

---

# EFFECTOS DE LA SEQUÍA EN LAS RELACIONES HÍDRICAS, CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA EN PLANTAS DE *Peumus boldus* MOLINA (MONIMIACEAE) CULTIVADAS EN VIVERO

---

Karen Peña-Rojas, Sergio Donoso, Rodrigo Gangas, Sergio Durán y David Ilabaca

## RESUMEN

*Peumus boldus* (boldo) es una especie arbórea endémica de Chile que se desarrolla en un clima mediterráneo, caracterizado por una estación estival con baja disponibilidad hídrica en el suelo, elevada radiación solar y altas temperaturas. Bajo estas condiciones, el boldo debe desarrollar respuestas ecofisiológicas que permitan sobrellevar períodos de restricción hídrica. Con el objetivo de conocer dichas respuestas se estableció un ensayo de restricción hídrica controlada bajo condiciones naturales de verano. Un grupo de plantas fueron sometidas a riego restringido (TR), y otro se mantuvo con riego permanente (TT). Se evaluó el potencial hídrico foliar a pre-alba ( $\Psi_a$ ) y el contenido hídrico relativo a pre-alba (CHRa), junto con parámetros derivados de las curvas presión/volumen (P/V). Mensualmente se midió el incremento en altura (L) y diámetro a

la altura del cuello (DAC). Además, se evaluó la biomasa total por componentes, y la relación biomasa aérea/biomasa radical (BA/BR) al inicio y término del período de restricción hídrica. *P. boldus* realiza ajuste elástico durante la restricción hídrica, lo cual le permite sobrellevar la reducción del potencial hídrico y CHRa, manteniendo el turgor celular adecuado de los tejidos para su funcionamiento, y da prioridad al crecimiento radical por sobre la parte aérea, independiente del estado hídrico en el sustrato. El estudio informa sobre los atributos del boldo, complementando el registro de las principales especies del bosque esclerófilo mixto chileno. Se discute la aplicación de los resultados para afrontar futuros escenarios de reforestación, producción de plantas y cambio climático en zonas mediterráneas.

---

## Introducción

Una de las especies más importantes del ecosistema mediterráneo de Chile central es *Peumus boldus* Molina (boldo), árbol siempreverde endémico de Chile, de género monotípico perteneciente a la familia Monimiaceae, cuya área de distribución tiene como límite norte la bahía de Tongoy (30°20'S), y como límite sur el río las Damas en la ciudad de Osorno (41°20'S). Forma parte del bosque esclerófilo mixto, generalmente en altitudes medias y exposiciones húmedas y sombrías, constituyéndose como especie dominante en algunos sitios (Donoso, 1982). En la actualidad se extraen sus hojas, las

que son aprovechadas por la presencia de aceites esenciales y alcaloides con propiedades medicinales (Valdebenito, 2012; Donoso *et al.*, 2015).

Los bosques de boldo se encuentran insertos en un clima de tipo mediterráneo. Durante el periodo estival, la baja disponibilidad hídrica del suelo, en conjunto con las altas temperaturas y radiación solar de la estación, favorecen la aparición del estrés hídrico. Éste es uno de los factores más limitantes del crecimiento, composición y distribución de las especies vegetales, ya que afecta varios aspectos de su funcionamiento, desde el metabolismo celular (incluyendo la fotosíntesis), hasta el crecimiento vegetativo (Cabrera,

2002; Peña-Rojas *et al.*, 2004; Otieno *et al.*, 2005; Flexas *et al.*, 2006, 2014; Fleck *et al.*, 2010; Martínez *et al.*, 2014).

El mantenimiento de las funciones vitales de la planta, tales como crecimiento, apertura estomática y fotosíntesis, solo es posible bajo condiciones de estrés hídrico si se mantiene el turgor celular de los tejidos mediante un proceso de ajuste en las propiedades elásticas de la pared celular (ajuste elástico), o la reducción en el potencial osmótico (ajuste osmótico) (Pardos *et al.*, 2005). En este sentido, son escasos los antecedentes respecto a las estrategias que utilizan las especies nativas del bosque mediterráneo chileno para enfrentar períodos

de restricción hídrica (Donoso *et al.*, 2011).

En este estudio se analizan las relaciones hídricas y las respuestas en el crecimiento y la acumulación de biomasa del boldo, a través de un gradiente de restricción hídrica, entregando información básica para entender la estrategia ecológica de la especie en el bosque esclerófilo mixto y su adaptación frente a la disminución de precipitaciones en Chile central. La aplicación de los resultados puede traducirse en un mejor manejo de la especie y mayor probabilidad de éxito en futuros programas de producción de plantas y reforestación con *P. boldus* (Gebrekirstos *et al.*, 2006).

---

## PALABRAS CLAVE / Ajuste Elástico / Boldo / Cambio Climático / Crecimiento / *Peumus boldus* / Restricción Hídrica /

Recibido: 17/01/2017. Modificado: 26/12/2017. Aceptado: 29/12/2017.

**Karen Peña-Rojas** (Autor de correspondencia). Ingeniero Forestal, Universidad de Chile (UChile). Doctora en Fisiología de Plantas y Ambientes, Universidad de Barcelona, España. Académico, UChile. Dirección:

Departamento de Silvicultura y Conservación de la Naturaleza, Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza, UChile. Casilla 9206, Santiago, Chile. e-mail: kpe-na@uchile.cl

**Sergio Donoso**. Ingeniero Forestal, UChile. Doctor Ingeniero de Montes, Universidad de Córdoba, España. Académico, UChile.

