

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

**RESPUESTAS HÍDRICAS Y DE CRECIMIENTO EN UN BOSQUE
SECUNDARIO DE *Nothofagus macrocarpa* ((A. DC.) Vázquez &
Rodríguez) SOMETIDO A RALEO EN EL SECTOR DE CERRO EL
ROBLE, REGIÓN METROPOLITANA**

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

CRISTIAN ANDRES PACHECO FUENTES

Profesores Guías: Ing. Forestal, Dra. Karen Peña Rojas
Ing. Forestal, Dr. Sergio Donoso Calderón

Santiago, Chile

2008

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

**RESPUESTAS HÍDRICAS Y DE CRECIMIENTO EN UN BOSQUE
SECUNDARIO DE *Nothofagus macrocarpa* ((A. DC.) Vázquez &
Rodríguez) SOMETIDO A RALEO EN EL SECTOR DE CERRO EL
ROBLE, REGIÓN METROPOLITANA**

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

CRISTIAN ANDRES PACHECO FUENTES

Calificaciones:	Nota	Firma
Prof. Guía Srta. Karen Peña Rojas	7,0
Prof. Guía Sr. Sergio Donoso Calderón	7,0
Prof. Consejero Sr. Juan Caldente Pont	7,0
Prof. Consejero Sr. Manuel Ibarra Martínez	7,0

A mis padres

“Ausencia de evidencia no es evidencia de ausencia”

Carl Sagan (1934 – 1996)

AGRADECIMIENTOS

El haber dado término a esta memoria es, sin duda, la mayor satisfacción que tuve en mi paso por la Universidad. Llegar a este punto en mi carrera, no hubiese sido posible sin la cooperación, directa o indirecta, de muchas personas y a las cuales quiero expresar mi enorme gratitud.

En primer lugar, debo agradecer a mis padres, Carmen y Hugo. Gracias por su apoyo y sacrificio durante tantos años. Por su amor y entrega incondicional, les dedico este trabajo. A mi familia en general, por su preocupación y apoyo siempre. A Vicentito, por traer alegría a mi vida y a la de mi familia.

Quiero expresar mi sincero agradecimiento para mis profesores guías, Karen y Sergio. Gracias por confiar en mí para realizar este interesante trabajo. Por sus consejos, correcciones y su disposición para atender cualquier duda que fue saliendo en el camino. Ustedes no sólo son un aporte a la investigación, sino que también a la docencia. Sigán transmitiendo su conocimiento, son excelentes profesores.

A mis profesores consejeros, Juan Caldentey y Manuel Ibarra, gracias por su rápida corrección y calificación final de esta memoria.

A David, por la toma de datos de potencial hídrico y curvas presión – volumen y al proyecto Fondecyt 1061100 “Efecto de las intervenciones silvícolas sobre: el desarrollo, relaciones hídricas y eficiencia en la conversión de energía radiante en vástagos de *Nothofagus macrocarpa*, ubicados en la zona de Cerro El Roble” por el financiamiento para las campañas de terreno y realización de esta memoria.

A Panchita, Herminia y Mariella, gracias por la rápida tramitación que permitió dar buen término a este trabajo y por la excelente labor que cumplen en la Escuela. No cambien nunca.

A Soledad, mi compañera, amiga y confidente de tantas historias y vivencias. Gracias por tu amor, cariño, apoyo y comprensión durante toda mi etapa universitaria. Espero que los caminos que hemos tomado, nos deparen un buen futuro a ambos.

Finalmente, agradecer a los “más cercanos”, los que me conocieron realmente. A todos con los que pude compartir más de diez minutos de conversación interesante, estén seguros que éste hurraño no se olvidará fácilmente de ustedes.

A todos ustedes y a los que se me quedan en el tintero, gracias.

ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

I.	INTRODUCCIÓN	1
1.1.	Antecedentes generales y problemática asociada a la especie	1
1.2.	Estatus hídrico, crecimiento y silvicultura	2
1.3.	Antecedentes sobre la metodología utilizada	4
II.	MATERIAL Y MÉTODOS.....	6
2.1.	Material	6
2.1.1.	Área de estudio.....	6
2.1.2.	Descripción del rodal	6
2.1.3.	Características climáticas	8
2.1.4.	Características de los suelos.....	9
2.2.	Métodos.....	9
2.2.1.	Implementación de los tratamientos	9
2.2.2.	Evaluación de variables hídricas.....	9
2.2.3.	Evaluación del crecimiento	12
2.2.4.	Análisis estadístico.....	13
III.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	14
3.1.	Variación de variables hídricas puntuales.....	14
3.1.1.	Potencial hídrico al alba y contenido hídrico relativo al alba	14
3.1.2.	Potencial hídrico al mediodía y contenido hídrico relativo al mediodía.....	16
3.1.3.	Relación entre potencial hídrico al alba y potencial hídrico al mediodía	17
3.1.4.	Variación diaria en variables hídricas puntuales.....	19
3.2.	Parámetros derivados de las curvas presión – volumen.....	20
3.2.1.	Aumento del módulo de elasticidad entre primavera y verano.....	20
3.2.2.	Disminución del potencial osmótico entre primavera y verano.....	22
3.2.3.	Sensibilidad de <i>N. macrocarpa</i> a la menor disponibilidad hídrica	22

3.3. Crecimiento	23
3.3.1. Crecimiento en diámetro	23
3.3.2. Crecimiento en altura	25
IV. CONCLUSIONES	28
V. BIBLIOGRAFÍA	29
ANEXOS	35
APÉNDICES.....	36

