al borde del camino  
No congeles el júbilo  
No quieras con desgana  
No te salves ahora ni nunca  
No te salves  
No te llenes de calma  
No reserves del mundo sólo un rincón tranquilo  
No dejes caer los párpados pesados como juicios  
No te quedes sin labios  
No te duermas sin sueño  
No te pienses sin sangre  
No te juzgues sin tiempo*

*Mario Benedetti*

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a todos aquellos que han contribuido, directa e indirectamente, en el desarrollo de este estudio y mi formación en muchos aspectos de la vida, en especial a:

Mis padres por haberme inculcado el amor a la naturaleza, por su confianza y entrega incondicional. A mi hermana y sobrina por su alegría y comprensión. Y a toda mi familia por su cariño y apoyo, en especial a mis tíos Mati y Chago. A Marcelo que ha sido mi confidente y cómplice, que me ha dado fuerzas y apoyo constante, por nuestro amor y futuro juntos.

Mis profesores guías Sergio Donoso y Karen Peña, por su disposición para atender, comprender y resolver las dudas que surgieron en el camino. Sus enseñanzas, consejos y responsabilidad fueron fundamentales para el desarrollo de este trabajo.

Mis profesores consejeros, Manuel Ibarra y Herman Silva, por su apoyo y consejo preciso que permitieron el desarrollo de este estudio.

Vivero Antumapu, Laboratorio de Biología Vegetal, Laboratorio de Suelos Ventura Matte, en especial a la Sra. Cristina Sáez, Paulette Naulin, Sr. Addi Franco.

Mis amigos y compañeros de aula, quienes con su alegría y entusiasmo llenaron este camino de buenos momentos, en especial a Diego, Carola, Andrea, Gustavo, Sebastián, Fran, Gabi y a todos aquellos que confiaron en mí y me apoyaron en todo momento.

A todos ellos muchas gracias.

## RESUMEN

Quillay (*Quillaja saponaria* Mol.) es un árbol endémico, que crece en la zona de clima mediterráneo de Chile. Este clima, genera un acentuado estrés hídrico estival en las plantas, lo que provoca reducciones en el crecimiento y diferentes respuestas fisiológicas.

El objetivo del estudio fue caracterizar las respuestas fisiológicas y de crecimiento en plantas de quillay de dos años de edad sometidas a déficit hídrico en condiciones semicontroladas de vivero. Las plantas fueron sometidas a dos tratamientos, un testigo con riego frecuente (T0) y un tratamiento con riego restringido manteniendo un potencial hídrico de base cercano a  $-3,5$  MPa (T1). Finalizado el período de déficit hídrico, se procedió a rehidratar las plantas durante un mes.

A medida que aumentó el déficit hídrico, se observó una disminución en el potencial hídrico ( $\Psi_b$ ) y el contenido hídrico relativo ( $CHR_b$ ) de base. Los menores valores se encontraron con un 30% de agua en el sustrato. Los resultados mostraron una disminución del potencial osmótico en condición de déficit hídrico. Sin embargo, hubo una disminución del módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) de 50% en las plantas pertenecientes al testigo (T0). Los parámetros hídricos alcanzaron un nivel de recuperación muy similar a las condiciones iniciales del ensayo.

Además, se detectó disminución de los valores de fotosíntesis neta ( $F_n$ ), conductancia estomática ( $C_e$ ), transpiración ( $T$ ) y concentración de  $CO_2$  interno ( $C_i$ ), en las hojas adultas en T1 en comparación los altos valores de T0. En hojas jóvenes ocurrió algo similar en estos parámetros, excepto en  $C_i$ , donde éste presentó mayores valores en T1 que en T0. Esto puede deberse principalmente a una limitación no estomática junto a la inmadurez de las hojas.

Las plantas sometidas a déficit hídrico experimentaron una mayor reducción en el crecimiento en longitud, diámetro a la altura del cuello, área de la hoja y biomasa total respecto a las plantas testigo. En este sentido, se observó una relación inversa entre el crecimiento individual y el déficit hídrico.

Quillay presentó una gran plasticidad de respuestas: Mecanismo de tolerancia, como una tendencia hacia el ajuste osmótico y no hacia el ajuste elástico; un posible mecanismo de

evitación, como la pérdida de biomasa foliar y mayor crecimiento del sistema radicular, lo que le permitiría tener una respuesta apropiada frente a la sequía.

### **PALABRAS CLAVES**

*Quillaja saponaria*, potencial hídrico, intercambio gaseoso, biomasa.

## SUMMARY

Quillay (*Quillaja saponaria* Mol.) is an endemic tree that grows in a zone of mediterranean climate in Chile. This climate generates a marked summer water stress in plants, which causes reductions in growth and different physiological response.

The aim of the study was to characterize the physiological parameters and growth in a two years age quillay plants, that were maintained under water deficit in nursery semicontrolled conditions. The plants were divided in two treatments; well-watered plants (control-T0), and a treatment with limited water availability, maintaining predawn water potential near - 3.5 MPa (T1). Ended the period of water deficit, plants were watered during a month.

As it increased the water deficit, a diminution in predawn water potential ( $\Psi_{pd}$ ) and relative water content was observed ( $RWC_{pd}$ ). The smaller values were found with a 30% of water content. The osmotic potential show a diminution in water deficit condition. Nevertheless, there was a diminution of bulk elastic modulus ( $\epsilon$ ) of 50% in the control plants (T0). The water parameters reached a level of recovery very similar to the initial conditions of the control.

Additionally, were detected a decreasing in the values of net photosynthesis (A), stomatal conductance (gs), transpiration (E) and intercellular CO<sub>2</sub> concentration (Ci), in the adult leaves in T1 in contrast to high values of T0. In young leaves it happens something similar in these parameters, except in Ci, where this one presents greater values in T1 than in T0. This affects photosynthesis by stomatal limitation, but accompanied by immaturity of leaf.

The results show a great variability in growth and dry matter production. Plants maintained water deficit, show a greater reduction in the growth in length, DAC, leaf area and total biomass respect to control plants. An inverse relation between individual growth and water deficit is observed.

Quillay presented great plasticity of responses; tolerance mechanism as the osmotic adjustment and does not elastic adjustment, possible mechanisms of avoidance, like the loss of leaf biomass and greater growth of root system. This would allow him to have an appropriate response forehead to drought.

## **KEYWORDS**

*Quillaja saponaria*, water potencial, gas exchange, biomass allocation and growth

## ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN .....	1
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	3
2.1 Aspectos generales de la especie.....	3
2.2 Déficit hídrico en las plantas.....	4
2.2.1 Déficit hídrico y transporte de agua.....	5
2.2.2 Déficit hídrico y fotosíntesis.....	6
2.2.3 Crecimiento y distribución de biomasa en condiciones de déficit hídrico.....	7
3. MATERIALES Y MÉTODO .....	8
3.1 Material vegetal y condiciones de cultivo .....	8
3.2 Tratamientos.....	8
3.3 Parámetros y variables evaluados .....	10
3.3.1 Determinación de parámetros hídricos foliares .....	10
3.3.2 Determinación de parámetros de intercambio gaseoso .....	11
3.3.3 Determinación de parámetros de crecimiento y biomasa .....	12
3.4 Análisis estadístico .....	13
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	14
4.1 Relaciones hídricas .....	14
4.2 Intercambio Gaseoso .....	18
4.3 Crecimiento y Distribución de Biomasa.....	22
5. CONCLUSIONES.....	27
6. BIBLIOGRAFÍA .....	28

## 1. INTRODUCCIÓN

El quillay (*Quillaja saponaria* Mol.) es un árbol endémico, componente del tipo forestal esclerófilo. Esta especie crece entre las regiones IV y IX, tolerando suelos pobres, altas fluctuaciones térmicas y condiciones extremas de sequía (Rodríguez *et al.*, 1986). Además posee características que le otorgan ventajas desde el punto de vista ecológico y económico, frente a otras especies. La primera se refiere a su amplia distribución geográfica y por ende gran tolerancia a distintos ambientes, y la segunda tiene relación con la diversidad de productos que otorga, siendo el más importante la saponina, usada con fines industriales, farmacéuticos y agronómicos. La alta demanda por corteza de *Q. saponaria*, principal fuente de saponinas y el cambio de uso de los suelos, ha ido generando su disminución progresiva, especialmente en la zona norte de su distribución, donde las restricciones hídricas son severas.

El grado de disponibilidad hídrica resulta fundamental en la distribución de las plantas en la superficie terrestre. Por lo mismo, muchas especies han debido adaptarse a condiciones desfavorables de suministro de agua, generando una serie de consecuencias para su desarrollo. Los mecanismos adaptativos a baja disponibilidad hídrica mejoran la capacidad de sobrevivencia de las plantas en desmedro de su crecimiento, aunque también es posible utilizar esta condición como herramienta para obtener mejores productividades en condiciones extremas.

El conocimiento de los mecanismos que presenta el quillay para mitigar el estrés hídrico, permitirá establecer las bases para desarrollar un manejo silvicultural que considere las restricciones hídricas. Ello resulta muy importante en zonas mediterráneas, donde se debe conjugar, una máxima producción de biomasa y protección contra la erosión del suelo, con un consumo de agua reducido.

Este trabajo tuvo como objetivo general, evaluar parámetros fisiológicos y de crecimiento en plantas de quillay de dos años de edad sometidas a déficit hídrico en condiciones semicontroladas de vivero.

Los objetivos específicos fueron; caracterizar y evaluar el comportamiento de los parámetros hídricos foliares en individuos sometidos a riego permanente y a riego restringido; evaluar las respuestas en intercambio gaseoso al final del tratamiento con

déficit hídrico y evaluar la respuesta de plantas de quillay al déficit hídrico en términos de crecimiento y distribución de biomasa.

## 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 Aspectos generales de la especie

*Quillaja saponaria* Molina (Rosaceae), es un árbol perennifolio, endémico de amplia distribución, abarcando desde la IV a la IX Región, en la zona litoral, central y andina. Se sitúa a altitudes que van desde los 15 hasta los 1.600 m.s.n.m. en la precordillera de Los Andes (Rodríguez *et al.*, 1986).