**Rodrigo Gangas**. Ingeniero Forestal, UChile. Investigador, UChile.

**Sergio Durán**. Ingeniero Forestal, UChile. Investigador, UChile y Geobiota Consultores, Chile.

**David Ilabaca**. Ingeniero Forestal, UChile. Investigador, UChile y Geobiota Consultores, Chile.

# EFFECTS OF DROUGHT ON WATER RELATIONS, GROWTH AND BIOMASS DISTRIBUTION IN *Peumus boldus* MOLINA (MONIMIACEAE) PLANTS GROWN IN A NURSERY

Karen Peña-Rojas, Sergio Donoso, Rodrigo Gangas, Sergio Durán and David Ilabaca

## SUMMARY

*Peumus boldus* (*boldo*) is an endemic tree species of Chile that grows in a mediterranean climate, characterized by a summer with low water availability in the soil, high solar radiation and high temperatures. In these conditions, *boldo* develops physiological mechanisms to survive under restricted water availability. To study the effects of water restriction on the growth of the plants, a trial was carried out under natural summer conditions with two irrigation regimes: well watered plants (TT) and controlled water restriction (TR). Predawn leaf water potential ( $\Psi_a$ ), water content relative to predawn (CHRa) and parameters derived from pressure / volume (P/V) curves were evaluated. Height increase (L) and root collar diameter (DAC) were

measured monthly. Total biomass by components, and the shoot biomass/root biomass ratio (BA/BR) were also evaluated at the beginning and the end of the water restriction period. *P. boldus* showed an elastic adjustment during water restriction period, allowing the reduction of the water potential and CHRa, maintaining an adequate cellular turgor of the tissues, and favors root growth over shoot and leaf growth, independent of the water status in the substrate. The study provides information about the attributes of *boldo*, complementing the registry of the main species of the Chilean sclerophyllous forest. The application of the results in future scenarios of reforestation, plants production and climate change in mediterranean areas is discussed.

## EFEITOS DA SECA NAS RELAÇÕES HÍDRICAS, CRESCIMENTO E DISTRIBUIÇÃO DE BIOMASSA EM PLANTAS DE *Peumus boldus* MOLINA (MONIMIACEAE) CULTIVADAS EM VIVEIRO

Karen Peña-Rojas, Sergio Donoso, Rodrigo Gangas, Sergio Durán e David Ilabaca

## RESUMO

*Peumus boldus* (*boldo-do-chile*) é uma espécie arbórea endêmica de Chile que se desenvolve em um clima mediterrâneo, caracterizado por uma estação estival com baixa disponibilidade hídrica no solo, elevada radiação solar e altas temperaturas. Sob estas condições, o *boldo-do-chile* deve desenvolver respostas eco fisiológicas que permitam sobreviver em períodos de restrição hídrica. Com o objetivo de conhecer ditas respostas se estabeleceu um ensaio de restrição hídrica controlada sob condições naturais de verão. Um grupo de plantas foram submetidas a irrigação restringida (TR), e outro se manteve com irrigação permanente (TT). Avaliou-se o potencial hídrico foliar no pré-amanhecer ( $\Psi_a$ ) e o conteúdo hídrico relativo no pré-amanhecer (CHRa), junto com parâmetros derivados das curvas pressão/volume (P/V). Mensalmente foi medi-

do o incremento em altura (L) e diâmetro na altura do pescoço (DAP). Além disso, se avaliou a biomassa total por componentes, e a relação biomassa aérea/biomassa radical (BA/BR) no início e término do período de restrição hídrica. *P. boldus* realiza ajuste elástico durante a restrição hídrica, o qual lhe permite sobreviver durante a redução do potencial hídrico e CHRa, mantendo o turgor celular adequado dos tecidos para seu funcionamento, e prioriza o crescimento radical por sobre a parte aérea, independente do estado hídrico no substrato. O estudo informa sobre os atributos do *boldo-do-chile*, complementando o registro das principais espécies do bosque esclerófilo misto chileno. Discute-se a aplicação dos resultados para enfrentar futuros cenários de reflorestação, produção de plantas e mudança climática em zonas mediterrâneas.

## Materiales y Métodos

El estudio se desarrolló en el campo experimental del vivero Antumapu de la Universidad de Chile (33°34'S y 70°37'O; 420msnm), donde se instaló un ensayo de restricción hídrica controlada bajo condiciones ambientales naturales de verano, utilizando un total de 63 plantas de *P. boldus* de tres años de edad provenientes de semillas, colectadas en la localidad de Cuesta La Dormida (33°03'S y 71°00'O; Región Metropolitana), y cultivadas en bolsas de 20x30cm.

Antes de iniciar el ensayo las plantas fueron trasplantadas a macetas de 9 litros de capacidad, utilizando una mezcla

de suelo del lugar de textura franco arenosa (60%), perlita (20%) y arena (20%). El sustrato se complementó con superfosfato triple (SFT) y urea (1,20 y 0,32g·l<sup>-1</sup>). Posterior al trasplante, las plantas fueron regadas regularmente cada dos días, a capacidad de campo, durante un mes, hasta el momento de iniciar el ensayo de restricción hídrica.

Del total de individuos se seleccionaron al azar 40 plantas para conformar el tratamiento de restricción hídrica (TR), mientras que un grupo de 20 plantas fueron mantenidas con aporte hídrico regular, constituyendo el tratamiento testigo (TT). Esta medida aseguró la continuidad del expe-

rimento frente a un alto porcentaje de plantas muertas.

El seguimiento y control de la pérdida de humedad del sustrato se llevó a cabo cada dos días mediante la determinación del contenido hídrico del sustrato (CHS), según la fórmula

$$CHS = ((PF-PS)/(PH-PS)) \times 100$$

donde CHS: contenido hídrico del sustrato (%), PF: peso fresco del sustrato tomado al momento del control de peso (kg), PH: peso hidratado del sustrato (kg) obtenido una vez drenada el agua por gravedad, y PS: peso seco del sustrato (kg) obtenido después de secar el sustrato en una estufa de aire forzado a 105°C hasta peso

constante. El seguimiento del CHS durante todo el ensayo se realizó utilizando una muestra de 10 individuos en TR y 5 individuos en TT. Se utilizó una balanza de precisión al gramo.