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Antecedentes dasométricos del área de estudio	7
Cuadro 2. Resultados de las curvas presión – volumen	20
Cuadro 3. Variaciones en el peso seco entre periodos de medición	21
Cuadro 4. Incremento en diámetro durante el periodo de estudio	24
Cuadro 5. Incremento en altura durante el periodo de estudio	26

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del área de estudio	6
Figura 2. Precipitación y temperatura media mensual durante el periodo de estudio.....	8
Figura 3. Representación de los parámetros derivados de una curva presión-volumen	11
Figura 4. Variación de potencial hídrico y contenido hídrico relativo al alba.....	14
Figura 5. Variación de potencial hídrico y contenido hídrico relativo al mediodía.....	16
Figura 6. Relación entre potencial hídrico al alba y $\Delta\Psi$	18
Figura 7. Evolución del diámetro durante el periodo de estudio	24
Figura 8. Evolución de la altura durante el periodo de estudio.....	25

Respuestas hídricas y de crecimiento en un bosque secundario de *Nothofagus macrocarpa* ((A. DC.) Vázquez & Rodríguez) sometido a raleo en el sector de Cerro El Roble, Región Metropolitana

RESUMEN

Cerro El Roble, es la localidad más septentrional del país que alberga a una población importante de *Nothofagus macrocarpa*. El estado de conservación en que se encuentra esta especie, se ha visto últimamente amenazado debido a la ausencia de regeneración y el bajo crecimiento que presenta el bosque.

El presente estudio, evaluó en los periodos de primavera y verano, y durante dos años con diferentes montos de precipitación, las respuestas hídricas y de crecimiento en un bosque secundario de *N. macrocarpa*, luego de la aplicación de tres tratamientos: Control (C), reducción del 30% del área basal (T30), y reducción del 60% del área basal (T60). El estado hídrico se evaluó con mediciones puntuales del potencial hídrico (Ψ) y contenido hídrico relativo (CHR), al alba (Ψ_A ; CHR_A) y al mediodía (Ψ_{MD} ; CHR_{MD}). Además, se derivaron algunos parámetros que resultan de la construcción de curvas presión – volumen. El crecimiento se evaluó con mediciones del diámetro a la altura del pecho (DAP), diámetro a la altura de tocón (DAT), y altura total (AT).

Los resultados muestran que durante primavera del primer año, el Ψ_{MD} es significativamente más negativo en T60 (-1,58 MPa). Durante el segundo año, que presentó una menor precipitación, el Ψ_A medido en verano es significativamente más negativo en C (-1,17 MPa), que en T60 (-0,83 MPa). En todos los periodos de medición, T30 y T60 muestran un CHR_A mayor a los obtenidos en C. Pese a que el segundo año fue más escaso en precipitaciones, el Ψ_{MD} se mantuvo constante en todos los tratamientos. Los parámetros derivados de las curvas presión – volumen muestran entre primavera y verano, una disminución del potencial osmótico a cero y a pleno turgor, en todos los tratamientos, junto a un aumento del módulo de elasticidad. Respecto a la respuesta en crecimiento, T30 y T60 presentan mayores tasas de crecimiento, tanto en diámetro, como en altura.

En conclusión, la aplicación de tratamientos de raleo en *N. macrocarpa*, mejoran sustancialmente el estatus hídrico del bosque a través de la disminución de la competencia directa por agua que se establece entre los vástagos de una misma cepa, especialmente cuando la disponibilidad hídrica es menor. Una menor masa foliar, producto de un menor número de vástagos, resulta en una mejor disponibilidad de agua para los vástagos remanentes, lo cual redundando en un mejor rendimiento fotosintético y mayores tasas de crecimiento en diámetro y altura.

Palabras clave: Cerro El Roble, curvas presión – volumen, *Nothofagus macrocarpa*, potencial hídrico, raleo.

Water relations and growth responses in a *Nothofagus macrocarpa* ((A. DC.) Vázquez & Rodríguez) secondary forest after thinning in Cerro El Roble, Region Metropolitana

ABSTRACT

Cerro El Roble is the most northern location of the country that have an important *Nothofagus macrocarpa* population. The species preservation status has been threatened lately by regeneration absence and low growth rate of the forest.

Water relations and growth responses after thinning were studied during spring and summer seasons in a *N. macrocarpa* secondary forest. Three different thinning intensities (C – Control; T30 – 30% of basal area reduction; T60 – 60% of basal area reduction) were applied. The study was carried out during two years which differed in mean annual rainfall. Predawn and midday leaf water potential (Ψ_A and Ψ_{MD} , respectively) and predawn and midday relative water content (CHR_A and CHR_{MD} , respectively) were measured in the two growing seasons following thinning. Besides, some parameters from pressure – volume curves construction were derived. Diameter at breast height (DAP), diameter at stump height (DAT) and total height (AT) were also monitored during all measurement periods.

In spring of first year, Ψ_{MD} is significantly more negative in T60 (-1,58 MPa). In summer of second year (year of lower mean annual rainfall), Ψ_A is significantly more negative in C (-1,17 MPa) than in T60 (-0,83 MPa). In all measurement periods, T30 and T60 show a higher CHR_A than obtained in C. Despite scarce rainfall in the second year, Ψ_{MD} kept constant in all treatments. Osmotic potentials at full and zero turgor decreased through the growing season in all treatments. This decrease in osmotic potentials was accompanied by an increase in bulk modulus of elasticity. The parameters derived from the pressure – volume curves showed no evident trend related to thinning treatments. Diameter (at breast and stump height) and height growth were greater in T60 and T30 treatments.