Esta especie es componente del tipo forestal esclerófilo, donde constituye una asociación mixta con Espino (*Acacia caven*), Litre (*Lithraea caustica*), Huingán (*Schinus polygamus*) y Boldo (*Peumus boldus*), entre otros. Es un árbol adaptado a climas secos y cálidos, pero también se halla en sitios más frescos y húmedos, con una precipitación media anual de 200 a 1.500 mm. Además, está adaptada para resistir ambientes estériles y secos, creciendo tanto en las laderas de exposición norte como sur (Rodríguez *et al.*, 1986; Vita, 1966). De acuerdo al último Catastro y Evaluación de los Recursos Vegetacionales de Chile (CONAF, CONAMA, BIRF, 1999), el bosque esclerófilo con quillay cubre una superficie de 311.072 ha, lo que significa un 2,3% del total nacional de bosque nativo.

Esta especie arbórea es una de las más valiosas desde el punto de vista económico por la diversidad de productos que otorga. El producto más importante a nivel comercial es la saponina que se extrae de su madera y corteza, la que es usada con fines farmacéuticos, industriales y agronómicos (Vita, 1993), entre sus principales usos destaca la fotografía, cosméticos, espumante de bebidas, detergentes, etc., por lo cual tiene una demanda permanente (FAO, 1995; San Martín y Briones, 1999).

Otros usos corresponden a: medicamentos, producción de miel, hojarasca de alta calidad para tierra de hoja, arborización urbana, cortina cortaviento, además de artesanías, carbón y leña, entre otros (Benedetti *et al.*, 2000).

Además se está desarrollando una serie de investigaciones para desarrollar nuevas aplicaciones para el quillay, en las que se mide su impacto y utilidad como fungicida natural, reductor de colesterol en humanos o para el mejoramiento de metabolismo en

animales, control de lluvia ácida en procesos electrolíticos, entre otras (Osbourn, 1996; San Martín, *et al.*, 2005).

## **2.2 Déficit hídrico en las plantas**

La sequía es una de las limitaciones ambientales que afecta principalmente la distribución de las especies vegetales y su desarrollo. Los efectos del déficit hídrico sobre la fisiología de las plantas varían en función de la especie y su grado de tolerancia al fenómeno, y también en función de la magnitud de la falta de agua y de la rapidez con la que experimenta la carencia de ella.

La resistencia a la sequía es la capacidad que tienen las plantas para soportar periodos de déficit hídrico (Larcher, 1995). Esta capacidad es una característica compleja y existen tres mecanismos para enfrentar los periodos de sequía: los mecanismos de escape, se presentan en plantas de gran plasticidad, con un desarrollo fenológico rápido, que adaptan su ciclo vegetativo y reproductivo a la disponibilidad de recursos y a las condiciones climáticas. Los mecanismos de evitación están destinados a retrasar la deshidratación de la planta, para evitar llegar a un déficit hídrico. La estrategia es incrementar al máximo la captación de agua y reducir al mínimo sus pérdidas, a través entre otros, del aumento en profundidad y densidad de las raíces, reducción del área foliar y de la radiación absorbida (Levitt, 1980; Bradford y Hsiao, 1982). Los mecanismos de tolerancia permiten que la planta siga siendo funcional aunque haya pérdida de agua y se produzca un déficit hídrico. Según Turner (1986a), la resistencia a la sequía está asociada a potenciales hídricos bajos y separa los mecanismos en dos tipos; los destinados al mantenimiento de la turgencia celular (ajuste osmótico y ajuste elástico) y los que permiten la tolerancia a la deshidratación (tolerancia protoplasmática).

La sequía afecta rápidamente a los procesos relacionados con la turgencia celular y, particularmente, el crecimiento de los meristemas (Hsiao, 1973). Si la sequía persiste, o la magnitud de la misma es muy acentuada, también se ven afectados otros procesos fisiológicos. Entre ellos, cabe destacar el cierre estomático, que conduce a un descenso de las tasas de fotosíntesis y a una disminución del transporte de agua en el xilema. Ello a su vez, implica un descenso del transporte, por flujo en masa, de los elementos absorbidos en la raíz, hacia el resto de la planta (Shaner y Boyer, 1976).

De acuerdo a lo anterior, resulta conveniente referirse a los efectos que produce el déficit hídrico dentro de la planta, a nivel del transporte de agua, fotosíntesis, crecimiento y distribución de biomasa.

### **2.2.1 Déficit hídrico y transporte de agua**

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

El CHR de un tejido se expresa habitualmente en función del peso de agua a plena saturación (Weatherley, 1970). Este índice se relaciona con el potencial hídrico porque éste y sus componentes, potencial de presión y de solutos, son función del volumen de agua del protoplasma.

El  $\pi$  registra la presencia de solutos disueltos en el sistema (Salisbury y Ross, 1994). El AO es una acumulación activa de solutos que lleva a una disminución del potencial osmótico a plena turgencia ( $\pi_{100}$ ) y en el punto de marchitez ( $\pi_0$ ) y que permite mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos (Morgan, 1984 y 1992; Turner, 1986b). Ello permite mantener el crecimiento celular, la apertura estomática, el desarrollo de la fotosíntesis y favorecer la supervivencia a la deshidratación. La existencia del AO ha sido demostrada en hojas y otros órganos en un amplio rango de especies (Morgan, 1984), sin embargo, existe una considerable variación en la magnitud del AO y éste puede fluctuar desde la completa mantención del potencial de turgor hasta ningún grado de mantención (Turner, 1986a).

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

En un estudio realizado en plántulas de *Quillaja saponaria* sometido a déficit hídrico, Noton (1976), encontró que el potencial hídrico total ( $\Psi_T$ ) y el potencial de solutos ( $\pi$ ) se ven fuertemente afectados en la medida en que disminuye la disponibilidad de agua en el suelo. Así, las plantas sometidas a potencial del suelo ( $\Psi_{\text{suelo}}$ ) de -0,3 a -0,6 MPa, disminuyeron su  $\pi$  de -0,13 a -0,26 MPa.

### **2.2.2 Déficit hídrico y fotosíntesis**

Los cambios en el balance hídrico celular constituyen una de las causas principales de las alteraciones en la fotosíntesis y en el crecimiento (Hanson y Hitze, 1982; Kramer, 1983). La disminución de la fotosíntesis se atribuye principalmente al cierre estomático, aunque puede ser que el efecto perjudicial de la deshidratación en el metabolismo celular se deba a la presencia de otros factores no estomáticos (Kramer, 1983; Kozlowski *et al.*, 1991; Kramer y Boyer, 1995; Nilsen y Orcutt, 1996; Lawlor y Cornic, 2002).

En climas mediterráneos, se pueden llegar a conjugar todos los factores ambientales promotores de estrés al mismo tiempo. La asimilación de CO<sub>2</sub> debe establecer un compromiso entre el gasto hídrico, la fijación de materia y energía, y la disipación de la energía solar excesiva, para así lograr una respuesta apropiada frente a la sequía (Herralde, 2000).

En condiciones de déficit hídrico, dependiendo de la especie y la intensidad del estrés, la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> puede disminuir hasta valores cercanos a cero, sin que se detecte ninguna reducción significativa en la capacidad fotosintética del mesófilo (Chaves, 1991). Los daños permanentes en dicha capacidad suelen desarrollarse cuando además se superponen dos tipos de estrés, por exceso de radiación y altas temperaturas, que se traducen en procesos inhibitorios de las enzimas fotosintéticas y en la cadena de transporte electrónico (Boyer *et al.*, 1987).

En diversas especies uno de los efectos más importantes en condiciones de déficit hídrico es la reducción en: fotosíntesis neta (Fn), conductancia estomática (Ce) y transpiración (T) (Serrano, 1992; Herralde, 2000; Peña-Rojas *et al.* 2004; Gindaba *et al.*, 2005). De lo anterior, se puede observar una estrecha relación entre el intercambio gaseoso y déficit hídrico.

En individuos de Tamarugo y Algarrobo se ha encontrado una limitación en las tasas máximas de fotosíntesis con el aumento de la temperatura y el déficit hídrico, lo cual se hace más crítico cuando se aplican ambos factores estresantes (Delatorre, 1996).

### **2.2.3 Crecimiento y distribución de biomasa en condiciones de déficit hídrico**

El equilibrio hídrico interno de la planta controla los procesos fisiológicos y las condiciones que determinan la cantidad y la calidad del crecimiento de las plantas (Kramer, 1983). Según el mismo autor, la disponibilidad de agua puede alterar en gran medida el área foliar, la tasa de fotosíntesis, el patrón de distribución de biomasa y por consecuencia, la productividad de la planta.

En plantas de *Eucalyptus globulus* de tres años de edad plantadas a distintos espaciamientos, Donoso y Ruiz (2001) encontraron que la menor disponibilidad de agua inhibe el crecimiento en altura y diámetro. Esto se ve acentuado con la disminución del espaciamiento y durante los meses de mayor estrés hídrico.

En otro estudio realizado en plantas de *Prosopis argentina* y *Prosopis alpataco* bajo condiciones de estrés hídrico, Villagra y Cavagnaro (2006) encontraron una disminución en la biomasa total y por componentes (biomasa de hojas, tallos y raíces) en las plantas sometidas a estrés hídrico.

Delatorre (1996), observó que tanto el volumen radicular como el área foliar de plantas de dos años de edad de *Prosopis chilensis* (Mol) Stutz y *Prosopis tamarugo* (Phil), disminuyen con el déficit hídrico, siendo la última variable la más afectada. Probablemente esto es una respuesta de adaptación de las plantas, a fin de disminuir el área foliar reduciendo con esto las pérdidas de agua por transpiración.

