



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES  
Ingeniería Forestal

**DIFERENTES ESTRATEGIAS HIDRÁULICAS DURANTE ESTRÉS HÍDRICO  
EN *Azara dentata* (CORCOLÉN) Y *Escallonia pulverulenta* (MADROÑO),  
DOS ARBUSTOS DE CHILE MEDITERRÁNEO CENTRAL**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de  
Concepción para otorgar al título profesional de Ingeniera Forestal

POR: Belén Miyarae Monardes Cortínez

Profesora Guía: Carolina Estela Álvarez Maldini

Marzo, 2026

Concepción, Chile

© 2026, Belén Miyarae Monardes Cortínez

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento

**DIFERENTES ESTRATEGIAS HIDRÁULICAS DURANTE ESTRÉS  
HÍDRICO EN *Azara dentata* (CORCOLÉN) Y *Escallonia pulverulenta*  
(MADROÑO), DOS ARBUSTOS DE CHILE MEDITERRÁNEO  
CENTRAL**



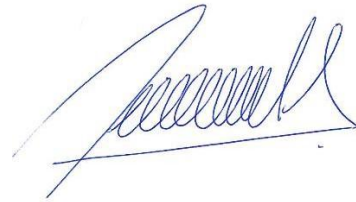
Profesor Guía

---

Carolina Estela Álvarez Maldini

Profesora Asistente

Ingeniera Forestal, Dra.



Profesor Guía

---

Manuel Alejandro Acevedo Tapia

Colaborador Externo

Ingeniero Forestal, Dr.

## **DEDICATORIA**

A Malvina Cortínez, Claudio Monardes, Fernanda Monardes y Claudia Monardes, por cada llamada, por cada viaje a casa y por ser el pilar fundamental en mi vida acompañándome en cada paso de este camino.

Este logro también es de ustedes, por su apoyo, paciencia y confianza en mí.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al finalizar esta etapa tan importante de mi vida, quiero agradecer a mi familia, amigas y compañeros, quienes me brindaron palabras de aliento y apoyo a lo largo de este proceso.

A mi profesora guía, Dra. Carolina Álvarez Maldini, por brindarme su confianza durante todo el desarrollo de este trabajo, por su constante disposición para enseñarme y por el tiempo dedicado a resolver mis dudas. Fue un orgullo para mi ser parte de su investigación y de tener la oportunidad de aprender de usted.

Quiero agradecer a todos los integrantes del CTPF del INFOR por abrirme las puertas en este proceso de aprendizaje, siempre dispuestos a enseñar y resolver dudas.

Mi más profundo agradecimiento es para mi mamá y papá, quienes me dieron las herramientas necesarias para continuar con mi formación universitaria. Además, fueron sus valores, enseñanza y su fe los que me hicieron llegar hasta aquí. A lo largo de los años de estudio lejos de casa, junto con mis hermanas, siempre se encargaron de estar presentes con cariño, alegrías y comprensión, brindándome confianza, apoyo y palabras de aliento que me ayudaron a seguir.

## TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	ix
ABSTRACT .....	xi
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. METODOLOGÍA.....	9
2.1 Cultivo de <i>A. dentata</i> y <i>E. pulverulenta</i> .....	9
2.2 Curvas presión-volumen.....	10
2.3 Tratamiento de déficit hídrico .....	12
2.4 Potencial hídrico en pre-alba ( $\Psi_{pd}$ ) y medio día ( $\Psi_{min}$ ) .....	12
2.5 Intercambio gaseoso.....	13
2.6 Conductividad hidráulica en hoja ( $K_{leaf}$ ).....	14
2.7 Diseño experimental y análisis de datos.....	16
III. RESULTADOS .....	18
3.1 Caracterización del comportamiento an-isohídrico entre especies .....	18
3.2 Variación de $K_{leaf}$ en respuesta al $\Psi_L$ de <i>A. dentata</i> y <i>E. pulverulenta</i> .....	19
3.3 Respuesta estomática al déficit hídrico.....	20
3.4. Rasgos derivados de curvas presión-volumen.....	20
IV. DISCUSIÓN .....	23
V. CONCLUSIONES.....	31
VI. BIBLIOGRAFÍA.....	33

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 3.4.1</b> Rasgos hidráulicos foliares de conductividad hidráulica, umbrales de pérdida de conductancia estomática y parámetros de curva presión-volumen, de <i>Azara dentata</i> y <i>Escallonia pulverulenta</i> . Los valores corresponden a la media $\pm$ error estándar, o intervalo de confianza entre paréntesis. Letras distintas para un mismo parámetro indican diferencias significativas entre especies. ns: no significativo. ....	21
--	----

## ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

- Figura 3.1.1** Trayectorias del potencial hídrico foliar mínimo al mediodía ( $\Psi_{\min}$ ) y en pre-alba ( $\Psi_{pd}$ ) para *Azara dentata* (A) y *Escallonia pulverulenta* (B) durante el experimento de restricción hídrica. La línea segmentada representa la línea 1:1, la línea gris oscuro corresponde a la regresión lineal ajustada de los datos medidos de  $\Psi_{\min}$  vs  $\Psi_{pd}$ . El área gris sombreada indica el área de hydroscape (HA). Cada punto de color representa el promedio de  $\Psi_{\min}$  y  $\Psi_{pd} \pm sd$  en cada fecha de medición. .... 18
- Figura 3.2.1** Relación entre el potencial hídrico foliar ( $\Psi_L$ ) y la conductividad hidráulica foliar ( $K_{leaf}$ ) en *Azara dentata* (A) y *Escallonia pulverulenta* (B). Cada punto corresponde a una medición individual de  $K_{leaf}$ . La línea continua representa el ajuste del modelo Weibull. La línea punteada negra indica el potencial hídrico al que se pierde el 50 % de la conductividad hidráulica ( $K_{leaf} P_{50}$ ), y la línea punteada roja señala el punto de 88 % de pérdida ( $K_{leaf} P_{88}$ ). .... 19
- Figura 3.3.1** Relación entre el potencial hídrico al mediodía ( $\Psi_{\min}$ ) y la conductancia estomática ( $g_s$ ) durante la restricción hídrica. Los puntos de colores indican los datos medidos. La curva continua corresponde a los datos modelados, la línea punteada negra indica el potencial al 50 % del cierre estomático ( $\Psi_{gs50}$ ) y la línea punteada roja señala el potencial al 90% del cierre estomático ( $\Psi_{gs90}$ ). 20
- Figura 4.1** Relaciones entre el área del hydroscape y rasgos vinculados al comportamiento anisohídrico e isohídrico en *Azara dentata* (café) y *Escallonia pulverulenta* (celeste).  $\Psi_{gs90}$ : potencial hídrico foliar que provoca el 90% del cierre estomático,  $\Psi_{TLP}$  potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia, y  $K_{leaf} P_{50}$ : potencial hídrico en el 50% de pérdida de conductividad hidráulica. .... 29

## RESUMEN

El aumento en la frecuencia e intensidad de sequías vinculadas al cambio climático representa una amenaza para la persistencia del bosque esclerófilo chileno. Por lo tanto, comprender las estrategias hidráulicas de especies nativas que subyacen a la respuesta a la sequía es clave para definir su posible uso con fines de restauración. En esta investigación, se estudió la respuesta al estrés hídrico de *Azara dentata* y *Escallonia pulverulenta*, dos especies arbustivas de Chile Mediterráneo central. Durante un experimento de restricción hídrica, se determinaron rasgos hidráulicos como el potencial hídrico al cierre estomático ( $\Psi_{gs50}$  y  $\Psi_{gs90}$ ), la vulnerabilidad de la conductividad hidráulica foliar ( $K_{leaf\ max}$ ,  $K_{leaf\ P50}$  y  $K_{leaf\ P88}$ ) y rasgos derivados de curvas presión-volumen, como el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{TLP}$ ). El área de hydroscape, como indicador de la estrategia hidráulica, también se calculó basándose en los valores de potencial hídrico de la hoja el mediodía y antes del amanecer. Los resultados mostraron que *A. dentata* tenía un área de hydroscape más alta y valores más negativos de  $\Psi_{gs90}$ , lo que indica una mayor tolerancia a disminución de potencial hídrico foliar ( $\Psi_L$ ) y un comportamiento anisohídrico. Por el contrario, *E. pulverulenta* evidenció un  $\Psi_{gs90}$  a un  $\Psi_L$  más alto, y un área de hydroscape menor, indicativo de una estrategia más conservadora e isohídrica frente al déficit hídrico. En general, estos hallazgos mostraron comportamientos hidráulicos contrastantes en estas especies Mediterráneas coexistentes y posicionan a *A. dentata* como una

especie con mayor potencial para ser considerada en programas de restauración en escenarios de cambio climático.