In conclusion, application of thinning treatments in *N. macrocarpa*, improve substantially the forest water status through direct decrease competition for water that exists between sprouts of a same stump, especially when water availability is smaller. A smaller leaf biomass, because of smaller sprouts number, results in a better water availability for sprout remnants, which benefits both, a better photosynthetic performance and growth rates in diameter and height.

Keywords: Cerro El Roble, *Nothofagus macrocarpa*, pressure – volume curves, thinning, water potential.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes generales y problemática asociada a la especie

Uno de los impactos más fuertes que ha sufrido la vegetación mediterránea de Chile, es la extracción de leña, que en el pasado se usaba para el procesamiento de minerales y el consumo doméstico. A lo anterior, se suma el pastoreo y el ramoneo por la introducción de animales herbívoros desde Europa, el desmonte para la habilitación de terrenos agrícolas y los incendios causados por el hombre (Fuentes, 1988). Pese a ello, aún existen áreas que poseen características que las hacen atractivas para el desarrollo de programas de conservación e investigación científica.

El Santuario de la Naturaleza Cerro El Roble, es uno de los sitios que conjuga estas características, ya que, no sólo constituye un sitio prioritario para la conservación de la diversidad biológica, sino que también, ha sido testigo del uso desmedido que ha hecho el hombre de los recursos boscosos.

Cerro El Roble, es una de las localidades que alberga a *Nothofagus macrocarpa* (A. DC.) Vázquez y Rodríguez (1999), especie endémica y la más septentrional dentro del rango de distribución del género *Nothofagus* en América (Ormazábal y Benoit, 1987). Su área de distribución es muy restringida, encontrándose desde la Provincia de Valparaíso (32° 57' S), hasta la Provincia de Colchagua (34° 51' S), en ambas cordilleras, desde los 800 hasta los 2.200 msnm (Marticorena y Rodríguez, 2003). Los bosquetes costeros septentrionales de *N. macrocarpa*, pueden ser considerados relictos, que quedaron como consecuencia del desplazamiento del frente polar 5 a 7 grados hacia el norte durante la última glaciación (Rundel, 1981; Heusser, 1983; Pérez y Villagrán, 1985; Cassasa, 1986; citados por Donoso, 1998).

Uno de los problemas actuales que enfrenta esta especie, es su escasa regeneración (Gollowash *et al.*, 1982; Gajardo, 2001; Donoso, 2007). En este sentido, se sugiere que la falta de regeneración se debe, en algunos casos, a la falta de semillas debido a la juventud y permanente tala de los vástagos de tocón que forman rodales coetáneos de monte bajo, y cuando las hay, en los árboles adultos que quedan en pie, a problemas en la germinación y/o posterior establecimiento, debido a condiciones ambientales que lo impiden (Donoso, 1998).

Cerro El Roble, es la localidad más septentrional que alberga a una población importante de *N. macrocarpa*. El estudio de las relaciones hídricas, bajo esta condición de extrema distribución, es de especial importancia para comprender, en parte, los posibles cambios que podría llegar a tener la distribución de esta especie, producto del calentamiento global.

Ante tal escenario, la supervivencia de *N. macrocarpa* podría verse amenazada. Los antecedentes que apoyan estos cuestionamientos preliminares no son pocos. Brasier (1996), citado por Peña-Rojas (2004), menciona que la disminución de los encinares de la zona mediterránea de Europa, puede ser un síntoma temprano del calentamiento global. Del mismo modo, Alward *et al.* (1999), mencionan que los cambios observados tanto en la composición de especies, como en los tipos vegetacionales, podrían estar relacionados con los cambios en los patrones de precipitación y temperatura producidos por el calentamiento global. Al respecto, Valladares *et al.* (2004), mencionan que si el incremento de la aridez fuera más lento, éste daría lugar a cambios evolutivos, y a migraciones altitudinales y latitudinales en las especies mediterráneas, pero según las predicciones actuales, es más probable que se produzcan cambios en la dominancia de las especies del bosque y extinciones locales. Un ejemplo de lo mencionado anteriormente, ocurrió en la Reserva de la Biosfera del Montseny en Cataluña, España. Según Hódar *et al.* (2004), los bosques de haya (*Fagus sylvatica*) y roble (*Quercus petraea*) están siendo invadidos en su límite inferior por encina (*Quercus ilex*), como consecuencia tanto del calentamiento global, como de los cambios en el manejo de la vegetación acaecidos desde mediados del siglo XX.

1.2. Estatus hídrico, crecimiento y silvicultura

Una de las relaciones que mejor ha sido documentada en la literatura, es aquella existente entre el agua y el crecimiento vegetal. Santiveri (1992), menciona que la disminución del turgor celular, ocasionada por el déficit de agua, se traduce en una serie de respuestas fisiológicas, entre las que se encuentran, la paralización del crecimiento celular. A medida que el estrés se intensifica, la expansión foliar, el desarrollo de nueva cubierta vegetal y la intercepción de radiación, se ven seriamente dañados. Aunque el crecimiento es el proceso más afectado por el estrés, también provoca efectos directos sobre la actividad fotosintética.

Según Boyer (1985), la elongación de las células vegetales se puede atribuir casi exclusivamente al incremento en el contenido hídrico celular. Estudios de seguimiento a corto plazo, en las variaciones producidas en el diámetro del tallo en especies de amplio cultivo, han revelado que durante el transcurso de un día, se producen grandes cambios en el diámetro, los cuales están estrechamente relacionados con el contenido hídrico de la planta (Klepper *et al.*, 1971; So, 1979; Yatapanage y So, 2001).