La distribución de biomasa, crecimiento y área foliar bajo condiciones de sequía ha sido ampliamente estudiada en cultivos agrícolas. En un estudio realizado en *Barleria lupulina*, planta arbustiva de ciclo perenne, bajo tres regímenes de riego, se encontró que el estrés hídrico afectó la distribución de asimilados. La relación área foliar (RAF) y el área foliar específica (AFE), disminuyeron en las plantas bajo estrés hídrico severo (Paz *et al.*, 2003).

### **3. MATERIALES Y MÉTODO**

El ensayo se realizó en el Vivero Antumapu de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Chile, ubicado en la Región Metropolitana (33° 40' S y 70° 38' O, altitud de 605 msnm), durante el periodo estival 2004 - 2005, bajo condiciones semicontroladas. Antumapu se encuentra en una zona de clima templado mesotermal mediterráneo semiárido. El régimen hídrico se caracteriza por una precipitación media anual de 419 mm, un déficit hídrico de 997 mm y un período seco de 8 meses (Santibáñez y Uribe, 1990). Los suelos son de origen aluvial, con textura franco arenosa y textura media (Comisión Nacional de Riego, 1981).

#### **3.1 Material vegetal y condiciones de cultivo**

Se seleccionaron 39 individuos de quillay (*Quillaja saponaria* Mol.), de dos años de edad procedentes de semillas cultivadas en el Vivero Antumapu con características similares en cuanto a tamaño, biomasa aérea y estado sanitario.

Cada planta fue transplantada a una maceta de un volumen de 8 litros. Como sustrato se empleó una mezcla de suelo del sector, arena y perlita (4:3:3 en volumen), al cual se le agregó fosfato triple y urea (1,20 y 0,32 g/l respectivamente).

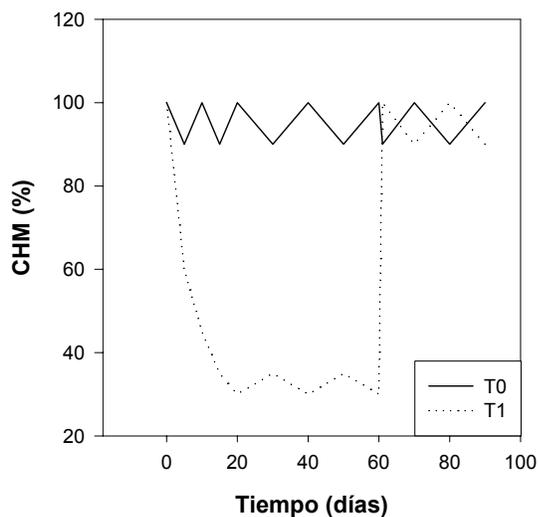
Las macetas fueron distribuidas al azar en un sitio abierto del vivero Antumapu, y éstas se mantuvieron a capacidad de campo del sustrato durante un mes, para que se adapten a las nuevas condiciones antes de iniciar los tratamientos. El ensayo fue conducido de acuerdo a un diseño completamente aleatorio y el período experimental tuvo una duración de 90 días.

#### **3.2 Tratamientos**

Después del período de adaptación, las plantas de quillay fueron sometidas a los siguientes tratamientos: 21 individuos con riego restringido hasta alcanzar un potencial hídrico de base cercano a  $-3,5$  MPa (Tratamiento con déficit hídrico = T1) y como testigo se utilizaron 15 individuos con riegos frecuentes a capacidad de campo (Testigo = T0).

Para controlar la pérdida de humedad del sustrato se determinó el porcentaje de la capacidad hídrica de las macetas (% CHM); para lo cual al inicio del ensayo se regaron todas las macetas hasta saturación y se controló el peso después de 24 horas de 5 individuos del tratamiento testigo y 9 del tratamiento con déficit hídrico, para luego determinar el peso de cada maceta a capacidad de campo. El % CHM se calculó por diferencia de peso con respecto al valor inicial a capacidad de campo, realizando el control cada dos días de los mismos individuos con una balanza de pie con precisión de 0,1 kg.

Los individuos del tratamiento testigo (T0) se mantuvieron en alrededor del 100% CHM, para lo cual fueron regados a capacidad de campo en cada control del peso. Por otra parte, los individuos con déficit hídrico (T1) se controlaron periódicamente y se evaluaron cuando el % CHM alcanzaron valores aproximados a 100%, 60%, 40% y 30%, cuyo peso aproximado fue de 12,7; 11,6; 11,1 y 10,9 kg, respectivamente. Este último valor, se relacionó con el mínimo nivel de potencial hídrico de base a alcanzar (-3,5 MPa). Valor que se determinó en experiencias previas utilizando ramillas con diferentes niveles de hidratación. Esta condición se mantuvo por un mes, adicionando mediante riego la diferencia de agua perdida en el peso. Al término de este período los individuos de T1 fueron rehidratados para evaluar su capacidad de recuperación. Esta condición duró alrededor de 30 días y consistió en riegos a capacidad de campo cada dos días. En la siguiente figura se puede observar esta secuencia.



**Figura 1.** Diseño del ensayo: Curva de pérdida de humedad del sustrato en las macetas (% CHM).

### 3.3 Parámetros y variables evaluados

Los parámetros se evaluaron a nivel de: relaciones hídricas, intercambio gaseoso, crecimiento y distribución de biomasa en las plantas.

#### 3.3.1 Determinación de parámetros hídricos foliares

La evaluación de las relaciones hídricas se realizó en ambos tratamientos, para lo cual, se efectuaron mediciones de los potenciales hídricos de base o al alba ( $\Psi_b$ ). Para esto se utilizó una bomba de presión (Scholander *et al.*, 1965) modelo PSI System 1100. Las mediciones estuvieron determinadas por los distintos niveles de % CHM alcanzados (100%, 60%, 40%, 30% y rehidratación, que corresponden a los días 1, 4, 50, 15 y 80, respectivamente). Estas mediciones se realizaron al alba (6 y 7 horas, tiempo solar) a 6 individuos de ambos tratamientos, seleccionados al azar. Para lo cual se extrajeron ramillas ubicadas en el tercio superior de cada una de las plantas, procurando que tengan características similares en cuanto a número, madurez y tamaño de hojas.

Para conocer otros parámetros relacionados con el funcionamiento hídrico bajo condiciones de déficit hídrico y compararlos con la condición de riego permanente, se construyeron curvas de presión volumen (P/V). La oportunidad de las mediciones y la bomba de presión utilizada fue la misma que para la medición del  $\Psi_b$ . Para su construcción se trabajó con las ramillas de T0 y T1 del material utilizado en la medición de  $\Psi_b$ . Estas curvas se elaboraron siguiendo la técnica desarrollada por Tyree y Hammel (1972) y Turner (1988), para lo cual las muestras fueron introducidas en frascos con agua destilada a 4°C por 24 horas en oscuridad, con el objeto de rehidratar los tejidos, para luego iniciar la medición. Se utilizó el método de “libre deshidratación” (Karlic y Richter, 1983).

Las curvas de presión volumen fueron utilizadas para estimar los siguientes parámetros: el contenido hídrico relativo (CHR), potencial de solutos u osmótico ( $\pi$ ), potencial de presión ( $\Psi_p$ ), y módulo de elasticidad de la pared celular ( $\epsilon$ ).

Para el cálculo del CHR, se determinaron los pesos fresco ( $P_F$ ), hidratado ( $P_H$ ) y seco ( $P_S$ ) de las muestras. El  $P_F$  se obtuvo mediante mediciones sucesivas de peso después de

cada presión aplicada en una balanza con precisión de 0,001 g.  $P_H$ , correspondió al peso de la muestra después de 24 horas de rehidratación.  $P_S$ , se determinó después que las muestras permanecieron a 65°C en estufa de aire forzado hasta alcanzar un peso estable. En base a estos datos se obtuvo el valor de CHR para cada presión aplicada, la cual es definida por Weatherley (1970) como:

$$CHR = \frac{(P_f - P_s)}{(P_h - P_s)} \times 100 \quad (1)$$

Para la estimación de los parámetros se utilizó la transformación tipo II (Tyree y Richter, 1981), la cual relaciona el inverso del potencial con el CHR.

$$\left( \frac{1}{\Psi_T} \right) = a * CHR + b \quad (2)$$

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

Los parámetros estimados fueron los siguientes:

- Potencial Osmótico a Plena Turgencia ( $\pi_{100}$ ): se obtuvo mediante el inverso de la ecuación 2, dando valor a  $CHR = 1$ .
- Potencial Osmótico a Cero Turgor ( $\pi_0$ ): que es el  $\pi$  correspondiente para  $\Psi_p = 0$ .
- Módulo de Elasticidad ( $\epsilon$ ): se obtuvo como  $\frac{\Delta\Psi_p}{\Delta CHR}$ , donde  $\Psi_p = a * CHR + b$   
a, b son los coeficientes de la regresión.
- Contenido Hídrico Relativo a Cero Turgor ( $CHR_0$ ): que es el CHR correspondiente para  $\Psi_p = 0$ .

### 3.3.2 Determinación de parámetros de intercambio gaseoso

El intercambio de gases se midió en 5 individuos de T0 y 5 de T1, y las mediciones se realizaron al término del período de déficit hídrico alrededor del medio día. Para esto se seleccionaron aleatoriamente hojas adultas y jóvenes, con características homogéneas en área foliar y estado sanitario. Los parámetros a evaluar fueron: fotosíntesis neta,  $F_n$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); conductancia estomática,  $C_e$ , ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); transpiración,  $T$ , ( $\text{mol H}_2\text{O}$

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );  $\text{CO}_2$  interno,  $C_i$ , ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y radiación fotosintéticamente activa ,RFA, ( $\mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), utilizando un IRGA ADC-LCI. Además se midió la temperatura foliar,  $T_f$ , ( $^{\circ}\text{C}$ ) utilizando un termómetro infrarrojo modelo CHY 110.