## ABSTRACT

The increase in frequency and intensity of droughts linked to climate change represents a threat to the persistence of Chilean sclerophyll forest. Thus, understanding native species hydraulic strategies that underlie response to drought is key to define their possible use for restoration purposes. In this research, the hydraulic response to water stress of *Azara dentate* and *Escallonia pulverulenta*, two shrub species from Mediterranean central Chile, was studied. During a water restriction experiment, hydraulic traits were determined such as water potential at stomatal closure ( $\Psi_{gs50}$  and  $\Psi_{gs90}$ ), leaf hydraulic conductivity vulnerability ( $K_{leaf\ max}$ ,  $K_{leaf\ P50}$  y  $K_{leaf\ P88}$ ) y pressure-volume curve derived traits, such as the turgor loss point ( $\Psi_{TLP}$ ). The area of hydroscape, as an indicator of hydraulic strategy, was also calculated based on midday ( $\Psi_{min}$ ) and pre-dawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) values. Results showed that *A. dentate* had higher hydroscape area and more negative values of  $\Psi_{gs90}$ , indicating greater tolerance to decreasing leaf water potential ( $\Psi_L$ ) and an anisohydric behavior. On the contrary, *E. pulverulenta* evidenced a  $\Psi_{gs90}$  at higher  $\Psi_L$ , and a smaller hydroscape area, indicative of a more conservative and isohydric strategy towards water deficit. Overall, these findings showed contrasting hydraulic behaviors in this co-occurring Mediterranean species, and position *A. dentate* as a species with higher potential to be considered in restoration programs in climate change scenarios.



## I. INTRODUCCIÓN

Chile Mediterráneo central (30–38 S) corresponde a la zona climática caracterizada por la concentración de las precipitaciones en la temporada de invierno, con variabilidad de las precipitaciones interanual, e intensa radiación solar durante la temporada estival (Nardini et al., 2014). Según Rivas-Martínez (1994), este clima se caracteriza por precipitaciones concentradas entre los meses de junio y agosto y una sequía estival que puede extenderse entre uno y cinco meses, generalmente entre noviembre y marzo, lo que convierte a esta zona del país particularmente vulnerable a los efectos del cambio climático.

Las proyecciones climáticas indican una disminución de aproximadamente 15,5 % en la precipitación media y un aumento de 3 a 4 °C en la temperatura media anual para el año 2050, además de una posible reducción del aporte hídrico proveniente del deshielo glaciar (Hannah et al., 2013). Estos cambios intensificarán el déficit hídrico en los ecosistemas, lo que ya se ha reflejado en un aumento de la mortalidad arbórea inducida por el clima en diversas especies forestales. Esto ha generado preocupación respecto a la estabilidad del ecosistema a lo largo de amplios gradientes ambientales. Por ejemplo, Miranda et al. (2023) evaluaron tendencias climáticas y de productividad en los cinco ecosistemas forestales Mediterráneos del mundo durante el período 2000-2021, detectando amarillamiento en follajes y una disminución de la productividad. En

Chile, más del 90 % del bosque Mediterráneo presentó menos de 100 días anuales de productividad fotosintética activa en respuesta a una sequía aguda y prolongada.

Frente a este escenario, la restauración de ecosistemas mediante la recuperación de masas arbóreas se presenta como una estrategia clave de mitigación del cambio climático (Griscom et al., 2017). A nivel global, se estima que existen 0,9 mil millones de hectáreas disponibles para cobertura arbórea, con el potencial de capturar hasta 205 Gt de carbono (Bastin et al., 2019). Los acuerdos climáticos internacionales suponen la plena implementación del uso de los bosques como sumidero de carbono para el 2030 (Grassi et al., 2017). Esta estrategia puede contribuir al cumplimiento de los compromisos internacionales asumidos por Chile, como "reforestar 100.000 ha principalmente con especies nativas" para el año 2030; las que tienen el potencial de secuestrar entre 900.000 y 1.200.000 toneladas de CO<sub>2</sub> (COP21 del 2015).

Sin embargo, la restauración enfrenta importantes limitaciones, entre ellas la escasez de plantas nativas con rasgos morfo-fisiológicos adecuados para establecerse en condiciones de campo de clima Mediterráneo en programas de restauración ecológica (Bannister et al., 2018). Esta limitación responde a deficiencias estructurales y técnicas en los viveros, como baja capacidad de producción, estimada en solo 11,5 millones de plantas por año, y solo el 29 %

cumple con los estándares mínimos requeridos para restauración. Bajo el ritmo actual de producción, el cumplimiento del compromiso de reforestar 100.000 ha con especies nativas para 2030 (Acuerdo de París) y la meta de la Política Forestal Nacional para 2035, se postergaría significativamente, estimándose que se alcanzarían recién en 2052 y 2181, respectivamente (Acevedo et al., 2021).

En climas Mediterráneos, donde predomina el bosque esclerófilo, la escasa disponibilidad de agua limita la supervivencia y crecimiento de las plantas durante su establecimiento en condiciones de campo, retrasando la sucesión y dificultando la recuperación del ecosistema (David et al., 2016). En consecuencia, los acuerdos ambientales sugieren incorporar especies arbustivas como alternativa de restauración (ENCCRV, 2016), ya que pueden actuar como facilitadores o “plantas nodrizas”, mejorando el microambiente y favorecer la supervivencia y reclutamiento de especies que se establecen bajo su copa (Castro et al., 2002). Un ejemplo es el efecto facilitador de *Vachellia caven*, cuya regeneración de plantas jóvenes y adultas bajo su dosel puede aumentar la densidad, diversidad y la recuperación de bosque nativo (Gómez-Fernández et al., 2023).

A nivel fisiológico, las plantas responden al estrés hídrico mediante diversos mecanismos, tales como el cierre de estomático para limitar la pérdida de agua, el ajuste osmótico para mantener la turgencia celular, y el crecimiento radicular

para aumentar la absorción hídrica (Yang et al., 2021). El sistema hidráulico es fundamental en estas respuestas, ya que regula el transporte de agua desde las raíces hasta las hojas, sosteniendo procesos vitales como la transpiración y la fotosíntesis (Sack & Holbrook, 2006). De acuerdo con la teoría de cohesión-adhesión, el transporte de agua ocurre a través de un gradiente de presión negativo (tensión) por los conductos del xilema (McCulloh et al., 2019). Bajo condiciones de estrés hídrico, la tensión en el xilema aumenta, pudiendo inducir una falla hidráulica caracterizada por la formación de burbujas de aire (cavitación), lo que interrumpe el transporte de agua, conduciendo eventualmente a la muerte de la planta (Lambers & Oliveira, 2019). Así, el estudio de las características del sistema hidráulico de las especies permitirá comprender los niveles de tolerancia al aumento de la tensión en el xilema, inducido por el déficit hídrico.

La regulación estomática constituye una de las principales estrategias hidráulicas frente al déficit hídrico, al reducir la conductancia estomática ( $g_s$ ) para evitar la deshidratación y disminuir los riesgos de cavitación (Z. Chen et al., 2022). Sin embargo, esta respuesta puede variar a nivel inter-específico, dando lugar a un gradiente de estrategias que va desde comportamientos isohídrico y anisohídrico, asociados al control estomático y al funcionamiento hidráulico (Tardieu & Simonneau, 1998). Las especies anisohídricas tienden a mantener una mayor apertura estomática aun cuando el potencial hídrico foliar ( $\Psi_L$ ) disminuye

significativamente (Z. Chen et al., 2022), mientras que las especies isohídricas responden al estrés hídrico con un cierre estomático a mayor  $\Psi_L$ , manteniendo el  $\Psi_L$  dentro de un rango más estrecho. (Tardieu & Simonneau, 1998).

Aunque Bartlett et al. (2012), sugirieron que las especies de clima Mediterráneos presentan comportamientos hidráulicos relativamente similares frente al estrés hídrico, estudios posteriores han evidenciado una mayor complejidad. Nardini et al. (2014) destacan la alta variabilidad inter-específica en rasgos hidráulicos dentro del clima Mediterráneo. Sin embargo, esta variabilidad ha sido escasamente estudiada en especies arbustivas. Por ejemplo, se ha observado que el valor de  $K_{leaf} P_{50}$  (el potencial hídrico donde se pierde el 50 % de la conductividad hidráulica foliar) (Choat et al., 2012), tiende a ser más negativo en especies de climas áridos, en comparación con aquellas de climas más húmedos, donde los valores son menos negativos y reflejan una mayor vulnerabilidad folia. No obstante, esta tendencia no es estricta, ya que existe un amplio rango de variabilidad entre especies de un mismo bioma (McCulloh et al., 2019). Esta diversidad funcional sugiere que múltiples estrategias hidráulicas pueden coexistir exitosamente en un mismo ambiente, resaltando la necesidad de comprender cómo distintos rasgos hidráulicos contribuyen a la adaptación de las especies frente a la sequía (McCulloh et al., 2019).

En la zona Mediterránea de Chile central, el bosque esclerófilo constituye la formación vegetal de mayor extensión, desarrollándose en los sectores costeros e interiores bajo condiciones que varían desde semiáridas a húmedas (Luebert & Pliscoff, 2017). Se caracteriza por la presencia de árboles y arbustos de hoja dura; Donoso Z., (1982) los denomina “bosques latifoliados siempreverdes esclerófilos con lluvias invernales y sequía estival pronunciada”. Estos ecosistemas han estado sometidos a una creciente presión agrícola, pecuaria, de extracción y urbana, que ha reducido sensiblemente su cobertura (Schulz et al., 2011). Esta degradación, sumada a los efectos del cambio climático, hace urgente la identificación de especies nativas con adaptaciones funcionales al estrés hídrico y potencial uso en planes de restauración ecológica.