Esta estrecha relación existente entre el estatus hídrico de una planta y el crecimiento vegetal, también ha sido estudiada en especies forestales nativas de la zona mediterránea. Estudios de respuestas fisiológicas y de crecimiento ante condiciones de estrés hídrico en plantas de *Quillaja saponaria* y *Cryptocarya alba*, han revelado que los componentes de biomasa se incrementan significativamente en el tratamiento sin restricción hídrica. Por otra parte, las variables de crecimiento (DAC y largo de ápice), muestran una detención del crecimiento en el tratamiento con restricción hídrica (Luna, 2006; Aguirre, 2008). Del mismo modo, Leuschner *et al.* (2001), mencionan que *Fagus sylvatica* y *Quercus petraea*, dos de las especies económicamente más importantes en Europa central, durante los veranos secos reducen significativamente su crecimiento diametral, aún cuando se

desarrollen en climas húmedos o semihúmedos. En consecuencia, uno de los efectos más importantes del estrés hídrico, es la reducción del crecimiento, el cual está acompañado por una disminución en la tasa transpiratoria y fotosintética, provocada por el cierre estomático (Pardos y Pardos, 2000).

Sin embargo, no sólo el estrés hídrico estival es limitante del crecimiento. Éste también podría verse afectado por el nivel de competencia que se establece entre los individuos por los diferentes recursos: luz, agua y nutrientes minerales (Kozłowski *et al.*, 1991; citado por Donoso y Ruiz, 2001). Según Delgado (2008), los bosques de *N. macrocarpa* del sector Cerro El Roble, presentan tasas de crecimiento en diámetro, altura y volumen muy inferiores a las reportadas en otras especies del género *Nothofagus*, como Roble (*Nothofagus obliqua*) y Raulí (*Nothofagus alpina*), lo cual sería consecuencia de la fuerte competencia que existe entre y al interior de las cepas, impidiendo un mejor desarrollo de los vástagos.

La regresión de estos bosques es acelerada, principalmente por la mortalidad de los árboles y falta de regeneración natural (Gajardo, 2001). La mortalidad de árboles, es un fenómeno común en rodales que presentan una gran densidad y en los cuales existe un alto nivel de competencia por recursos. Esta situación, ha sido documentada en rodales naturales de especies mediterráneas europeas. Según Moreno y Cubera (2008), durante los periodos en que la sequía se ha manifestado de manera más severa, la gran densidad que presentan algunos rodales de *Quercus ilex*, ha provocado la muerte episódica de algunos individuos. Esta muerte episódica podría estar actuando como un mecanismo de auto-raleo, para adaptar la densidad a recursos hídricos más limitados.

Para enfrentar el problema del bajo crecimiento que presenta *N. macrocarpa*, muy ligado a la competencia entre vástagos, se deben proponer y evaluar intervenciones silviculturales que disminuyan la densidad de vástagos por cepa, lo cual aumentaría la disponibilidad hídrica, y permitiría un mejor desarrollo de los vástagos remanentes. Un estudio reciente realizado por Donoso (2007), plantea la necesidad de realizar acciones silviculturales con fines de conservación en la comunidad boscosa de *N. macrocarpa* ubicada en Cerro El Roble. Dentro de las acciones silviculturales propuestas, los raleos y clareos constituyen los principales tratamientos factibles de aplicar en una superficie de 362 ha (67% del total de la superficie correspondiente a la comunidad de *N. macrocarpa* de Cerro El Roble). Estos tratamientos, permitirían corregir el estado de degradación de la comunidad y recuperar, dentro de lo posible, las condiciones naturales del bosque primario. Si bien, este estudio constituye una importante propuesta silvicultural, se desconoce la respuesta que tendría el bosque a la aplicación de diferentes tratamientos de raleo.

La presente memoria, indaga en algunas relaciones ecofisiológicas, que se consideran básicas, para evaluar alternativas silviculturales que permitan mejorar el estado de conservación en que se encuentran estos bosques. Dichas relaciones, constituyen el sustento científico que permite comprender de mejor manera las respuestas, de los ecosistemas mediterráneos, frente a las modificaciones en su estructura o en el ambiente.

Algunos antecedentes sobre respuestas fisiológicas, en conjunto con la aplicación de tratamientos silvícolas, han mostrado que la disminución de la competencia entre los individuos mejora significativamente el estatus hídrico del bosque, así como la disponibilidad de agua en el suelo. En este sentido, Donner y Running (1986), en un estudio de respuestas hídricas en condiciones de estrés en rodales de *Pinus contorta*, en Montana, muestran que el potencial hídrico medido en verano es significativamente menos negativo (-0,17 a -0,35 MPa), en los rodales raleados que en los no raleados. A la vez, sugieren según datos obtenidos mediante simulación, que un incremento en 0,3 MPa podría producir un incremento de hasta un 21% en la fotosíntesis en los árboles de las parcelas raleadas. Del mismo modo, Donoso y Ruiz (2001), determinaron la condición hídrica de *Eucalyptus globulus*, en diferentes parcelas de espaciamiento, concluyendo que el menor espaciamiento afecta el potencial hídrico foliar, el contenido hídrico del suelo y el crecimiento individual de los árboles. A la vez, la demanda hídrica se incrementó con la biomasa aérea, que en el caso del menor espaciamiento se tradujo en un intenso consumo y posterior muerte generalizada de los árboles.

