



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES  
INGENIERIA EN BIOTECNOLOGIA VEGETAL

Evaluación de rasgos morfo-fisiológicos de individuos de *Embothrium*  
*Coccineum* J. R. et. G. Forster provenientes de diferentes estratos de nichos  
ecológicos

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Forestales de la  
Universidad de Concepción para optar al título profesional de  
Ingeniero en Biotecnología Vegetal

POR: Alonso Jesús Castro Henríquez

Profesora Guía: Carolina Álvarez Maldini

Abril, 2026

Concepción, Chile

© 2026, Alonso Jesús Castro Henríquez

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

EVALUACIÓN DE RASGOS MORFO-FISIOLÓGICOS DE INDIVIDUOS DE  
*EMBOTHRIMUM COCCINEUM* J. R. ET. G. FORSTER PROVENIENTES DE  
DIFERENTES ESTRATOS DE NICHOS ECOLÓGICOS

Profesora Guía



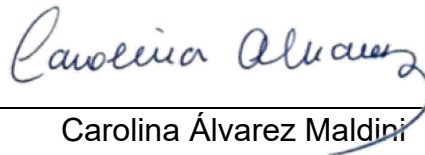
---

Ariana Bertin-Benavides

Colaboradora externa

Bióloga Marina, Dra.

Profesora Guía



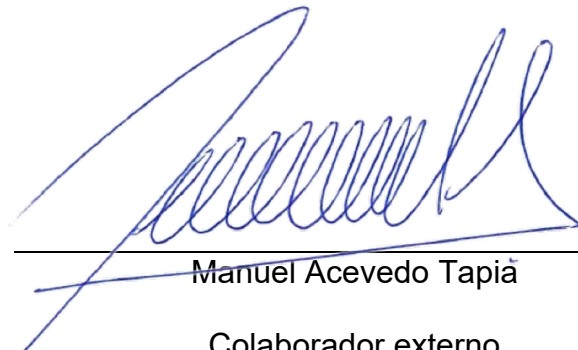
---

Carolina Álvarez Maldini

Profesora Asistente

Ingeniera Forestal, Dra.

Profesor Guía



---

Manuel Acevedo Tapia

Colaborador externo

Ingeniero Forestal, Dr.

## **DEDICATORIA**

Dedico este trabajo a mi madre, a mi pareja, Antonia, por acompañarme durante todo este proceso, por la paciencia, el cariño y el apoyo en los momentos más complejos.

A mis amigos, tanto de la universidad como de fuera de ella, por el compañerismo, las conversaciones, las risas y los espacios de descanso que hicieron este camino más llevadero. Este trabajo es también para ustedes, que fueron parte importante de este proceso.

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer sinceramente a mis profesoras y profesores guías, Carolina Álvarez Maldini, Ariana Bertín-Benavides, Manuel Acevedo Tapia y Patricia Hanna Pazmiño, por la guía, el tiempo y la disposición entregados durante el desarrollo de esta tesis. Sus comentarios, correcciones y apoyo fueron fundamentales para dar forma a este trabajo.

A la profesora Sofía Valenzuela Águila, agradezco especialmente por facilitar el uso del Laboratorio de Genómica y Biología Molecular del Centro de Biotecnología, así como por su buena disposición y apoyo durante el trabajo experimental.

A la investigadora María Guadalupe Galindo Mendoza de CONICET Argentina, agradezco su asesoramiento en la germinación de las semillas.

Al profesor Elvis Gavilan Gutiérrez por su disposición a resolver cualquier duda y facilitar toda instancia a mejorar este trabajo.

A Philippe, Paula e Isidora por el apoyo en la realización de los múltiples registros que se realizaron en esta investigación.

Agradezco también el financiamiento otorgado por el proyecto FONDECYT N° 11221214, que permitió llevar a cabo esta investigación.

A mi familia, en especial a mi pareja Antonia, a mi tía Paula y a Don Enrique Ferrand, gracias por el apoyo, los consejos y la contención a lo largo de todo este proceso, tanto en lo académico como en lo personal.

A Kiro, mi perro, que ya no está, pero que fue compañía y apoyo en muchos momentos; su recuerdo estuvo presente incluso en las etapas más exigentes de este camino.

Finalmente, quiero agradecerme a mí mismo por el esfuerzo, la perseverancia y la constancia para seguir adelante y no abandonar, incluso cuando el proceso se hizo difícil. Este trabajo representa no solo el cierre de una etapa académica, sino también un crecimiento personal importante.

## TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	xi
ABSTRACT .....	xiii
I. INTRODUCCIÓN .....	1
<b>1.2. Hipótesis</b> .....	11
<b>1.3. Objetivo general</b> .....	12
<b>1.4. Objetivos específicos</b> .....	12
II. METODOLOGÍA .....	13
<b>2.1. Material vegetal</b> .....	14
<b>2.2. Germinación de semillas de <i>E. coccineum</i></b> .....	16
<b>2.3. Obtención de plantas</b> .....	17
<b>2.4. Mediciones morfológicas y de crecimiento</b> .....	17
2.4.1. Longitud de tallo y diámetro de ancho de cuello .....	17
2.4.2. Tasa de crecimiento relativo.....	18
2.4.3. Distribución de biomasa .....	18
2.4.4. Densidad estomática .....	19
<b>2.5. Mediciones fisiológicas</b> .....	20
2.5.1. Curvas de presión-volumen.....	20
2.5.2. Intercambio gaseoso .....	21
<b>2.6. Análisis estadístico</b> .....	22
III. RESULTADOS.....	25
<b>3.1. Análisis de germinación de semillas de <i>E. coccineum</i></b> .....	25
3.1.1. Germinación de semillas de <i>E. coccineum</i> agrupadas por estrato .....	26
3.1.2. Germinación de semillas <i>E. coccineum</i> agrupadas por localidad .....	27
<b>3.2. Análisis de rasgos funcionales de <i>E. coccineum</i> de diferentes estratos de nicho ecológico.</b> .....	29
3.2.1. Rasgos foliares .....	31
3.2.2. Densidad estomática .....	33
3.2.3. Biomasa radical .....	34

<b>3.3. Análisis de mediciones del crecimiento en plantas de <i>E. coccineum</i></b> .....	34
3.3.1. Tasa de crecimiento relativo.....	35
3.3.2. Longitud de tallo .....	36
<b>3.4. Parámetros hidráulicos derivados de curvas presión-volumen de plantas de <i>E. coccineum</i> de diferentes estratos de nicho ecológico</b> .....	37
<b>3.5. Atributos de intercambio gaseoso en plantas de <i>E. coccineum</i> de distintos estratos de nicho ecológico</b> .....	38
IV. Discusión .....	41
<b>4.1. Variación en la germinación de semillas y respuestas pre-germinativas</b> ...	41
<b>4.2. Respuestas morfológicas y asignación de biomasa</b> .....	45
<b>4.3. Relaciones hídricas foliares (curvas presión-volumen)</b> .....	51
<b>4.4. Capacidad fotosintética y eficiencia en el uso de agua</b> .....	54
V. CONCLUSIONES.....	59
VI. GLOSARIO .....	61
VII. BIBLIOGRAFÍA.....	66
VIII. APENDICE .....	75

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1. Coordenadas e información climática de puntos de referencia de colecta de semillas de <i>Embothrium Coccineum</i> .....	15
Tabla 3.1. Resumen de análisis de ANOVA de una vía, para el porcentaje de germinación de semillas de <i>Embothrium Coccineum</i> según localidad, estrato y tratamiento pre-germinativo. ....	26
Tabla 3.2. Resumen de análisis de ANOVA de dos vías, para el porcentaje de germinación de semillas de <i>Embothrium Coccineum</i> según estrato y tratamiento pre-germinativo. ....	26
Tabla 3.3. Tabla resumen de resultados de germinación de semillas de <i>Embothrium coccineum</i> por localidad. ....	29
Tabla 3.4. Resumen de p-valor de modelamiento anidado para las variables evaluadas. ....	30
Tabla 3.5. Resumen de p-valor del modelamiento anidado para las variables de crecimiento registradas durante el período experimental. ....	35
Tabla 3.6. Media y error estándar (EE) de parámetros derivados de curvas de presión-volumen en plantas de <i>Embothrium Coccineum</i> provenientes de distintos estratos de nicho ecológico. ....	38
Tabla 4.1. Tabla resumen de resultados de rasgos morfológicos de plantas de <i>Embothrium coccineum</i> por localidad. ....	50
Tabla 4.2. Tabla resumen de resultados de capacidad fotosintética y eficiencia en el uso de agua de plantas de <i>Embothrium coccineum</i> por localidad. ....	58

## ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Figura 1.1. Estratos de nicho ecológico en la distribución geográfica de <i>Embothrium Coccineum</i> .....	5
Figura 1.2. Distribución de <i>Embothrium Coccineum</i> .....	6
Figura 3.1. Porcentaje de germinación final (%) de semillas de <i>Embothrium Coccineum</i> , luego de la aplicación de tratamientos pre-germinativos agrupado por estrato.....	27
Figura 3.2. Porcentaje de germinación (%) de semillas de <i>Embothrium Coccineum</i> tras la aplicación de tratamientos pre-germinativos, agrupado por localidad.....	28
Figura 3.3. (A) Área foliar (cm <sup>2</sup> ), (B) biomasa aérea (g) y (C) Masa por unidad de área (LMA, g m <sup>-2</sup> ) de plantas de <i>Embothrium Coccineum</i> entre localidades. ...	32
Figura 3.4. Densidad estomática (estomas mm <sup>-2</sup> ) de plantas de <i>Embothrium Coccineum</i> entre localidades.....	33
Figura 3.5. Biomasa radical (g) de plantas de <i>Embothrium Coccineum</i> entre localidades.....	34
Figura 3.6. Tasa de crecimiento relativo (TCR, día <sup>-1</sup> ) de plantas de <i>Embothrium Coccineum</i> .....	36
Figura 3.7. Longitud de tallo (mm) de plantas de <i>Embothrium Coccineum</i> por cuatro meses. ....	37
Figura 3.8. (A) fotosíntesis neta (A <sub>n</sub> , μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ), (B) conductancia estomática (g <sub>s</sub> , mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ), (C) tasa de transpiración (E, mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) y (D) eficiencia de uso de agua (WUE, μmol CO <sub>2</sub> mmol <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O) de plantas de <i>Embothrium Coccineum</i> entre localidades.....	40
Apéndice 1. Concentración subestomática (C <sub>i</sub> , ppm) de plantas de <i>Embothrium Coccineum</i> entre localidades .....	75

## RESUMEN

El cambio climático y la sequía afectan la distribución y supervivencia de las especies forestales, lo que hace relevante estudiar la variabilidad intraespecífica en especies nativas. Este estudio tuvo como objetivo caracterizar la variación en rasgos funcionales asociados a la resistencia al estrés hídrico en individuos de *Embothrium Coccineum* provenientes de distintos estratos edafoclimáticos. Para ello, se recolectaron semillas de ocho localidades distribuidas en cuatro estratos de nicho ecológico (Andes centro norte, Costa centro norte, Andes sur y Costa sur) y se cultivaron plantas bajo condiciones controladas de invernadero. Se evaluaron el éxito de la germinación, rasgos morfológicos, parámetros de relaciones hídricas derivados de curvas presión–volumen y variables de intercambio gaseoso.

Los resultados revelaron una marcada variación intraespecífica, predominando las diferencias a nivel de localidad por sobre el estrato de origen. Las localidades del estrato Costa centro norte presentaron los mayores porcentajes de germinación. En cuanto a la morfología, rasgos como el área foliar y la densidad estomática variaron significativamente entre localidades, mientras que la biomasa radical se diferenció por estratos, siendo mayor en las procedencias andinas, lo que sugiere una mayor inversión subterránea en estos ambientes. Si bien los parámetros estructurales de relaciones hídricas, como el punto de

pérdida de turgor, no mostraron diferencias significativas, sí se observó variabilidad en la fotosíntesis y la eficiencia en el uso del agua entre localidades. Se concluye que la adaptación intraespecífica de *Embothrium Coccineum* se manifiesta principalmente mediante ajustes morfológicos y de intercambio gaseoso, respondiendo a condiciones ambientales locales específicas.

## ABSTRACT

Climate change and increasing drought are affecting the distribution and survival of forest species, highlighting the importance of studying intraspecific variability in native plants. This study aimed to characterize the variation in functional traits associated with resistance to water stress in individuals of *Embothrium Coccineum* originating from different edaphoclimatic strata. Seeds were collected from eight localities distributed across four strata (North-Central Andes, North-Central Coast, Southern Andes, and Southern Coast), and plants were grown under controlled greenhouse conditions. Germination success, morphological traits, water relations parameters derived from pressure–volume curves, and gas exchange variables were evaluated.

The results revealed marked intraspecific variation, with differences being more pronounced at the locality level than at the stratum of origin. Localities from the North-Central Coastal stratum exhibited the highest germination percentages. Regarding morphology, traits such as leaf area and stomatal density varied significantly among localities, whereas root biomass differed among strata, being higher in Andean provenances, suggesting a greater belowground investment in these environments. Although structural water relations parameters, such as the turgor loss point, did not show significant differences, variability was observed in photosynthesis and water-use efficiency among localities. It is concluded that intraspecific adaptation in *Embothrium Coccineum* is primarily expressed through

morphological adjustments and gas exchange traits, responding to specific local environmental conditions.

## I. INTRODUCCIÓN

Se ha demostrado que el cambio climático ha provocado cambios a largo plazo en las temperaturas y los patrones climáticos (Organización de las Naciones Unidas [ONU], 2021). El factor principal es el aumento en la emisión de gases de efecto invernadero (Caballero et al., 2007), fenómeno que ha provocado aumento del nivel del mar, la disminución de capas de nieve y hielo, cambios en las temperaturas ambientales y alteraciones en las precipitaciones (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [IPCC], 2021). Específicamente en Chile central, el cambio climático reduce lluvias invernales y aumenta los días secos al sur de los 38°S (región del Biobío), intensificando la aridificación. Este patrón ya ha sido observado en la cuenca del lago Laja, donde se han registrado descensos en las precipitaciones invernales en las últimas décadas (Díaz-Arellano et al., 2018). Entre los 30°S y 38°S el retroceso de nieve y glaciares por menor precipitación y mayor temperatura afecta el balance hídrico, con proyecciones de mayor calentamiento y eventos climáticos extremos, principalmente sequías (Urdiales-Flores et al., 2024). El aumento de la sequía y las altas temperaturas ha incrementado la vulnerabilidad de los árboles y es una de las principales causas de mortalidad vegetal en escenarios de cambio climático (McDowell et al., 2008, 2011; Teskey et al., 2014).

Todas estas alteraciones al ambiente tienen impactos negativos a corto, mediano y largo plazo en la biodiversidad, generando cambios en las respuestas del

desarrollo de la vegetación (Parmesan & Hanley, 2015), la fenología (Piao et al., 2019), la plasticidad fenotípica (Nicolson et al., 2010), la estructura genética (Pauls et al., 2013), la regeneración (Walck et al., 2011) y la distribución de especies (Venegas-Gonzales, 2019), entre otros. Estos efectos podrían impactar a *Embothrium Coccineum*, una especie arbórea nativa, mediante un aumento del déficit hídrico lo que afectaría su regeneración natural y supervivencia. Además, la competencia con especies más tolerantes a la sombra o al estrés ambiental podría limitar el establecimiento de esta especie, especialmente en bosques. *E. coccineum* ha sido descrita como una especie intolerante a la sombra, sin capacidad de persistir en el sotobosque si no se abre un claro (Delgado et al., 2018). La combinación de sombra y déficit hídrico puede tener efectos más negativos que cada estrés por separado, ya que en condiciones de baja luz se reduce la capacidad fotosintética, limitando la acumulación de carbono necesario para enfrentar el estrés hídrico. Además, disminuye la conductancia estomática y la capacidad de mantener el balance hídrico, lo que aumenta la vulnerabilidad a la deshidratación (Niinemets & Valladares, 2006). Se ha propuesto que las especies poco tolerantes a la sombra, como *E. coccineum*, tienen altas demandas de carbono y no logran frenar su metabolismo bajo condiciones adversas, lo que podría afectar su rendimiento cuando enfrenta múltiples factores de estrés ambiental (Delgado et al., 2018).