### **3.3.3 Determinación de parámetros de crecimiento y biomasa**

Para determinar diferencias en el crecimiento de los individuos sometidos a condiciones de sequía controlada y compararlas con los individuos en condiciones sin déficit hídrico se midió el crecimiento del diámetro a la altura del cuello (DAC) y longitud (l) de la rama del eje principal de 36 y 30 plantas al inicio y al término del ensayo, respectivamente, las que fueron previamente marcadas. Estas mediciones se realizaron con un pie de metro con precisión de 0,1 mm y una huincha con precisión de 0,1 cm, respectivamente. La oportunidad de las mediciones coincidió con las realizadas anteriormente para  $\Psi_b$ .

Al inicio de los tratamientos se determinó la biomasa radicular y aérea de 3 individuos elegidos al azar. De la misma forma al final del período de sequía, se procesaron 3 individuos de T0 y 3 de T1. A cada planta muestreada se separó el sistema radicular de la parte aérea, el que a su vez, se dividió en hojas y material leñoso. Estas muestras fueron puestas a secar a  $65^{\circ}\text{C}$  en una estufa de aire forzado hasta alcanzar un peso estable, con lo cual se obtuvo la biomasa total y por componente.

Al comienzo y al término del ensayo se estimó el área de la hoja, para lo cual se utilizó una submuestra de 50 hojas obtenidas de la biomasa foliar antes determinada. La superficie foliar se calculó utilizando un escáner, con una resolución de 600 dpi y escala binaria (blanco/negro), calculando la proporción de niveles que pertenecen a las hojas dentro del área total de la imagen.

Para realizar los cálculos de los parámetros de crecimiento se relacionaron entre sí: la relación parte aérea / parte subterránea ( $A/S = \text{biomasa seca de hojas y material leñoso} / \text{biomasa seca radical}$ ) (Klepper, 1991), peso foliar específico (PFE = g de biomasa foliar / área de la hoja  $\text{cm}^2$ ), y área foliar específica (AFE = área de la hoja  $\text{cm}^2$  / g de biomasa foliar) .

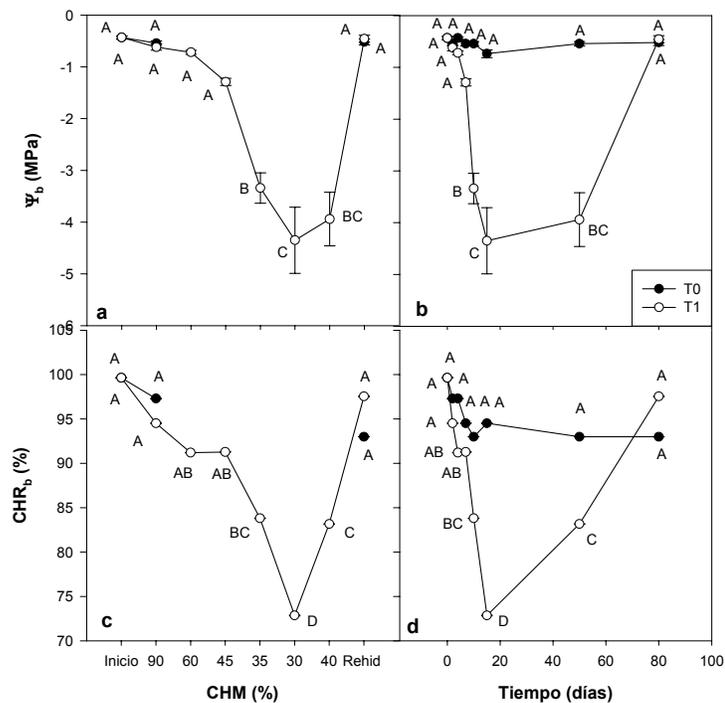
### **3.4 Análisis estadístico**

El ensayo fue conducido de acuerdo a un diseño completamente aleatorio con seis o cinco repeticiones. Los distintos parámetros obtenidos de las relaciones hídricas, intercambio gaseoso, crecimiento y biomasa fueron sometidos a un análisis de varianza (ANDEVA) con un nivel  $\alpha = 0,05$ , para determinar diferencias entre los tratamientos a distintos porcentajes de capacidad hídrica de la maceta alcanzados. Se utilizó la prueba de rango múltiple de Duncan (1955), cuando hubo diferencias estadísticas. Para el procesamiento de los datos se utilizó el programa estadístico SPSS 11.5 para Windows.

## 4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 4.1 Relaciones hídricas

El contenido hídrico de las macetas (CHM) del tratamiento testigo (T0), presentó valores cercanos a 100% durante el desarrollo del ensayo. A diferencia del tratamiento con déficit hídrico (T1), en el cual el CHM disminuyó rápidamente desde el inicio del ensayo, logrando valores cercanos a 35% CHM a diez días de iniciado el estudio y durante el período de restricción hídrica, se mantuvo en promedio valores cercanos a 45%. Como resultado de lo anterior, se observó una marcada reducción de los valores del potencial hídrico de base foliar ( $\Psi_b$ ) y del contenido hídrico relativo de base ( $\text{CHR}_b$ ), en relación al tratamiento T0 (Figura 2). El  $\Psi_b$  y el CHM en ambos tratamientos presentaron una alta correlación lineal entre sí ( $R = 0,78$ ;  $s_{xy} = 1,07$ ).



**Figura. 2:** Potencial hídrico de base ( $\Psi_b$ ; a, b) y contenido hídrico relativo de base ( $\text{CHR}_b$ ; c, d) vs. % CHM (a, c) y/o el tiempo de duración del ensayo (b, d). Cada valor representa el promedio  $\pm$  EE de 6-4 mediciones. Los símbolos representan: tratamiento testigo (T0, ●) y tratamiento con déficit hídrico (T1, ○). Las letras mayúsculas indican la diferencia significativa ( $p \leq 0,05$ ) en los tratamientos durante el ensayo.

Se observó durante el ensayo en las plantas T0, valores promedio de -0,5 MPa en  $\Psi_b$  y un 92 % en  $\text{CHR}_b$ . El  $\Psi_b$  de las plantas T1, presentaron diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ), a partir del décimo día ( $\Psi_b = -3,3$  MPa y  $\text{CHM} = 35\%$ ), respecto a las plantas T0. Esta diferencia se acentúa en la medida que el déficit hídrico fue mayor, alcanzando valores de -4,4 MPa para un  $\text{CHM}$  de 30% (Figura 2a y 2b). Por otra parte el  $\text{CHR}_b$ , presentó diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) respecto al testigo desde las mediciones iniciales (cuarto día) y las diferencias al igual que en  $\Psi_b$  se acentúan con la disminución del  $\text{CHM}$  (Figura 2c y 2d). Después del período de rehidratación (80 días), se pudo observar una recuperación en los valores de  $\Psi_b$  y  $\text{CHR}_b$  para las plantas sometidas a déficit hídrico, alcanzando valores similares a los del inicio del ensayo y a las plantas T0, por lo que en esta etapa no se encontró diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 2). Esto indicaría que *Q. saponaria* tiene una buena capacidad de adaptación a condiciones de déficit hídrico, recuperándose con rapidez.

Giliberto y Estay (1978) hallaron una pequeña variación estacional, en el período de un año, del potencial hídrico del xilema en *Q. saponaria*, en condiciones de campo, y durante el verano éstos ocasionalmente bajaban de -2,5 MPa. Además encontraron que esta especie poseía un sistema radicular más profundo y desarrollado que el de *Satureja gilliesii*, *Colliguaya odorifera*, *Retanilla ephedra*, y *Cryptocarya alba*, por lo que los potenciales xilemáticos eran más altos y menos variables que el de las otras especies.

El comportamiento observado en el potencial hídrico de base foliar y el contenido hídrico relativo (Fig. 2), sometido a déficit hídrico, concuerda con lo obtenido por varios autores en especies arbóreas mediterráneas (Peña-Rojas *et al*, 2004; Sackali y Ozturk, 2004; Drunasky y Struve, 2005; Gindaba *et al.*, 2005; Romero y Botía, 2006). Así, se observaron valores más negativos para  $\Psi_b$  en las plantas bajo condiciones de estrés hídrico que en las plantas del tratamiento sin estrés y el  $\text{CHR}_b$  también disminuyó en las plantas sometidas a déficit hídrico con respecto al control.

Comparativamente, los valores determinados fueron inferiores a los señalados por Romero y Botía (2006) en una plantación de *Prunus dulcis* Mill. (Rosaceae) de 13 años de edad, quienes obtuvieron valores de  $\Psi_b$  de -0,45 a -2 MPa bajo condiciones de déficit hídrico. Se debe considerar que dicho estudio se desarrolló en condiciones de campo y con árboles en estado de desarrollo juvenil.

En otro estudio sobre relaciones hídricas de *Atriplex repanda*, a dos niveles de disponibilidad de agua, Silva y Acevedo (1993) observaron un aumento de la resistencia a la pérdida de agua de las plantas condicionadas al déficit hídrico. Al finalizar un período de desecamiento, para las plántulas del régimen seco el  $\Psi_b$  observado fue -5 MPa con un CHR de 77%.

Al analizar los parámetros hídricos de las curvas presión-volumen realizadas entre enero y marzo, se obtuvieron diferencias en el comportamiento hídrico entre los tratamientos durante el ensayo (Cuadro 1).

**Cuadro 1:** Valores promedio (n = 4-6) del potencial osmótico a pleno turgor ( $\pi_{100}$ ), a turgor cero ( $\pi_0$ ), módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) y contenido hídrico a turgencia nula (CHR<sub>0</sub>) en plantas de quillay, observados en distintos períodos del ensayo para cada tratamiento.