Según lo expuesto anteriormente y considerando las particularidades de *N. macrocarpa* (distribución dispersa y extrema, bajo crecimiento y prácticamente nula regeneración), el objetivo general de esta memoria es evaluar las respuestas hídricas y de crecimiento en un bosque secundario de *N. macrocarpa*, luego de la aplicación de diferentes intensidades de raleo. Específicamente, se caracteriza y evalúa el comportamiento del potencial hídrico y contenido hídrico relativo medidos en dos momentos del día (alba y mediodía), en dos épocas del año (primavera y verano), y según intensidad de raleo aplicado. Además, se analizan las respuestas hídricas en base a parámetros derivados de las curvas presión – volumen, medidos en dos épocas del año (primavera y verano), y según intensidad de raleo aplicado. Finalmente, se evalúan las respuestas en crecimiento en diámetro a la altura de tocón (DAT), diámetro a la altura del pecho (DAP), y altura total (AT), producto de los diferentes tratamientos de raleo aplicados.

1.3. Antecedentes sobre la metodología utilizada

Las relaciones hídricas de las plantas, eje central de estudio de esta memoria, se evalúan a través del potencial hídrico (Ψ) y el contenido hídrico relativo (CHR). El Ψ corresponde, desde el punto de vista energético, al trabajo que habría que suministrar al agua ligada al suelo, o a los tejidos de una planta, para llevarla desde ese estado de unión, a un estado libre, correspondiente al agua pura (Azcón-Bieto y Talón, 2000). En tanto, el CHR expresa el contenido de agua como porcentaje del contenido de agua a plena saturación, y por lo tanto, refleja la cantidad de agua al interior del tejido (Boyer, 1969). Ambas variables han sido utilizadas ampliamente en el estudio de las relaciones hídricas de las plantas.

Otro componente importante en el estudio de las relaciones hídricas, corresponde a los parámetros que se derivan de la elaboración de curvas presión – volumen. La técnica, desarrollada por Tyree y Hammel (1972), ha sido utilizada ampliamente en estudios relacionados con el comportamiento hídrico de las plantas (Corcuera *et al.*, 2000). Los

parámetros derivados de las curvas presión – volumen han complementado los estudios de morfología, anatomía y fisiología en diferentes especies de robles, permitiendo caracterizar la estrategia adoptada por éstos frente al estrés hídrico (Dreyer *et al.*, 1990).

La tolerancia al estrés hídrico, es decir, la capacidad para mantener una turgencia adecuada a medida que el potencial hídrico se hace más negativo, está relacionada principalmente con las propiedades elásticas de la pared celular (ajuste elástico) y/o el potencial osmótico a plena turgencia (ajuste osmótico) (Dreyer *et al.*, 1990; Pardos y Pardos, 2000). El ajuste osmótico, es una acumulación activa de solutos que lleva a una disminución del potencial osmótico (potencial osmótico más negativo) a plena turgencia o en el punto de marchitez y que permite mantener la turgencia celular (potencial de turgencia positivo), a bajos potenciales hídricos. Ello permite mantener el crecimiento celular, la apertura estomática y la fotosíntesis, favoreciendo la supervivencia a la deshidratación (Morgan, 1984). Por otra parte, el ajuste elástico es una propiedad de las paredes de las células vegetales. Las propiedades elásticas son las que generan el potencial de turgencia en células vivas. El módulo de elasticidad describe los cambios del potencial de turgencia, en función de las variaciones en el volumen celular. Valores bajos del módulo de elasticidad, indican una mayor elasticidad de las paredes celulares (Herralde, 2000).

II. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Material

2.1.1. Área de estudio

El área de estudio abarcó tres zonas de exposición sur-sureste localizadas en un bosque secundario de *N. macrocarpa* con cobertura arbórea de aproximadamente un 70%, ubicado entre los 1.600 y 1.800 msnm en el sector de Cerro El Roble, Comuna de Til Til, Región Metropolitana de Santiago (32° 58' Latitud Sur, 71° 01' Longitud Oeste), a unos 80 km al noroeste de Santiago (Figura 1).

Figura 1. Ubicación del área de estudio



Las tres zonas se encuentran insertas dentro del Santuario de la Naturaleza Cerro El Roble, el cual fue declarado como tal en el año 2000, bajo Decreto Exento 229 del Ministerio de Educación (Chile, 2000). Posee una superficie de 996,1 ha, y se encuentra localizado en el límite noroeste de la Región Metropolitana de Santiago, colindando hacia el oeste con el Parque Nacional La Campana (Región de Valparaíso).

2.1.2. Descripción del rodal

En general, el bosque presenta una estructura de monte bajo producto de intervenciones producidas en décadas pasadas. No se observan individuos del bosque primario, éstos sólo se presentan en zonas de quebradas. El dosel superior está dominado por *Nothofagus*

macrocarpa. Las especies acompañantes son: *Maytenus boaria*, *Schinus montanus*, *Ribes punctatum*, *Calceolaria meyeniana*, *Baccharis neaei*, *Mutisia latifolia*, *Solanum ligustrinum*, *Tanacetum pathenium* y *Berberis actinacantha* (Delgado, 2008).

2.1.2.1. Estructura del rodal

Los antecedentes sobre la estructura que presenta el bosque se obtuvieron de un estudio sobre crecimiento realizado por Delgado (2008). Los resultados aportados en este trabajo provienen del mismo bosque intervenido que es objeto de estudio en esta memoria.