En este contexto, se seleccionaron dos especies arbustivas nativas de Chile Mediterráneo central para evaluar su respuesta fisiológica al estrés hídrico, considerando *Escallonia pulverulenta* y *Azara dentata*. *E. pulverulenta* es un arbusto siempreverde que habita entre las regiones de Coquimbo y La Araucanía (30° a 39°S) en bordes de quebradas y laderas secas (Hoffmann J., 2020). Puede alcanzar hasta 12 m de altura y posee hojas coriáceas con márgenes aserrados (Riedemann et al., 2014). Sus flores, blancas o rosado pálido, se agrupan en inflorescencias que se abren de forma sincrónica, lo que permite atraer un gran número de polinizadores (Augspurger, 1983) y florecen de noviembre a febrero (Kausel, 1953). Por su parte, *A. dentata* es un arbusto perenne que se distribuye

desde la Región de Coquimbo hasta La Araucanía (30° a 39° S), creciendo en laderas asoleadas y suelos algo húmedos (Riedemann et al., 2014). Alcanza hasta 2 m de altura, con hojas coriáceas a subcoriáceas con bordes dentados y flores son hermafroditas de color amarillo que desprenden aroma que atrae a las abejas por lo que también es melífero (Hoffmann J., 2020).

Considerando sus características ecológicas y funcionales, es posible anticipar diferencias en las estrategias hídricas. *A. dentata* se desarrolla en ambientes más expuestos, donde experimenta mayores variaciones de temperatura y un déficit hídrico estacional. Las especies que habitan estos ambientes suelen mantener la actividad fotosintética a valores más negativos de  $\Psi_L$ , lo que se asocia a un comportamiento anisohídrico (Z. Chen et al., 2022; Tardieu & Simonneau, 1998). En cambio, *E. pulverulenta* habita bordes de quebradas y sitios con mayor disponibilidad hídrica relativa; aunque presenta hojas coriáceas, rasgo común en especies del bosque esclerófilo Mediterráneo (Luebert & Pliscoff, 2017), su microhábitat podría asociarse a una regulación estomática más estricta y la mantención del  $\Psi_L$  dentro de rangos más acotados, rasgos descritos para especies isohídricas (McCulloh et al., 2019).

De lo anterior, se plantea como hipótesis que, *A. dentata* presenta un comportamiento hidráulico anisohídrico, mientras que *E. pulverulenta* exhibe comportamiento hidráulico isohídrico, caracterizado por disminución de

conductividad hidráulica, pérdida de turgor celular y cierre estomático a mayores potenciales hídricos.

El objetivo general de esta investigación es evaluar las estrategias hidráulicas frente al estrés hídrico de dos especies arbustivas nativas del bosque esclerófilo de Chile Mediterráneo central, *A. dentata* y *E. pulverulenta*, con el fin de identificar el potencial de uso en programas de restauración ecológica bajo condiciones de cambio climático. Como objetivo específico se plantea determinar el potencial hídrico al cual ocurre el cierre estomático ( $\Psi_{gs90}$ ) en *A. dentata* y *E. pulverulenta* bajo condiciones de restricción hídrica. Evaluar la respuesta de conductividad hidráulica foliar ( $K_{leaf}$ ) de *A. dentata* y *E. pulverulenta* en respuesta al déficit hídrico. Caracterizar y comparar el estado hídrico foliar y las propiedades hidráulicas foliares derivadas de curvas presión-volumen en *A. dentata* y *E. pulverulenta* bajo restricción hídrica.

## II. METODOLOGÍA

### 2.1 Cultivo de *A. dentata* y *E. pulverulenta*

Las semillas de *E. pulverulenta* y *A. dentata* fueron recolectadas en la Región de Biobío, Chile, en abril de 2021, y almacenadas a 8 °C hasta su uso el 27 de julio de 2023. La siembra se efectuó en almacigueras utilizando compost de corteza de pino como sustrato. Durante la etapa de germinación, el riego se realizó diariamente mediante aspersión.

La viverización se llevó a cabo en el Centro Tecnológico de la Planta Forestal (CTPF) del Instituto Forestal (INFOR), ubicado en San Pedro de la Paz (36°50'53,6" S, 73°07'57,0" W), Región del Biobío. Cuando las plántulas alcanzaron entre 4 - 7 cm de altura, fueron trasplantadas a bandejas plásticas de 20 cavidades (25,4 cm de altura, 6,9 cm de diámetro superior, 656 ml de volumen) («Deepot™ Stuewe & Sons», s. f.).

El riego y la fertilización se realizaron mediante fertirriego con concentraciones constantes de macro y micronutrientes, según a la metodología descrita en (Alvarez-Maldini et al., 2020). Las concentraciones macronutrientes fueron: nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), magnesio (Mg) y azufre (S): 300, 150, 180, 100, 80 y 115 mg L<sup>-1</sup>, respectivamente. Como fuentes se utilizaron nitrato de

calcio, sulfato de magnesio, nitrato de amonio, fosfato de potasio monobásico y urea. Los micronutrientes se aplicaron en concentraciones constantes de hierro (Fe), manganeso (Mn), cobre (Cu) y zinc (Zn): 6, 4, 0,5 y 6 mg L<sup>-1</sup>, respectivamente, utilizando sulfato de hierro, sulfato de manganeso, sulfato de cobre y sulfato de zinc.

Durante la etapa de pleno crecimiento, la cual duró de enero a julio del 2024, el riego se aplicó cuando las plantas alcanzaban una pérdida del 50% del agua aprovechable de la bandeja.

Previo al ensayo de déficit hídrico, en agosto de 2024, las plantas de ambas especies fueron trasplantadas a tubos de PVC de 100 cm de longitud y 110 mm de diámetro, utilizando compost de corteza de pino como sustrato.

## 2.2 Curvas presión-volumen

Una vez finalizada la etapa de pleno crecimiento, se seleccionaron aleatoriamente diez plantas por especie. Debido a que ambas especies presentan peciolos cortos, se recolectaron ramillas del tercio superior de cada planta con hojas completamente desarrolladas. La colecta se realizó antes del amanecer para asegurar máxima hidratación.

Las ramillas fueron cortadas con una tijera de podar y almacenadas inmediatamente en bolsas herméticas con papel húmedo para transportarlas al laboratorio.

Las curvas de presión-volumen (PV) se generaron utilizando una bomba de presión Scholander 1505D-EXP (PMS Instruments, Albany, OR, USA) siguiendo la metodología establecida por Sack et al. (2010) y Tyree & Hammel (1972).

En el laboratorio, las muestras se deshidrataron progresivamente bajo condiciones controladas. El potencial hídrico foliar ( $\Psi_L$ , MPa) se midió periódicamente con una bomba de presión, y el peso fresco se registró con una balanza analítica (PX224AM, Ohaus, Alemania) en cada punto de medición.

El potencial al punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{TLP}$ , MPa) se determinó como el punto de inflexión de la relación  $1/\Psi_L$  en función del contenido relativo de agua (RWC). El módulo medio de elasticidad ( $\epsilon$ , MPa) se estimó como la pendiente de la relación entre el potencial de turgencia y el RWC en el intervalo comprendido entre turgencia completa y el  $\Psi_{TLP}$ .

La capacitancia a turgencia completa ( $C_{FT}$ , mol m<sup>-2</sup> MPa<sup>-1</sup>) se calculó a partir de la pendiente de la porción lineal de la relación entre RWC y  $\Psi_L$  antes del  $\Psi_{TLP}$ , normalizada al contenido de agua saturada por unidad de área foliar.

### 2.3 Tratamiento de déficit hídrico

Tras el período de aclimatación, extendido hasta diciembre 2024, se iniciaron los tratamientos de riego. Se utilizaron 80 plantas por especie, asignadas aleatoriamente a dos tratamientos: restricción hídrica (RH) y capacidad de campo (CC).

En el tratamiento de CC, las plantas se regaron diariamente manteniendo el sustrato cercano a su máxima capacidad de hidratación.

El contenido volumétrico de agua del sustrato ( $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ ) se monitoreó mediante sensores de humedad de suelo (TEROS-10, METER Group), conectados a un datalogger (ZL6, METER Group), con registros cada 30 minutos. El monitoreo se realizó tanto para las plantas CC como RH de ambas especies.

En el tratamiento de RH, el riego se suspendió una vez que las plantas alcanzaron la condición de capacidad de campo al inicio del experimento (15 de diciembre 2024), permitiendo una disminución progresiva del contenido de agua del sustrato.

### 2.4 Potencial hídrico en pre-alba ( $\Psi_{pd}$ ) y medio día ( $\Psi_{min}$ )

Durante la aplicación de los tratamientos de riego se midió el potencial hídrico en pre-alba ( $\Psi_{pd}$ , MPa) y el potencial hídrico mínimo al medio día ( $\Psi_{min}$ , MPa), en al menos ocho ocasiones por especie.

Para las mediciones de potencial hídrico, se seleccionaron aleatoriamente tres plantas por especie y por tratamiento de riego. De cada planta se recolectó una ramilla completamente desarrollada del tercio superior del dosel, se extirpó con una cuchilla de afeitar. El  $\Psi_L$  se determinó mediante una cámara de presión tipo Scholander modelo 1505D-EXP (PMS Instruments) (Scholander et al., 1965).

El  $\Psi_{pd}$  se midió entre las 06:00 y las 07:00, am, mientras que el  $\Psi_{min}$  se determinó entre las 13:00 y las 14:00 (hora local). Las mediciones se realizaron hasta que los valores  $\Psi_{pd}$  y  $\Psi_{min}$ , tendieron a igualarse, indicando pérdida del gradiente hídrico diario y límites del control estomático.