Parámetro	Tratamiento	Período de Medición		
		Inicio (día 1)	Día 50	Rehidratación (día 80)
$\pi_{100}$ (MPa)	T0	- 3,04 Aa	- 2,74 Aa	- 1,79 Ab
	T1	- 2,97Aa	- 2,64 Aab	- 2,1 Ab
$\pi_0$ (MPa)	T0	- 3,48 Aa	- 3,44 Aa	- 2,59 Ab
	T1	- 3,52 Aa	- 3,16 Aab	- 2,57 Ab
$\epsilon$ (MPa)	T0	15,16 Aa	14,09 Aa	7,56 Ab
	T1	17,57Aa	17,68 Aa	16,52 Ba
CHR <sub>0</sub> (%)	T0	81,83 Aa	81,85 Aa	74,72 Ab
	T1	83,75 Aa	88,61 Ba	89,53 Ba

Las letras mayúsculas y minúsculas indican diferencias significativas entre los tratamientos y en el tratamiento respectivamente en diferentes períodos del ensayo ( $p \leq 0,05$ ) para cada parámetro.

Tanto, el potencial osmótico a máxima turgencia ( $\pi_{100}$ ) como a cero turgor ( $\pi_0$ ) mostraron diferencias significativas en los tratamientos en los valores medidos en el período de rehidratación respecto a los valores de las evaluaciones anteriores (Cuadro 1) y no hubo diferencias significativas entre T0 y T1. Sin embargo, la diferencia de los valores de  $\pi_{100}$  en la rehidratación fue de 0,31 MPa, lo que nos indicaría el grado de ajuste osmótico de la especie, valor que se encuentra en el rango comprendido entre 0,2 y 1,8 MPa discutido por Tyree y Jarvis (1982), en el que existiría ajuste osmótico.

El potencial osmótico a máxima turgencia ( $\pi_{100}$ ) mostró una alta variabilidad en T1 en los distintos CHM alcanzados y su disminución se asocia a una mayor capacidad de ajuste

osmótico, lo que puede ser interpretado como un mecanismo destinado a reducir las pérdidas de agua.

Dentro de los tratamientos y durante el período de ensayo, el  $CHR_0$  en T1 aumentó de 83,75 a 89,53%, mientras que en T0 se produjo una disminución desde 81,83 hasta 74,72%, en respuesta a la buena disponibilidad hídrica durante todo el ensayo (Cuadro 1). Lo anterior nos estaría indicando que las plantas del tratamiento T0 pierden su capacidad para evitar la sequía, mientras que las plantas del tratamiento T1 a pesar de la pérdida hídrica del sustrato, elevan su  $CHR_0$ , indicando que están realizando modificaciones fisiológicas para evitar la pérdida de agua por efecto de la sequía.

Por otra parte, el contenido hídrico a turgencia nula ( $CHR_0$ ), mostró diferencia significativa ( $p \leq 0,05$ ) en el tratamiento T0, detectando una reducción significativa del  $CHR_0$  en el período de rehidratación (Cuadro 1). Esto contrasta con el tratamiento T1, que no presentó diferencias significativas durante todo el período de evaluación, manteniendo altos valores de  $CHR_0$ , que fueron significativamente superiores a T0 al término del período de restricción hídrica y durante la rehidratación.

El tratamiento T0 presentó un descenso significativo ( $p \leq 0,05$ ), en el módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) desde la condición inicial (15,16 MPa) hasta la evaluación final (7,56 MPa). Por otra parte, el tratamiento T1 no mostró un cambio significativo. Sin embargo, en las plantas del tratamiento testigo en el período de rehidratación, se observó una disminución significativa en  $\epsilon$  respecto al tratamiento con déficit hídrico. Esto se podría asociar a un mayor volumen celular, mayor elasticidad de paredes celulares y por lo tanto a un mayor  $CHR_b$ , pero menor ajuste osmótico. Un módulo elástico pequeño implica una débil variación del  $\Psi_b$  al aumentar el déficit hídrico y se asocia a paredes celulares delgadas y elásticas. Por lo que se podría suponer que estas plantas modifican su elasticidad en función de una disponibilidad hídrica permanente.

El módulo de elasticidad es proporcional al grosor y composición de la pared celular, encontrándose inversamente relacionados con el radio celular (Tyree y Jarvis, 1982). Además, el incremento del grosor de la pared celular va asociado a un incremento en la relación entre peso seco / peso túrgido. Células con paredes más elásticas sufren pérdidas de turgor menores. Una mayor elasticidad, está asociada, por consiguiente, a menores módulos de elasticidad (Morgan, 1984). El módulo de elasticidad, también tiene relación con las modificaciones que realizan las plantas para ajustarse a estrés hídrico.

Las plantas de quillay sometidas a déficit hídrico no mostraron pérdida de turgencia. Ello sería consecuencia de la disminución del potencial osmótico, que mantuvo un  $CHR_0$  significativamente superior al observado en las plantas testigo. Además, para los dos tratamientos se observó un descenso en  $\epsilon$  sin variación en el  $\pi_0$ , por lo tanto, lo que estaría sucediendo en las plantas del tratamiento con déficit hídrico es que existiría una tendencia hacia la capacidad de ajuste osmótico (Morgan, 1984 y 1992; Turner, 1986b) y no hacia el ajuste elástico (Savé et al., 1993), lo que indicaría la existencia de un mecanismo para evitar la ocurrencia de un déficit hídrico.

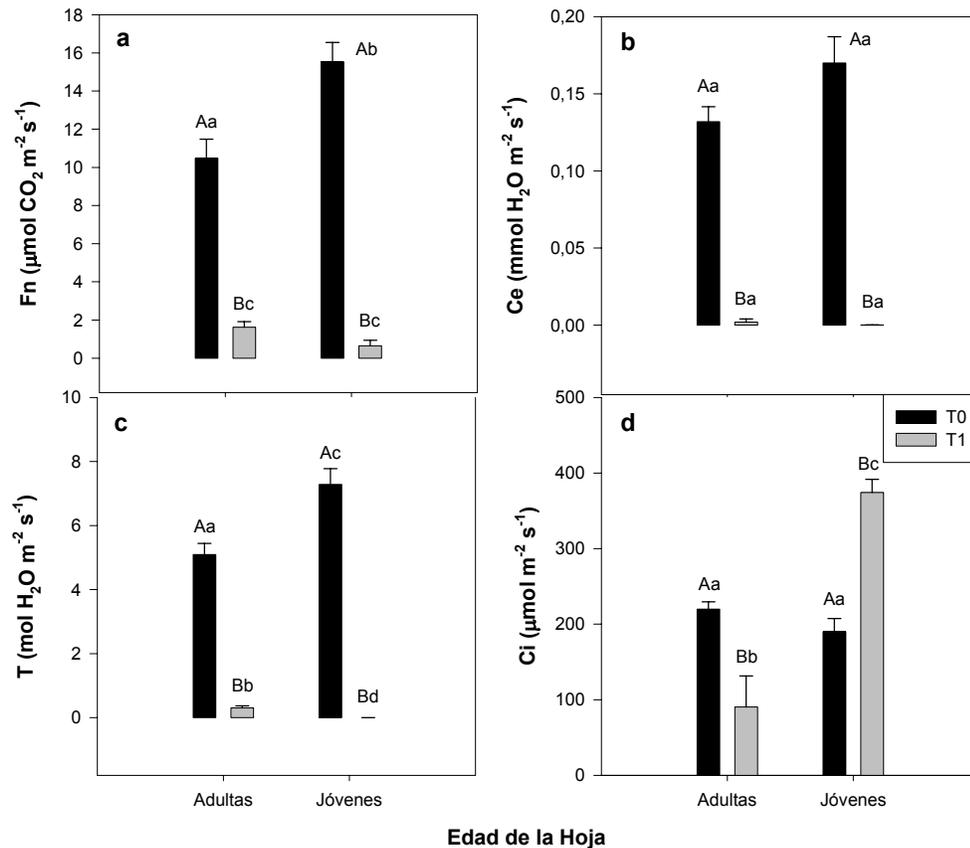
El análisis estadístico entre el tratamiento con déficit hídrico y el testigo arrojó diferencias significativas en el potencial hídrico de base ( $\Psi_b$ ), contenido hídrico relativo de base ( $CHR_b$ ), módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ), el contenido hídrico a turgencia nula ( $CHR_0$ ), y dentro de los tratamientos del potencial osmótico a turgor pleno ( $\pi_{100}$ ) y a turgor cero ( $\pi_0$ ). Lo anterior indicaría que existe una relación entre la disponibilidad hídrica y los valores alcanzados por estas variables, sugiriendo que *Q. saponaria* realiza un ajuste osmótico cuando se ve enfrentado a déficit hídrico. Además las plantas que siempre poseen un CHM cercano a 100% modifican sus paredes perdiendo rigidez lo que podría provocar una pérdida de su capacidad de ajustarse al verse enfrentada a una sequía.

#### **4.2 Intercambio Gaseoso**

El análisis en las relaciones de intercambio gaseoso se realizó a nivel de tratamiento y del estado de desarrollo de la hoja, analizando hojas adultas y jóvenes. Al comparar los valores medidos al término del ensayo en hojas adultas del tratamiento con déficit hídrico (T1) respecto al control (T0), se observó que los parámetros de intercambio gaseoso disminuyeron 84,5%, 98,4%, 94,1% y 58,9% en fotosíntesis neta (Fn), conductancia estomática (Ce), transpiración (T) y concentración interna de  $CO_2$  (Ci), respectivamente. Por lo que las plantas T0 presentaron valores significativamente ( $p \leq 0,05$ ) superiores a las que se desarrollaron bajo condiciones de riego restringido. Este comportamiento fue similar en las hojas jóvenes donde las plantas de T0 presentaron valores más altos que los de T1. Así, en T1 los valores de Ce y T alcanzaron valores cercanos a cero y Fn logró sólo un 4% del valor de T0. Sin embargo, el Ci presentó valores más altos en T1 ( $374 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que T0 ( $190 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), lo que puede deberse tanto a una limitación no estomática en el caso de T1, como al estado de desarrollo de las hojas, las que pueden no haber estado completamente desarrolladas (Figura 3).