El diseño del ensayo consistió en la manutención de las plantas de TT con valores de CHS >80%, mientras que las plantas de TR disminuyeron paulatinamente su valor de CHS hasta ~20%. Esta condición se mantuvo durante cerca de tres meses, tras lo cual las plantas de TR fueron rehidratadas y mantenidas bajo esta condición durante cerca de un mes.

Para caracterizar y comparar el comportamiento hídrico de los tratamientos, se realizaron

evaluaciones periódicas del potencial hídrico foliar a pre-alba ( $\Psi_a$ ) y el contenido hídrico relativo foliar a pre-alba (CHRa), siguiendo la evolución de CHS durante el ensayo. Para las evaluaciones del  $\Psi_a$  y CHRa, se seleccionaron al azar seis plantas por tratamiento en cada periodo de medición. Las muestras fueron ramillas ubicadas en el tercio superior de cada planta, procurando no intervenir el ápice, y que tuvieran características similares en cuanto a número, madurez y tamaño de hojas. A cada una de las muestras se les determinó el  $\Psi_a$  con una bomba de presión PMS Instruments modelo 1000 (Corvallis, OR, EEUU). Una vez determinado el  $\Psi_a$ , las muestras fueron pesadas con una balanza de precisión (mg), determinándose su peso fresco (pf). Con el objeto de rehidratar los tejidos, las ramillas fueron mantenidas durante 24h en agua destilada, a 4°C y en oscuridad. Transcurrido el tiempo de rehidratación, las muestras fueron pesadas nuevamente determinándose su peso hidratado (ph) y posteriormente secadas en una estufa de aire forzado a 65°C, hasta peso constante, correspondiente al peso seco de las muestras (ps). El cálculo del CHRa se determinó según  $CHRa = ((pf-ps)/(ph-ps)) \times 100$ .

Con cuatro de las seis ramillas seleccionadas al azar por tratamiento y periodo de evaluación, utilizadas para medir  $\Psi_a$  y CHRa, y con el objetivo de conocer el mecanismo de respuesta de las plantas frente a la restricción hídrica, se construyeron curvas de presión-volumen siguiendo los procedimientos descritos por Tyree y Hammel (1972) y Turner (1988). Las curvas permitieron estimar los parámetros: potencial osmótico a cero turgor ( $\pi_0$ ) y a turgor máximo ( $\pi_{100}$ ), módulo de elasticidad de la pared celular ( $\epsilon$ ), potencial de presión a turgor máximo ( $\Psi_{p100}$ ) y contenido hídrico relativo a cero turgor ( $CHR_0$ ). La estimación de los parámetros se realizó utilizando la transformación tipo II (Tyree y Richter, 1981), la cual relaciona

el inverso del potencial hídrico total con el respectivo contenido hídrico relativo de la muestra:

$$1/\Psi_t = a \times CHR + b$$

donde  $\Psi_t$  es el potencial hídrico total obtenido de la suma del potencial osmótico ( $\pi$ ) y el potencial de presión ( $\Psi_p$ ), mientras que a y b corresponden a los coeficientes de regresión, y CHR al contenido hídrico relativo de la muestra al momento de la medición.

Las evaluaciones se hicieron cuando el CHS en TR llegó a valores de 64% (día 18), 33% (día 26), 18,8% (día 68) y 91% (día 177). Simultáneamente se evaluaron las plantas de TT con un CHS próximo al 90%.

Al inicio del ensayo las plantas fueron marcadas en la sección inferior del tallo principal con el objeto de determinar la evolución del diámetro a la altura del cuello (DAC) y altura total (L). Para las mediciones de altura se utilizó el vástago principal de cada planta, midiendo la distancia desde la marca hasta el ápice del vástago con una cinta métrica de precisión al milímetro. En el caso del DAC las evaluaciones se hicieron con un pie de metro con precisión de 0,1mm.

Terminado el periodo de restricción hídrica se determinó la biomasa aérea y radical en tres individuos de cada tratamiento. De cada planta muestreada se separó el sistema radical de la parte aérea, el que a su vez se dividió en hojas y material leñoso. Estas muestras se secaron a 65°C en una estufa de aire forzado hasta peso estable, con lo cual se obtuvo la biomasa (g) total y por componente. Estos datos se compararon con la biomasa inicial obtenida de tres plantas representativas del total de plantas utilizadas en el ensayo. Con los datos obtenidos se calculó el cociente entre la biomasa aérea y radical (BA/BR) de las plantas según tratamiento.

El ensayo fue conducido de acuerdo a un diseño completamente aleatorio. Los datos se analizaron estadísticamente mediante análisis de varianza (ANDEVA) y las medias de los

tratamientos se compararon con la prueba de Duncan ( $p \leq 0,05$ ) (SPSS 11.5 para Windows).

## Resultados

### Relaciones hídricas

El contenido hídrico del sustrato (CHS) de las plantas del tratamiento testigo (TT), se mantuvo durante todo el ensayo con valores  $>85\%$  (Tabla I), indicando un buen nivel de hidratación del sustrato. En las

plantas del tratamiento con restricción hídrica (TR), el CHS disminuyó progresivamente desde el inicio del ensayo, alcanzando el día 68 valores  $\sim 20\%$ .

El estado hídrico de las plantas, evaluado a través del comportamiento de  $\Psi_a$ , estuvo altamente relacionado con el CHS de las plantas ( $R^2 = 0,775$ ;  $p < 0,01$ ). Solo a partir de un CHS  $\sim 30\%$  se observó una tasa significativa de descenso de  $\Psi_a$  en la medida que el CHS disminuyó progresivamente (Figura 1).