*E. coccineum* es una especie arbórea endémica de Chile y Argentina que ha sido ampliamente estudiada (Rovere, 2010; Souto et al., 2009). Pertenece a la familia Proteaceae, caracterizada por desarrollar raíces proteoideas (RPs) (Mathiasen et al., 2005), estructuras especializadas formadas por la aparición simultánea de múltiples ramificaciones laterales cortas, densamente agrupadas en una zona específica de la raíz principal. Su desarrollo ocurre de forma sincronizada y efímera, aumentando la superficie de absorción en el suelo.

Su distribución geográfica se extiende desde la región del Maule (Linares, 35°S) hasta la región de Magallanes (Tierra del Fuego, 55°S) (Rovere et al., 2010), con una distribución longitudinal desde el oeste hacia el este que va desde 73° 50' longitud oeste (Isla de Chiloé, Chile) hasta 71° longitud oeste (estepa patagónica, Argentina) (Chalcoff, 2008). Es una de las especies arbóreas extensamente distribuida en el bosque templado, compartiendo territorio con otras especies arbóreas nativas como *Nothofagus pumilio*, *Nothofagus antártica* y *Pilgerodendron uvíferum* (Rovere et al., 2010).

En *E. coccineum* se han identificado ecotipos, los cuales son grupos de poblaciones que presentan diferencias morfológicas según las condiciones ambientales del sitio de origen (Souto & Premoli, 2009). Uno de los grupos tiene hojas más pequeñas y densas, con mayor proporción de biomasa foliar por área

foliar (LMA), en ambientes más secos y cálidos, donde la temperatura máxima de verano ( $T^{\circ}_{\max}$ ) es más alta y la precipitación estival ( $PPT_{\min}$ ) más baja.

El otro grupo presenta hojas más grandes y delgadas, con menor biomasa foliar por área foliar (LMA) y área foliar (AF), asociadas a condiciones más frías y húmedas, con mayor temperatura mínima de invierno ( $T^{\circ}_{\min}$ ) y mayor precipitación en verano.

Estas diferencias también se relacionan con características del suelo: la biomasa foliar por área foliar (LMA) se asocia a una disminución del contenido de nitrógeno, y con un aumento en fósforo y carbono orgánico, mientras que AF y la masa seca foliar (DM) aumentan en suelos con mayor contenido de carbono y fósforo.

Estos ecotipos no se corresponden directamente con los estratos de nicho ecológico definidos para esta especie, pero pueden presentarse dentro de ellos dependiendo de las condiciones ambientales locales. Los estratos, propuestos por Mardones et al. (en preparación), corresponden a agrupaciones de zonas homogéneas en términos bioclimáticos, y se identifican como: i) Andes norte centro; ii) Costa norte centro; iii) Andes sur; y iv) Costa sur (Figura 1.1). De este modo, la variabilidad morfo-fisiológica observada en la especie estaría influenciada por las condiciones edafoclimáticas de cada estrato y por la interacción de múltiples factores ambientales dentro de ellos.

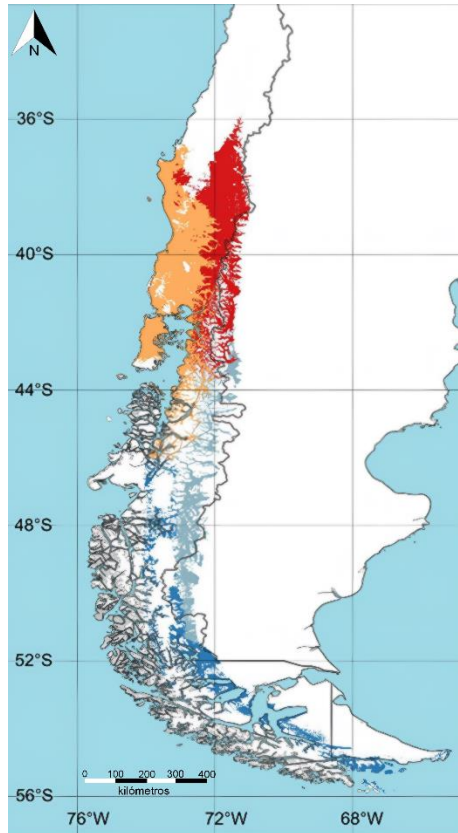


Figura 1.1. Estratos de nicho ecológico en la distribución geográfica de *Embothrium Coccineum*. Cada color indica diferentes estratos de nichos según variables edafoclimáticas, Costa norte centro (naranja), Andes norte centro (rojo), Andes sur (celeste) y Costa sur (azul). (Mardones et al. en preparación).

Nuestro equipo de investigación llevó a cabo un modelamiento de la distribución de *E. coccineum* ante un escenario de cambio climático proyectado para el año 2050, representado en la Figura 1.2, que muestra mapas comparativos entre las condiciones eco-climáticas actuales y una proyección futura (Mardones et al., en preparación). El modelamiento indica la pérdida de área de distribución en el

extremo norte (naranja) principalmente, la mantención de su distribución actual (verde) y una ganancia de área de distribución en morado desde los 44°S (Figura 1.2b). En base a estos resultados, se observa que las zonas de los extremos norte y sur de la distribución de *E. coccineum* podrían verse más afectadas que aquellas de la distribución central frente a los efectos del cambio climático.

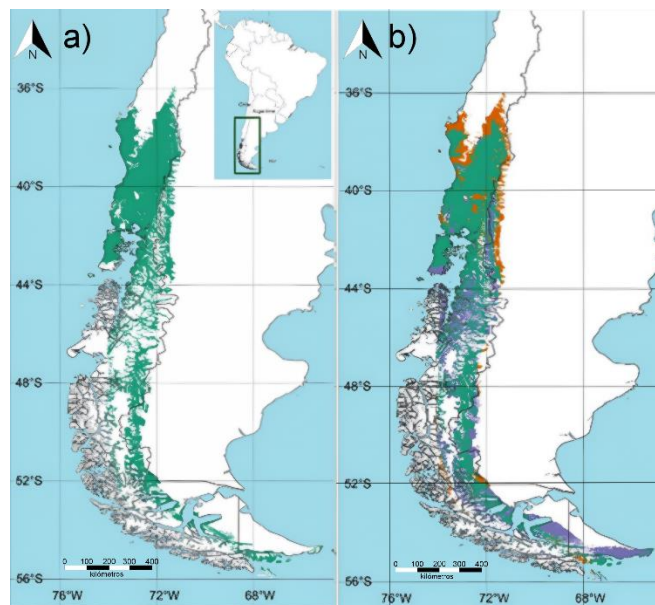


Figura 1.2. Distribución de *Embothrium Coccineum*. a) Mapa de la población según el modelo de condiciones eco-climáticas actuales. b) Mapa de la proyección de la distribución poblacional al año 2050 (desarrollado con Biomod 2). verde, distribución de *Embothrium coccineum* actual, naranja pérdida de poblaciones y morado, ganancia de poblaciones (Mardones et al. en preparación).

De acuerdo con lo expuesto anteriormente sobre la diversidad ambiental y morfológica en *E. coccineum*, cabría esperar la existencia de variación intraespecífica de rasgos funcionales en esta especie. La variación intraespecífica corresponde a diferencias genéticas o fenotípicas dentro de una

misma especie, que pueden surgir por adaptación local, plasticidad o selección, y tener efectos ecológicos comparables a los de la variación entre especies (Des Roches et al., 2018). La variación intraespecífica de estos rasgos es clave para entender cómo las plantas se aclimatan y responden a condiciones de estrés hídrico. Rasgos como el contenido de agua saturada en las hojas, el potencial hídrico al punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{TLP}$ ) y la densidad foliar están relacionados con la capacidad de las plantas para tolerar la sequía, optimizar el uso de agua y mantener la fotosíntesis en ambientes adversos (Barlett et al., 2012). Por ejemplo, las hojas con mayor densidad y menor contenido de agua suelen ser más resistentes al estrés hídrico, aunque esto puede limitar su capacidad fotosintética debido a mayor resistencia en la difusión de  $CO_2$ ; este tipo de estrategia es común en ambientes más secos, donde conservar agua resulta prioritario (Nadal et al., 2023). Comprender las estrategias de las especies frente al estrés hídrico requiere explorar la coordinación entre capacidad fotosintética, morfología y rasgos asociados a relaciones hídricas. Entre estos,  $\Psi_{TLP}$  está estrechamente relacionado con la disponibilidad de agua del hábitat de una especie (Bartlett et al. 2012). Este valor indica el potencial hídrico en que las células pierden presión de turgor en respuesta a la salida de agua celular. Un  $\Psi_{TLP}$  más negativo permite que las plantas mantengan el turgor y metabolismo a potenciales hídricos más bajos, lo que se ha asociado con una mayor persistencia en ambientes secos (Kunert et al., 2021). Además, se ha propuesto que este rasgo forma parte del espectro económico de las hojas, ya que se coordina con

otros rasgos funcionales relacionados con la hidratación y el crecimiento celular en condiciones de desecación (Nadal et al., 2023). El módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) se relaciona con rigidez celular frente a la pérdida de agua, y corresponde al cambio en el potencial de presión a medida que disminuye el contenido de agua del simplasto (Nadal et al., 2023). Valores altos de  $\epsilon$  indican menor elasticidad de la pared celular y se asocian a tejidos más densos y paredes celulares más gruesas (Nadal et al., 2023). Esta rigidez influye en el  $\Psi_{TLP}$ : cuando el  $\epsilon$  es alto, la pérdida de turgor ocurre más rápidamente porque el volumen celular disminuye más abruptamente ante pequeñas pérdidas de agua. Por el contrario, hojas con menor  $\epsilon$  mantienen la turgencia por más tiempo, lo que retrasa el punto de pérdida de turgor (Bartlett et al., 2012). Frente a menor disponibilidad de agua, esto genera respuestas diferenciales: hojas más rígidas ofrecen más resistencia estructural, pero son menos efectivas para mantener la hidratación, mientras que hojas más elásticas amortiguan mejor las caídas en potencial hídrico y sostienen el funcionamiento celular. Aun así, el principal determinante del  $\Psi_{TLP}$  es el potencial osmótico ( $\pi_o$ ), modulado por la concentración de solutos en la célula, en donde un  $\pi_o$  más negativo permite retener más agua antes de perder la turgencia, lo que se logra principalmente mediante la acumulación de solutos (Bartlett et al., 2012). La variación del  $\epsilon$  post-estrés es más limitada en comparación con estos mecanismos (Bartlett et al., 2014).

Por otro lado, se ha descrito un patrón funcional conocido como espectro económico foliar (LES), donde especies con hojas menos densas, menor LMA y mayor tasa fotosintética invierten recursos de forma rápida, pero son más sensibles al estrés. En cambio, especies con hojas más densas y mayor LMA tienden a tener estrategias más conservadoras y resistentes (Wright et al., 2004). En el caso de *E. coccineum*, se podría esperar que poblaciones de ambientes más secos presenten rasgos más conservadores, como mayor LMA y menor  $\Psi_{TLP}$ . Frente al cambio climático, es probable que las poblaciones con hojas de rápida inversión sean más vulnerables, lo que refuerza la importancia de estudiar esta variación dentro de la especie.

Además de evaluarse de forma individual, los rasgos foliares también se han estudiado desde un enfoque integrado que considera sus relaciones estructurales y funcionales. Estudios recientes han mostrado que los rasgos foliares no deben analizarse de forma aislada, ya que están coordinados entre sí. Nadal et al. (2023) identificaron que el contenido de agua en hojas saturadas (LSWC) se relaciona con otros rasgos como la asimilación neta de  $CO_2$  por masa, el  $\Psi_{TLP}$  y la capacitancia. Esta última se refiere a la capacidad de las hojas para amortiguar cambios en el potencial hídrico a medida que pierden agua, y está influida por rasgos como la elasticidad celular y el contenido de agua. De este modo, el LSWC actúa como un punto de conexión entre propiedades

fotosintéticas, hídricas y estructurales, integrando respuestas funcionales clave frente a la disponibilidad de agua. Estos estudios coinciden en que rasgos asociados a la tolerancia al estrés hídrico, como el  $\Psi_{TLP}$  o la capacitancia, están vinculados a otros rasgos del LES. En el caso de *E. coccineum*, considerar esta integración permite entender mejor cómo distintas poblaciones podrían responder a escenarios de cambio climático y cuáles rasgos se ajustarán de forma coordinada frente al estrés hídrico.

Estudios en otras especies nativas que comparten condiciones ecológicas similares con *E. coccineum* han mostrado que existe variación intraespecífica en rasgos funcionales asociados al desempeño bajo restricción hídrica. En el estudio de Álvarez-Maldini et al. (2020), se evaluó la respuesta de plantas de *Cryptocarya alba* y *Persea lingue* a la sequía, integrando rasgos fisiológicos como la conductancia estomática ( $g_s$ ), LMA y el potencial hídrico mínimo de medio día ( $\Psi_{min}$ ). En *C. alba*, todas las poblaciones mostraron una reducción significativa de intercambio gaseoso ( $g_s$ ) bajo sequía, pero la población proveniente de un clima más seco presentó una disminución menor, indicando una mayor tolerancia frente al déficit. Esta población también presentó hojas más densas (mayor LMA), lo que se asocia con una estrategia más conservadora en el uso del agua. En cuanto al potencial hídrico,  $\Psi_{min}$  se redujo en todas las poblaciones bajo estrés, pero en menor medida en las provenientes de ambientes áridos, lo que sugiere

una mayor tolerancia fisiológica. Estos resultados muestran que la conductancia estomática ( $g_s$ ), LMA y  $\Psi_{\min}$  son rasgos clave para evaluar la respuesta poblacional a la sequía y confirman la existencia de plasticidad fisiológica intraespecífica asociada al ambiente de origen. En este contexto, cabría esperar que *E. coccineum* también muestra diferencias en su respuesta funcional a lo largo de su distribución, especialmente bajo condiciones de restricción hídrica.

Dentro de este contexto, y considerando la diversidad morfológica observada entre los distintos estratos identificados, cabría esperar variación intraespecífica de rasgos morfo-fisiológicos en *E. coccineum*. Además, sus características funcionales pueden entregar antecedentes relevantes sobre su potencial de ajuste a distintas condiciones, especialmente en el marco de iniciativas de restauración ecológica.

## **1.2. Hipótesis**

La variación en los rasgos funcionales de *Embothrium Coccineum* está influenciada por las condiciones edafoclimáticas de origen, y se espera que las localidades ubicadas en los extremos de su distribución presenten rasgos funcionales asociados a una mayor resistencia al estrés hídrico, particularmente en las poblaciones de los estratos Andes norte centro y Costa norte centro.

### **1.3. Objetivo general**

Caracterizar la variación en rasgos funcionales asociados a la resistencia al estrés hídrico en individuos de *Embothrium Coccineum* provenientes de distintos estratos edafoclimáticos.

### **1.4. Objetivos específicos**

1.4.1 Evaluar rasgos morfológicos, en individuos de *E. coccineum* provenientes de diferentes estratos de nicho ecológico.

1.4.2 Determinar parámetros de relaciones hídricas derivados de curvas presión-volumen en individuos de *E. coccineum* para caracterizar las relaciones hídricas foliares en los diferentes estratos de nicho ecológico.