El análisis dasométrico del rodal indica que el bosque posee una estructura de monte bajo irregular. Los árboles de las tres zonas bajo estudio, presentan una alta regeneración a partir de cepa, pudiéndose encontrar hasta 11 vástagos de diferentes edades por cepa.

El área basal media es de 43,7 m²/ha y una densidad media de 6.527 vástagos/ha, que se distribuyen en 1.610 cepas/ha (Cuadro 1).

Cuadro 1. Antecedentes dasométricos del área de estudio

Zona	Antecedentes Dasométricos Medios		
	Área Basal (m ² /ha)	Vástagos (Nº/ha)	Cepas (Nº/ha)
1	62,4	9.131	1.671
2	39,9	6.096	1.845
3	28,7	4.355	1.312
Promedio	43,7	6.527	1.610

Fuente: Delgado, 2008.

2.1.2.2. Estructura del renewal

El renewal posee vástagos de pequeño tamaño. La altura promedio es de 7,8 m, encontrándose vástagos con alturas desde 2,5 m hasta 12,7 m. Los diámetros a la altura del pecho varían de 1,3 cm a 17,9 cm, con un promedio de 7,4 cm (Delgado, 2008).

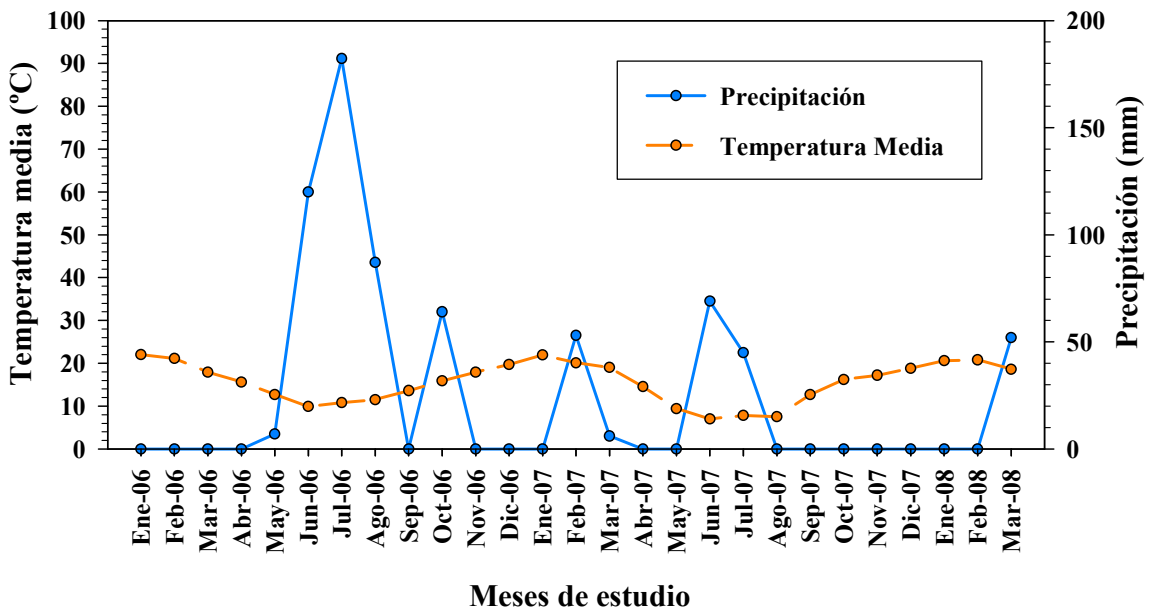
La edad promedio del renewal es de 39 años, con valores mínimos y máximos de 10 y 64 años, respectivamente. La estructura de edad es irregular, no existe una única edad ni clase de edad asociada a una sola clase diamétrica. Esta estructura no sólo se presenta a nivel del renewal, sino también a nivel de cepa, donde las edades de los vástagos de una misma cepa no son homogéneas (Delgado, 2008).

2.1.3. Características climáticas

Santibáñez y Uribe (1990), describen el clima de Cerro El Roble como templado mesotermal inferior estenotérmico mediterráneo semiárido. El régimen térmico se caracteriza por presentar temperaturas del aire que varían entre una máxima media en enero de 26,9° C y una mínima media en julio de 4,1° C. El periodo libre de heladas es de 206 días, con un promedio de 13 heladas por año. El régimen hídrico presenta una precipitación media anual de 656 mm, un déficit hídrico medio de 897 mm y un periodo seco de 7 meses.

Durante los dos años de estudio se presentaron condiciones contrastantes de precipitación. Según datos mensuales obtenidos de la estación pluviométrica Caleu, distante aproximadamente 3 kilómetros del área de estudio, el año 2006 presentó un monto anual de precipitaciones de 460,2 mm los que se presentaron mayoritariamente en los meses de junio, julio y agosto del mismo año (Figura 2). Al contrario, el año 2007 sólo registró un monto anual de 173 mm, siendo la última precipitación en el mes de julio.

Figura 2. Precipitación y temperatura media mensual durante el periodo de estudio



Fuente: Dirección Meteorológica de Chile; Centro de Información de Recursos Hídricos (DGA).

Respecto a las temperaturas medias mínimas y máximas registradas durante los periodos de primavera y verano (Anexo 1), la estación meteorológica Polpaico, distante aproximadamente 27 kilómetros del área de estudio, muestra condiciones muy similares para ambos años.