TABLA I  
POTENCIAL HÍDRICO A PRE-ALBA ( $\Psi_a$ ) Y CONTENIDO HÍDRICO RELATIVO A PRE-ALBA ( $CHR_a$ ), SEGÚN TRATAMIENTO Y DÍA DE EVALUACIÓN

Día	Tratamiento	CHS (%)	$\Psi_a$ (Mpa)	$CHR_a$ (%)
18	TT	94,3	-0,14 $\pm$ 0,05 Aa	90,70 $\pm$ 2,35 Aa
	TR	64,2	-0,28 $\pm$ 0,07 Aa	89,78 $\pm$ 1,71 Aa
21	TT	89,8	-0,23 $\pm$ 0,03 Aa	89,15 $\pm$ 0,53 Aa
	TR	55,0	-0,32 $\pm$ 0,01 Ba	83,71 $\pm$ 6,00 Aa
26	TT	94,4	-0,26 $\pm$ 0,01 Aab	91,84 $\pm$ 1,20 Aa
	TR	33,9	-0,39 $\pm$ 0,02 Bab	91,08 $\pm$ 1,39 Aa
68	TT	87,4	-0,56 $\pm$ 0,04 Ac	91,86 $\pm$ 0,71 Aa
	TR	18,8	-3,90 $\pm$ 0,03 Bc	58,68 $\pm$ 3,79 Bb
177	TT	92,0	-0,26 $\pm$ 0,02 Aab	89,07 $\pm$ 0,60 Aa
	TR	91,3	-0,50 $\pm$ 0,05 Bb	82,51 $\pm$ 0,89 Ba

Los valores son medias  $\pm$  error estándar ( $n=6$ ). Letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre tratamientos, para cada día de evaluación. Letras minúsculas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) dentro del tratamiento.

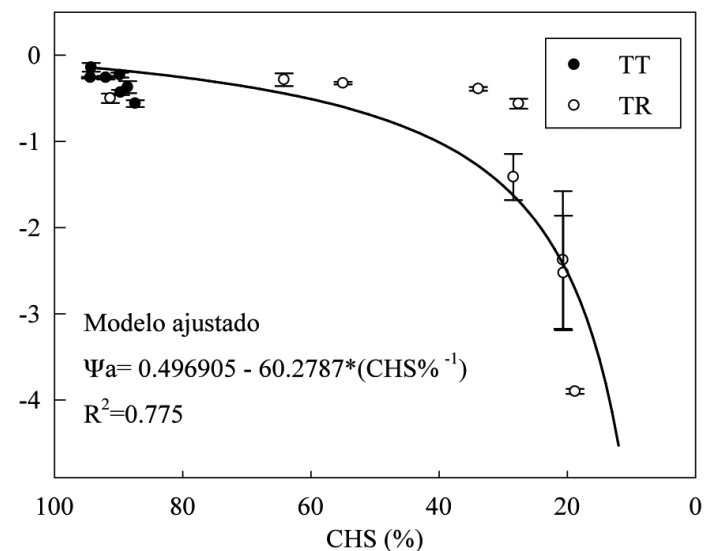


Figura 1: Potencial hídrico a pre-alba ( $\Psi_a$ ) en función del contenido hídrico del sustrato (CHS). Los valores son medias  $\pm$  error estándar de cada tratamiento ( $n=6$ ).

Durante todo el periodo de estudio, las plantas de TT mostraron valores promedio de  $\Psi_a$  y contenido hídrico relativo (CHRa) de  $-0,32\text{MPa}$  y  $90,2\%$  respectivamente, indicando una buena condición hídrica de las plantas. Por otra parte, las plantas de TR mostraron un descenso en los valores de  $\Psi_a$  a partir del día 21, llegando a valores promedio de  $-3,9\text{MPa}$  en  $\Psi_a$  y  $58,7\%$  en CHRa cuando el CHS fue en promedio de  $18,8\%$  (Tabla I). Luego de la etapa de rehidratación, las plantas de TR lograron recuperarse de la restricción hídrica ( $\Psi_a$  de  $-0,5\text{MPa}$  en promedio), aunque su condición fue significativamente diferente a las plantas de TT.

#### Parámetros hídricos derivados de las curvas presión/volumen

Pese a la significativa disminución del CHS a lo largo del ensayo, el contenido hídrico relativo a cero turgor ( $\text{CHR}_0$ ) y el potencial osmótico a turgor máximo ( $\pi_{100}$ ) no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos, así como tampoco dentro de los tratamientos (Tabla II). El potencial osmótico a cero turgor ( $\pi_0$ ) mostró un descenso gradual y continuo en TT a medida que se desarrolló el ensayo, siendo el valor promedio de  $\pi_0$  el día 177, un  $33\%$  menor al obtenido al inicio del ensayo. En TR no se observaron diferencias significativas en los valores promedio

de  $\pi_0$  al comparar lo ocurrido dentro del tratamiento. Sin embargo, cuando la restricción hídrica fue más severa, el módulo de elasticidad de la pared celular ( $\epsilon$ ) fue significativamente menor al observado en TT.

#### Crecimiento en altura y en diámetro

Al inicio del ensayo, las diferencias entre TT y TR en altura (L) y diámetro a la altura del cuello (DAC) fueron significativas, por lo que el incremento de ambas se analizó mediante análisis de covarianza.

El crecimiento en altura no mostró diferencias significativas entre los tratamientos durante todo el ensayo (Figura 2a). Pese a ello, se observó dentro de los tratamientos un incremento gradual y significativo, durante el cual los individuos de TT y TR continuaron incrementando su altura, pero a una tasa reducida.