El bajo valor observado en  $F_n$ ,  $C_e$  y  $T$  en las plantas sometidas a estrés hídrico, sugiere, que al inicio existe una limitación estomática, pero cuando el efecto de sequía es más severo aparece una limitación no estomática basada en los mayores valores de  $C_i$  encontrados en las plantas de T1. Esta situación tiene lugar paralelamente a la progresión de la sequía. Resultados semejantes fueron encontrados por Serrano (1992), en España con *E. globulus*, donde las altas temperaturas y baja humedad ambiental unido al déficit hídrico condujo a una depresión de  $F_n$  y  $C_e$  en las hojas, llegando a alcanzar valores muy próximos a cero.

El cierre estomático es considerado como una respuesta inicial a la limitación hídrica (Nilsen y Orcutt, 1996; Luan, 2002). Aunque los estomas controlan la entrada de  $CO_2$  al mesófilo que afecta al proceso fotosintético, puede ser que el efecto perjudicial de la deshidratación en el metabolismo celular se deba a la presencia de otros factores no estomáticos, los que reduzcan la tasa fotosintética cuando las plantas están sometidas a condiciones de déficit hídrico severo (Kramer, 1983; Kozlowski *et al.*, 1991; Kramer y Boyer, 1995; Nilsen y Orcutt, 1996; Lawlor y Cornic, 2002).



**Figura. 3:** Valores promedio ( $\pm$  EE,  $n=5$ ) de la fotosíntesis neta (Fn; a), conductancia estomática (Ce; b), transpiración (T; c) y  $\text{CO}_2$  interno (Ci; d) vs. la edad de la hoja (adultas y jóvenes), medidas al término del período de déficit hídrico al medio día, en plantas de *Q. saponaria* para ambos tratamientos. Las letras mayúsculas y minúsculas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre los tratamientos y en la edad de las hojas respectivamente para cada parámetro.

Los cambios en Fn también pueden ser atribuibles a exceso de radiación, ya que se encontró un efecto significativo de RFA como covariable de Fn, no así sobre T, Ce y Ci. Los factores temperatura foliar y ambiental no afectaron significativamente el comportamiento de los valores de intercambio gaseoso registrados.

*Q. saponaria* mostró respuestas al déficit hídrico a nivel de intercambio gaseoso. Así, variables como Fn, Ce y T experimentaron una drástica disminución en sus valores en las plantas bajo déficit hídrico respecto a las control, lo que podría ser el resultado de la reducción del contenido hídrico foliar al incrementarse el déficit hídrico. En muchos estudios en especies arbóreas de clima mediterráneo y templado de hoja perenne se han

observado comportamientos similares en el intercambio gaseoso (Serrano, 1992; Herralde, 2000; Peña-Rojas *et al.*, 2004; Gindaba *et al.*, 2005).

En plantas de *Quercus ilex* bajo condiciones de déficit hídrico, Peña-Rojas, *et al.*, (2004) observaron que en individuos con un contenido de humedad del sustrato en la maceta (CC) alrededor del 100% los valores de  $F_n$  y  $C_e$ , eran de  $6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $F_n$ ) y  $90 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $C_e$ ), y descendían a valores cercanos a cero con CC alrededor de 35 - 30%.

A nivel celular, la disminución en el  $\Psi_b$  y el CHR afecta su fisiología de varias formas, incluyendo cambios en la posición de organelos intercelulares, canales de transporte, enzimas, como también la contracción de la pared celular (Nilsen y Orcutt, 1996; Lambers *et al.*, 1998; Lawlor y Cornic, 2002). Claramente, estos cambios tienen un impacto en el metabolismo celular como en la fotosíntesis (Lawlor y Cornic, 2002).

Según, Canadell y Zedler (1995) las especies siempreverdes presentan una menor variación estacional de las respuestas al estrés hídrico que las deciduas al finalizar el período de sequía -sin síntomas de sequía y/o con estrés hídrico por un corto período- manteniendo altas tasas de transpiración gracias al agua disponible en los perfiles profundos del suelo. La importancia de esto para especies mediterráneas siempreverdes, está en que permite un balance de carbono positivo, principalmente en la época seca - cuando el estado hídrico de las plantas podría limitar las tasas fotosintéticas- tal como fue descrito en *Quillaja saponaria* y *Lithraea caustica* (Martínez y Armesto, 1983) con raíces que llegan a profundidades de 7-8 y 3-4 m, respectivamente (Gilberto y Estay, 1978).

Bajo las condiciones de déficit hídrico (45% CHM), las plantas de *Q. saponaria* exhiben mecanismos para evitar la sequía a nivel de intercambio gaseoso tales como; un elevado grado de defoliación (en hojas adultas) con el fin de reducir la superficie y tasa de transpiración lo que supone un mayor control en las pérdidas de agua a nivel foliar. Esta respuesta puede mejorar o mantener la tasa fotosintética de las hojas restantes, tal como lo señala Maggs (1965), quien observó que la abscisión de parte de las hojas trae como consecuencia un incremento de la tasa fotosintética neta en las hojas restantes.

### 4.3 Crecimiento y Distribución de Biomasa

#### Crecimiento en diámetro y altura

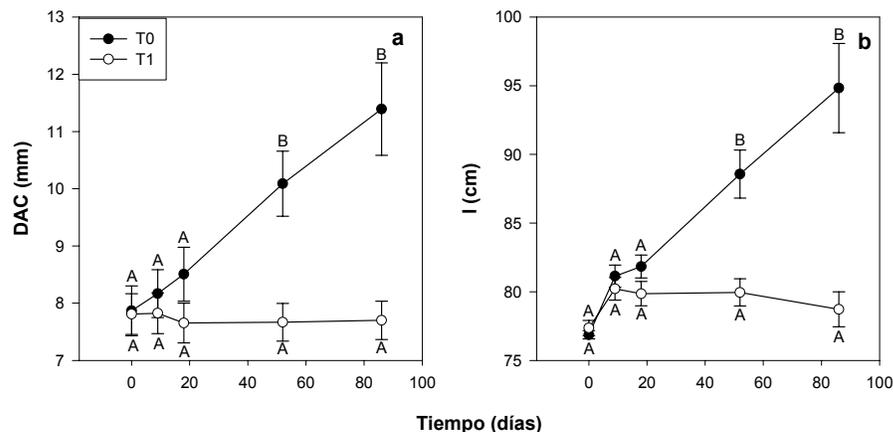
Al inicio del ensayo, las plantas del tratamiento control (T0) y estrés (T1) presentaron un DAC de 7,8 y 7,9 mm y una longitud del brote de 4,8 y 5,3 cm respectivamente, y no presentaron diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 4a y 4b).

El crecimiento en diámetro de las plantas control es creciente durante todo el período de evaluación y logra un valor de 11,4 mm al término del ensayo, el cual fue significativamente superior al tratamiento con déficit hídrico, que sólo logra 7,7 mm (Figura 4a). El incremento en DAC, es sensible al déficit hídrico, puesto que detuvo su crecimiento de forma casi instantánea en T1, lo que evidencia un efecto negativo del déficit hídrico sobre el crecimiento. En plantas de T0 el DAC entre el inicio y el término del ensayo tuvo un incremento de 3,5 mm en cambio en T1 la diferencia de crecimiento en DAC fue negativa con un valor cercano a 0,1 mm (Figura 4a). Esta reducción del diámetro en las plantas estresadas, se debe a la disminución del contenido hídrico celular. Este aspecto ha sido documentado por varios autores (Kozlowski, 1967, Klepper *et al.*, 1971, Molz y Klepper, 1972), que han evaluado el comportamiento de plantas sometidas a un período de sequía o reducción del aporte hídrico. Rook *et al.*, (1977) encontraron en *Pinus radiata* sometido a déficit hídrico, una reducción en el crecimiento radicular y en DAC, antes de afectar a la transpiración y la fotosíntesis.

El crecimiento medio en longitud de las plantas pertenecientes a T0 fue de 18 cm, que corresponde a un incremento superior a 70% respecto a T1 al término del ensayo (Figura 4b). El déficit hídrico afectó negativamente al crecimiento en altura de las plantas de quillay. En el período evaluado, las plantas del tratamiento con estrés hídrico crecieron sólo 1 cm. En comparación con el comportamiento del DAC en las plantas estresadas, se observa que en una primera etapa el crecimiento en altura es creciente, que es reflejo de la prioridad que le asigna la planta al crecimiento en altura respecto al diámetro cuando hay recursos restringidos (Kozlowski *et al.*, 1991).

Los valores alcanzados durante el ensayo en el crecimiento en altura total y DAC (88,6 cm y 11,4 mm respectivamente) del tratamiento testigo fueron mayores a los observados

en otros estudios realizados en quillay. Así Wiberg (1991), encontró en plantas de vivero de la Región Metropolitana un crecimiento en altura promedio de 13 a 23 cm con un diámetro a la altura del cuello (DAC) de 2,4 a 3,4 mm, valores que fueron medidos desde los 228 a 350 días después de la siembra en distintas épocas (desde el mes de junio a octubre). En otro estudio realizado en la V Región sobre el aumento en almacenaje de carbono en plantaciones forestales mediante la inoculación de micorrizas, Kean *et al.* (2002), observó el crecimiento en terreno de la altura y el DAC de quillay de dos años de edad para un tratamiento testigo con valores de 56,5 cm y 9,2 mm respectivamente. Esta diferencia en el crecimiento se puede deber a las condiciones de vivero en las que se desarrolló el ensayo, a la edad de las plantas, al riego y a las condiciones ambientales, entre otros.