## 2.5 Intercambio gaseoso

Durante los mismos días en que se realizaron las mediciones de  $\Psi_{pd}$  y  $\Psi_{min}$ , se evaluó el intercambio gaseoso en seis plantas por cada especie. Se utilizó un sistema portátil de fotosíntesis Walz GFS-3000 equipado con un módulo de fluorescencia de clorofila PAM-Fluorometer 3055-FL (Heinz Walz, Effeltrich, Alemania).

Las mediciones se realizaron al mediodía bajo condiciones controladas en la cámara foliar: concentración de CO<sub>2</sub> de 400 ppm, temperatura de 25 ± 1 °C y radiación fotosintéticamente activa (PAR) de 1,500 μmol fotones m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en *E. pulverulenta* y de 850 μmol fotones m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en *A. dentata*.

Se registraron las siguientes variables fisiológicas: tasa de fotosíntesis neta ( $A_n$ , μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), conductancia estomática ( $g_s$ , mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y tasa de transpiración ( $E$ , mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). La eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) se calculó como la relación ente  $A_n$  y  $E$  ( $A_n/E$ ).

## 2.6 Conductividad hidráulica en hoja ( $K_{leaf}$ )

La conductividad hidráulica de hoja ( $K_{leaf}$ , mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>) se determinó en las mismas plantas utilizadas para las mediciones de  $\Psi_{pd}$ , utilizando el método de flujo evaporativo (EFM), según lo descrito por Sack & Scoffoni, (2012).

Antes del amanecer se recolectaron tres ramillas por planta. Dos de ellas se utilizaron para medir  $\Psi_L$  inicial con una cámara de presión Scholander modelo 1505D-EXP (PMS Instruments). La tercera ramilla se cubrió con papel aluminio para evitar la transpiración, se almaceno en una bolsa hermética Ziploc con papel húmedo y se mantuvo en oscuridad. Posteriormente, tras al menos 10 minutos, la base del peciolo fue cortada con una cuchilla de afeitar bajo agua destilada cubriendo el peciolo con Parafilm y se conectó a un sistema de tuberías, el cual

estaba lleno de agua ultrapura que fluía a un cilindro graduado sobre una balanza analítica (PX224AM, Ohaus, Alemania). La ramilla se expuso a condiciones controladas de transpiración con una radiación PAR de 1,000  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y bajo ventilación constante.

La tasa de pérdida de agua se registró durante 1 hora y 30 minutos en *E. pulverulenta* y 30 minutos en *A. dentata* hasta obtener un flujo estable.

Es el caso de *A. dentata*, las mediciones se realizaron en las plantas del tratamiento de restricción hídrica, pero, por escases de ramillas, en *E. pulverulenta*, se midieron las plantas que estaban en control y se simulaba un estrés hídrico deshidratando ramillas en el mesón hasta valores decrecientes de  $\Psi_L$  una vez cortadas.

Finalizada la medición de flujo, la ramilla se mantuvo nuevamente en una bolsa Ziploc en oscuridad durante 15 minutos, para posteriormente medir el potencial hídrico final mediante la cámara de presión.  $K_{\text{leaf}}$  se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$K_{\text{leaf}} = E / \Delta\Psi_L$$

Donde  $E$  corresponde a la tasa de flujo,  $\Delta\Psi_L = \Psi_{\text{final}} - 0$  MPa.  $K_{\text{leaf}}$  se normalizó además por el área foliar y se estandarizó a 25 °C siguiendo a (Sack & Scoffoni, 2012).

## 2.7 Diseño experimental y análisis de datos

El área de *hydroscape*, que integra los valores de  $\Psi_{\text{pd}}$  y  $\Psi_{\text{min}}$  a lo largo de un rango de contenido de agua en el suelo favorable para la fotosíntesis, fueron calculadas de una forma similar a lo escrito en Meinzer et al., (2016) incluyendo las modificaciones indicadas por Johnson et al., (2018), en donde el límite inferior de la *hydroscape* fue definido por un límite convexo conteniendo los valores promedio de  $\Psi_{\text{pd}}$  y  $\Psi_{\text{min}}$ , en lugar de utilizar una regresión lineal de dichos valores. Los límites de la *hydroscape* no fueron extrapolados hasta el punto en que  $\Psi_{\text{pd}} = \Psi_{\text{min}}$  (línea 1:1), como lo propone Meinzer et al. (2016), debido a que en este estudio no observamos valores en que  $\Psi_{\text{pd}} = \Psi_{\text{min}}$ .

La vulnerabilidad hidráulica foliar se evaluó mediante la relación entre  $K_{\text{leaf}}$  y  $\Psi_L$ , para lo cual se ajustaron modelos no lineales con distribución Weibull y sigmoideal para ambas especies. La selección del modelo se realizó comparando los valores del índice de Akaike (AIC) de ambos modelos para escoger aquel que explicaba mejor la distribución de los datos, escogiendo aquel con menor AIC. El modelo

Weibull se utiliza finalmente para modelar la respuesta de  $K_{\text{leaf}}$  vs  $\Psi_L$ , en ambas especies.

Previo al ajuste, se excluyeron valores de  $K_{\text{leaf}}$  correspondientes a  $\Psi_L > -0,05$  MPa, con el fin de evitar sobreestimaciones asociadas a condiciones cercanas a saturación hídrica. Los análisis se realizaron utilizando el software RStudio (versión 4.5.1), utilizando la función `nlsLM` del paquete estadístico `minpack.lm`. La dinámica de  $K_{\text{leaf}}$  se describe mediante la siguiente ecuación:

$$K_{\text{leaf}} = \frac{K_{\text{max}}}{1 + (\Psi_L/P_{50})^S},$$

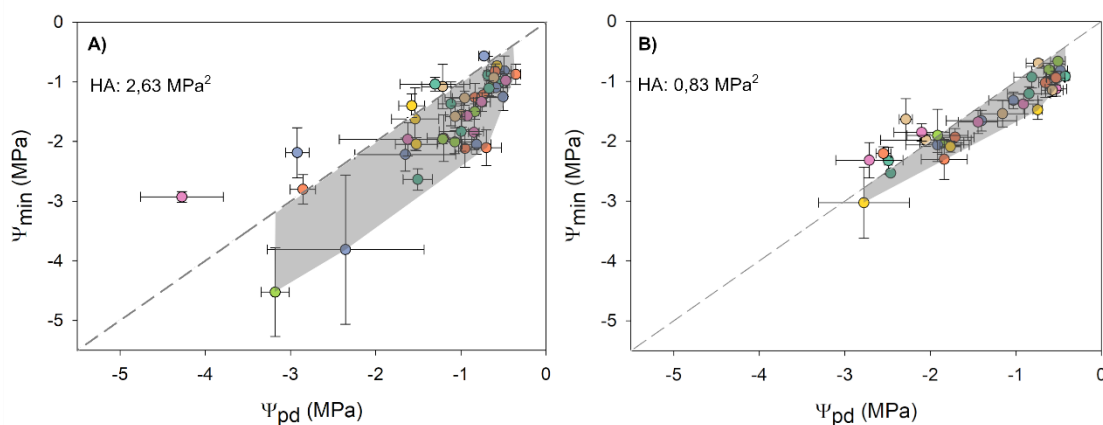
Donde  $K_{\text{max}}$  es la conductividad hidráulica máxima ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ),  $\Psi_L$  es el potencial hídrico foliar (MPa), y  $P_{50}$  (MPa) corresponde al potencial hídrico que provoca una pérdida del 50% de  $K_{\text{leaf}}$  ( $K_{\text{leaf}} P_{50}$ ). El potencial hídrico a pérdida del 88% de  $K_{\text{leaf}}$   $P_{88}$  se derivó utilizando la ecuación anterior.

El potencial hídrico al cierre estomático ( $\Psi_{\text{gs90}}$ , MPa) se calculó siguiendo el procedimiento descrito por Li et al., (2019). La conductancia estomática se graficó en función de  $\Psi_{\text{min}}$  y se ajustó una regresión polinómica ponderada para obtener  $\Psi_{\text{gs90}}$ ; este análisis se realizó utilizando el paquete *fitplc* del software R (Duursma & Choat, 2017).

### III. RESULTADOS

#### 3.1 Caracterización del comportamiento an-isohídrico entre especies

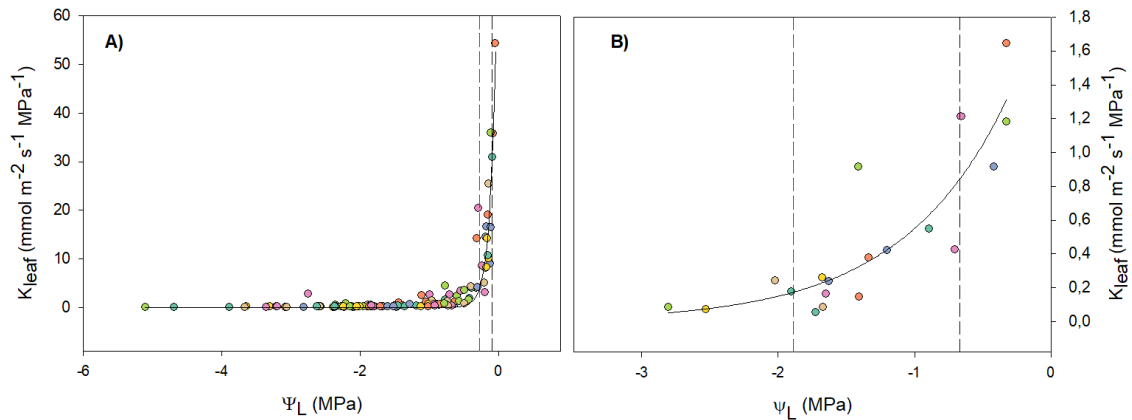
El área de hydroscape fue mayor en *A. dentata* (2,63 MPa<sup>2</sup>) (Figura 3.1.1), mientras que *E. pulverulenta* presentó una hydroscape menor de 0,83 MPa<sup>2</sup> (Figura 3.1.1 b). La trayectoria de los potenciales hídricos mostró una mayor amplitud respecto de la línea 1:1 en *A. dentata*, mientras que en *E. pulverulenta* los valores de  $\Psi_{pd}$  y  $\Psi_{min}$  tendieron a mantenerse próximos entre sí.