El diámetro a la altura del cuello (DAC) fue significativamente mayor en TT, en todas las evaluaciones (Figura 2b). Luego de 154 días de ensayo (finalizado el periodo de restricción hídrica), las plantas de TT incrementaron su DAC en  $1,6\text{mm}$  más que los individuos de TR, lo que representa un aumento del  $78\%$  por sobre el valor promedio de las plantas de TR. Al comparar lo ocurrido dentro de los tratamientos, TT mostró un aumento gradual y significativo en DAC, mientras que en TR se observó una

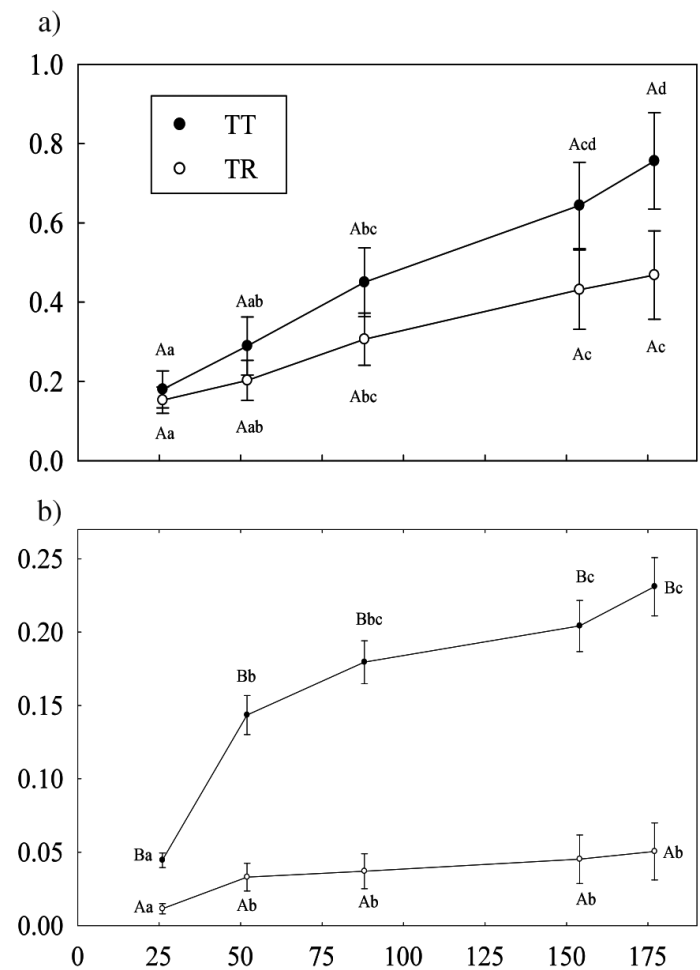


Figura 2: Incremento acumulado en altura (a) y en DAC (b) durante el transcurso del ensayo. Los valores son medias  $\pm$  error estándar ( $n=20-40$ ). Letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre tratamientos. Letras minúsculas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) dentro del tratamiento.

detención del crecimiento en DAC a partir del día 50, no logrando restablecer el creci-

miento luego del periodo de rehidratación.

#### Distribución de la biomasa

La biomasa foliar de TT y TR, al final del periodo de restricción hídrica, no fue significativamente diferente a la presentada al inicio del ensayo. Sin embargo, la proporción de biomasa foliar al inicio del ensayo fue de  $45\%$ , mientras que al final del ensayo fue de  $22\%$  en TT y  $24\%$  en TR (Tabla III).

Al final del periodo de restricción hídrica, las plantas de TT presentaron una biomasa aérea total significativamente mayor a la observada en el inicio del ensayo, mientras que TR no mostró diferencias significativas en biomasa aérea total, entre el inicio y final del ensayo.

TABLA II  
PARÁMETROS HÍDRICOS DERIVADOS DE LAS CURVAS PRESIÓN-VOLUMEN, SEGÚN TRATAMIENTO Y DÍA DE EVALUACIÓN

Día	Tratamiento	$\text{CHR}_0$ (%)	$\pi_{100}$ (MPa)	$\pi_0$ (MPa)	$\epsilon$
18	TT	$75,5 \pm 2,9$ Aa	$-1,7 \pm 0,2$ Aa	$-2,3 \pm 0,2$ Aa	$9,3 \pm 2,2$ Aa
	TR	$78,3 \pm 4,7$ Aa	$-1,8 \pm 0,0$ Aa	$-2,4 \pm 0,0$ Aa	$10,6 \pm 1,7$ Aab
26	TT	$84,0 \pm 0,9$ Aa	$-2,0 \pm 0,1$ Aa	$-2,5 \pm 0,0$ Aab	$14,0 \pm 0,9$ Aa
	TR	$81,5 \pm 2,1$ Aa	$-1,9 \pm 0,1$ Aa	$-2,4 \pm 0,1$ Aa	$13,7 \pm 1,9$ Aa
68	TT	$82,8 \pm 1,7$ Aa	$-2,0 \pm 0,1$ Aa	$-2,7 \pm 0,0$ Abc	$13,6 \pm 1,1$ Aa
	TR	$77,0 \pm 3,2$ Aa	$-1,6 \pm 0,2$ Aa	$-2,4 \pm 0,1$ Aa	$6,8 \pm 1,9$ Bb
177	TT	$78,5 \pm 3,8$ Aa	$-2,1 \pm 0,1$ Aa	$-3,0 \pm 0,1$ Bc	$10,8 \pm 1,6$ Aa
	TR	$76,5 \pm 3,7$ Aa	$-1,7 \pm 0,1$ Aa	$-2,5 \pm 0,1$ Aa	$8,9 \pm 1,4$ Aab

Los valores son medias  $\pm$  error estándar ( $n=4$ ). Potencial osmótico a pleno turgor ( $\pi_{100}$ ); potencial osmótico a cero turgor ( $\pi_0$ ); contenido hídrico relativo a cero turgor ( $\text{CHR}_0$ ); módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ). Letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre tratamientos, para cada día de evaluación. Letras minúsculas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) dentro del tratamiento.