1.4.3 Analizar la capacidad fotosintética y la eficiencia en el uso del agua en individuos de *E. coccineum* de distintos estratos de nicho ecológico.

## II. METODOLOGÍA

El diseño experimental consideró individuos de *Embothrium Coccineum* provenientes de ocho localidades distribuidas a lo largo de cuatro estratos edafoclimáticos definidos previamente. Las semillas fueron sometidas a tratamientos pre-germinativos de ácido giberélico y estratificación en condiciones controladas. A partir de las plantas obtenidas, se seleccionaron al azar 10 individuos por localidad como unidades experimentales, los cuales fueron mantenidos en bandejas bajo las mismas condiciones de invernadero. Durante el periodo experimental se evaluaron variables morfológicas y fisiológicas, incluyendo rasgos asociados a relaciones hídricas, con el objetivo de caracterizar la variación intraespecífica en función del origen ambiental.

## 2.1. Material vegetal

Semillas de *E. coccineum* se colectaron y almacenaron en bolsas de papel a 4° C, desde localidades representativas de cada estrato descrito para la especie (Figura 1.1): para Andes norte centro, Curacautín (CUR) y Carirriñe (CAR); de Costa norte centro, Chiloé (CHE), Ensenada (ENA), Queulat (QUE), Tirúa (TIR) y Valdivia (VAL); en Andes sur Los Ñadis (ÑAD), Puerto Ibáñez (PI), Puerto Cisnes (PC), Coyhaique (COY) y Tamango (TAM); y para Costa sur, Caleta María (CM), San Gregorio (GRE), Puerto Yartou (PY) y Torres del Paine (TP) (Tabla 2.1). La selección de las localidades se basó en el muestreo proporcionado por el estudio de diversidad genética realizado por Sepúlveda-Espinoza et al. (2022), considerando la disponibilidad de semillas y la distancia entre localidades. Se priorizaron las localidades más alejadas entre sí para representar de manera amplia cada estrato.

Estrato	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud (m s.n.m)	Pprom (mm)	Pacu (mm)	T <sub>max</sub> (°C)	T <sub>min</sub> (°C)
EACN	Curacautín (CUR)	-38°27'20"	-71°44'01"	1503	136	628,5	15,4	4,4
	Catriñe (CAR)	-39°51'3"	-71°55'1"	657	208,7	2124,5	16,1	3,6
ECCN	Tirúa (TIR)	-38°28'10"	-73°27'45"	99	146,6	975,1	17,2	7,5
	Valdivia (VAL)	-38°43'1"	-72°34'59"	277	179,4	3752,2	17,5	7,8
	Ensenada (ENA)	-41°11'59"	-72°31'59"	103	204,3	2708,1	15,5	5,7
	Chiloé (CHE)	-42°23'21"	-73°55'28"	144	149,8	2102,5	15	5,3
	Queulat (QUE)	-44°28'33"	-72°33'31"	218	271,1	2462,2	12,8	5,2
EAS	Puerto Cisnes (PC)	-44°44'13"	-72°39'46"	35	278,9	2195,8	13,4	4,9
	Coyhaique (COY)	-45°31'57"	-72° 2'42"	98	97,6	941,2	13	4,3
	Puerto Ibáñez (PI)	-46°17'55"	-71°55'59"	232	53,5	570,9	14,7	4,5
	Tamango (TAM)	-47°10'46"	-72°27'20"	741	17,7	361,4	13,3	3,2
	Los Ñadis (ÑAD)	-47°30'0"	-72°48'59"	252	58,5	153,4	13,3	3,2
ECS	San Gregorio (GRE)	-52°19'57"	-69° 41'36"	26	22,7	137,1	11,6	1,5
	Torres del Paine (TP)	-51°17'23"	-72°51'04"	74	61,1	497,5	11	3,1
	Puerto Yartou (PY)	-53°50'38"	-70° 8'47"	95	40,5	229,8	7,9	0,3
	Caleta María (CM)	-54°16'02"	-68°45'43"	223	98,9	318,5	4,5	-0,6

*Altitud, metros sobre la altura del mar; promedio de precipitación anual histórica (Pprom); precipitación acumulada anual (Pacu); temperatura máxima promedio (T<sub>max</sub>) y temperatura mínima promedio (T<sub>min</sub>), obtenida de base de datos del Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia [CR2]. Donde EACN: Estrato Andes centro norte; ECCN: Estrato Costa centro norte; EAS: Estrato andes sur; ECS: Estrato costa sur.*

## **2.2. Germinación de semillas de *E. coccineum***

Para la siembra y germinación, se seleccionaron 100 semillas por localidad y por tratamiento mediante inspección visual, teniendo en cuenta que fueran las semillas de mayor tamaño. Luego, se lavaron en tres periodos distintos de dos minutos cada uno, con agua destilada para retirar suciedad, restos de la estructura del fruto y ala de la semilla.

Se implementaron tratamientos pre-germinativos para interrumpir la latencia y acelerar la germinación de las semillas. El primer tratamiento consistió en sumergir grupos de semillas en tubos Falcon de 50 ml con ácido giberélico (Giberplus 2.0 [AG3]) a dos concentraciones diferentes, 250 mg L<sup>-1</sup> descrito por Donoso et al. (2013) y 500 mg L<sup>-1</sup> donde se buscó aumentar el número de germinación. Se incubaron por 48 horas en cámara de cultivo a una temperatura constante de 20 °C. El segundo tratamiento pre-germinativo consistió en la estratificación, realizada en placas Petri con una capa de papel filtro humedecido con un ml de agua destilada. Sobre esta capa se distribuyeron las semillas previamente lavadas, que luego fueron cubiertas con otra capa de papel filtro también humedecida con un ml de agua destilada. Las placas se almacenaron en condiciones de oscuridad a 4 °C, se dividieron en dos grupos, con periodos de estratificación de 14 y 28 días (Donoso y Escobar, 1986).

### **2.3. Obtención de plantas**

Luego del pre-tratamiento de germinación, las semillas de las localidades se sembraron en bandejas almacigueras (162 recipientes por bandeja) utilizando como sustrato una mezcla de turba y perlita en una relación 1:1, las cuales fueron incubadas en un *Fitotron* (IntellusUltra, Percival), con un fotoperiodo de 16 horas luz a 18 °C y 8 horas de oscuridad a 16 °C por 60 días, para asegurar el buen desarrollo de las plantas germinadas. Pasado este periodo, las bandejas se trasladaron al invernadero de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Concepción, Concepción, Chile (36°50'S - 73°1'O), donde fueron cultivadas por cuatro meses.

### **2.4. Mediciones morfológicas y de crecimiento**

#### **2.4.1. Longitud de tallo y diámetro de ancho de cuello**

Se midió la longitud del tallo y el diámetro de cuello de las plantas utilizando un calibre digital. Estas mediciones se realizaron cada dos semanas por un período de dos meses, para evaluar el crecimiento y desarrollo de las plantas de *E. coccineum*. Las bandejas se dividieron en cuatro cuadrantes, cada uno representando una localidad específica, y se seleccionaron al azar 10 plantas de cada cuadrante.

#### **2.4.2. Tasa de crecimiento relativo (TCR, día<sup>-1</sup>)**

Se utilizaron rasgos morfológicos para calcular la tasa de crecimiento relativo (TCR) según la ecuación 1:

$$TCR = \frac{\text{Log}_e h_2 - \text{Log}_e h_1}{t_2 - t_1} \quad (1)$$

Donde h es la altura de plántula, t<sub>1</sub> y t<sub>2</sub> corresponden a los tiempos de medición inicial y final respectivamente.

#### **2.4.3. Distribución de biomasa**

Luego de 6 meses de cultivo, se determinó la biomasa mediante la masa seca total, utilizando mediciones destructivas en 6 plantas por localidad. Se evaluaron el peso de la sección aérea y radical. Las muestras fueron secadas en horno a 60 °C durante 48 horas y posteriormente pesadas con una balanza de precisión Ohaus Pioneer modelo PX224 (Ohaus, Estados Unidos). El área foliar se registró al final del experimento en 6 plantas por localidad. Para ello, se aplastaron las hojas separadas con una placa Petri sobre una superficie plana, se fotografiaron junto a una regla como escala de referencia, y posteriormente se calculó el área foliar total por plántula mediante el software *ImageJ* (versión 1.54p).

Estos datos fueron empleados para calcular los siguientes rasgos:

$$\text{Relacion BA} - \text{BR} (g g^{-1}) = \frac{\text{Biomasa aérea}}{\text{Biomasa radical}} \quad (2)$$

Donde BA (g) es biomasa aérea y BR (g) es biomasa radical.

$$\text{LMA} = \frac{\text{Masa foliar seca}}{\text{Área foliar}} \quad (3)$$

Donde LMA (g m<sup>-2</sup>) es masa foliar por unidad de área.

#### **2.4.4. Densidad estomática**

Al final del experimento, se tomaron muestras de hojas para evaluar la densidad estomática (estomas mm<sup>-2</sup>) se evaluó según el método descrito por Weyers et al. (1990). Para ello, se analizaron 96 muestras en total (tres hojas x seis plantas x ocho localidades). El procedimiento consistió en aplicar esmalte transparente sobre el envés de las hojas para obtener impresiones de los estomas. Estas impresiones se analizaron bajo un microscopio Olympus modelo CX31 (Olympus, Japón), capturando fotografías que posteriormente fueron procesadas con el programa *ImageJ* (versión 1.54p). En las imágenes, se delimitó un área de 426 μm<sup>2</sup> para contar el número total de estomas presentes en dicha área.

## 2.5. Mediciones fisiológicas

### 2.5.1. Curvas de presión-volumen

Al finalizar el experimento, se seleccionaron seis plantas de cada localidad, las cuales fueron regadas y cubiertas con papel aluminio por 24 horas. Se analizaron en total 48 muestras (seis plantas × ocho localidades). Para cada localidad, se utilizaron seis tallos con hojas completas de estas plantas. Las mediciones se realizaron a las 8:00 h, antes del inicio de la transpiración, con el fin de asegurar que las plantas se encontrarán en equilibrio hídrico con el sustrato. El  $\Psi_L$  se midió en la parte aérea de cada planta al amanecer, utilizando una bomba de presión Scholander modelo 1505D-EXP (*PMS Instruments*, Estados Unidos), según el método descrito por Scholander et al. (1965). Las curvas presión-volumen se realizaron de acuerdo con la metodología descrita por Tyree & Hammel (1972). Las plantas se deshidrataron lentamente bajo condiciones de laboratorio, midiendo periódicamente el potencial hídrico ( $\Psi_L$ , MPa) y la masa fresca con una balanza analítica Ohaus Pioneer modelo PX224 (Ohaus, Estados Unidos). Se identificó el punto de pérdida de turgencia ( $\Psi_{TLP}$ , MPa) como el punto de inflexión en la curva  $1/\Psi_L$  vs. contenido relativo de agua (RWC, %). El módulo de elasticidad ( $\epsilon$ , MPa) se estimó como la pendiente del potencial de turgor ( $\Psi_p$ , MPa) vs. RWC en la fase desde *full* turgor al punto de pérdida de turgor. La capacitancia al máximo turgor ( $C_{FT}$ ,  $\text{MPa}^{-1}$ ) se calculó como la pendiente de la

porción lineal desde RWC y  $\Psi_L$  antes de  $\Psi_{TLP}$ , normalizado al contenido de agua saturado y el área foliar. Adicionalmente, se calculó la fracción de agua apoplástica (af, %) como  $1 \times$  intercepto en la relación  $-1/\Psi_L$  vs.  $100 - RWC$ . Esto permitió el cálculo de los parámetros de  $C_{FT}$  y  $\epsilon$  tanto para el tejido completo como para la fracción simplástica. Además, se calculó el contenido de agua en hojas saturadas (SWC) a partir del peso seco de las hojas con el intercepto de extrapolación del contenido de agua saturada.

### **2.5.2. Intercambio gaseoso**

Al final del experimento, seis plantas por localidad (48 muestras en total, seis plantas x ocho localidades), se midió el intercambio gaseoso con un analizador de gases infrarrojo GFS-3000 (Heinz Walz, Alemania) con un módulo de fluorescencia modelo LED-Array/PAM-*Fluorometer* 3055-FL.

La concentración de  $CO_2$  en la cubeta se ajustó a 360 ppm y la temperatura se mantuvo a  $25 \pm 1$  °C, y se ajustó la PAR a  $500 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Antes de cada medición las hojas se aclimataron a la condición de la cubeta. Se obtuvieron parámetros de fotosíntesis neta ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), tasa de transpiración ( $E$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y

concentración subestomática de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>, ppm), y se calculó la eficiencia de uso de agua (WUE) como A<sub>n</sub>/E.

## 2.6. Análisis estadístico

Se verificaron los supuestos de normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilk y de homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Levene. Al confirmarse el cumplimiento de estos supuestos, se aplicaron ANOVA de una vía para evaluar diferencias significativas entre los niveles de cada factor independiente: estrato edafoclimático (EACN, ECCN, EAS, ECS), localidad de procedencia (CUR, CAR, VAL, QUE, TAM, ÑAD, GRE, PY) y tratamientos pre-germinativos (ácido giberélico 250 mg L<sup>-1</sup>, ácido giberélico 500 mg L<sup>-1</sup>, estratificación a 14 y 28 días).

También se realizó un ANOVA de dos vías para explorar posibles interacciones entre estrato × tratamiento. Las comparaciones múltiples se realizaron mediante la prueba post hoc de Tukey cuando se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ). Análisis realizados en el *software* jamovi (Versión 2.4).

Se utilizó un modelo de análisis de varianza anidado (*nested ANOVA*) para evaluar los efectos del estrato edafoclimático y de las localidades anidadas

dentro de cada estrato sobre las variables morfológicas y fisiológicas evaluadas. El diseño consideró cuatro estratos (EACN, ECCN, EAS y ECS) y ocho localidades distribuidas en ellos (CUR, CAR, TIR, QUE, PC, PI, TP y PY), como se detalló previamente.

Las variables analizadas incluyeron características hídricas derivadas de curvas presión-volumen ( $\pi_o$ ,  $\Psi_{TLP}$ ,  $a_f$ ,  $RWC_{TLP}$ ,  $\epsilon$ ,  $C_{FT}$ ,  $C_{TLP}$ ,  $C_{FT\ absoluta}$ ,  $SWC$ ), parámetros de intercambio gaseoso ( $E$ ,  $g_s$ ,  $A_n$ ,  $C_i$ ,  $WUE$ ), los rasgos morfológicos, biomasa aérea y radical, relación BA/BR, área foliar, masa foliar específica (LMA), densidad estomática, y de crecimiento como la longitud del tallo (LT) y el diámetro de cuello (DAC).

La significancia estadística se determinó mediante valores F y p, considerando efectos del factor principal (estrato) y del factor anidado (localidad dentro del estrato). Los análisis fueron realizados utilizando el *software* SAS 9.4, versión TS1M8 (SAS *Institute Inc.*, 2023).

Para las comparaciones múltiples entre localidades dentro de cada estrato, se aplicó una prueba post hoc con ajuste de valores  $p$  mediante el método de Tukey. Este análisis permitió identificar diferencias significativas entre localidades para

cada variable evaluada. Las letras superpuestas en los gráficos de resultados representan grupos homogéneos; es decir, localidades que comparten la misma letra no presentan diferencias estadísticamente significativas entre sí ( $p$ -valor > 0,05).

Todos los gráficos fueron elaborados en *SigmaPlot* versión 14.0, utilizando codificación por colores según estrato y etiquetas estadísticas derivadas del análisis post hoc.