**Figura 3.1.1** Trayectorias del potencial hídrico foliar mínimo al mediodía ( $\Psi_{min}$ ) y en pre-alba ( $\Psi_{pd}$ ) para *Azara dentata* (A) y *Escallonia pulverulenta* (B) durante el experimento de restricción hídrica. La línea segmentada representa la línea 1:1, la línea gris oscuro corresponde a la regresión lineal ajustada de los datos medidos de  $\Psi_{min}$  vs  $\Psi_{pd}$ . El área gris sombreada indica el área de hydroscape (HA). Cada punto de color representa el promedio de  $\Psi_{min}$  y  $\Psi_{pd} \pm sd$  en cada fecha de medición.

### 3.2 Variación de $K_{\text{leaf}}$ en respuesta al $\Psi_L$ de *A. dentata* y *E. pulverulenta*

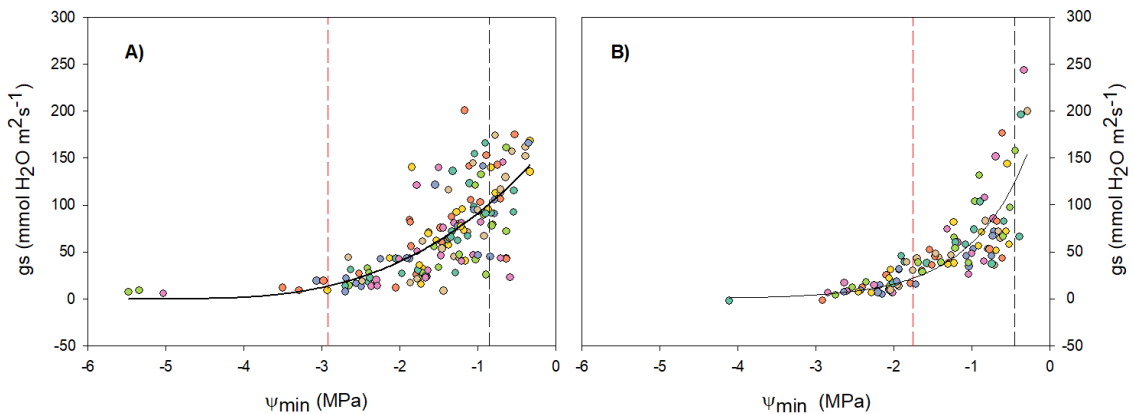
La conductividad hidráulica foliar ( $K_{\text{leaf}}$ ) disminuyó progresivamente a medida que el potencial hídrico foliar ( $\Psi_L$ ) se volvió más negativo en ambas especies, describiendo curvas típicas de vulnerabilidad hidráulica (Figura 3.2.1.). En *A. dentata* (Figura 3.2.1 a),  $K_{\text{leaf}}$  mostró una disminución pronunciada a  $\Psi_L$  cercanos a 0 MPa, alcanzando una pérdida del 50 % de la conductividad ( $K_{\text{leaf}} P_{50}$ ) a  $-0,093$  MPa [0,08 ; 0,10] y una pérdida del 88 % ( $K_{\text{leaf}} P_{88}$ ) a  $-0,27$  MPa [0,20 ; 0,36]. En contraste, *E. pulverulenta* (Figura 3.2.1 b),  $K_{\text{leaf}}$  presentó una mayor resistencia con el estrés hídrico, llegando a un  $K_{\text{leaf}} P_{50}$  de  $-0,67$  MPa [0,50 ; 0,84] y un  $K_{\text{leaf}} P_{88}$  de  $-1,89$  MPa [1,02 ; 4,01].



**Figura 3.2.1** Relación entre el potencial hídrico foliar ( $\Psi_L$ ) y la conductividad hidráulica foliar ( $K_{\text{leaf}}$ ) en *Azara dentata* (A) y *Escallonia pulverulenta* (B). Cada punto corresponde a una medición individual de  $K_{\text{leaf}}$ . La línea continua representa el ajuste del modelo Weibull. La línea punteada negra indica el potencial hídrico al que se pierde el 50 % de la conductividad hidráulica ( $K_{\text{leaf}} P_{50}$ ), y la línea punteada roja señala el punto de 88 % de pérdida ( $K_{\text{leaf}} P_{88}$ ).

### 3.3 Respuesta estomática al déficit hídrico

La conductancia estomática ( $g_s$ ) disminuyó progresivamente a medida que  $\Psi_{\min}$  se vuelve más negativo (Figura 3.3.1). En *A. dentata* (Figura 3.3.1 a), el cierre estomático inicia a valores más negativos,  $\Psi_{gs50} = -0,85$  MPa [0,74 ; 0,97] y el potencial al 90% del cierre estomático,  $\Psi_{gs90} = -2,92$  MPa [2,56 ; 3,45]. Por otro lado, *E. pulverulenta* (Figura 3.3.1 b), muestra una mayor sensibilidad estomática, con un  $\Psi_{gs50} = -0,45$  MPa [0,32 ; 0,54] y  $\Psi_{gs90} = -1,76$  MPa [1,58 ; 1,96].



**Figura 3.3.1** Relación entre el potencial hídrico al mediodía ( $\Psi_{\min}$ ) y la conductancia estomática ( $g_s$ ) durante la restricción hídrica. Los puntos de colores indican los datos medidos. La curva continua corresponde a los datos modelados, la línea punteada negra indica el potencial al 50 % del cierre estomático ( $\Psi_{gs50}$ ) y la línea punteada roja señala el potencial al 90% del cierre estomático ( $\Psi_{gs90}$ ).

### 3.4. Rasgos derivados de curvas presión-volumen

Respecto a los rasgos asociados a las curvas presión-volumen no se detectaron diferencias significativas entre especies para el potencial osmótico a turgencia

( $\Pi_0$ ; p-valor = 0,14). Sin embargo, una diferencia considerable es la que presenta  $K_{\text{leaf max}}$ , siendo *A. dentata* ( $54,28 \pm 0,06 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ) mayor en comparación con *E. pulverulenta* ( $1,6 \pm 0,06 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ). Por otra parte, *A. dentata* ( $-2,39 \pm 0,06 \text{ MPa}$ ) presentó menores valores de  $\Psi_{\text{TLP}}$ , más negativos que *E. pulverulenta* ( $-2,21 \pm 0,06 \text{ MPa}$ ) (p-valor = 0,04). Asimismo, para la  $C_{\text{abs}}$  *A. dentata* ( $0,83 \pm 0,08 \text{ mol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$ ) obtuvo valores menores respecto a *E. pulverulenta* ( $1,18 \pm 0,13 \text{ mol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$ ; p-valor = 0,03). En cuanto al  $\epsilon$ , *A. dentata* ( $15,61 \pm 1,08 \text{ MPa}$ ) presentó una mayor rigidez celular en comparación con *E. pulverulenta* ( $11,49 \pm 0,72 \text{ MPa}$ ; p-valor = 0,003). Finalmente, se observaron diferencias significativas en LMA, donde *A. dentata* ( $172,20 \pm 9,68 \text{ g m}^{-2}$ ) presentó una inversión mayor que *E. pulverulenta* ( $125,24 \pm 14,79 \text{ g m}^{-2}$ ; p-valor = 0,01) (Tabla 3.4.1).

**Tabla 3.4.1** Rasgos hidráulicos foliares de conductividad hidráulica, umbrales de pérdida de conductancia estomática y parámetros de curva presión-volumen, de *Azara dentata* y *Escallonia pulverulenta*. Los valores corresponden a la media  $\pm$  error estándar, o intervalo de confianza entre paréntesis. Letras distintas para un mismo parámetro indican diferencias significativas entre especies. ns: no significativo.