TABLA III  
BIOMASA EN *P. boldus* SEGÚN PERIODO DE EVALUACIÓN Y TRATAMIENTO APLICADO

Biomasa	Inicio del ensayo	Final del ensayo	
		TT	TR
Hojas (g)	4,05 ± 1,58 a (45,1%)	7,47 ± 1,23 a (21,9%)	3,36 ± 0,53 a (24,3%)
Ramas (g)	2,60 ± 0,98 a (28,8%)	7,92 ± 1,15 b (23,5%)	4,91 ± 0,30 ab (36,1%)
Raíz (g)	2,23 ± 0,70 a (26,1%)	18,30 ± 1,75 b (54,5%)	5,45 ± 0,68 a (39,6%)
Total (g)	8,88 ± 3,26 a	33,69 ± 3,19 b	13,72 ± 1,44 a
BA/BR	2,85 ± 0,21 c	0,85 ± 0,13 a	1,54 ± 0,12 b

La biomasa radical mostró un aumento significativo solo en las plantas de TT, mientras que TR no mostró diferencias entre el inicio y fin del ensayo. La proporción de biomasa radical, entre el inicio y final del ensayo, experimentó un cambio sustantivo desde 26% al inicio, a un 54,5% en TT y 40% en TR al final del ensayo. Tras finalizar el periodo de restricción hídrica la biomasa radical de TR fue 70% menor a la presentada por TT.

La relación biomasa aérea/biomasa radical (BA/BR), disminuyó significativamente en ambos tratamientos tras el periodo de restricción hídrica, siendo menor el valor obtenido en las plantas de TT.

### Discusión y Conclusiones

El comportamiento observado entre el potencial hídrico al alba ( $\Psi_a$ ) y el contenido hídrico del sustrato (CHS) concuerda con lo obtenido por diversos autores en especies mediterráneas, que consideran el  $\Psi_a$  como un indicador del estado hídrico del suelo (Gindaba *et al.*, 2005; Otieno *et al.*, 2006; Donoso *et al.*, 2011).

Los altos valores de  $\Psi_a$  y CHRa en las plantas de TT indican un estado hídrico adecuado, en la medida que el CHS se mantenga con valores cercanos al 80%. La restricción hídrica en las plantas de TR provoca un descenso sustantivo en los valores de  $\Psi_a$  y CHRa, produciendo a nivel morfológico el enroscamiento de las hojas (las que adoptan una disposición vertical a los rayos del sol), además de marchitamiento y mayor elasticidad foliar. En este sentido, Kozłowski y Pallardy (2002) señalan que

como consecuencia de la restricción hídrica, las especies vegetales desarrollan diversos mecanismos que le ayudan a aumentar su tolerancia a la sequía.

Luego de transcurrido el periodo de rehidratación, se observa en TR una recuperación en el valor promedio de  $\Psi_a$  (-0,5MPa). Sin embargo, este valor no es igual al observado al inicio del ensayo, lo cual indica que el periodo de rehidratación aplicado no es suficiente para reestablecer el nivel hídrico de las plantas de TT. Algunos autores han observado que, con periodos de sequía de 54 días, en 14 a 21 días logran recuperarse algunas especies del género *Nothofagus* (Sun *et al.*, 1995), mientras que Donoso *et al.* (2011) encontraron que *C. alba* se recupera en 33 días de rehidratación, después de 57 días de restricción hídrica.

Del análisis de los parámetros derivados de las curvas presión-volumen, en el periodo de mayor restricción hídrica (día 68), se observa una significativa disminución en el valor del módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) en TR, indicando la participación del ajuste elástico. El aumento en la elasticidad permite a las paredes ajustarse al nuevo volumen celular y así mantener el turgor celular a pesar de la significativa disminución del CHRa (Otieno *et al.*, 2005).

Bajo condiciones de plena hidratación, el crecimiento en altura en *P. boldus* es bastante menor al observado en otras especies del bosque mediterráneo como *Quillaja saponaria* Molina (Quillay) y *Cryptocarya alba* (Molina) Looser (Peumo), las que muestran cifras de incremento claramente superiores

en plantas sometidas a constante irrigación (Donoso *et al.*, 2011). Este comportamiento concuerda con lo observado por Berrios (2002) en plantas de *P. boldus* de dos años de edad, mantenidas bajo distintas condiciones de densidades de plantación y tratamientos de riego, donde se observó que los tratamientos de riego no influyeron en el crecimiento en altura de las plantas. Los resultados muestran un uso conservador de los recursos por parte de *P. boldus*, aún bajo condiciones de plena hidratación.

Por otra parte, la respuesta observada en el incremento en DAC, bajo condiciones de restricción hídrica, ha sido registrada en varias especies mediterráneas, existiendo una disminución significativa del incremento en diámetro cuando las plantas fueron sometidas a restricción hídrica (Ogaya *et al.*, 2003; Peña-Rojas *et al.*, 2004). Pese a esta reducción en magnitud, tanto el crecimiento en altura como en diámetro se mantienen en alza en TR durante todo el periodo de evaluación, lo cual difiere de lo observado por Donoso *et al.*, (2011) en *Q. saponaria* y *C. alba*, donde ambas especies muestran tendencias a la baja, al menos en una de las variables de crecimiento evaluadas. Esta respuesta sugiere que *P. boldus* mantendría un balance de carbono positivo, aún bajo condiciones de estrés, lo que permitiría mantener la función de crecimiento, aunque a una tasa reducida. Esto implica una mayor tolerancia a periodos de estrés hídrico, y permite a la especie ocupar zonas con menor disponibilidad hídrica, explicando su dominancia en algunos sitios dentro de la aso-

ciación *Cryptocarya alba* - *Lithraea caustica* y, por otra parte, su aparición aislada en laderas más secas junto a *Q. saponaria*, *Lithraea caustica* Hook. & Arn. (Litre), *Acacia caven* (Molina) Molina (Espino), y *Retanilla trinervia* (Gillies & Hook.) Hook. & Arn (Tevó) (Donoso, 1982). El comportamiento de la variable crecimiento que presenta *P. boldus* bajo condiciones de estrés sugiere una buena relación entre fotosíntesis y respiración, regulando el compromiso de crecimiento bajo condiciones limitantes (Quero *et al.*, 2008).