### III. RESULTADOS

#### 3.1. Análisis de germinación de semillas de *E. coccineum*

Con el fin de comprender las diferencias en la etapa de germinación, se llevó a cabo una fase experimental en la que se evaluaron distintos procedimientos pre-germinativos aplicados a semillas de *E. coccineum* provenientes de diversas localidades y estratos ecológicos. Estos tratamientos permitieron comparar los porcentajes de germinación entre localidades y estratos, así como determinar su efecto en la respuesta germinativa. Para ello, se aplicaron dos tipos de tratamientos: uno con ácido giberélico (AG3) y otro mediante estratificación, registrándose la germinación a lo largo del periodo experimental descrito en la metodología.

El análisis estadístico indicó que no hubo diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre los tratamientos aplicados. En cambio, sí se observaron diferencias significativas entre localidades y entre estratos ecológicos (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Resumen de análisis de ANOVA de una vía, para el porcentaje de germinación de semillas de *Embothrium Coccineum* según localidad, estrato y tratamiento pre-germinativo.

	F	p-valor
Estrato	12,200	<b>&lt; 0,001</b>
Localidad	10,100	<b>0,001</b>
Tratamiento	0,289	0,832

Los p-valor ( $p < 0,05$ ) en negrita indican diferencias significativas.

No se detectó interacción significativa entre tratamiento y estrato (Tabla 3.2), lo que sugiere que ambos tratamientos presentaron un comportamiento similar en todos los estratos. No fue posible realizar un análisis combinado entre localidad y estrato debido a la colinealidad, ya que cada localidad pertenece exclusivamente a un solo estrato.

Tabla 3.2. Resumen de análisis de ANOVA de dos vías, para el porcentaje de germinación de semillas de *Embothrium Coccineum* según estrato y tratamiento pre-germinativo.

	F	p-valor
Estrato	13,385	<b>&lt; 0,001</b>
Tratamiento	0,713	0,559
Estrato × Tratamiento	1,333	0,295

Los p-valor ( $p < 0,05$ ) en negrita indican diferencias significativas.

### 3.1.1. Germinación de semillas de *E. coccineum* agrupadas por estrato

Al visualizar las diferencias generales en la germinación de semillas de *E. coccineum* entre los distintos estratos (Figura 3.1), el estrato ECCN presentó una media de 55,6% de germinación seguido por 22,7% (ECS), 21,7% (EACN) y 8,7% (EAS).

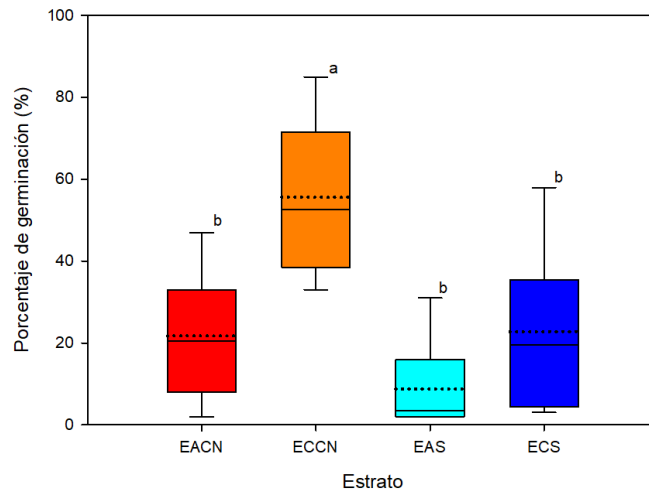


Figura 3.1. Porcentaje de germinación final (%) de semillas de *Embothrium Coccineum*, luego de la aplicación de tratamientos pre-germinativos agrupado por estrato. Estratos: Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Las letras distintas sobre las cajas indican diferencias significativas entre estratos ( $p$ -valor  $< 0,05$ ; Test de Tukey). La línea continua representa la mediana, la línea punteada la media. Las barras representan la media  $\pm$  error estándar.

### 3.1.2. Germinación de semillas *E. coccineum* agrupadas por localidad

Las diferencias en la respuesta germinativa entre localidades muestran como el porcentaje de germinación de semillas de *E. coccineum* agrupado por localidad (Figura 3.2). El análisis estadístico mostró diferencias significativas entre localidades (Tabla 3.1). Las localidades del ECCN: VAL y QUE, presentaron los mayores porcentajes de germinación final. En cambio, las localidades pertenecientes al EAS: TAM y ÑAD, presentaron los menores valores de germinación, junto a CUR y GRE perteneciente a los estratos EACN y ECS.

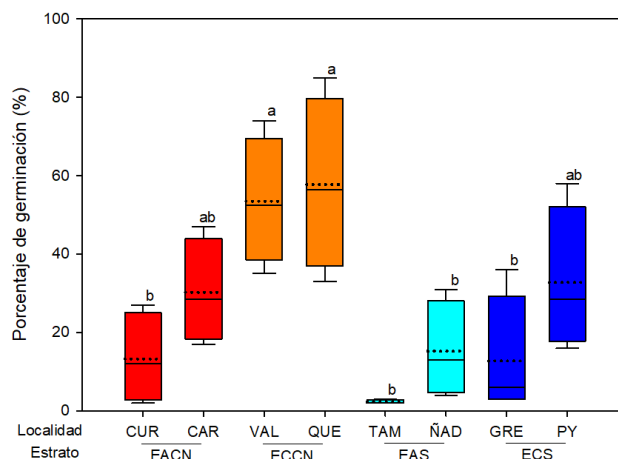


Figura 3.2. Porcentaje de germinación (%) de semillas de *Embothrium Coccineum* tras la aplicación de tratamientos pre-germinativos, agrupado por localidad. Estratos: Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Localidad: Curacautín (CUR), Carirriñe (CAR), Valdivia (VAL), Queulat (QUE), Tamango (TAM), Los Ñadis (ÑAD), San Gregorio (GRE) y Puerto Yartou (PY). Letras sobre barras indican diferencias significativas entre medias ( $p$ -valor < 0,05; Test de Tukey). La línea continua representa la mediana, la línea punteada la media. Las barras representan la media  $\pm$  error estándar.

Al comparar las localidades dentro de cada estrato, se observó que EACN y ECS presentaron diferencias entre localidades, mientras que ECCN y EAS no mostraron diferencias significativas entre las localidades que los componen (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Tabla resumen de resultados de germinación de semillas de *Embothrium Coccineum* por localidad.

Estrato	Localidad	Germinación	Diferencias entre localidades
EACN	CUR	↓	Sí
	CAR	↑	
ECCN	VAL	↑	No
	QUE	↑	
EAS	TAM	↓	No
	ÑAD	↓	
ECS	GRE	↓	Sí
	PY	↑	

*Mayor porcentaje de germinación (↑), menor porcentaje de germinación (↓). Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Curacautín (CUR), Carirriñe (CAR), Valdivia (VAL), Queulat (QUE), Tamango (TAM), Los Ñadis (ÑAD), San Gregorio (GRE) y Puerto Yartou (PY).*

### 3.2. Análisis de rasgos funcionales de *E. coccineum* de diferentes estratos de nicho ecológico.

Con el fin de responder el objetivo específico uno, se evaluaron rasgos morfológicos en individuos de *E. coccineum* para analizar la variación entre estratos y localidades. Para ello se registraron área foliar, densidad estomática, biomasa aérea, biomasa radical y LMA, rasgos asociados a la estrategia de inversión en biomasa, al intercambio gaseoso y al uso eficiente del agua. El análisis estadístico indicó que, en general, no se detectaron diferencias significativas entre estratos (Tabla 3.4), con excepción de la biomasa radical, donde el estrato EAS presentó la mayor media ( $0,128 \pm 0,009$  g) y ECS la menor ( $0,054 \pm 0,007$  g). En contraste, sí se observaron diferencias significativas entre localidades para las variables LMA, área y biomasa foliar, densidad estomática,  $C_i$ ,  $g_s$ ,  $E$ ,  $A_n$  y WUE (Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Resumen de p-valores de modelamiento anidado para las variables evaluadas entre individuos de *Embothrium Coccineum* procedentes de distintos estratos y localidades.

Variable	Estrato	Localidad
<b>Atributos morfológicos</b>		
Biomasa aérea	0,062	<b>0,027</b>
Biomasa radical	<b>0,043</b>	0,145
Relación BA-BR	0,072	0,474
Área foliar	0,392	<b>&lt;0,001</b>
LMA	0,471	<b>&lt;0,001</b>
Densidad estomática	0,338	<b>&lt;0,001</b>
<b>Atributos hidráulicos</b>		
$\pi_o$	0,473	0,361
$\Psi_{TLP}$	0,197	0,216
$a_f$	0,379	0,304
$RWC^*_{TLP}$	0,090	0,954
$\epsilon$	0,190	0,437
$C_{TLP}$	0,605	0,132
$C_{FT}$	0,541	0,129
$C_{FT\ absoluta}$	0,541	0,129
SWC	0,141	0,156
<b>Atributos de intercambio gaseoso</b>		
E	0,516	<b>&lt;0,001</b>
gs	0,711	<b>&lt;0,001</b>
$A_n$	0,699	<b>&lt;0,001</b>
$C_i$	0,235	<b>&lt;0,001</b>
WUE	0,342	<b>&lt;0,001</b>

*Biomasa aérea (BA), biomasa radical (BR), relación BA-BR, proporción de biomasa foliar por área foliar (LMA), Densidad estomática, Potencial osmótico ( $\pi_o$ ), Punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{TLP}$ ), fracción apoplástica ( $a_f$ ), Contenido relativo de agua al punto de pérdida de turgor ( $RWC^*_{TLP}$ ), módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ), capacitancia al punto de pérdida de turgor ( $C_{TLP}$ ), capacitancia al máximo turgor ( $C_{FT}$ ), capacitancia absoluta en turgencia total ( $C_{FT\ absoluta}$ ), contenido de agua en hojas saturadas (SWC), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (gs), fotosíntesis neta ( $A_n$ ), Concentración subestomática de  $CO_2$  ( $C_i$ ) y eficiencia de uso de agua (WUE). Los p-valor ( $p < 0,05$ ) en negrita indican diferencias significativas.*

### 3.2.1. Rasgos foliares

El análisis estadístico arrojó diferencias significativas entre localidades, sin variación entre estratos en los rasgos de área foliar, biomasa foliar, LMA y densidad estomática.

Para el rasgo de área foliar, se observó que las localidades pertenecientes a ECCN, TIR y QUE, junto con PC (EAS), presentaron los valores promedio más altos, con un área foliar de  $10,9 \pm 0,35 \text{ cm}^2$  (Figura 3.3a). En contraste, las localidades TP y PY (ECS), junto con PI (EAS), registraron las menores áreas foliares. Cabe destacar que la mayor diferencia entre localidades se presentó en el EAS ( $p\text{-valor} < 0,0001$ ), con una diferencia de  $6,3 \text{ cm}^2$  entre las medias. La biomasa aérea permitió comparar la capacidad de asignación de biomasa entre localidades y estratos. Se registraron los valores más altos en las localidades del ECCN y en PC (EAS), con un peso promedio de  $0,14 \pm 0,007 \text{ g}$  (Figura 3.3b) en las secciones aéreas. En contraste, las localidades de ECS: TP y PY presentaron los valores más bajos en biomasa aérea. En la relación de masa por unidad de área (LMA), se observó que PI (EAS), con una media de  $289,95 \pm 33,8 \text{ g m}^{-2}$ , presentó el valor más alto entre localidades (Figura 3.3c). Además, TIR (ECCN) fue la localidad con el menor LMA ( $126,25 \pm 5,5 \text{ g m}^{-2}$ ) entre todas las localidades evaluadas.

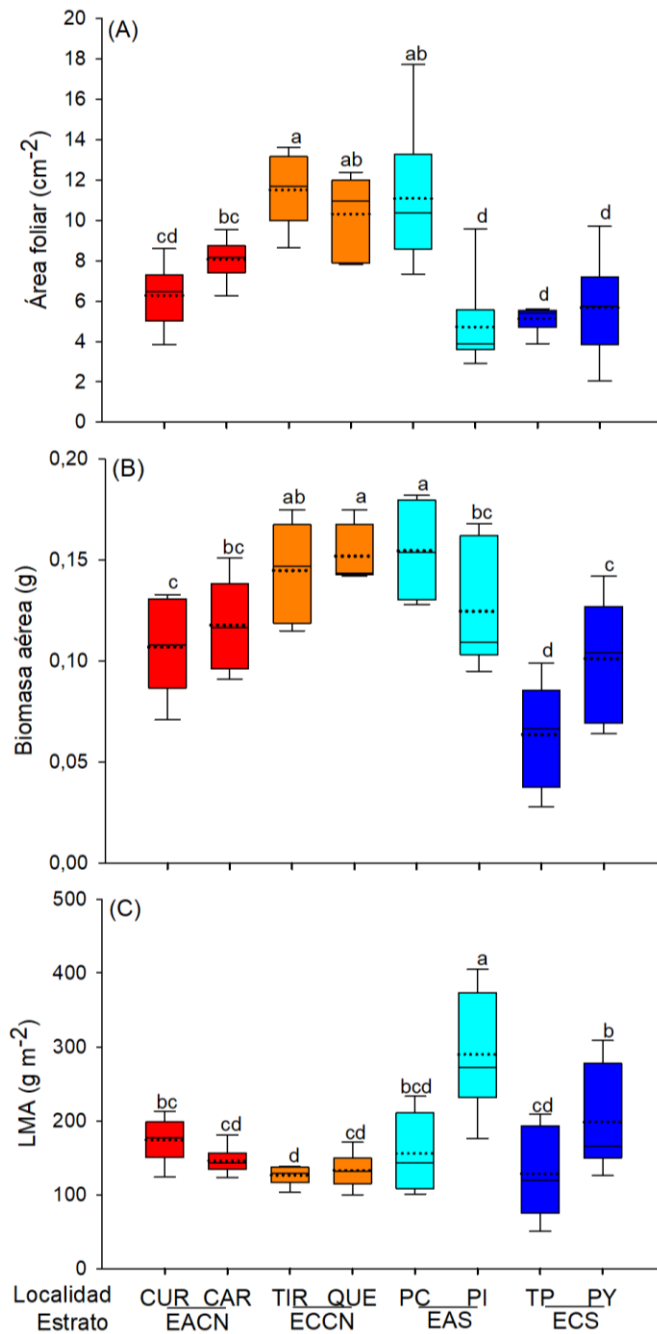


Figura 3.3. (A) Área foliar (cm<sup>2</sup>), (B) biomasa aérea (g) y (C) Masa por unidad de área (LMA, g m<sup>-2</sup>) de plantas de *Embothrium Coccineum* entre localidades. Estratos: Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Localidades: Curacautín (CUR), Carirriñe (CAR), Tirúa (TIR), Queulat (QUE), Puerto Cisnes (PC), Puerto Ibáñez (PI), Torres del Paine (TP) y Puerto Yartou (PY). Letras distintas indican diferencias significativas entre medias (p-valor < 0,05; Test de Tukey). La línea continua representa la mediana, la línea punteada la media. Las barras representan la media ± error estándar.

### 3.2.2. Densidad estomática

Las localidades con mayor densidad estomática corresponden a las pertenecientes al ECCN: TIR y QUE, junto con PC (EAS). Les siguen las localidades del EACN: CUR y CAR, además de PI (EAS) y TP (ECS). En contraste, la localidad PY (ECS) presentó el valor significativamente más bajo, con una densidad de  $1,15 \pm 0,16$  estomas  $\text{mm}^{-2}$ .