2.1.4. Características de los suelos

Los suelos de Cerro El Roble son principalmente de origen granítico. Los principales tipos de rocas ígneas que se encuentran en el sector forman parte del batolito costero y son: granito, granodiorita y diorita (Espinosa *et al.*, 2002). En muchos sectores, los suelos son arenosos, presentan abundantes piedras y fuertes pendientes, lo que contribuye a que la erosión constituya un rasgo característico. Con respecto a la capacidad de uso, dominan los suelos clase VIII, los cuales no presentan ninguna aptitud silvoagropecuaria.

2.2. Métodos

2.2.1. Implementación de los tratamientos

La caracterización dasométrica del bosque realizada por Delgado (2008), que se elaboró en base a información de inventario de tres parcelas de 0,05 ha por zona, permitió la marcación de los vástagos a ser intervenidos en cada zona según la distribución diamétrica y espacial de los vástagos. La intervención silvícola propiamente tal, se realizó en invierno del año 2006, cuando el bosque se encontraba en receso vegetativo.

El raleo de vástagos se efectuó en las tres zonas, y en cada una de éstas, se aplicaron los tres tratamientos de raleo que fueron evaluados durante el ensayo, y que corresponden a:

- Control; no se intervino ninguna cepa y no se extrajo ningún vástago
- T30; se extrajo aproximadamente un 30% del área basal a nivel de cepa
- T60; se extrajo aproximadamente un 60% del área basal a nivel de cepa

La superficie raleada en cada zona fue de 0,1 ha (0,05 en T30 y 0,05 en T60). Por otra parte, la extracción en área basal a nivel de cepa, coincide aproximadamente con la extracción a nivel de tratamiento.

2.2.2. Evaluación de variables hídricas

Las variables hídricas que se midieron en cada uno de los tratamientos fueron: potencial hídrico (al alba y al mediodía), contenido hídrico relativo (al alba y al mediodía), y adicionalmente, se realizaron curvas de presión – volumen para conocer las respuestas hídricas que se producen durante el periodo estival.

La evaluación de éstas variables, se realizó en los periodos de primavera del año 2006 (P2006), verano del año 2007 (V2007), primavera del año 2007 (P2007), y verano del año 2008 (V2008).

Durante las mediciones se utilizó una bomba de presión (Scholander *et al.*, 1965), modelo PMS Instrument modelo 1000 y una balanza de precisión de 0,001 g.

2.2.2.1. Variables hídricas puntuales

Las variables hídricas puntuales medidas fueron: potencial hídrico al alba (Ψ_A), contenido hídrico relativo al alba (CHR_A), potencial hídrico al mediodía (Ψ_{MD}) y contenido hídrico relativo al mediodía (CHR_{MD}).

Para las mediciones de potencial hídrico al alba y contenido hídrico relativo al alba, se recolectaron durante las primeras horas del alba, muestras de tres individuos por tratamiento y por sector. De cada individuo se extrajeron dos ramillas del tercio superior de la copa, las que debían poseer hojas adultas, sanas y de tallo lignificado.

El número total de muestras que se recolectaron para la mediciones de las variables al alba fue de 54 (2 ramillas del alba x 3 individuos x 3 tratamientos x 3 sectores).

Una vez recolectadas las muestras, se procedió con la medición del potencial hídrico al alba con la bomba de presión y posteriormente se obtuvo su peso fresco (PF), con la balanza.

Luego de estas mediciones, las muestras fueron introducidas en potes con agua destilada a una temperatura de 4°C durante 24 horas en oscuridad, con el objeto de rehidratar los tejidos.

Luego de transcurrido el tiempo de rehidratación, se determinó el peso hidratado (PH), de las muestras. El peso seco (PS), se determinó después que las muestras permanecieron en una estufa de aire forzado a una temperatura de 65°C hasta alcanzar un peso estable. En base a estos datos, se obtuvo el contenido hídrico relativo (CHR) al alba en porcentaje, mediante la ecuación 1:

$$CHR = \frac{PF - PS}{PH - PS} \times 100 \quad (\text{Ecuación 1})$$

Para las mediciones del potencial hídrico al mediodía y contenido hídrico relativo al mediodía se utilizó el mismo procedimiento, con la salvedad de que las muestras se

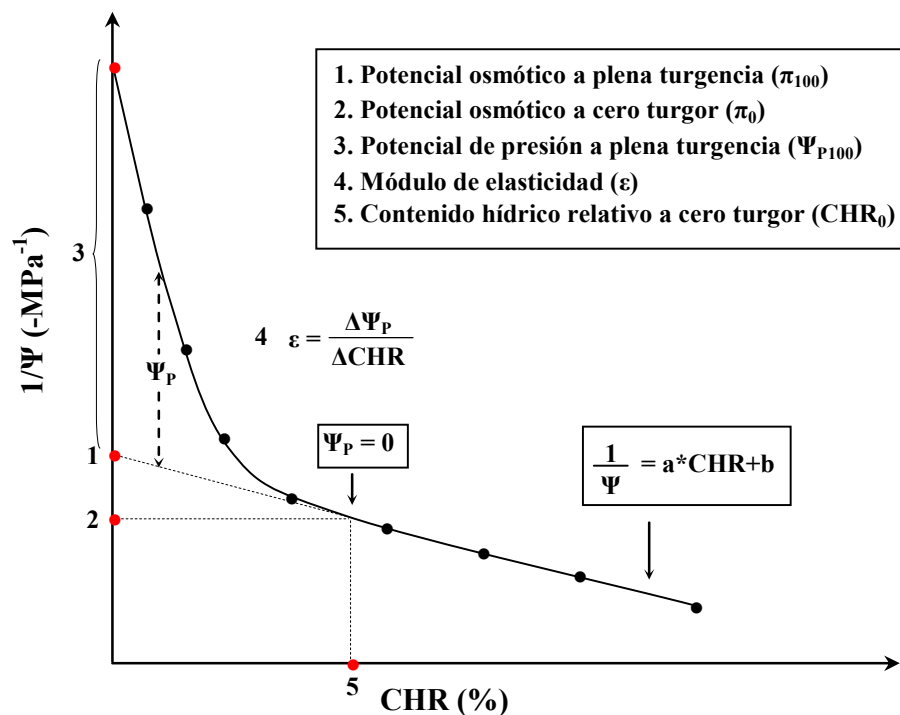
recolectaron al mediodía. Al igual que en la medición de variables al alba, para la medición de potencial hídrico al mediodía y contenido hídrico relativo al mediodía se recolectaron 54 muestras en total (2 ramillas del mediodía x 3 individuos x 3 tratamientos x 3 sectores).