Parámetros	<i>Azara dentata</i>	<i>Escallonia pulverulenta</i>
Conductividad hidráulica		
Hydroscape ( $\text{MPa}^2$ )	2,63	0,83
$K_{\text{leaf max}}^*$ ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ )	$54,28 \pm 0,06$ b	$1,6 \pm 0,06$ a

$K_{\text{leaf P50}}$ (MPa)	-0,09 [0,08 ; 0,10]	-0,67 [0,50 ; 0,84]
$K_{\text{leaf P88}}$ (MPa)	-0,27 [0,20 ; 0,36]	-1,89 [1,02 ; 4,01]
Conductancia estomática		
$\Psi_{\text{gs50}}$ (MPa)	-0,85 [0,74 ; 0,97]	-0,45 [0,32 ; 0,54]
$\Psi_{\text{gs90}}$ (MPa)	-2,92 [2,56 ; 3,45]	-1,76 [1,58 ; 1,96]
Curvas presión-volumen		
$\Psi_{\text{TLP}}$ (MPa)	-2,39 ± 0,06 b	-2,21 ± 0,06 a
$\Pi_o$ (MPa)	-1,75 ± 0,05 ns	-1,62 ± 0,07 ns
$C_{\text{abs}}$ (mol m <sup>-2</sup> MPa <sup>-1</sup> )	0,83 ± 0,08 b	1,18 ± 0,13 a
$\epsilon$ (MPa)	15,61 ± 1,08 a	11,49 ± 0,72 b
LMA (g m <sup>-2</sup> )	172,2 ± 9,68	125,24 ± 14,79

\* Hydroscape: área de hydroscape.  $K_{\text{leaf max}}$ : conductividad hidráulica máxima;  $K_{\text{leaf P50}}$ : potencial hídrico a pérdida del 50% de la conductividad hidráulica.  $K_{\text{leaf P88}}$ : potencial hídrico a pérdida del 88% de la conductividad hidráulica.  $\Psi_{\text{gs50}}$ : potencial al 50 % del cierre estomático.  $\Psi_{\text{gs90}}$ : potencial al 90 % del cierre estomático.  $\Psi_{\text{TLP}}$ : potencial al punto de pérdida de turgor.  $\Pi_o$ : potencial osmótico a turgencia completa.  $C_{\text{abs}}$ : capacitancia absoluta.  $\epsilon$ : módulo de elasticidad. LMA: masa foliar por unidad de área.

#### IV. DISCUSIÓN

En este estudio se identificaron y caracterizaron, mediante atributos hidráulicos y de intercambio gaseoso, los mecanismos subyacentes a los comportamientos anisohídrico e isohídrico de *A. dentata* y *E. pulverulenta*, respectivamente bajo condiciones de restricción hídrica.

La métrica hydroscape permitió clasificar el comportamiento de ambas especies, confirmando la hipótesis inicial. *A. dentata* presentó un área de hydroscape mayor (2,63 MPa<sup>2</sup>) en comparación con *E. pulverulenta* (0,83 MPa<sup>2</sup>), lo que indica una mayor amplitud en la variación diaria del estado hídrico foliar durante la progresión del estrés hídrico. Según Meinzer et al., (2016c) áreas de hydroscape más amplias se asocian a comportamientos anisohídricos, mientras que valores menores reflejan estrategias isohídricas más conservadoras. Aunque los valores obtenidos están en un rango inferior a lo reportado por este mismo estudio en especies leñosas (0,7 - 8,4 MPa<sup>2</sup>), se ajustan a lo descrito para especies de clima mediterráneo, con hydroscares intermedias y variables, catalogadas con plasticidad hidráulica intermedia, ya que no se comportan de forma extrema (Salvi et al., 2022).

En concordancia,  $\Psi_{gs90}$  fue más negativo en *A. dentata* (-2,39 MPa) que en *E. pulverulenta* (-1,76 MPa), lo que respalda la relación entre mayor área de

hydroscape y menor sensibilidad estomática descrita por Li et al., (2019b). Mientras las especies isohídricas, como *E. pulverulenta*, cierran sus estomas a potenciales menos negativos para mantener el  $\Psi_L$  relativamente estable, las anisohídricas, como *A. dentata*, permiten una disminución más pronunciada de  $\Psi_L$  antes de restringir el intercambio gaseoso (Franks et al., 2007). Este patrón se asocia con los valores mínimos de potencial hídrico tolerados por cada especie al final del período de déficit, como se observa en la Figura 3.1.1, donde *A. dentata* alcanza tensiones más negativas ( $\Psi_{\min} = -4,52 \pm 0,74$  MPa, y  $\Psi_{pd} = -3,18 \pm 0,16$  MPa) que *E. pulverulenta* ( $\Psi_{\min} = -3,03 \pm 0,16$  MPa, y  $\Psi_{pd} = -2,77 \pm 0,53$  MPa).

Respecto a la vulnerabilidad hidráulica foliar, y contrario a lo esperado, *E. pulverulenta* presentó valores de  $K_{\text{leaf } P_{88}}$  más negativos que *A. dentata* con (-1,89 MPa<sup>2</sup> frente a -0,27 MPa<sup>2</sup>). Sin embargo, esta diferencia no implica necesariamente mayor tolerancia al estrés; ya que la conductividad máxima ( $K_{\text{leaf } \max}$ ) de *E. pulverulenta* fue significativamente menor (1,6 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>) con respecto a *A. dentata* (54,28 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>), lo que indica una menor capacidad de transporte de agua y, por tanto, un rango operativo más restringido del sistema hidráulico (Meinzer et al., 2016b). Considerando lo anterior, un  $K_{\text{leaf } \max}$  elevado, como el observado en *A. dentata*, proporciona un mayor margen hidráulico funcional, amortiguando la caída  $\Psi_L$  y así mantener

flujos funcionales aun cuando parte del sistema pierde conductividad (Pan et al., 2016).

De este modo, los valores más negativos de pérdida de  $\Psi_L$  observados en *E. pulverulenta* reflejan una basada en la evitación de tensiones hídricas mediante un cierre estomático menos negativos. En contraste, *A. dentata* tolera mayores tensiones y mantiene tasas más elevadas de conductancia estomática menor  $\Psi_L$ , operando con un buffer hidráulico más amplio (Sack & Holbrook, 2006).

Las curvas presión-volumen aportan evidencia adicional sobre los mecanismos celulares que sustentan las estrategias hidráulicas de las especies. En general, especies con  $\Psi_{TLP}$  menos negativo pierden turgor a potenciales mayores, evidenciando menor tolerancia a la deshidratación, mientras que  $\Psi_{TLP}$  más negativo permite mantener la turgencia celular a mayores tensiones y soportar disminuciones significativas de  $K_{leaf}$  durante la sequía (Bartlett et al., 2012; Meinzer et al., 2016a; Poorter et al., 2009).

En concordancia con esto, *A. dentata* presentó un  $\Psi_{TLP}$  más negativo de ( $-2,39 \pm 0,06$  MPa) que se alinea con su comportamiento anisohídricas, similar a valores reportados en especies de ambientes áridos como *Eucalyptus* y *Acacia* ( $-2,3$  a  $-3,4$  MPa) (Lenz et al., 2006). Por su parte, *E. pulverulenta* mostró un  $\Psi_{TLP}$  mayor ( $-2,21 \pm 0,06$  MPa), lo que indica pérdida de turgor a potenciales hídricos menos

extremos y evidencia su estrategia más conservadora. Si bien no se observaron diferencias significativas del entre las especies en  $\Pi_o$  ( $p=0,142$ ) (Tabla 3.4.1), la tendencia de valores más alto *E. pulverulenta* y más bajo en *A. dentata* respaldan la noción de que el contraste observado en  $\Psi_{TLP}$  entre ambas especies se debe principalmente al ajuste osmótico y que las propiedades mecánicas de la pared celular tienen un efecto menor.

Sin embargo, como señalan Bartlett et al., (2012); Lenz et al., (2006), la respuesta hídrica foliar no depende únicamente del ajuste osmótico (e.g. variaciones en  $\Pi_o$ ), sino también de propiedades mecánicas y de almacenamiento de agua, tales como el módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) y la capacitancia absoluta ( $C_{abs}$ ), respectivamente.

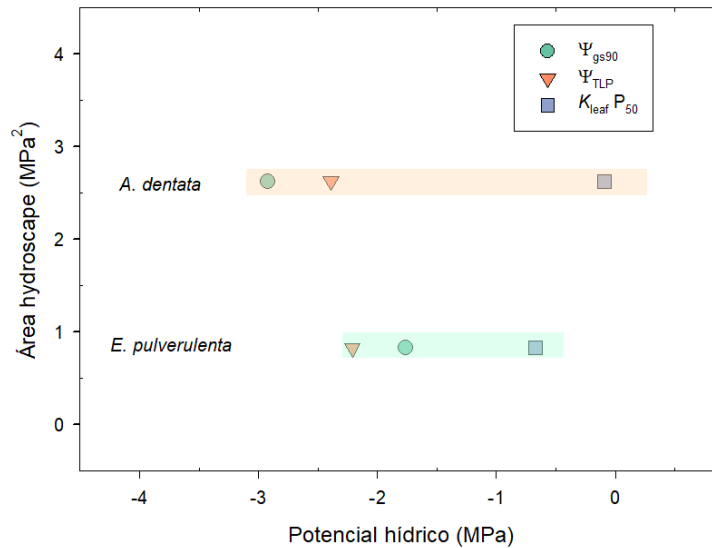
*A. dentata* presentó un  $\epsilon$  mayor ( $15,61 \pm 1,08$  MPa), lo que indica tejidos foliares más rígidos y menor elasticidad celular, rasgo asociado a estrategias anisohídricas que priorizan la conservación del contenido relativo de agua (RWC) al perder turgor. Por el contrario, *E. pulverulenta* mostró un  $\epsilon$  menor ( $11,49 \pm 0,72$  MPa) y una mayor capacitancia absoluta ( $1,18 \pm 0,13$  mol m<sup>-2</sup> MPa<sup>-1</sup>), lo que sugiere mayor capacidad de almacenamiento y liberación de agua, permitiendo amortiguar variaciones en  $\Psi_L$  (Meinzer et al., 2009).