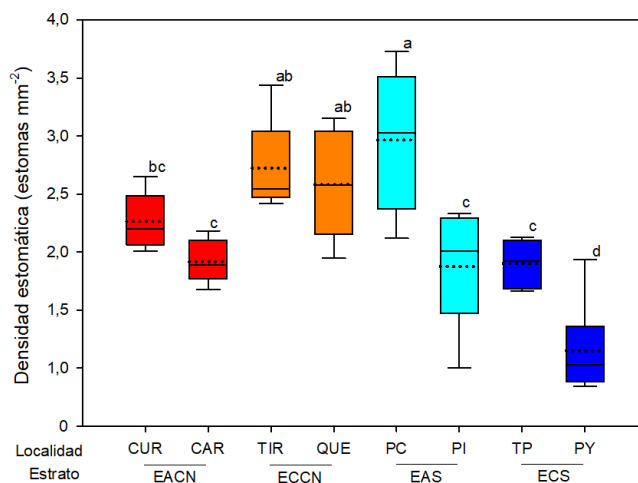


Figura 3.4. Densidad estomática (estomas  $\text{mm}^{-2}$ ) de plantas de *Embothrium Coccineum* entre localidades. Estratos: Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Localidades: Curacautín (CUR), Carirriñe (CAR), Tirúa (TIR), Queulat (QUE), Puerto Cisnes (PC), Puerto Ibáñez (PI), Torres del Paine (TP) y Puerto Yartou (PY). Letras distintas indican diferencias significativas entre medias ( $p$ -valor  $< 0,05$ ; Test de Tukey). La línea continua representa la mediana, la línea punteada la media. Las barras representan la media  $\pm$  error estándar.

### 3.2.3. Biomasa radical

Contrario a los otros atributos morfológicos se observaron diferencias significativas entre estratos ( $p$ -valor  $\leq 0,05$ ), pero no entre localidades. Los estratos EACN y EAS presentaron la mayor biomasa radical, seguido por el estrato ECCN, mientras que el ECS registró los valores más bajos (Figura 3.5).

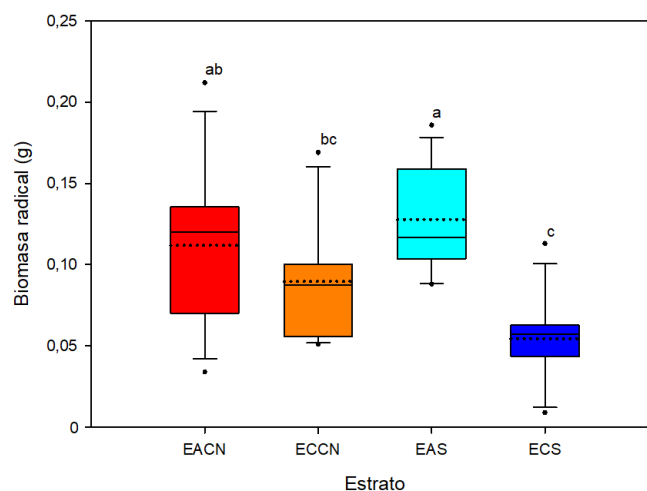


Figura 3.5 Biomasa radical (g) de plantas de *Embothrium Coccineum* entre localidades. Estratos: Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Letras distintas indican diferencias significativas entre medias ( $p$ -valor  $< 0,05$ ; Test de Tukey). La línea continua representa la mediana, la línea punteada la media. Las barras representan la media  $\pm$  error estándar.

### 3.3. Análisis de mediciones del crecimiento en plantas de *E. coccineum*

Se analizó el comportamiento a través del tiempo en la longitud de tallo (LT), el diámetro en ancho de cuello (DAC) y la tasa de crecimiento relativo (TCR). El

análisis estadístico se realizó para la última medición, el cual indicó diferencias significativas (Tabla 3.5) en longitud de tallo y TCR entre localidades, pero no entre estratos. En cambio, no se detectaron diferencias significativas para DAC (Tabla 3.5). El promedio para la especie fue de  $2,09 \pm 0,05$  mm.

Tabla 3.5. Resumen de p-valor del modelamiento anidado para las variables de crecimiento registradas durante el período experimental.

Variable	Estrato	Localidad
TCR	0,088	<b>&lt; 0,001</b>
LT	0,822	<b>&lt; 0,001</b>
DAC	0,249	0,074

*Tasa de crecimiento relativo (TCR), Longitud de tallo (LT) y diámetro en ancho de cuello (DAC). Los p-valor (p-valor < 0,05) en negrita indican diferencias significativas.*

### 3.3.1. Tasa de crecimiento relativo

Se observó que las localidades CAR (EACN), QUE (ECCN) y PY (ECS) presentaron las mayores tasas de crecimiento relativo (TCR) entre las localidades evaluadas (Figura 3.6), seguidas por TIR (ECCN) y CUR (EACN). En contraste, las localidades del EAS, PC y PI, registraron los menores valores de TCR, con un promedio de  $0,015 \pm 0,003$  cm día<sup>-1</sup> entre ambas localidades.

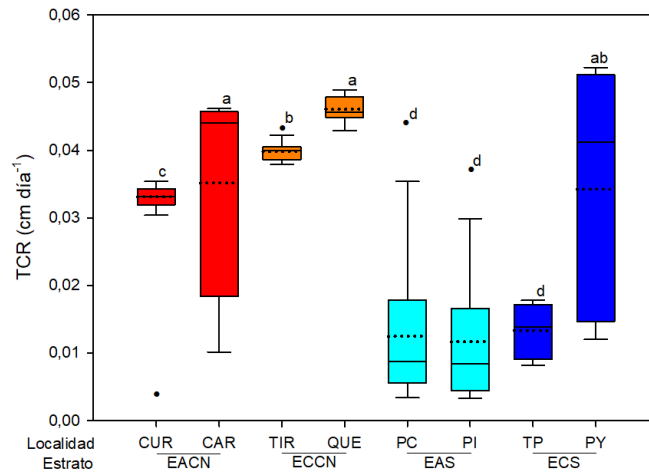


Figura 3.5. Tasa de crecimiento relativo (TCR,  $\text{cm día}^{-1}$ ) de plantas de *Embothrium Coccineum*. Estratos: Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Localidades: Curacautín (CUR), Carirriñe (CAR), Tirúa (TIR), Queulat (QUE), Puerto Cisnes (PC), Puerto Ibáñez (PI), Torres del Paine (TP) y Puerto Yartou (PY). Letras distintas indican diferencias significativas entre medias ( $p$ -valor  $< 0,05$ ; Test de Tukey). Símbolos representan la media  $\pm$  error estándar.

### 3.3.2. Longitud de tallo

Se observó un incremento durante el primer mes de registro en TP (ECS), QUE (ECCN), CAR (EACN) y PC (EAS), en orden descendente, destacando TP como la localidad con los valores más altos. En contraste, TIR (ECCN), PI (EAS) y PY (ECS) mostraron un comportamiento similar entre ellas. Finalmente, CUR (EACN) presentó una tendencia diferente respecto de las demás localidades, con una variación significativa a partir de la tercera medición y con los valores más bajos de elongación en la comparación general (Figura 3.7).

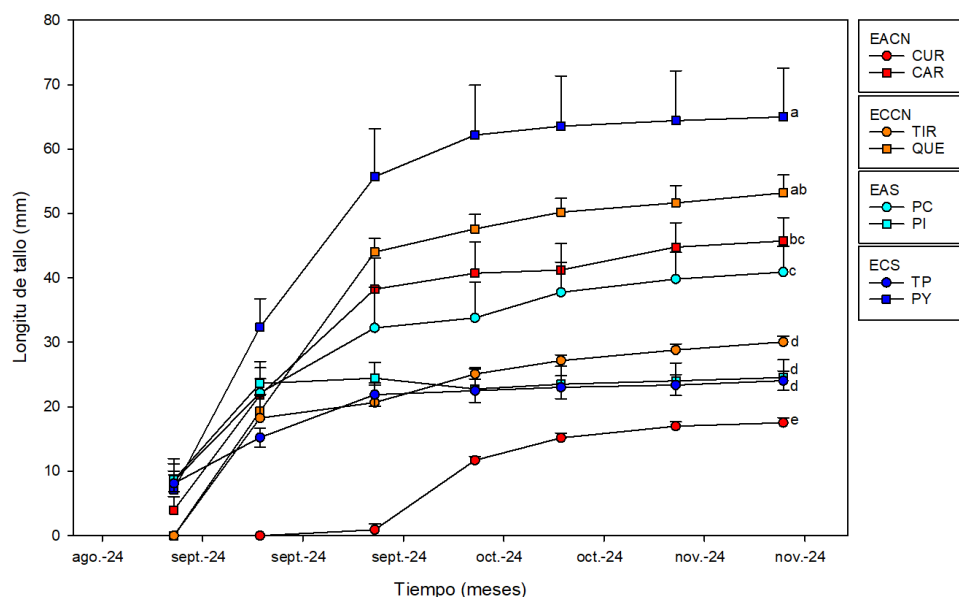


Figura 3.6. Longitud de tallo (mm) de plantas de *Embotrium Coccineum* por cuatro meses. Estratos: Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Localidades: Curacautín (CUR), Carirriñe (CAR), Tirúa (TIR), Queulat (QUE), Puerto Cisnes (PC), Puerto Ibáñez (PI), Torres del Paine (TP) y Puerto Yartou (PY). Letras distintas indican diferencias significativas entre medias ( $p$ -valor  $< 0,05$ ; Test de Tukey). Símbolos representan la media  $\pm$  error estándar.

### 3.4. Parámetros hidráulicos derivados de curvas presión-volumen de plantas de *E. coccineum* de diferentes estratos de nicho ecológico

En respuesta al segundo objetivo específico se midieron los parámetros derivados de curvas presión-volumen en individuos de *E. coccineum*, lo que permitieron caracterizar las relaciones hídricas foliares. No se observaron diferencias significativas entre estratos ni entre localidades (Tabla 3.4). Los parámetros promedio para *E. coccineum* de rasgos de curva presión-volumen se observan en la tabla 3.6.

Tabla 3.6. Media y error estándar (EE) de parámetros derivados de curvas de presión-volumen en plantas de *Embothrium Coccineum* provenientes de distintos estratos de nicho ecológico.

Variable	Media	EE
$\pi_o$ (MPa)	-1,072	0,051
$\Psi_{TLP}$ (MPa)	-1,540	0,068
$a_f$ (%)	60,803	2,953
$RWC^*_{TLP}$ (%)	88,670	0,730
$\epsilon$ (MPa)	4,296	0,424
$C_{FT}$ (MPa <sup>-1</sup> )	0,248	0,024
$C_{TLP}$ (MPa <sup>-1</sup> )	0,236	0,019
$C_{FT}$ absoluta (mol m <sup>-2</sup> MPa <sup>-1</sup> )	1,768	0,167
SWC (g)	2,671	0,208

*Potencial osmótico ( $\pi_o$ ), Punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{TLP}$ ), fracción apoplástica ( $a_f$ ), Contenido relativo de agua al punto de pérdida de turgor ( $RWC^*_{TLP}$ ), módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ), capacitancia al punto de pérdida de turgor ( $C_{TLP}$ ), capacitancia al máximo turgor ( $C_{FT}$ ), capacitancia absoluta en turgencia total ( $C_{FT}$  absoluta), contenido de agua en hojas saturadas (SWC).*

### 3.5. Atributos de intercambio gaseoso en plantas de *E. coccineum* de distintos estratos de nicho ecológico

En respuesta al objetivo específico tres se registró y analizó la capacidad fotosintética y la eficiencia en el uso de agua en plantas de *E. coccineum*, con el fin de comprender cómo administraron el uso agua y actividad fotosintética. Todos los parámetros asociados a intercambio gaseoso presentaron diferencias significativas entre localidades y no entre estratos (Tabla 3.4).

A partir de las mediciones registradas, las localidades CAR (EACN), PI (EAS) y PY (ECS) presentaron las tasas más altas de asimilación neta ( $A_n$ ), seguidas por

TP (ECS) y QUE (ECCN). En contraste, CUR (EACN), TIR (ECCN) y PC (EAS) registraron las menores tasas, con un promedio entre las tres de  $1,06 \pm 0,14 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Figura 3.8a). En cuanto a la conductancia estomática, se registraron los valores más altos en TP y PY (ECS), con una media general de  $143,37 \pm 25,24 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en el estrato y en CAR (EACN) con  $166,94 \pm 20,36 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que las localidades CUR (EACN) y PC (EAS) presentaron los valores más bajos, con un promedio de  $14,47 \pm 3,66 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Figura 3.8b). De forma similar, las tasas de transpiración fueron mayores en TP y PY (ECS) junto con CAR (EACN), con valores promedio de  $2,4 \pm 0,33 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Figura 3.8c), en contraste con CUR (EACN) y PC (EAS), que presentaron tasas cercanas a  $0,24 \pm 0,05 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Finalmente, se observó que CUR (EACN) y PI (EAS) presentaron los valores más altos de eficiencia en uso de agua en comparación con el resto de las localidades, mientras que CAR, TIR, QUE, y TP mostraron los valores más bajos, con un promedio cercano a  $1,88 \pm 0,13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  (Figura 3.8d).

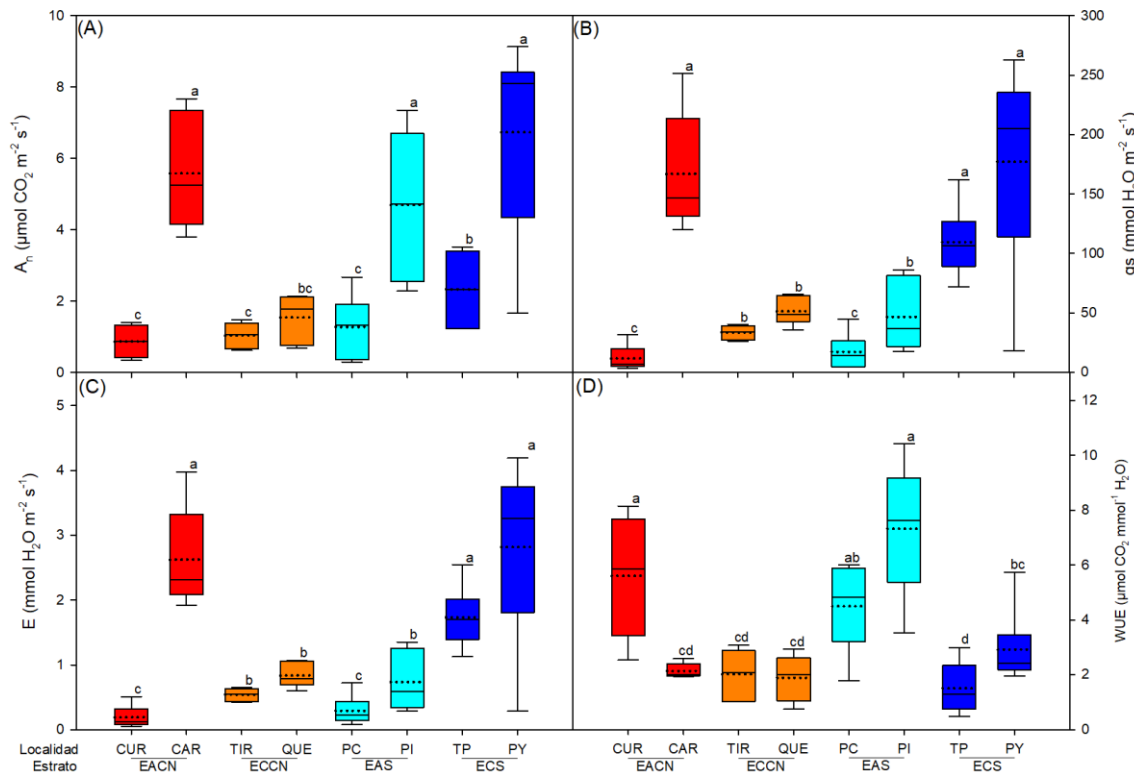


Figura 3.7. (A) fotosíntesis neta ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), (B) conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), (C) tasa de transpiración ( $E$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y (D) eficiencia de uso de agua (WUE,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) de plantas de *Embothrium Coccineum* entre localidades. Estratos: Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Localidades: Curacautín (CUR), Carirriñe (CAR), Tirúa (TIR), Queulat (QUE), Puerto Cisnes (PC), Puerto Ibáñez (PI), Torres del Paine (TP) y Puerto Yartou (PY). Letras distintas indican diferencias significativas entre medias ( $p$ -valor < 0,05; Test de Tukey). La línea continua representa la mediana, la línea punteada la media. Las barras representan la media  $\pm$  error estándar.