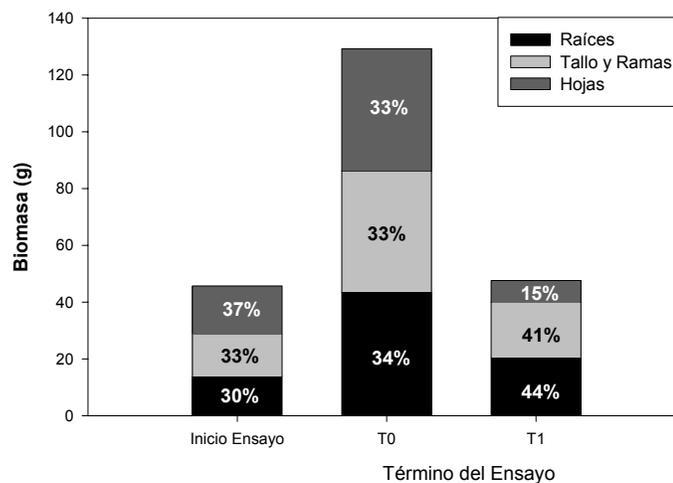
**Fig. 4:** Diámetro a la altura del cuello (DAC; a) y longitud de la planta (I; b) vs. el tiempo de duración del ensayo. Cada valor representa el promedio  $\pm$  EE. Los símbolos representan: tratamiento testigo (T0, ●) y tratamiento con déficit hídrico (T1, ○). Las letras mayúsculas indican la diferencia significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre los tratamientos durante el ensayo.

#### Crecimiento y distribución de biomasa

Las plantas al inicio del ensayo presentaban una biomasa total de 45,7 g, que se divide en 16,9 g de hojas, 14,9 g de ramas y tallos, y 13,9 g de raíz (Figura 5). Al término del período de ensayo de estrés, transcurrido 85 días, la biomasa total se incremento 182% en T0 y 4% en T1 respecto a la condición inicial. Para T0, la diferencia respecto a la condición al inicio del ensayo es significativa, mientras que la respuesta de las plantas de T1, no presentó diferencias. Sin embargo, la distribución porcentual de los componentes

raíz, hojas y ramas y tallos, se mantiene estable al comparar la condición inicial y final de las plantas control, a diferencia del tratamiento T1 que incrementa significativamente la proporción de raíz en desmedro de las hojas, la cual disminuye significativamente (Figura 5).

El resultado de T1, correspondió a una respuesta al déficit hídrico, donde la planta concentra su esfuerzo en desarrollar el sistema radical para aumentar la superficie de absorción y volumen de exploración para captar agua. Lo anterior, en desmedro de la biomasa foliar para eliminar la superficie transpirativa y evitar la pérdida de agua. Esto concuerda con lo señalado por varios autores (Kozlowski 1982, Sands y Mulligan 1990, Ericsson *et al.*, 1996, Villagra y Cavagnaro, 2006), que han encontrado una mayor reducción en el crecimiento de los brotes apicales en comparación al crecimiento del sistema radicular en especies leñosas sometidas a déficit hídrico.



**Fig. 5:** Valores promedios y porcentajes de los componentes de la biomasa en plantas de *Q. saponaria* estimados al inicio y término del ensayo para cada tratamiento.

Pallardy (1981) y Abrams (1990) señalan que en general, las encinas que se desarrollan en climas mediterráneos asignan más recursos a la biomasa radicular que a la biomasa foliar. Otros estudios en *Q. rubra*, *Q. macrocarpa* y *Q. prinus* encontraron una menor variación en la biomasa radicular en respuesta a una baja disponibilidad hídrica y de nutrientes, en cambio *Acer rubrum* fue más sensible a las variaciones de los recursos en el suelo (Canham *et al.*, 1996; Larimer y Struve, 2002; Drunasky y Struve, 2005).

El mayor crecimiento de las raíces se debe a la mantención del turgor por ajuste osmótico en las raíces (Turner, 1986b) y al carbono adicional fijado asociado con el ajuste osmótico en los ápices, lo que permite que la fotosíntesis continúe aunque a una tasa reducida a medida que el potencial hídrico disminuye (Ludlow, 1987).

Al inicio del ensayo la relación parte aérea / parte subterránea fue de 2,3 (Cuadro 2). Al término del ensayo de estrés hídrico, esta relación disminuyó en 43% para el tratamiento bajo condiciones de déficit hídrico y 14% para el tratamiento testigo respecto a la condición inicial. Esta modificación fue significativa entre el inicio y término del ensayo para T1 y no lo fue para T0.

En varios estudios realizados en plantas bajo condiciones de déficit hídrico se ha documentado este aspecto, donde mayoritariamente se ha observado una disminución en la relación parte aérea / parte subterránea (A/S) ocasionada por un mayor crecimiento del sistema radicular (Gholz *et al.*, 1990; Kolb *et al.*, 1990; Runion *et al.*, 1999). Bazzaz, (1997) señala que valores bajos en la relación A/S es una característica común en especies adaptadas a ambientes áridos.

El área de la hoja, evidenció diferencia significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre los tratamientos al término del período de déficit hídrico, además, se observó una disminución del 36%, en el tamaño de las hojas, de las plantas sometidas a déficit hídrico. Esta diferencia fue significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre el inicio y término del ensayo para T1 (Cuadro 2).

El área foliar específica (AFE) y el peso foliar específico (PFE) mostraron diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre el inicio y fin del ensayo de déficit hídrico (24% y 30% para T0, 19% y 22% para T1 respectivamente), no así entre los tratamientos al término del ensayo (Cuadro 2). Lusk, (2002) sostiene que una elevada AFE incrementa la fragilidad de las hojas, al tiempo que se incrementa el riesgo de pérdidas prematuras de tejido, mientras que las hojas más densas y con menor AFE tienen correlaciones altas con una mayor lignificación, menor tamaño celular, bajo contenido de humedad y baja concentración de N.

**Cuadro 2:** Valores promedio (n = 3-5) de biomasa total y por componentes, relación parte aérea / parte subterránea (A/S), área de la hoja, área foliar específica (AFE) y peso foliar específico (PFE) en plantas de quillay, evaluados al inicio y término del ensayo para cada tratamiento.

Parámetro	Inicio del Ensayo	Fin del Ensayo	
		T0	T1
<b>Biomasa</b>			
Hojas (g)	16,90 A	43,02 B	7,53 A
Tallo y Ramas (g)	14,94 A	42,67 B	19,47 A
Raíces (g)	13,87 A	43,54 B	20,60 A
Total (g)	45,71 A	129,24 B	47,61 A
<b>Relaciones de crecimiento</b>			
A/S	2,30 A	1,97 AB	1,31 B
Área de la hoja (cm <sup>2</sup> )	4,10 A	3,91 A	2,62 B
AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	37,61 A	28,66 B	30,30 B
PFE (gcm <sup>-2</sup> )	0,027 A	0,035 B	0,033 B

Las letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos y el período del ensayo ( $p \leq 0,05$ ) para cada parámetro.

## 5. CONCLUSIONES

- El déficit hídrico induce en *Q. saponaria*, una disminución del potencial osmótico a plena turgencia ( $\pi_{100}$ ), por lo tanto, existiría una tendencia hacia la capacidad de ajuste osmótico, lo que indicaría la existencia de un mecanismo para evitar la ocurrencia de un déficit hídrico.
- Las plantas del tratamiento testigo (T0) presentaron una disminución del módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) en relación al inicio del ensayo, lo que señalaría que estas plantas perderían la capacidad de ajustarse frente a una sequía.
- *Q. saponaria* mostró respuestas al déficit hídrico a nivel de intercambio gaseoso, variables como fotosíntesis neta ( $F_n$ ), conductancia estomática ( $C_e$ ) y transpiración ( $T$ ), experimentaron una drástica disminución en sus valores en las plantas bajo déficit hídrico respecto a las control, lo que podría ser el resultado de la reducción del contenido hídrico foliar al incrementarse el déficit hídrico.
- Frente a déficit hídrico, quillay presentó respuestas morfológicas como la pérdida de biomasa foliar y mayor crecimiento del sistema radicular. Lo anterior se refleja en el cambio de la relación parte aérea / parte subterránea.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

ABRAMS, M. 1990. Adaptation and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology* 7: 227 - 238.

BAZZAZ, F. 1997. Allocation of resources in plants: state of the science and critical question. In: Bazzaz, F., Grace, J. (Eds.), *Plant Resource Allocation*. Academic Press, San Diego. 1 - 37p.

BENEDETTI, S., DELARD, C. y ROACH, F. 2000. Quillay: una alternativa multipropósito para la zona central. INFOR. Documento divulgativo N°20. 12p.

BOYER, J. ARMOND, P. y SHARP, R. 1987. Light stress and leaf water relations. *Photoinhibition, Topics in Photosynthesis*. Elsevier, Amsterdam. 111 - 122p.

BRADFORD, K. y HSIAO, T. 1982. Physiological response to moderate water stress. *Physiological Plant Ecology II*. Vol 12B: 263 - 324.

CANADELL, J. y ZEDLER, P. 1995. Underground structures of woody plants in mediterranean ecosystems of Australia, California, and Chile. En: Arroyo MTK, PH Zedler y MD Fox (eds). *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California, and Australia*: 177 - 210. Springer-Verlag, New York. 150p.

CANHAM, C., BERKOWITZ, A., KELLY, V., LOVETT, G. OLLINGER, S. y SCHNURR, J. 1996. Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1521 - 1530.

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

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

CONAF, CONAMA, BIRF. 1999. Catastro y evaluación de recursos vegetacionales nativos de Chile. Universidad Austral de Chile, P. Universidad Católica de Chile, Universidad Católica de Temuco. [en línea] <[http://www.conaf.cl/cd\\_uso\\_suelos/nacional.pdf](http://www.conaf.cl/cd_uso_suelos/nacional.pdf)>. [consulta: 22 de julio, 2005].

COMISIÓN NACIONAL DE RIEGO. 1981. Estudio de Suelos del Proyecto Maipo IV: 604 - 802. Santiago, Chile.

DELATORRE, J. 1996. Efecto de la temperatura y del déficit hídrico sobre la fotosíntesis de *Prosopis chilensis* (Mol) Stutz y *Prosopis tamarugo* (Phil). Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias Agropecuarias. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. 75p.

DONOSO, S. y RUIZ, F. 2001. Potencial hídrico y crecimiento de *Eucalyptus globulus* plantado a diferentes espaciamientos en la Provincia de Huelva, España. Bosque 22: 37 - 44.