Las diferencias en LMA refuerzan esta interpretación funcional. *A. dentata* presentó un LMA significativamente mayor ( $172,2 \pm 9,68 \text{ g m}^{-2}$ ) que *E. pulverulenta* ( $125,24 \pm 0,13 \text{ g m}^{-2}$ ), lo que sugiere una mayor inversión en tejido estructural y hojas más densas y potencialmente más duraderas (Poorter et al., 2009). Por el contrario, el menor LMA de *E. pulverulenta* indica hojas con menor costo de construcción y menor inversión estructural, lo que podría facilitar estrategias de evasión frente al déficit hídrico. En ese caso, la senescencia que actúa en *E. pulverulenta* durante el déficit hídrico, podría interpretarse como una respuesta funcional asociada a este menor costo estructural, permitiendo la pérdida de hojas cuando el estrés se intensifica. Por su parte, la persistencia de hojas en *A. dentata* es coherente con su estructura más robustas y con el mayor  $\epsilon$  observado, lo que sugiere tejidos más rígidos (Nadal et al., 2018). Este patrón coincide con lo descrito por Chen et al., (2021), donde las diferencias en la inversión estructural foliar se asocian a distintas estrategias funcionales frente al estrés hídrico.

Las diferencias estructurales y mecánicas se reflejan también en el margen de seguridad hidráulica (HSM, por sus siglas en inglés), definido como la diferencia entre el  $\Psi_{\min}$  estacional y el potencial hídrico que provoca una pérdida significativa de conductividad hidráulica en el xilema (usualmente  $P_{50}$  o  $P_{88}$ ), indicando que tan cerca esta una especie de la falla hidráulica (Z. Chen et al., 2022). En este estudio, el HSM se calculó como la diferencia entre el  $\Psi_{gs90}$  y  $\Psi_{TLP}$ . *A. dentata*

presentó un HSM negativo (-0,53 MPa), lo que indica que el cierre estomático ocurre a menor potencial hídrico que  $\Psi_{TLP}$ . Este comportamiento evidencia una estrategia anisohídrica, que permite operar a  $\Psi_L$  más negativos antes de limitar el intercambio gaseoso (Johnson et al., 2018). El caso de *A. dentata* con HSM negativos o muy bajos son menos frecuentes que aquellas con márgenes positivos, y suelen encontrarse en climas mediterráneos, donde la presión selectiva favorece estrategias más arriesgadas (Choat et al., 2012). Por el contrario, *E. pulverulenta* presentó un HSM positivo (0,45 MPa), lo que indica que los estomas se cierran antes de que los tejidos alcancen niveles críticos de pérdida de turgor, protegiendo la planta frente al déficit. Este contraste refleja dos estrategias funcionales divergentes: una más conservadora e isohídrica en *E. pulverulenta*, y otra más arriesgada y anisohídrica en *A. dentata*, coherentes con la convergencia global en vulnerabilidad hidráulica descrita para los bosques (Choat et al., 2012).

La coexistencia de *A. dentata* y *E. pulverulenta* en el clima mediterráneo corrobora lo planteado por Bartlett et al., (2012b) y Mitchell et al., (2008) en especies evaluadas en Australia, donde se evidencia que, incluso dentro de un mismo hábitat, pueden coexistir estrategias hidráulicas contrastantes. En este estudio, las diferencias en LMA,  $C_{abs}$  y  $\epsilon$  refuerzan la diversidad en estrategias hidráulicas, representando un mecanismo clave de resiliencia frente a la variabilidad hídrica característica de los climas mediterráneos.



**Figura 4.1** Relaciones entre el área del hydroscape y rasgos vinculados al comportamiento anisohídrico e isohídrico en *Azara dentata* (café) y *Escallonia pulverulenta* (celeste).  $\Psi_{gs90}$ : potencial hídrico foliar que provoca el 90% del cierre estomático,  $\Psi_{TLP}$  potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia, y  $K_{leaf} P_{50}$ : potencial hídrico en el 50% de pérdida de conductividad hidráulica.

A medida que el potencial hídrico se hace más negativo, la secuencia de eventos fisiológicos difiere entre las especies como se muestra en la Figura 4.1. En *A. dentata*, la ocurrencia en valores desde cero hacia valores más negativos comienza con la pérdida de la  $K_{leaf} P_{50}$ , seguida por el  $\Psi_{TLP}$ , y, finalmente, se alcanza la reducción en el cierre estomático ( $\Psi_{gs90}$ ). Esto indica que la especie mantiene intercambio gaseoso y funcionamiento hidráulico incluso bajo tensiones hídricas considerables, operando próximo al punto de pérdida de turgor celular. En contraste, en *E. pulverulenta* la secuencia difiere: inicialmente ocurre la

pérdida del  $K_{leaf}$  P<sub>50</sub>, posteriormente se observa la reducción de la conductancia estomática ( $\Psi_{gs90}$ ) y finalmente se alcanza el  $\Psi_{TLP}$ , evidenciando una estrategia más conservadora frente a la deshidratación.

En conjunto, estos resultados demuestran que el orden relativo de los umbrales fisiológicos en función del potencial hídrico difiere entre ambas especies, reflejando estrategias contrastantes de regulación frente al estrés hídrico. Particularmente, *A. dentata* exhibe un comportamiento anisohídrico, caracterizado por una estrecha coordinación entre el  $\Psi_{TLP}$  y el  $\Psi_{gs90}$ , (Figura 4.1), de modo que el cierre estomático ocurre en un rango cercano al umbral de la pérdida de turgor, que también se condice con su HSM. Esta integración entre regulación estomática y tolerancia celular al estrés hídrico ha sido documentada por Bartlett et al., (2012) en especies con mayor resistencia a la deshidratación.

## V. CONCLUSIONES

El análisis comparativo de *A. dentata* y *E. pulverulenta* en el clima Mediterráneo central de Chile evidencia estrategias hidráulicas contrastantes frente al estrés hídrico. *A. dentata* presentó un comportamiento anisohídrico, con mayor área de hydroscape, LMA elevado y tejidos más rígidos, lo que amortigua las tensiones hídricas y favorece la resistencia a sequías prolongadas. En cambio, *E. pulverulenta* mostró un comportamiento isohídrico, con menor área de hydroscape, menor rigidez foliar y mayor  $C_{abs}$ , lo que refleja adoptando una estrategia de evasión del estrés mediante cierre estomático temprano y senescencia foliar durante el déficit hídrico.

Los umbrales de potencial hídrico corroboran esta diferencia, *A. dentata* opera cerca con un  $\Psi_{gs90}$  cercano al  $\Psi_{TLP}$ , con HSM negativo, mientras que *E. pulverulenta* cierra sus estomas a potenciales hídricos mayores que  $\Psi_{TLP}$  protegiendo su sistema hidráulico, pero con menor capacidad de transporte de agua. Estos resultados demuestran que las especies arbustivas pueden coexistir en un mismo hábitat mediante estrategias hidráulicas contrastantes, integrando rasgos morfológicos, fisiológicos y mecánicos para optimizar la supervivencia frente a la variabilidad hídrica.

Estos hallazgos pueden orientar prácticas de manejo y restauración de especies nativas en escenarios de estrés hídrico y cambio climático. Futuras

investigaciones deberían evaluar cómo se manifiestan estas estrategias en condiciones de campo, considerando la interacción con factores edáficos y probable estrés abiótico, así como integrar monitoreo crecimiento y supervivencia post-plantación para determinar ventajas adaptativas y contribuir a estrategias de conservación y restauración de arbustos nativos en el Chile Mediterráneo Central.

## VI. BIBLIOGRAFÍA

Acevedo, M., Álvarez-Maldini, C., Dumroese, R. K., Bannister, J. R., Cartes, E., & González, M. (2021). Native Plant Production in Chile. Is It Possible to Achieve Restoration Goals by 2035? *Land*, 10(1), 71. <https://doi.org/10.3390/land10010071>

Alvarez-Maldini, C., Acevedo, M., Dumroese, R. K., González, M., & Cartes, E. (2020). Intraspecific Variation in Drought Response of Three Populations of *Cryptocarya alba* and *Persea lingue*, Two Native Species From Mediterranean Central Chile. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1042. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01042>

Augsburger, C. K. (1983). Phenology, Flowering Synchrony, and Fruit Set of Six Neotropical Shrubs. *Biotropica*, 15(4), 257. <https://doi.org/10.2307/2387650>

Bannister, J. R., Vargas-Gaete, R., Ovalle, J. F., Acevedo, M., Fuentes-Ramirez, A., Donoso, P. J., Promis, A., & Smith-Ramírez, C. (2018). Major bottlenecks for the restoration of natural forests in Chile. *Restoration Ecology*, 26(6), 1039-1044. <https://doi.org/10.1111/rec.12880>

Bartlett, M. K., Scoffoni, C., & Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5), 393-405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>

Bastin, J.-F., Finegold, Y., Garcia, C., Mollicone, D., Rezende, M., Routh, D., Zohner, C. M., & Crowther, T. W. (2019). The global tree restoration potential. *Science*, 365(6448), 76-79. <https://doi.org/10.1126/science.aax0848>

Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A., & Gómez, J. M. (2002). Use of Shrubs as Nurse Plants: A New Technique for Reforestation in Mediterranean Mountains. *Restoration Ecology*, 10(2), 297-305. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2002.01022.x>

Chen, Y., Choat, B., Sterck, F., Maenpuen, P., Katabuchi, M., Zhang, S., Tomlinson, K. W., Oliveira, R. S., Zhang, Y., Shen, J., Cao, K., & Jansen, S. (2021). Hydraulic prediction of drought-induced plant dieback and top-kill depends on leaf habit and growth form. *Ecology Letters*, *24*(11), 2350-2363. <https://doi.org/10.1111/ele.13856>