En cuanto a la concentración subestomática de  $\text{CO}_2$ , se observó mayores concentraciones en las localidades CAR (EACN), TIR, QUE (ECCN) y TP (ECS), con valores cercanos a  $304,12 \pm 3,41$  ppm, mientras que PI (EAS) presentó los valores más bajos. Los resultados detallados se incluyen en el Apéndice 1.

## IV. Discusión

El objetivo general de este estudio fue caracterizar la variación en rasgos funcionales asociados a la resistencia al estrés hídrico en individuos de *E. coccineum*, provenientes de distintos estratos edafoclimáticos. La hipótesis postulada sugiere que la variación de estos rasgos está influenciada por las condiciones edafoclimáticas de origen, donde las poblaciones ubicadas en los extremos de su distribución geográfica (particularmente de EACN y ECCN) presentan rasgos asociados a una mayor resistencia al estrés hídrico.

Los resultados confirman la existencia de una marcada variación intraespecífica en la mayoría de los rasgos evaluados, particularmente a nivel de localidad, lo que se alinea con la literatura que describe una alta variabilidad morfológica en *E. coccineum* a lo largo de su amplia distribución latitudinal y altitudinal (Alberdi & Donoso, 2004; Bertín-Benavides et al., 2020; Escobar et al., 2006; Fajardo y Piper, 2015; Rovere y Chalcoff, 2010; Souto et al., 2009).

### 4.1. Variación en la germinación de semillas y respuestas pre-germinativas

Los resultados revelaron diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre estratos (Tabla 3.1), aunque no entre tratamientos pre-

germinativos. El estrato ECCN presentó el mayor porcentaje de germinación (Tabla 4.1). Esta variación puede atribuirse tanto a la diversidad genética como a efectos maternos asociados a las condiciones ambientales de origen de las semillas (Baskin & Baskin, 2014). En particular, las localidades de este estrato presentan la mayor precipitación acumulada anual del gradiente evaluado (Tabla 2.1). Una mayor disponibilidad hídrica reduce el estrés fisiológico de la planta madre durante el desarrollo de las semillas, permitiendo una mayor inversión de recursos metabólicos en la formación de la descendencia. Se ha documentado que las condiciones ambientales experimentadas por la planta madre durante la maduración de la semilla, como el estrés por sequía, influyen directamente en la masa y la calidad de las semillas producidas (Platenkamp & Shaw, 1993). De este modo, ambientes más benignos favorecen la producción de semillas con mayores reservas, lo que puede traducirse en mayores porcentajes de germinación.

En el caso de *E. coccineum*, se ha documentado una fuerte respuesta adaptativa asociada al gradiente de precipitaciones. Las poblaciones ubicadas hacia la zona costera, donde las precipitaciones son más elevadas, producen semillas de mayor tamaño y peso, lo que implica una mayor disponibilidad de reservas energéticas y favorece una germinación rápida y exitosa (Escobar et al., 2006). Por el contrario, las semillas originadas en sitios con menores precipitaciones

anuales y temperaturas más frías, como las correspondientes al estrato ECS, presentan mayores niveles de latencia (dormancia) y tasas de germinación naturalmente más bajas, requiriendo periodos prolongados de estratificación invernal para germinar (Zuñiga-Feest et al., 2015). En contraste, en estratos con mayor disponibilidad hídrica, como ECCN, las semillas no requieren necesariamente este mecanismo, alcanzando germinaciones mayores y más rápidas de forma natural (Zuñiga-Feest et al., 2015).

En este contexto, los altos porcentajes de germinación registrados en las localidades de VAL y QUE (estrato ECCN) podrían explicarse también mediante el patrón de “Aislamiento por Ambiente” (IBE), el cual estructura genéticamente a las poblaciones de *E. coccineum* en función de gradientes ambientales, particularmente de la disponibilidad hídrica (Sepúlveda-Espinoza et al., 2022). De acuerdo con los datos meteorológicos, VAL y QUE presentan las precipitaciones anuales más elevadas del gradiente evaluado (3752,2 mm y 2462,2 mm, respectivamente), lo que podría favorecer la producción de semillas de mayor calidad fisiológica y, en consecuencia, mayores tasas de germinación.

Por otro lado, las diferencias observadas sugieren que la capacidad germinativa podría constituir un rasgo adaptativo ligado a las condiciones locales. En este sentido, las localidades con menores porcentajes de germinación (CUR, TAM,

ÑAD, GRE y PY) podrían exhibir una estrategia de *bet-hedging*, definida como una estrategia adaptativa mediante la cual las plantas reducen el riesgo asociado a ambientes impredecibles al distribuir la probabilidad de éxito reproductivo en el tiempo o entre distintas condiciones ambientales. En el contexto de la germinación, esta estrategia se expresa como una germinación parcial o escalonada de las semillas, lo que disminuye la probabilidad de que toda la progenie se vea afectada simultáneamente por condiciones desfavorables (Donohue et al., 2010; Walck et al., 2011; Willis et al., 2014), o bien podría reflejar requerimientos ambientales más estrictos para la germinación.

Este patrón también es consistente con lo observado en otras especies de la familia Proteaceae. Por ejemplo, en *Orites myrtoidea* se obtuvo una capacidad germinativa del 92% con AG3, la cual no difirió significativamente del 80% logrado mediante 21 días de estratificación en frío (Schiappacasse et al., 2019). De manera similar, en el presente estudio no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos pregerminativos evaluados, lo que sugiere que las semillas de *E. coccineum* pueden germinar eficazmente bajo distintos estímulos fisiológicos. Este patrón ha sido descrito en otras Proteaceae del sur de Chile, donde tratamientos como la estratificación en frío o la aplicación de giberelinas pueden acelerar la germinación, aunque no siempre son estrictamente necesarios para inducirla (Schiappacasse et al., 2019). En especies arbóreas del

mismo grupo, como *Lomatia* spp., también se han reportado periodos relativamente cortos de estratificación en frío (15 a 45 días) que favorecen la germinación (Donoso & Escobar, 1986).

#### **4.2. Respuestas morfológicas y asignación de biomasa**

En respuesta al primer objetivo específico, se evaluó la variación en rasgos morfológicos y de crecimiento. La mayoría de estos rasgos (área foliar, densidad estomática, biomasa aérea y LMA) mostraron diferencias significativas a nivel de localidad (Tabla 4.1), pero no a nivel de estrato, lo que sugiere que la variación en rasgos funcionales está impulsada por presiones ambientales específicas de micrositio o por la existencia de ecotipos localmente adaptados (Rovere & Chalcoff, 2010; Sepúlveda-Espinoza et al., 2022; Souto et al., 2009; Zuñiga-Feest et al., 2015).

La biomasa radical (BR) fue la única variable que mostró diferencias significativas a nivel de estrato ( $p$ -valor < 0,05) (Tabla 4.1), siendo más alta en EACN y EAS. Una mayor asignación de biomasa a las raíces constituye una estrategia adaptativa fundamental para la tolerancia a la sequía, ya que maximiza la capacidad de absorción de agua (Callaway et al., 1994). En este contexto, los valores más altos de BR observados en los estratos andinos (Tabla 4.1) podrían

representar una respuesta hereditaria a condiciones ambientales caracterizadas por sequía estacional y suelos superficiales, lo que refuerza la noción de diferenciación ecotípica en rasgos de asignación de biomasa radical (Piper et al., 2013; Souto & Premoli, 2007).

El LMA es un indicador clave de la estrategia funcional, donde valores más altos se asocian a hojas más densas y a una estrategia de uso de recursos más conservadora, característica de ambientes estresantes (Reich et al., 1997; Wright et al., 2004; Wright et al., 2005). En este contexto, las variaciones observadas en LMA entre localidades pueden explicarse a partir de cambios en sus componentes, particularmente el área y la biomasa foliar. Por ejemplo, se ajusta a la hipótesis una menor área foliar en localidades como CUR y CAR, mientras que en TP y PY la reducción del área foliar podría estar asociada a la disminución de las temperaturas, patrón que también se refleja en la biomasa foliar. En contraste, una mayor disponibilidad hídrica en localidades como TIR, QUE y PC podría explicar los mayores valores de área y biomasa foliar observados.

En particular, la localidad de PI, perteneciente al estrato EAS, presentó los valores más altos de LMA, lo que sugiere que este patrón se explica principalmente por una menor biomasa foliar y una mayor densidad del tejido, consistente con una estrategia de inversión en estructuras foliares más

conservadoras y resistentes al estrés, esperada para poblaciones provenientes de ambientes áridos o con bajas precipitaciones (Souto et al., 2009; Poorter et al., 2009). De hecho, estudios previos en *E. coccineum* han demostrado que el área foliar y la biomasa aérea disminuyen ante el aumento de la temperatura estival, interpretándose como una respuesta al incremento de la aridez o del estrés hídrico (Souto et al., 2009). Sin embargo, en el presente estudio, el aumento del LMA observado en las localidades PI y PY se asocia a una disminución de las temperaturas, lo que concuerda con lo descrito por Poorter et al. (2009), quienes señalan que en ambientes más fríos la restricción de la expansión celular favorece el desarrollo de hojas con células más pequeñas y mayor densidad de tejido, incrementando el peso seco por unidad de área. Este mecanismo explica la formación de hojas más densas y estructuralmente más robustas, reflejándose en valores más altos de LMA bajo condiciones térmicas más restrictivas (Tabla 4.1).

En contraste con lo esperado, las poblaciones de CUR y CAR presentaron menores valores de LMA, lo que no se ajusta a la hipótesis de una estrategia foliar más conservadora bajo condiciones ambientales más restrictivas. Sin embargo, este patrón puede interpretarse a la luz de mecanismos alternativos de adaptación asociados a la disponibilidad y adquisición de nutrientes, particularmente nitrógeno. Estudios previos en *E. coccineum* han demostrado

que la diferenciación ecotípica en ambientes extremos no necesariamente se expresa a través de cambios en rasgos foliares, sino mediante una alta eficiencia en la adquisición de nutrientes a nivel radicular, incluyendo la formación de raíces proteoideas y una elevada capacidad de reabsorción de nitrógeno y fósforo, permitiendo sostener el crecimiento incluso en suelos pobres y fríos (Bertín-Benavides et al., 2020). En este contexto, la mantención de valores bajos de LMA en CUR y CAR sería consistente con la estrategia pionera de la especie, caracterizada por hojas de bajo costo estructural, alto recambio foliar y alta demanda de nitrógeno, rasgos típicos de especies intolerantes a la sombra y de rápido crecimiento (Lusk & Contreras, 1999). Así, en lugar de adoptar una estrategia de conservación foliar, estas poblaciones podrían priorizar la captura eficiente de recursos edáficos para mantener un alto desempeño fisiológico y de crecimiento.

En cuanto al crecimiento (TCR), las poblaciones de QUE (ECCN) y CAR (EACN) mostraron las mayores tasas de crecimiento (Tabla 4.1). *E. coccineum* es ampliamente reconocida como una especie pionera caracterizada por su rápido crecimiento durante las primeras etapas sucesionales, lo que le permite superar la competencia por luz en ambientes abiertos (Donoso, 1990). En particular, la localidad QUE destaca por combinar un alto porcentaje de germinación, una elevada TCR, mayor biomasa radical y mayores valores de LT. Este conjunto de

rasgos podría estar asociado a las condiciones ambientales de esta localidad, donde la alta disponibilidad hídrica reduce las restricciones fisiológicas durante el establecimiento temprano, favoreciendo la germinación y el crecimiento inicial (Zuñiga-Feest et al., 2015). A su vez, la alta competencia por luz podría favorecer un crecimiento más rápido en altura, reflejado en mayores valores de LT (Escobar et al., 2006; Lusk & Contreras, 1999). Para sostener este crecimiento aéreo acelerado en suelos volcánicos pobres en nutrientes disponibles, particularmente nitrógeno y fósforo, las plántulas requerirían invertir simultáneamente en una mayor biomasa radical, lo que permitiría aumentar la exploración del suelo y la adquisición de recursos (Delgado et al., 2015; Delgado et al., 2021; Piper et al., 2013).

En conjunto, esta suite de rasgos le conferiría a la localidad QUE una clara ventaja competitiva durante el establecimiento en condiciones de campo, patrón que se resume de manera consistente en la Tabla 4.1. La variabilidad en LT entre localidades, incluso bajo condiciones controladas, sugiere la existencia de diferencias intrínsecas en las estrategias de crecimiento entre poblaciones.

En contraste con el patrón observado en la localidad QUE, la localidad TP exhibió un comportamiento opuesto, caracterizado por menores porcentajes de germinación, menor crecimiento inicial y valores más bajos de biomasa radical y

longitud de tallo (Tabla 4.1). Este patrón se asocia directamente a las condiciones ambientales marcadamente más restrictivas de TP. De acuerdo con los datos meteorológicos, TP presenta una limitación térmica e hídrica severa, con temperaturas (Tmin: 3,1 °C; Tmax: 11 °C) y precipitaciones acumuladas (Pacu: 497,5 mm) considerablemente menores a las registradas en QUE (Tmin: 5,2 °C; Tmax: 12,8 °C; Pacu: 2462,2 mm) (Tabla 2.1). Bajo este escenario, como ha sido reportado previamente para localidades con climas fríos y menores precipitaciones anuales (Donoso et al., 2004), las plántulas tienden a priorizar el extremo conservador del espectro económico vegetal (Reich et al., 2014). En lugar de maximizar la expansión aérea, reducen sus tasas de crecimiento para disminuir la vulnerabilidad a la cavitación y el riesgo de mortalidad bajo condiciones ambientales más restrictivas (Souto et al., 2009).

Tabla 4.1. Tabla resumen de resultados de rasgos morfológicos de plantas de *Embothrium Coccineum* por localidad.

Variable	CUR (EACN)	CAR (EACN)	TIR (ECCN)	QUE (ECCN)	PC (EAS)	PI (EAS)	TP (ECS)	PY (ECS)
Área foliar	↓	—	↑	↑	↑	↓	↓	↓
DE	—	—	↑	↑	↑	—	—	↓
BA	—	—	↑	↑	↑	—	↓	—
BR	↑	↑	—	—	↑	↑	↓	↓
LMA	—	—	↓	↓	—	↑	↓	—
LT	↓	—	↓	↑	—	↓	↓	↑

Los símbolos representan tendencias relativas entre localidades: valor alto (↑), valor bajo (↓), valor medio (—). Masa foliar por área (LMA), Longitud de tallo (LT), Densidad estomática (DE), Biomasa aérea (BA), Biomasa radical (BR). Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). CUR (Curacautín), Carirriñe (CAR), Tirúa (TIR), Queulat (QUE), Puerto Cisnes (PC), Puerto Ibáñez (PI), Torres del Paine (TP) y Puerto Yartou (PY).

### 4.3. Relaciones hídricas foliares (curvas presión-volumen)

El segundo objetivo específico se centró en la determinación de parámetros de relaciones hídricas derivados de curvas presión-volumen. Contrario a lo esperado según la hipótesis, no se encontraron diferencias significativas ni entre estratos ni entre localidades para los parámetros clave de las relaciones hídricas, como el potencial hídrico al punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{TLP}$ ), el potencial osmótico ( $\pi_o$ ) o el módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ).