DRUNASKY, N. y STRUVE, D. 2005. *Quercus macrocarpa* and *Q. prinus* physiological and morphological responses to drought stress and their potential for urban forestry. Urban Forestry & Urban Greening 4: 13 - 22.

DUNCAN, D. 1955. Multiple F and multiple range tests. Biometrics 11: 1 - 41.

ERICSON, T., RYTTER, L. y VAPAAVUORI, E. 1996. Physiology of carbon allocation in trees. Biomass and Bioenergy 11: 115 - 127.

FAO. 1995. Consulta de expertos sobre productos forestales no madereros para América Latina y el Caribe. Serie Forestal N° 1. Santiago, Chile. 201 - 202p.

GILIBERTO, J. y ESTAY, H. 1978. Seasonal water stress in some Chilean matorral shrubs. Botanical Gazzete 139: 236 - 260.

GINDABA, J., ROZANOV, A. y NEGASH, L. 2005. Photosynthetic gas exchange, growth and biomass allocation of two *Eucalyptus* and three indigenous tree species of Ethiopia under moisture deficit. *Forest Ecology and Management* 205: 127 - 138.

GHOLZ, H., EWEL, K. y TESKEY, R. 1990. Water and forest productivity. *Forest Ecology and Management* 30: 1 - 18.

HANSON, A. y HITZE, W. 1982. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 163 - 203.

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

HSIAO, T. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* 24: 519 - 570.

KARLIC, H. y RICHTER, H. 1983. Developmental effects on leaf water relations of two evergreen shrubs (*Prunus laurocerasus* L. and *Ilex aquifolium* L.). *Flora* 173: 143 - 150.

KEAN, M., WOOD, M. y UNDA, A. 2002. Demostración del aumento en almacenaje de carbono en plantaciones. Resultados del primer año de plantación. [en línea] <<http://www.infor.cl/webinfor/novedades/Aunda1.pdf>>. [consulta: 22 de mayo, 2006].

KLEPPER, B., BROWNING, V. y TAYLOR, H. 1971. Stem diameter in relation to plant water status. *Plant Physiology* 48: 683 - 685.

KLEPPER, B. 1991. Root-shoot relationships. *Plant roots: the hidden half*. 265 - 285p.

KOLB, T., STEINER, K., MCCORMICK, L. y BOWERSOX, T. 1990. Growth response of northern red oak and yellow-poplar seedlings to light, soil moisture, and nutrients in relation to ecological strategy. *Forest Ecology and Management* 38:65-78.

KOZLOWSKI, T. 1967. Diurnal variations in stem diameters of small trees. *Botanical Gazette* 128: 60 - 68.

KOZLOWSKI, T. 1982. Water supply and tree growth. Part I: Water deficits. *Forestry Abstracts* 43: 57 - 95.

KOZLOWSKI, T., KRAMER, P. y PALLARDY, S. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego. 657p.

KRAMER, P. 1983. Water relation of plants. Academic Press. New York. 342 - 389p.

KRAMER, P. y BOYER, J. 1995. *Water Relations of Plant and Soils*. Academic Press, USA. 495p.

LAMBERS, H., CHAPIN III, F. y PONS, T. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York. 540p.

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

LARIMER, J. y STRUVE, D. 2002. Growth, dry weight and nitrogen distribution of red oak and 'Autumn Flame' red maple under different fertility levels. *Journal of Environmental Horticulture* 20: 28 - 35.

LAWLOR, D. y CORNIC, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environment*. 25: 275 - 294.

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

LUDLOW, M. 1987. Contribution of osmotic adjustment to the maintenance of photosynthesis during water stress. In: *Proceedings of the VII International Congress on Photosynthesis* 6 - 23p. August 1986 Rhode Island USA.

LUAN, S. 2002. Signalin drought in guard cells. *Plant Cell Environment*. 25: 229 - 237.

LUSK, C. 2002. Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rain forest. *Oecologica* 132: 188 - 196.

MAGGS, D. 1965. Growth rates in relation to assimilate supply and demand. II. The effect of particular leaves and growing regions in determining dry matter distribution in young apple leaves. *J. Exp. Bot.* 16: 387 - 404.

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

MOLZ, F. y KLEPPER, B. 1972. Radial propagation of water potencial in stems. *Agronomy Journal* 64: 469 - 473.

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

MORGAN, J. 1992. Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 19: 67 - 76.

NILSEN, E. y ORCUTT, D. 1996. *The physiology of plants under deficit. Abiotic Factors*, Willey, USA. 689p.

NOTON, C. 1976. Déficit hídrico en plántulas de quillay (*Quillaja saponaria* Mol.). Memoria de Título. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales. 50p.

OSBOURN, A. 1996. Preformed antimicrobial compounds and plant defense againts fungal attack. *Plant Cell* 8: 1821 - 1831.

PALLARDY, S. 1981. Closely related woody plants. In: Kozlowski, T. *Water Deficits and Plant Growth*, vol. 6. Academic Press, New York. 511 - 548p.

PAZ, V., VERA, A. y PÁEZ, A. 2003. Distribución de biomasa de *Barleria lupulina* Lindl. en respuesta a tres regímenes de riego. *Revista de la Facultad de Agronomía* 20: 273 - 281.

PEÑA-ROJAS, K., ARANDA, X. y FLECK, I. 2004. Stomatal limitation to CO<sub>2</sub> assimilation and down-regulation of photosynthesis in *Quercus ilex* resprouts in response to slowly imposed drought. *Tree Physiology* 24: 813 - 822.

RODRÍGUEZ, R.; MATTHEI, O. y QUEZADA, M. 1986. Flora arbórea de Chile. Concepción, Chile. Editorial de la Universidad de Concepción. 407 p.

ROMERO, P. y BOTÍA, P. 2006. Daily and seasonal patterns of leaf water relations and gas exchange of regulated deficit-irrigated almond trees under semiarid conditions. *Environmental and Experimental Botany* 56: 158 - 173.

ROOK, D., SWANSON, R. y CRANSWICK, A. 1977. Reaction of radiata pine to drought. En: Proc. Soil and Plant Water Symp., Palmerston North, New Zealand, 25 - 27 Mayo 1976. 55 - 67p.

RUNION, G., ENTRY, J., PRIOR, S., MITCHELL, R. y ROGERS, H. 1999. Tissue chemistry and carbon allocation in seedlings of *Pinus palustris* subjected to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and water stress. *Tree Physiology* 19: 329 - 335.

SAKCALI, M. y OZTURK, M. 2004. Eco-physiological behaviour of some mediterranean plants as suitable candidates for reclamation of degraded areas. *Journal of Arid Environments* 57: 1 - 13.

SALISBURY, F. y ROSS, C. 1994. Fisiología vegetal. Traducido por González V. Grupo Editorial Iberoamericana, Méjico. 759p.

SANDS, R. y MULLIGAN, D. 1990. Water and nutrient dynamics and tree growth. *Forest Ecology and Management* 30: 91 - 111.

SAN MARTÍN, R. y BRIONES, R. 1999. Industrial uses and sustainable supply of *Quillaja saponaria* saponins. *Economy Botany* 53: 302 - 311.

- SAN MARTÍN, R., OTERO, A., FIGUEROA, M., ESCOBAR, V. y CRUZ, A. 2005. Use of quillaja saponins (*Quillaja saponaria* Molina) to control acid mist in copper electrowinning processes. Part 1. Laboratory scale evaluation. *Hydrometallurgy* 77: 163 - 170.
- SANTIBÁÑEZ, F. y URIBE, J. 1990. Atlas Agroclimático de Chile. Regiones V y Metropolitana. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Santiago, Chile. 65p.
- SAVÉ, R., ALEGRE, H., PERY, M. y TERRADAS, J. 1993. Ecophysiology of after-fire resprouts of *Arbutus unedo* L. *Orsis* 8: 107 - 119.
- SCHOLANDER, P., HAMMEL, H., BRADSTREET, E. y HEMMINBSEN, E. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339 - 346.
- SERRANO, L. 1992. Respuestas ecofisiológicas a la sequía en *Eucalyptus globulus* Labill.: relaciones hídricas y parámetros de intercambio gaseoso. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, 150p.
- SHANER, D. y BOYER, J. 1976. Nitrate Reductase Activity in Maize (*Zea mays* L.) Leaves. *Plant Physiology* 58: 505 - 509.
- SILVA, H. y ACEVEDO, E. 1993. Relaciones Hídricas de *Atriplex repanda* Phil., a dos niveles de disponibilidad de agua. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 467 - 477.
- TURNER, N. 1986a. Crop water deficit: A decade of progress. *Advances in Agronomy* 39: 1 - 51.
- TURNER, N. 1986b. Adaptation to water deficits: a changing in perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 175 - 190.
- TURNER, N. 1988. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science* 9: 289 - 308.

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

TYREE, M. y JARVIS, P. 1982. Water in tissues and cells. En: *Physiological Plant Ecology I. Water relations and Carbon Assimilation. Encyclopedia of plant Physiology, new ser., Vol 12B: 35 - 77.* Lange, O., Nobel, P., Osmond, C., y Ziegler, H. (eds). Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

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

VILLAGRA, P. y CAVAGNARO, J. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *Journal of Arid Environments* 64: 390 - 400.

VITA, A. 1966. Reforestación por siembra directa con quillay (*Quillaja saponaria* Mol.) y Peumo (*Cryptocarya alba* (Mol.) Looser). Tesis Ing. For. Santiago, Universidad de Chile. Facultad de Agronomía. 83p.

VITA, A. 1993. Ecosistemas de bosques y matorrales mediterráneos y sus tratamientos silviculturales en Chile. Investigación y Desarrollo de Áreas Silvestres en Zonas Áridas y Semiáridas. Corporación Nacional Forestal, Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Documento de trabajo N° 21. Segunda edición. 235p.

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

WIBERG, S. 1991. Factores que influyen en la germinación y producción de plantas de quillay (*Quillaja saponaria* Mol.). Memoria para optar al título profesional de Ingeniero Forestal. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. 133p.