La restricción hídrica en las plantas de TR afecta la capacidad de acumulación de biomasa aérea y radical. Lo anterior concuerda con lo observado en distintas especies del género *Acacia* sometidas a restricción hídrica, en las que se han registrado diferencias entre 30 y 70% en la biomasa radical (Warwick y Thukten, 2006).

La disminución de la proporción BA/BR en las plantas con riego restringido y permanente, sugiere que *P. boldus* utiliza como estrategia invertir en un mayor crecimiento radical que aéreo, indiferente a la situación hídrica en que se encuentre el suelo. Esta capacidad permite a la planta desarrollar raíces en profundidad, donde las condiciones hídricas y térmicas del suelo se mantienen más estables, y el agua se pierde más lentamente. Esto implica que, ante la disminución de precipitaciones, *P. boldus* tiende a optimizar la utilización de los recursos, buscando la forma más eficiente para asegurar el recurso hídrico. Es interesante notar que estas adaptaciones son transmitidas a los descendientes. Por ejemplo, Magni *et al.* (2016) observaron que plantas de *P. boldus* originadas de semillas de la Región Metropolitana y Maule presentaron mayor biomasa de raíces, menor área foliar y mayor sobrevivencia que plantas originadas de semillas del sur (Región de La Araucanía y Los Ríos).

Según Valladares *et al.* (2004) el clima mediterráneo impone una doble adversidad a

los sistemas biológicos: limitación hídrica e irregularidad de las precipitaciones, las que se incrementarán por el cambio climático. De hecho, las cinco regiones mediterráneas del mundo (zonas de Australia, Sudáfrica, Chile, California y la cuenca mediterránea en Europa) se localizan en una franja latitudinal donde la mayor parte de los modelos de circulación atmosférica predicen una disminución de la precipitación durante las próximas décadas (Gracia, 2002; Peñuelas *et al.*, 2004). Además, en estas regiones de alta densidad humana, la biota de los ecosistemas mediterráneos está fuertemente amenazada por la destrucción de los hábitats naturales (Arroyo *et al.*, 2006).

En la actualidad, las repoblaciones forestales son una actividad esencial en la gestión del territorio, principalmente en las regiones mediterráneas. Sin embargo, a pesar de su relevancia y de los medios invertidos, las reforestaciones sufren numerosos problemas como consecuencia de la sequía estival (Castro *et al.*, 2002). Por lo tanto, la búsqueda de alternativas de reforestación que garanticen la supervivencia de las plantas, con bajo costo y bajo impacto ambiental, es necesaria para una adecuada gestión de los medios forestales (Zamora *et al.*, 2001; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Zabala *et al.*, 2008).

En este contexto, el estudio de las relaciones existentes entre las variables hídricas es un aspecto clave en la comprensión del proceso de tolerancia al estrés, además de ser una oportunidad para entender la estrategia ecológica del boldo dentro del bosque esclerófilo mixto y su establecimiento en futuros escenarios de cambio climático. La información generada contribuye a la toma de decisiones en los programas de producción de plantas para un mejor manejo de la especie, en la reforestación o restauración exitosa de ecosistemas forestales, y permite adecuar las técnicas de vivero y manipular diversos patrones de comportamiento (Vilagrós

*et al.*, 2005), promoviendo atributos de la planta que le permitan sobrevivir en los ambientes más secos.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los programas; DOMEYKO de Biodiversidad-Bosques Mediterráneos, y Bosques Mediterráneos del Departamento de Silvicultura y Conservación de la Naturaleza, de la Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, de la Universidad de Chile.