Al contrastar los valores obtenidos en la Tabla 3.6 con los rangos reportados por Bartlett et al. (2012), es posible inferir que la fisiología hídrica foliar de *E. coccineum* se asemeja a la de especies propias de biomas húmedos y templados. En particular, su relativamente alto potencial osmótico, el punto de pérdida de turgor a potenciales hídricos poco negativos y la alta elasticidad de sus paredes celulares (bajo módulo de elasticidad) (Tabla 3.6) corresponden a rasgos característicos de especies que evolucionaron en ambientes donde la disponibilidad de agua es generalmente alta, como los bosques templados lluviosos o tropicales húmedos descritos por Bartlett et al. (2012). En este contexto, el valor promedio de  $\Psi_{TLP}$  registrado para *E. coccineum* ( $-1,540 \pm 0,068$  MPa) se encuentra dentro del rango reportado para especies leñosas que

habitan ambientes húmedos y que experimentan estrés hídrico moderado (Bartlett et al., 2012; Martínez-Vilalta et al., 2002). Este valor sugiere que, a nivel foliar, la especie presenta una tolerancia fisiológica relativamente baja a la sequía extrema, perdiendo el turgor a potenciales hídricos moderadamente negativos. Esta limitación fisiológica podría explicar por qué las poblaciones que habitan ambientes más restrictivos, particularmente en sectores australes, compensan esta condición mediante otros mecanismos ecológicos o funcionales, como la reducción en las tasas de crecimiento o germinación, patrones que también fueron observados en los resultados del presente estudio.

Además, se ha demostrado que el  $\Psi_{TLP}$  se coordina con otros rasgos funcionales foliares, formando parte del espectro económico de las hojas (LES) (Nadal et al., 2023). Sin embargo, en el presente estudio los parámetros derivados de las curvas presión–volumen, como  $\Psi_{TLP}$ ,  $\pi_0$  y el módulo de elasticidad, se mantuvieron altamente conservados entre estratos y localidades, mientras que rasgos estructurales asociados al LES, como el LMA, el área foliar y la biomasa aérea, sí mostraron diferencias significativas a nivel de localidad. Este desacople entre rasgos hidráulicos y morfológicos ha sido reportado previamente en la literatura, donde se señala que el LMA posee un poder predictivo limitado sobre el  $\Psi_{TLP}$  (Kunert et al., 2021; Nadal et al., 2023), ya que también responde a otras presiones selectivas como la defensa contra herbívoros, la disponibilidad de luz

o la longevidad foliar (Bartlett et al., 2012). En este contexto, se ha propuesto que los parámetros de las curvas PV se relacionan más estrechamente con el contenido de agua en hojas saturadas (SWC) que con el LMA (Nadal et al., 2023). En *E. coccineum*, el valor promedio de SWC ( $2,671 \pm 0,208$  g) sugiere que, aunque la especie puede ajustar plásticamente rasgos estructurales asociados al LES, sus límites fisiológicos de seguridad hídrica a nivel celular se mantienen relativamente conservados.

La falta de diferenciación en potencial al  $\Psi_{TLP}$  y  $\pi_o$  observada en la fase experimental de jardín común podría deberse a varios factores, primero por las condiciones de crecimiento no limitantes: Las plantas fueron mantenidas bajo condiciones de invernadero sin estrés hídrico explícito. Aunque la diferenciación ecotípica en el  $\Psi_{TLP}$  y  $\pi_o$  es común en especies que habitan en gradientes de humedad (Bartlett et al., 2012; Kunert et al., 2021), estos rasgos pueden ser altamente plásticos (Bartlett et al., 2014). La ausencia de estrés ambiental podría haber suprimido la expresión de diferencias adaptativas (Donohue et al., 2005). En este sentido, estudios que evaluaron rasgos hidráulicos bajo gradientes ambientales moderados han reportado una falta de diferenciación intraespecífica en parámetros como el  $\Psi_{TLP}$ , incluso entre poblaciones provenientes de climas contrastantes, sugiriendo que un nivel de estrés insuficiente puede limitar la expresión de variación adaptativa (Li et al., 2019). Asimismo, la evaluación de la

plasticidad del  $\Psi_{TLP}$  típicamente requiere mediciones posteriores a eventos de sequía para capturar procesos de aclimatación o ajuste fisiológico, los cuales no se expresan necesariamente bajo condiciones benignas de crecimiento (Bartlett et al., 2014). Segundo podría ser por mecanismos de adaptación alternativos, donde es posible que la adaptación de *E. coccineum* a la aridez no dependa principalmente del potencial osmótico ( $\pi_o$ ) (Bartlett et al., 2012), el principal determinante es el  $\Psi_{TLP}$ , sino de la regulación estomática (evitación de la sequía) o de una mayor inversión en raíces (BR) (Tabla 4.1).

#### **4.4. Capacidad fotosintética y eficiencia en el uso de agua**

El tercer objetivo específico abordó la capacidad fotosintética y la eficiencia en el uso del agua. Se encontraron diferencias significativas a nivel de localidad para las variables de intercambio gaseoso ( $E$ ,  $g_s$ ,  $A_n$  y  $WUE$ ). En términos generales, se observó una relación consistente entre los parámetros fotosintéticos, donde las localidades que presentaron mayores tasas de fotosíntesis neta ( $A_n$ ) también registraron mayores valores de conductancia estomática ( $g_s$ ) y transpiración ( $E$ ). Este patrón refleja la estrecha coordinación fisiológica entre estos procesos durante el intercambio gaseoso, donde una mayor apertura estomática permite simultáneamente un mayor ingreso de  $CO_2$  para la fotosíntesis y una mayor pérdida de agua por transpiración.

Las diferencias observadas entre localidades sugieren que estos patrones responden a variaciones en las condiciones ambientales a lo largo del gradiente geográfico estudiado. En particular, las localidades más australes presentaron mayores valores de  $A_n$ ,  $g_s$  y  $E$ , lo que se tradujo en una menor eficiencia en el uso del agua (WUE). Este patrón es consistente con ambientes caracterizados por una mayor disponibilidad hídrica y una menor demanda atmosférica, condiciones que favorecen un intercambio gaseoso más activo sin necesidad de maximizar la eficiencia hídrica.

En contraste, las localidades con menor disponibilidad hídrica mostraron tasas más bajas de intercambio gaseoso. Por ejemplo, la localidad CUR (EACN) presentó valores reducidos de  $A_n$ ,  $g_s$  y  $E$ , lo que podría explicarse por las condiciones más restrictivas de disponibilidad de agua en este sitio. La reducción de la conductancia estomática bajo estas condiciones limita la entrada de  $CO_2$  y, por lo tanto, reduce la capacidad fotosintética, constituyendo una estrategia fisiológica orientada a disminuir la pérdida de agua.

La WUE es un rasgo crucial que refleja la capacidad de una planta para maximizar la fijación de carbono por unidad de agua transpirada, siendo un mecanismo fundamental que otorga una ventaja competitiva y favorece la

supervivencia de las plántulas, especialmente durante los primeros eventos de sequía estival característicos de los ambientes mediterráneos (Álvarez-Maldini et al., 2020). Las localidades de CUR (EACN), PC y PI (EAS) presentaron los valores más altos de eficiencia en el uso del agua (Figura 3.8d).

La combinación de rasgos funcionales observada en estas localidades sugiere estrategias de uso del agua divergentes y adaptativas. Por un lado, se observa una estrategia conservadora (alta WUE) en la localidad PI (EAS), la cual registró el LMA más alto (indicativo de tejido foliar denso y conservador) (Tabla 4.1) y, además, presentó una alta eficiencia en el uso del agua (WUE). En este caso, el alto WUE se explicaría principalmente por una mayor fotosíntesis neta ( $A_n$ ) en relación con la transpiración ( $E$ ), más que por una reducción marcada de la tasa de transpiración. Esta relación es coherente con el alto LMA, ya que hojas con mayor inversión estructural suelen asociarse a un uso más eficiente del agua (Poorter et al., 2009; Wright et al., 2005). Un patrón similar se observa en PY, que presentó valores altos de  $A_n$  y LMA; sin embargo, en esta localidad la WUE es menor debido a que también se registraron tasas elevadas de transpiración, lo que reduce la eficiencia final. En conjunto, estos contrastes sugieren que, aun compartiendo rasgos estructurales similares, las poblaciones pueden diferir en el balance entre asimilación y pérdida de agua durante el intercambio gaseoso (Heschel et al., 2014).

De manera similar, CUR (EACN) mostró una alta WUE, pero se caracterizó por las tasas más bajas de transpiración y conductancia estomática, además del menor crecimiento en longitud de tallo. Estos patrones alta inversión foliar y radical junto con menor conductancia estomática se asocian a una estrategia más conservadora, en la que la planta prioriza la conservación del agua incluso a costa de una menor asimilación de carbono y crecimiento (Álvarez-Maldini et al., 2022; Kunert et al., 2021). Esto concuerda con la expectativa de una mayor tolerancia al estrés hídrico en poblaciones provenientes de ambientes potencialmente más secos.

Por el contrario, se observó una estrategia más oportunista, caracterizada por una baja WUE en las localidades de TP (ECS), PY (ECS) y CAR (EACN), las cuales presentaron las mayores tasas de transpiración y conductancia estomática (Tabla 4.2), así como un mayor crecimiento en longitud de tallo (TP) (Tabla 4.1), pero registraron una eficiencia en el uso del agua inferior. Esto sugiere una estrategia de alto potencial de crecimiento, caracterizada por un intercambio gaseoso menos restringido para maximizar la fotosíntesis cuando el agua es abundante, típica de especies pioneras que habitan ambientes más húmedos o mesofíticos (Escobar et al., 2006).

La fuerte diferenciación a nivel de localidad en rasgos de intercambio gaseoso y WUE, combinada con la variabilidad observada en la asignación de biomasa y LMA, subraya que la adaptación local en *E. coccineum* se manifiesta principalmente a través de mecanismos morfofisiológicos que regulan la eficiencia en el uso del agua y la inversión de recursos, más que mediante modificaciones en los límites osmóticos al turgor. En este sentido, estos patrones se enmarcan en el espectro económico de las hojas (LES), el cual integra rasgos como LMA, intercambio gaseoso y WUE, y refleja un continuo de estrategias que va desde un uso más conservador de los recursos hasta uno más adquisitivo. En concordancia con ello, los rasgos asociados a la tolerancia al estrés hídrico, como LMA y WUE, se vinculan estrechamente con otros rasgos del LES (Nadal et al., 2023; Reich, 2014).

Tabla 4.2. Tabla resumen de resultados de capacidad fotosintética y eficiencia en el uso de agua de plantas de *Embothrium Coccineum* por localidad.

Variable	CUR (EACN)	CAR (EACN)	TIR (ECCN)	QUE (ECCN)	PC (EAS)	PI (EAS)	TP (ECS)	PY (ECS)
E	↓	↑	—	—	↓	—	↑	↑
gs	↓	↑	—	—	↓	—	↑	↑
C <sub>i</sub>	↓	↑	↑	↑	—	↓	↑	—
A <sub>n</sub>	↓	↑	↓	—	—	↑	—	↑
WUE	↑	—	—	—	↑	↑	—	↓

Los símbolos representan tendencias relativas entre localidades: valor alto (↑), valor bajo (↓), valor medio (—). Tasa de transpiración (E), conductancia estomática (gs), concentración subestomática de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>), fotosíntesis neta (A<sub>n</sub>) y eficiencia de uso de agua (WUE). Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). CUR (Curacautín), Carirriñe (CAR), Tirúa (TIR), Queulat (QUE), Puerto Cisnes (PC), Puerto Ibáñez (PI), Torres del Paine (TP) y Puerto Yartou (PY).

## V. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos permiten confirmar que existe una marcada variación intraespecífica en los rasgos morfofisiológicos de *Embothrium Coccineum*, principalmente a nivel de localidad. Esto demuestra que las condiciones ambientales locales influyen directamente en la expresión de los rasgos funcionales de la especie.

En cuanto a los rasgos morfológicos, se observó una alta variabilidad entre localidades. Las poblaciones de los estratos andinos mostraron una mayor biomasa radical, lo que sugiere una estrategia de inversión subterránea orientada a maximizar la absorción de agua bajo condiciones potencialmente más secas.

Los parámetros de relaciones hídricas foliares ( $\Psi_{TLP}$ ,  $\pi_o$  y  $\epsilon$ ) no presentaron diferencias significativas entre estratos ni localidades. Esto sugiere que la diferenciación adaptativa en estos rasgos podría expresarse con mayor claridad bajo condiciones de estrés hídrico.

Por otro lado, las variables de intercambio gaseoso y eficiencia en el uso del agua (WUE) mostraron diferencias significativas entre localidades, evidenciando la existencia de estrategias funcionales contrastantes.

En conjunto, los resultados sugieren que la adaptación local en *E. coccineum* se manifiesta principalmente a través de rasgos morfológicos y de intercambio gaseoso, más que por variaciones en los parámetros estructurales de las relaciones hídricas.

La hipótesis planteada se cumple parcialmente, ya que, si bien las poblaciones de los extremos de la distribución geográfica presentaron diferencias funcionales, estas no se asociaron de forma consistente a una mayor tolerancia al estrés hídrico a nivel de estrato, sino más bien a respuestas particulares de cada localidad.

Estos antecedentes confirman la importancia de considerar la variación funcional intraespecífica en estrategias de conservación y restauración ecológica, ya que las poblaciones pueden responder de manera diferencial frente al estrés hídrico y a escenarios de cambio climático.

## VI. GLOSARIO

IBE (Aislamiento por ambiente): Patrón evolutivo y poblacional donde la divergencia genética entre grupos aumenta como consecuencia de diferencias restrictivas en el entorno, las cuales limitan el flujo génico y dirigen la adaptación a condiciones locales específicas.

SLA (Área foliar específica): Relación morfométrica entre la superficie de la hoja y su peso seco, la cual refleja la eficiencia de la planta al invertir biomasa para la formación de tejido destinado a la intercepción de luz.

*Bet-hedging*: Estrategia evolutiva mediante la cual los organismos reducen el riesgo de mortalidad masiva en ambientes temporalmente impredecibles, distribuyendo en el tiempo procesos críticos como la germinación de sus semillas.

$C_{FT}$  (Capacitancia foliar al máximo turgor): Capacidad fisiológica de las hojas para amortiguar cambios bruscos de deshidratación, cuantificando la fracción de agua movilizada desde el tejido por cada unidad de caída en el potencial hídrico.

$g_s$  (Conductancia estomática): Tasa de difusión a la cual el vapor de agua y el dióxido de carbono atraviesan los poros de los estomas, siendo el parámetro principal que regula la transpiración y el intercambio gaseoso vegetal.

SWC (Contenido de agua en hojas saturadas): Cantidad total de agua que se encuentra almacenada en los tejidos de la hoja al alcanzar su estado de máxima hidratación, calculada por unidad de masa seca.

$RWC_{TLP}$  (Contenido relativo de agua al punto de pérdida de turgor): Porcentaje o fracción del agua máxima que la hoja aún retiene en el momento biomecánico exacto en el que las células pierden por completo su presión de turgencia.

Ecotipo: Grupo poblacional de una misma especie que ha adquirido y fijado genéticamente características fenotípicas locales a través del proceso de selección natural, en respuesta a la heterogeneidad y presiones ambientales de su hábitat.

WUE (Eficiencia en el uso del agua): Relación eco fisiológica que define la cantidad de carbono asimilado mediante fotosíntesis neta por cada unidad de agua que la planta pierde transpirando.

LES (Espectro económico foliar): Marco teórico y patrón global que describe la covariación de rasgos foliares, clasificando las estrategias de vida de las plantas en un continuo que abarca desde la adquisición rápida y barata de recursos hasta la conservación lenta y costosa de los mismos.