Chen, Z., Li, S., Wan, X., & Liu, S. (2022). Strategies of tree species to adapt to drought from leaf stomatal regulation and stem embolism resistance to root properties. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 926535. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.926535>

Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S. J., Feild, T. S., Gleason, S. M., Hacke, U. G., Jacobsen, A. L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P. J., Nardini, A., Pittermann, J., ... Zanne, A. E. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, *491*(7426), 752-755. <https://doi.org/10.1038/nature11688>

David, T. S., Pinto, C. A., Nadezhdina, N., & David, J. S. (2016). Water and forests in the Mediterranean hot climate zone: A review based on a hydraulic interpretation of tree functioning. *Forest Systems*, *25*(2), eR02. <https://doi.org/10.5424/fs/2016252-08899>

Deepot™ Stuewe & Sons. (s. f.). *Stuewe & Sons*. Recuperado 28 de octubre de 2025, de <https://stuewe.com/product-category/deepots-trays/>

Donoso Z., C. (1982). RESEÑA ECOLOGICA DE LOS BOSQUES MEDITERRANEOS DE CHILE. *Bosque*, *4*(2), 117-146. <https://doi.org/10.4206/bosque.1982.v4n2-04>

Duursma, R., & Choat, B. (2017). fitplc—An R package to fit hydraulic vulnerability curves. *Journal of Plant Hydraulics*, *4*, e002. <https://doi.org/10.20870/jph.2017.e002>

*Estrategia nacional de cambio climático y recursos vegetacionales 2017-2035.* (2016).

Franks, P. J., Drake, P. L., & Froend, R. H. (2007). Anisohydric but isohydrodynamic: Seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell & Environment*, 30(1), 19-30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01600.x>

Gómez-Fernández, N. A., Smith-Ramírez, C., Delpiano, C. A., Miranda, A., Vásquez, I. A., & Becerra, P. I. (2023). Facilitation by pioneer trees and herbivore exclusion allow regeneration of woody species in the semiarid ecosystem of central Chile. *Applied Vegetation Science*, 26(3), e12741. <https://doi.org/10.1111/avsc.12741>

Grassi, G., House, J., Dentener, F., Federici, S., den Elzen, M., & Penman, J. (2017). The key role of forests in meeting climate targets requires science for credible mitigation. *Nature Climate Change*, 7(3), 220-226. <https://doi.org/10.1038/nclimate3227>

Griscom, B. W., Adams, J., Ellis, P. W., Houghton, R. A., Lomax, G., Miteva, D. A., Schlesinger, W. H., Shoch, D., Siikamäki, J. V., Smith, P., Woodbury, P., Zganjar, C., Blackman, A., Campari, J., Conant, R. T., Delgado, C., Elias, P., Gopalakrishna, T., Hamsik, M. R., ... Fargione, J. (2017). Natural climate solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(44), 11645-11650. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710465114>

Hannah, L., Roehrdanz, P. R., Ikegami, M., Shepard, A. V., Shaw, M. R., Tabor, G., Zhi, L., Marquet, P. A., & Hijmans, R. J. (2013). Climate change, wine, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(17), 6907-6912. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210127110>

Hoffmann J., A. (2020). *Flora silvestre de Chile. Zona central.* <https://hdl.handle.net/20.500.14001/55775>

Johnson, D. M., Berry, Z. C., Baker, K. V., Smith, D. D., McCulloh, K. A., & Domec, J. (2018). Leaf hydraulic parameters are more plastic in species that experience a wider range of leaf water potentials. *Functional Ecology*, 32(4), 894-903. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13049>

Kausel, E. (1953). *Revision del genero «Escallonia» en Chile.*

Lambers, H., & Oliveira, R. S. (2019). *Plant Physiological Ecology*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1>

Lenz, T. I., Wright, I. J., & Westoby, M. (2006). Interrelations among pressure–volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 423-433. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00680.x>

Li, X., Blackman, C. J., Peters, J. M. R., Choat, B., Rymer, P. D., Medlyn, B. E., & Tissue, D. T. (2019a). More than iso/anisohydry: Hydroscares integrate plant water use and drought tolerance traits in 10 eucalypt species from contrasting climates. *Functional Ecology*, 33(6), 1035-1049. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13320>

Li, X., Blackman, C. J., Peters, J. M. R., Choat, B., Rymer, P. D., Medlyn, B. E., & Tissue, D. T. (2019b). More than iso/anisohydry: Hydroscares integrate plant water use and drought tolerance traits in 10 eucalypt species from contrasting climates. *Functional Ecology*, 33(6), 1035-1049. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13320>

Luebert, F., & Pliscoff, P. (2017). *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile.* <https://hdl.handle.net/20.500.14001/62340>

McCulloh, K. A., Domec, J.-C., Johnson, D. M., Smith, D. D., & Meinzer, F. C. (2019). A dynamic yet vulnerable pipeline: Integration and coordination of hydraulic traits across whole plants. *Plant, Cell & Environment*, 42(10), 2789-2807. <https://doi.org/10.1111/pce.13607>

Meinzer, F. C., Johnson, D. M., Lachenbruch, B., McCulloh, K. A., & Woodruff, D. R. (2009). Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, 23(5), 922-930. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01577.x>

Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Marias, D. E., Smith, D. D., McCulloh, K. A., Howard, A. R., & Magedman, A. L. (2016a). Mapping 'hydroscares' along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters*, 19(11), 1343-1352. <https://doi.org/10.1111/ele.12670>

Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Marias, D. E., Smith, D. D., McCulloh, K. A., Howard, A. R., & Magedman, A. L. (2016b). Mapping 'hydroscares' along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters*, 19(11), 1343-1352. <https://doi.org/10.1111/ele.12670>

Mitchell, P. J., Veneklaas, E. J., Lambers, H., & Burgess, S. S. O. (2008). Leaf water relations during summer water deficit: Differential responses in turgor maintenance and variation in leaf structure among different plant communities in south-western Australia. *Plant, Cell & Environment*, 31(12), 1791-1802. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01882.x>

Nadal, M., Flexas, J., & Gulías, J. (2018). Possible link between photosynthesis and leaf modulus of elasticity among vascular plants: A new player in leaf traits relationships? *Ecology Letters*, 21(9), 1372-1379. <https://doi.org/10.1111/ele.13103>

Nardini, A., Lo Gullo, M. A., Trifilò, P., & Salleo, S. (2014). The challenge of the Mediterranean climate to plant hydraulics: Responses and adaptations. *Environmental and Experimental Botany, Response to abiotic stresses of plants of Mediterranean-type ecosystems*, 103, 68-79. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.018>

Pan, Y., Chen, Y., Chen, Y., Wang, R., & Ren, Z. (2016). Impact of groundwater depth on leaf hydraulic properties and drought vulnerability of *Populus euphratica*

in the Northwest of China. *Trees*, 30(6), 2029-2039.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-016-1430-5>

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>

Riedemann, M. P., Gustavo Aldunate, & Sebastián Teillier. (2014). *Guía de campo: Arbustos nativos ornamentales del centro sur de Chile*.

Rivas-Martínez, S. (1994). *Clasificación bioclimática de la tierra*. Departamento de Biología Vegetal II, Facultad de Farmacia.

Sack, L., & Holbrook, N. M. (2006). *Leaf Hydraulics*. 24.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144141>

Sack, L., Pasquet-Kok, & Bartlett, Megan K. (2010, junio 30). *Leaf pressure-volume curve parameters*. PROMETHEUS.  
<https://prometheusprotocols.net/function/water-relations/pressure-volume-curves/leaf-pressure-volume-curve-parameters/>

Sack, L., & Scoffoni, C. (2012). Measurement of Leaf Hydraulic Conductance and Stomatal Conductance and Their Responses to Irradiance and Dehydration Using the Evaporative Flux Method (EFM). *Journal of Visualized Experiments*, (70), 4179. <https://doi.org/10.3791/4179>

Salvi, A. M., Gosetti, S. G., Smith, D. D., Adams, M. A., Givnish, T. J., & McCulloh, K. A. (2022). Hydroscares, hydroscape plasticity and relationships to functional traits and mesophyll photosynthetic sensitivity to leaf water potential in *Eucalyptus* species. *Plant, Cell & Environment*, 45(9), 2573-2588.  
<https://doi.org/10.1111/pce.14380>

Scholander, P. F., Bradstreet, E. D., Hemmingsen, E. A., & Hammel, H. T. (1965). Sap Pressure in Vascular Plants: Negative hydrostatic pressure can be measured

in plants. *Science*, 148(3668), 339-346.  
<https://doi.org/10.1126/science.148.3668.339>

Schulz, J. J., Cayuela, L., Rey-Benayas, J. M., & Schröder, B. (2011). Factors influencing vegetation cover change in Mediterranean Central Chile (1975–2008). *Applied Vegetation Science*, 14(4), 571-582. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01135.x>

Tardieu, F., & Simonneau, T. (1998). *Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling isohydric and anisohydric behaviours.*

Tyree, M. T., & Hammel, H. T. (1972). The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-bomb Technique. *Journal of Experimental Botany*, 23(1), 267-282. <https://doi.org/10.1093/jxb/23.1.267>

Yang, X., Lu, M., Wang, Y., Wang, Y., Liu, Z., & Chen, S. (2021). Response Mechanism of Plants to Drought Stress. *Horticulturae*, 7(3), 50. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>