#### REFERENCIAS

- Arroyo M, Marquet P, Marticorena C, Simonetti J, Cavieres L, Squeo F, Rozzi R, Massardo F (2006) El Hotspot chileno, prioridad mundial para la conservación. En Saball P, Arroyo M, Castilla JC, Estades C, De Guevara JM, Larrain S, Moreno C, Rivas F, Rovira J, Sánchez A, Sierralta L (Eds.) *Biodiversidad de Chile. Patrimonio y Desafíos*. Comisión Nacional del Medio Ambiente. Santiago, Chile. pp. 90-93.
- Arroyo M, Rozzi R, Simonetti J, Marquet P, Salaberry M (1999) Central Chile. En Mittermeier RA, Myers N, Robles Gil P, Mittermeier CG (Eds.) *Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. CEMEX. México. pp. 161-171.
- Berrios C (2002) *Efectos de la Densidad de Plantación y Dos Niveles de Riego sobre el Rendimiento y los Principios Activos en Boldo*. Tesis. Universidad de Talca. Chile. 24 pp.
- Cabrera H (2002) Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 625-637.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM (2002) The use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restor. Ecol.* 10: 297-305.
- Donoso C (1982) Reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile. *Bosque* 4: 117-146.
- Donoso S, Peña-Rojas K, Durán S, Pacheco C, Galdames E, Espinoza C (2015) Influencia del raleo en el crecimiento, la condición hídrica y la respuesta fotosintética de *Peumus boldus*: pautas para la definición de su manejo silvicultural. *Bosque* 36: 457-466.
- Donoso S, Peña-Rojas K, Pacheco C, Luna G, Aguirre A (2011) Respuesta fisiológica y de crecimiento en plantas de *Quillaja saponaria* y *Cryptocarya alba* sometidas a restricción hídrica. *Bosque* 32: 187-195.
- Fleck I, Peña-Rojas K, Aranda X (2010) Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> and leaf morphological characteristics under drought stress during *Quercus ilex* L. resprouting. *Ann. Forest Sci.* 67: 308.
- Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbó M (2006) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol. Plant.* 127: 343-352.
- Flexas J, Díaz-Espejo A, Gago J, Gallé A, Galmés J, Gulías J, Medrano H (2014) Photosynthetic limitations in Mediterranean plants: a review. *Environ. Exp. Bot.* 103: 12-23.
- Gebrekiros A, Teketay D, Fetene M, Mitlöhner R (2006) Adaptation of five co-occurring tree and shrub species to water stress and its implication in restoration of degraded lands. *Forest Ecol. Manag.* 229: 259-267.
- Gindaba J, Rozanov A, Negash L (2005) Photosynthetic gas exchange, growth and biomass allocation of two *Eucalyptus* and three indigenous tree species of Ethiopia under moisture deficit. *Forest Ecol. Manag.* 205: 127-138.
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, Hódar JA, Castro J, Baraza E (2004) Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol. Applic.* 14: 1128-1138.
- Gracia CA, Sabaté S, Sánchez A (2002) El cambio climático y la reducción de la reserva de agua en el bosque mediterráneo. *Ecosistemas* 11(2) [www.aeet.org/ecosistemas/022/investigacion4.htm](http://www.aeet.org/ecosistemas/022/investigacion4.htm)
- Gulías J, Flexas J, Abadía A, Medrano H (2002) Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species: possible factors explaining the declining distribution of *Rhamnus ludovici-salvatoris*, an endemic Balearic species. *Tree Physiol.* 22: 687-697.
- Kozłowski TT, Pallardy SG (2002) Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68: 270-334.
- Magni CR, Espinoza SE, Garrido EF, Santelices RE, Cabrera AM (2016) Differential adaptations in nursery seedlings from diverse Chilean provenances of *Peumus boldus* Mol. *iForest* 9: 409-413.
- Martínez C, Cantón M, Juñent F (2014) Incidencia del déficit hídrico en el crecimiento de árboles de uso urbano en ciudades de zonas áridas. Caso de Mendoza, Argentina. *Interciencia* 39: 890-897.
- Ogaya R, Peñuelas J, Martínez-Vilalta J, Mangirón M (2003) Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain. *Forest Ecol. Manag.* 180: 175-184.
- Otieno DO, Schmidt MW, Adiku S, Tenhunen J (2005) Physiological and morphological responses to water stress in two *Acacia* species from contrasting habitats. *Tree Physiol.* 25: 361-371.
- Otieno DO, Kurz-Besson C, Liu J, Schmidt MW, Vale-Lobo R, David TS, Siegwolf R, Pereira JS, Tenhunen JD (2006) Seasonal variations in soil and plant water status in a *Quercus suber* L. stand: roots as determinants of tree productivity and survival in the mediterranean-type ecosystem. *Plant Soil* 283: 119-135.
- Pardos M, Jiménez MD, Aranda I, Puértolas J, Pardos JA (2005) Water relations of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings in response to shading and moderate drought. *Ann. Forest Sci.* 62: 377-384.
- Peña-Rojas K, Aranda X, 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 Physiol.* 24: 813-822.
- Peñuelas J, Sabaté S, Filella I, Gracia C (2004) Efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación. En Valladares F (Eds.) *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF. Madrid, España. pp. 425-460.
- Quero J, Villar R, Maraño T, Murillo A, Zamora R (2008) Respuesta plástica a la luz y al agua en cuatro especies mediterráneas del género *Quercus* (Fagaceae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 81: 373-385.
- Sun OJ, Sweet GB, Whitehead D, Buchan GD (1995) Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiol.* 15: 629-638.
- Turner NC (1988) Measurement of plant water status by the pre-

- ssure chamber technique. *Irrig. Sci.* 9: 289-308.
- Tyree M, Hammel HT (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb-technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.
- Tyree M, Richter H (1981) Alternative methods of analyzing water potential isotherms: some cautions and clarifications. *J. Exp. Bot.* 32: 643-653.
- Valdebenito G, Campos J, Larrain O, Aguilera M, Kahler C, Ferrando M, García E, Sotomayor A (2012) Boletín divulgativo *Peumus boldus* Mol. Boldo, Boldo. Información Tecnológica de productos forestales no madereros del bosque nativo en Chile. Proyecto CONAF-INFOR (004/2011). 8 pp.
- Valladares F, Vilagrosa A, Peñuelas J, Ogaya R, Camarero J, Corcuera L, Sisó S, Gil-Pelegrin E (2004) Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de sequía. En Valladares F (Eds.) *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF. Madrid, España. pp. 163-190.
- Vilagrosa A, Cortina J, Rubio E, Trubat R, Chirino E, Gil-Pelegrin E, Vallejo V (2005) El papel de la ecofisiología en la restauración forestal de ecosistemas mediterráneos. *Invest. Agr. Sist. Recurs. Forest.* 14: 446-461.
- Warwick NW, Thukten (2006) Water relations of phyllodinous and non-phyllodinous *Acacias*, with particular reference to osmotic adjustment. *Physiol. Plant.* 127: 393-403.
- Zabala M, Zamora R, Pulido F, Blanco J, Imbert J, Marañón T, Castiello F, Valladares F (2008) Nuevas perspectivas en la conservación, restauración y gestión sostenible del bosque mediterráneo. En Valladares F (Eds.) *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF. Madrid, España. pp. 511-532.
- Zamora R, Pugnaire F (2001) *Los Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. C.S.I.C., Granada, España. 463 pp.