Estratificación: Tratamiento pre-germinativo en el cual las semillas en estado de latencia son expuestas controladamente a periodos de frío o calor con humedad, simulando las condiciones estacionales naturales para activar la emergencia del embrión.

ar (Fracción apoplástica): Proporción del volumen de agua foliar total que se localiza en los espacios extracelulares, como el lumen de los vasos del xilema y las matrices de las paredes celulares, fuera de los protoplastos vivos.

Latencia (Dormancia) de semillas: Estado fisiológico intrínseco de bloqueo reproductivo que detiene o inhibe la germinación de una semilla viable, impidiéndole brotar incluso si el ambiente es temporalmente favorable.

LMA (Masa por unidad de área): Cuantificación del costo de construcción de los tejidos foliares que evalúa la inversión de masa seca de la planta por cada unidad

de área de lámina expuesta, en el cual valores altos indican hojas más pesadas, esclerófilas y conservadoras.

$\epsilon$  (Módulo de elasticidad): Expresión biomecánica de la rigidez de las paredes de las células vegetales, evaluada a través de la tasa de cambio entre el potencial de presión interno y las alteraciones fraccionales del contenido de agua simplástico.

$\pi_0$  (Potencial osmótico a máxima turgencia): Presión negativa subyacente originada por la concentración de solutos disueltos en las células de la hoja estando en hidratación máxima, constituyendo el principal factor fisiológico para resistir o tolerar la sequía celular.

$\Psi_{TLP}$  (Punto de pérdida de turgor): Umbral de potencial hídrico negativo en el cual las células foliares se marchitan al reducir a cero su presión interior contra la pared celular, induciendo el cierre de los estomas e inhabilitando el crecimiento.

Raíces proteoideas o en clúster: Especialización morfológica del sistema radicular de ciertas familias de plantas constituida por densos aglomerados de

raicillas efímeras, las cuales solubilizan y extraen fuertemente fósforo del suelo mediante la exudación activa de carboxilatos.

Variación intraespecífica: Espectro de diferencias fenotípicas o genotípicas observables y medibles entre distintos individuos o poblaciones que conforman una misma especie, generalmente propiciada por plasticidad o por un proceso de adaptación divergente.

## VII. BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi, M., & Donoso, C. (2004). Variación en *Embothrium Coccineum* J. R. et G. Forster (Notro o Ciruelillo). En C. Donoso, A. Premoli, L. Gallo, & F. Ipinza (Eds.), *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina* (pp. 345–355). Editorial Universitaria. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2009000200004>
- Álvarez-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>.
- 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(4), 393–405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>.
- Bartlett, M. K., Zhang, Y., Kreidler, N., Sun, S., Ardy, R., Cao, K., & Sack, L. (2014). Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. *Ecology Letters*, 17(12), 1580–1590. <https://doi.org/10.1111/ele.12374>
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014a). Types of seeds and kinds of seed dormancy. En *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination* (2.<sup>a</sup> ed., pp. 37–77). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014b). Germination ecology of seeds with morphophysiological dormancy. En *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination* (2.<sup>a</sup> ed., pp. 119–156). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416677-6.00005-6>

- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014c). Variation in seed dormancy and germination within and between individuals. En *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination* (2.<sup>a</sup> ed., pp. 283–368). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416677-6.00008-1>
- Bertín-Benavides, A., Bascuñán-Godoy, L., Henríquez-Castillo, C., Delgado, M., Burgos, C. F., Mardones, C., Ávila-Valdés, A., Valdebenito, F., Bravo, S., Rubilar, R., Hasbún, R., & Zúñiga-Feest, A. (2020). Contrasting responses of cluster roots formation induced by phosphorus and nitrogen supply in *Embothrium Coccineum* populations from different geographical origin. *Plant and Soil*, 453, 473–485. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04622-0>.
- Caballero, M., Lozano, S., & Ortega, B. (2007). Efecto invernadero, calentamiento global y cambio climático: Una perspectiva desde las ciencias de la tierra. *Revista Digital Universitaria*, 8(10), 2-12. <https://www.revista.unam.mx/vol.8/num10/art78/int78.htm>
- Callaway, R. M., DeLucia, E. H., & Schlesinger, W. H. (1994). Biomass allocation of montane and desert ponderosa pine: An analog for response to climate change. *Ecology*, 75(5), 1474–1481. <https://doi.org/10.2307/1937470>
- Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR2). <https://www.cr2.cl>
- Chalcoff, V. (2008). Variación geográfica en los rasgos florales de *Embothrium Coccineum* (Proteaceae) y su relación con los ensambles de polinizadores a ambos lados de los Andes australes. (Doctoral dissertation). Universidad Nacional del Comahue, Bariloche.
- Delgado, M., Zúñiga-Feest, A., Reyes-Díaz, M., Barra, P. J., Ruiz, S., Bertín-Benavides, A., Valle, S., Pereira, M., & Lambers, H. (2021). Ecophysiological performance of Proteaceae species from southern South America growing on substrates derived from young volcanic materials. *Frontiers in Plant Science*, 12, 636056. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.636056>

- Delgado, M., Zúñiga-Feest, A., & Borie, F. (2015). Ecophysiological role of *Embothrium Coccineum*, a Proteaceae species bearing cluster roots, at increasing phosphorus availability in its rhizosphere. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 15(2), 307–320. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162015005000028>
- Delgado, M., Zúñiga-Feest, A., & Piper, F. I. (2018). Does carbon storage confer waterlogging tolerance? Evidence from four evergreen species of a temperate rainforest. *Australian Journal of Botany*, 66(1), 74–84. <https://doi.org/10.1071/BT17112>.
- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Schweitzer, J. A., & Palkovacs, E. P. (2018). The ecological and evolutionary consequences of intraspecific variation. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 57–64. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>.
- Díaz Arellano, P., Jaque Castillo, E., & Ojeda, C. G. (2018). Presión hídrica en ambientes lacustres de alta montaña: Entre el cambio climático y el desarrollo energético. Laguna del Laja, Chile. *Diálogo Andino*, (55), 143–158. <http://dx.doi.org/10.4067/S0719-26812018000100143>
- Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K., & Willis, C. G. (2010). Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 293–319. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715>.
- Donohue, K., Dorn, L., Griffith, C., Kim, E., Aguilera, A., Polisetty, C. R., & Schmitt, J. (2005). Environmental and genetic influences on the germination of *Arabidopsis thaliana* in the field. *Evolution*, 59(4), 740–757. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01750.x>
- Donoso, C., & Escobar, B. (1986). Germinación de las Proteáceas arbóreas chilenas. *Bosque*, 7(2), 85–94. <https://doi.org/10.4206/bosque.1986.v7n2-04>

Donoso, C., Premoli, A., Gallo, L., & Ipinza, R. (2004). Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina.

Donoso Zegers, C. (1990). Ecología forestal. El bosque y su medio ambiente. 2a. edición. Santiago, Chile: Editorial Universitaria

Escobar, B., Donoso, C., Souto, C., & Zúñiga, A. (2006). *Embothrium Coccineum* J.R. et. G. Forster. En C. Donoso (Ed.), *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: Autoecología* (pp. 233–245). Marisa Cuneo Ediciones.

Fajardo, A., & Piper, F. I. (2015). High foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in *Embothrium Coccineum* (Proteaceae) in southern Chile. *American Journal of Botany*, 102(2), 208–216. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400533>.

IPCC (2021). Climate Change 2021: The Physical Science Basis, the Working Group I contribution to the Sixth Assessment Report. Cambridge University Press, Cambridge, UK. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/>

Jamovi Project. (2023). *Jamovi (Version 2.4)*.

Kunert, N., Zailaa, J., Herrmann, V., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Pérez, R., McMahon, S. M., Condit, R. C., Hubbell, S. P., Sack, L., Davies, S. J., & Anderson-Teixeira, K. J. (2021). Leaf turgor loss point shapes local and regional distributions of evergreen but not deciduous tropical trees. *New Phytologist*, 230(2), 485–496. <https://doi.org/10.1111/nph.17187>.

Li, X., Blackman, C. J., Rymer, P. D., Quintans, D., Duursma, R. A., Choat, B., Medlyn, B. E., & Tissue, D. T. (2019). Xylem embolism measured retrospectively is linked to canopy dieback in natural populations of *Eucalyptus piperita* following drought. *Functional Plant Biology*, 46(5), 416–425. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy052>

- Lusk, C. H., & Contreras, O. (1999). Foliage area and crown nitrogen turnover in temperate rain forest juvenile trees of differing shade tolerance. *Journal of Ecology*, 87(6), 973–983. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00408.x>
- Martínez-Vilalta, J., Prat, E., Oliveras, I., & Piñol, J. (2002). Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia*, 133(1), 19–29. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1009-2>.
- Mathiasen, P., Rovere, A. E., Souto, C. P., & Premoli, A. C. (2005). La flor andina de Río Negro: El notro. *Desde la Patagonia, Difundiendo Saberes*, 2(2), 2–7. <http://170.210.83.53/index.php/desdelapatagonia/article/view/4217>
- McDowell, N. G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155(3), 1051–1059. <https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>.
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. G., & Yezzer, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(4), 719–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- National Institutes of Health. (2023). ImageJ (versión 1.54p)
- Nadal, M., Clemente-Moreno, M. J., Perera-Castro, A. V., Roig-Oliver, M., Onoda, Y., Gullás, J., & Flexas, J. (2023). Incorporating pressure–volume traits into the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 26(4), 549–562. <https://doi.org/10.1111/ele.14176>.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., & van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>

- Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4), 521–547. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
- Parmesan, C., & Hanley, M. E. (2015). Plants and climate change: Complexities and surprises. *Annals of Botany*, 116(6), 849–864. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv169>.
- Pauls, S. U., Nowak, C., Bálint, M., & Pfenninger, M. (2013). The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology*, 22(4), 925–946. <https://doi.org/10.1111/mec.12152>.
- Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, I. A., Fu, Y., Dai, J., Liu, L., Lian, X., Shen, M., & Zhu, X. (2019). Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology*, 25(6), 1922–1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>.
- Piper, F. I., Baeza, G., Zúñiga-Feest, A., & Fajardo, A. (2013). Soil nitrogen, and not phosphorus, promotes cluster-root formation in a South American Proteaceae, *Embothrium Coccineum*. *American Journal of Botany*, 100(12), 2328–2338. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300163>.
- 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>.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(25), 13730–13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>

Rodríguez, R., Matthei, O., & Quezada, M. (1983). *Flora arbórea de Chile*. Editorial de la Universidad de Concepción.

Rovere, A. E., & Chalcoff, V. R. (2010). *Embothrium Coccineum* J. R. Forst. et G. Forst. *Kurtziana*, 35(2), 23–33.

SAS Institute Inc. (2023). SAS® 9.4, version TS1M8. Cary, NC: SAS Institute Inc.

Schiappacasse, F., Peña, C., & Peñailillo, P. (2019). *Orites myrtoidea* (Proteaceae): Efecto de estratificación fría en germinación de semillas y ácido indol butírico en enraizamiento de estacas. *Gayana Botánica*, 76(2), 168–175. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432019000200168>

Scholander, P. F., et al. (1965). Sap Pressure in Vascular Plants. *Science*, 148, 339–346. <https://doi.org/10.1126/science.148.3668.339>

Sepúlveda-Espinoza, F., Bertín-Benavides, A., Hasbún, R., Toro-Núñez, O., Varas-Myrik, A., Alarcón, D., & Guillemin, M.-L. (2022). The impact of Pleistocene glaciations and environmental gradients on the genetic structure of *Embothrium Coccineum*. *Ecology and Evolution*, 12(4), e9474. <https://doi.org/10.1002/ece3.9474>.

Souto, C. P., & Premoli, A. C. (2007). Genetic variation in the widespread *Embothrium Coccineum* (Proteaceae) endemic to Patagonia: Effects of phylogeny and historical events. *Australian Journal of Botany*, 55(8), 809–817. <https://doi.org/10.1071/BT06183>.

Souto, C. P., Premoli, A. C., & Reich, P. B. (2009). Complex bioclimatic and soil gradients shape leaf trait variation in *Embothrium Coccineum* (Proteaceae) among austral forests in Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82(2), 209–222. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2009000200004>.

Systat Software Inc. (2017). SigmaPlot for Windows (Version 14.0)

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>

United Nations. (2021). What is climate change? <https://www.un.org/en/climatechange/what-is-climate-change>

Urdiales-Flores, D., Zittis, G., Hadjinicolaou, P., Cherchi, A., Alessandri, A., Peleg, N., & Lelieveld, J. (2024). A global analysis of historical and future changes in Mediterranean climate-type regions. *International Journal of Climatology*. <https://doi.org/10.1002/joc.8655>.

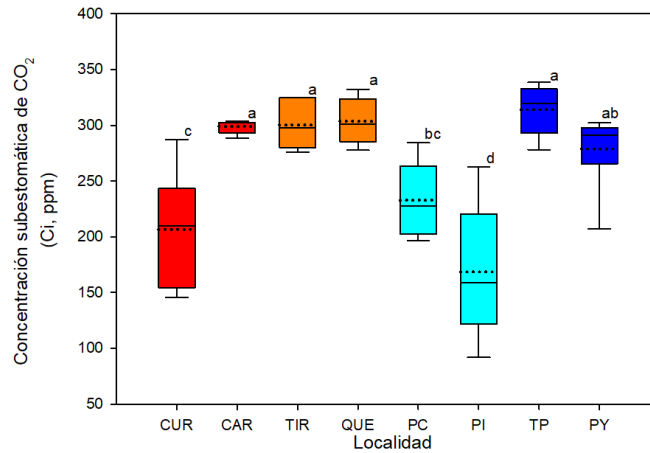
Venegas-González, A., Roig, F. A., Peña-Rojas, K., Hadad, M. A., Aguilera-Betti, I., & Muñoz, A. A. (2019). Recent consequences of climate change have affected tree growth in distinct *Nothofagus macrocarpa* (DC.) FM Vaz & Rodr age classes in central Chile. *Forests*, 10(8), 653. <https://doi.org/10.3390/f10080653>.

Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17(6), 2145–2161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>.

Weyers, J.D., & Meidner, H. (1990). Methods in stomatal research. <urn:oclc:record:1302154380>

- Willis, C. G., Baskin, C. C., Baskin, J. M., Ackerly, D. D., Donohue, K., & Rubio de Casas, R. (2014). The evolution of seed dormancy: Environmental cues, evolutionary history, and phylogenetic relationships. *New Phytologist*, 203(1), 300–309. <https://doi.org/10.1111/nph.12782>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H. C., Falster, D. S., Groom, P. K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C. H., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D. I., & Westoby, M. (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5), 411–421. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zúñiga-Feest, A., Delgado, M., Bustos-Salazar, A., & Ochoa, V. (2015). The southern South American Proteaceae, *Embothrium Coccineum* exhibits intraspecific variation in growth and cluster-root formation depending on climatic and edaphic origins. *Plant and Soil*, 396(1), 201–213. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2574-6>.

## VIII. APENDICE



Apéndice 1. Concentración subestomática (Ci, ppm) de plantas de *Embothrium Coccineum* entre localidades. Estratos: Andes centro norte (EACN), Costa centro norte (ECCN), Andes sur (EAS) y Costa sur (ECS). Localidades: Curacautín (CUR), Carirriñe (CAR), Tirúa (TIR), Queulat (QUE), Puerto Cisnes (PC), Puerto Ibáñez (PI), Torres del Paine (TP) y Puerto Yartou (PY). Letras distintas indican diferencias significativas entre medias ( $p < 0,05$ ; Test de Tukey). La línea continua representa la mediana, la línea punteada la media. Las barras representan la media  $\pm$  error estándar.