2.2.2.2. Curvas presión-volumen

Para evaluar otros parámetros relacionados con el funcionamiento hídrico del bosque se construyeron curvas de presión – volumen. El material con el cual se elaboraron las curvas corresponde a parte del material utilizado en las mediciones hídricas puntuales.

Se realizaron 3 curvas por tratamiento, lo cual equivale a 9 curvas por sector (3 individuos x 3 tratamientos) y 27 curvas en total (3 individuos x 3 tratamientos x 3 sectores).

Figura 3. Representación de los parámetros derivados de una curva presión-volumen



Fuente: Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 2000.

Las curvas presión – volumen se elaboraron siguiendo la técnica desarrollada por Tyree y Hammel (1972) y Turner (1988). A partir de éstas, se estimaron los siguientes parámetros: potencial osmótico a cero turgor (π_0), potencial osmótico a pleno turgor (π_{100}), potencial de presión a pleno turgor (Ψ_{P100}), módulo de elasticidad de la pared celular (ϵ) y contenido

hídrico relativo a cero turgor (CHR_0). La figura 3 muestra en forma gráfica los parámetros hídricos que se estimaron a partir de la construcción de las curvas presión – volumen.

Para la estimación de los parámetros se utilizó la transformación tipo II (Tyree y Richter, 1981), la cual relaciona el inverso del potencial con el CHR (Ecuación 2).

$$\left(\frac{1}{\Psi}\right) = a * CHR + b \text{ (Ecuación 2)}$$

Donde Ψ , es el potencial hídrico total que se asume como la suma entre el potencial osmótico (π) y el potencial de presión (Ψ_p). CHR , es el contenido hídrico relativo y (a, b) son los coeficientes de regresión.

Los parámetros se determinaron de la siguiente manera (Figura 3):

1. Potencial osmótico a plena turgencia (π_{100}): se obtuvo mediante el inverso de la ecuación 2, dando valor a $CHR = 1$.
2. Potencial osmótico a cero turgor (π_0): es el correspondiente Ψ cuando $\Psi_p = 0$.
3. Potencial de presión a plena turgencia (Ψ_{P100}): corresponde a $\pi_{100} - \Psi_{100}$
4. Módulo de elasticidad (ϵ): se obtuvo como $\frac{\Psi_{P100} - \Psi_{P0}}{CHR_{100} - CHR_0}$
5. Contenido hídrico relativo a cero turgor (CHR_0): que es el correspondiente a $\Psi_p = 0$.

2.2.3. Evaluación del crecimiento

Las variables de crecimiento evaluadas, en el ensayo, fueron diámetro a la altura de tocón (DAT), diámetro a la altura del pecho (DAP), y altura total (AT). La medición del DAT y DAP se realizó con una cinta diamétrica y en una única posición que se encuentra marcada en cada vástago. Por otra parte, las mediciones de Altura se realizaron con una pértiga.

Todas las mediciones se realizaron dos veces en el año (primavera y verano), y en seis individuos por tratamiento y por sector. Los individuos fueron escogidos al azar dentro de

los vástagos pertenecientes al dosel superior, y tres de éstos se utilizaron en las mediciones hídricas. En total se realizaron 54 mediciones (6 individuos x 3 tratamientos x 3 sectores), para cada variable de crecimiento.

2.2.4. Análisis estadístico

El diseño experimental utilizado, para el análisis de los datos, consistió en un diseño bifactorial de efectos mixtos con interacción entre factores. Se utilizó este diseño con el objeto de remover las posibles diferencias producidas por la zona (bloque), sobre la variable respuesta. Al incorporar la zona como otra fuente de variación, se reduce el error experimental y se incrementa la sensibilidad para detectar diferencias entre los tratamientos.

El efecto del tratamiento, la zona y sus interacciones se verificó en todas las variables, mediante un análisis de varianza (ANDEVA), con un nivel de significancia $\alpha = 0,05$. Para Ψ y CHR, se verificaron las diferencias producidas dentro del tratamiento, producto de los diferentes momentos de medición (alba y mediodía), y entre periodos de medición (primavera y verano). Por otra parte, para las variables de crecimiento, se analizó el incremento periodo a periodo mediante un análisis de covarianza, utilizando como covariable el diámetro o altura inicial, según corresponda.

Cuando se verificó la existencia de diferencias estadísticas, se utilizó una prueba de comparaciones múltiples de Duncan, para evaluar la significancia de estas diferencias entre los tratamientos.

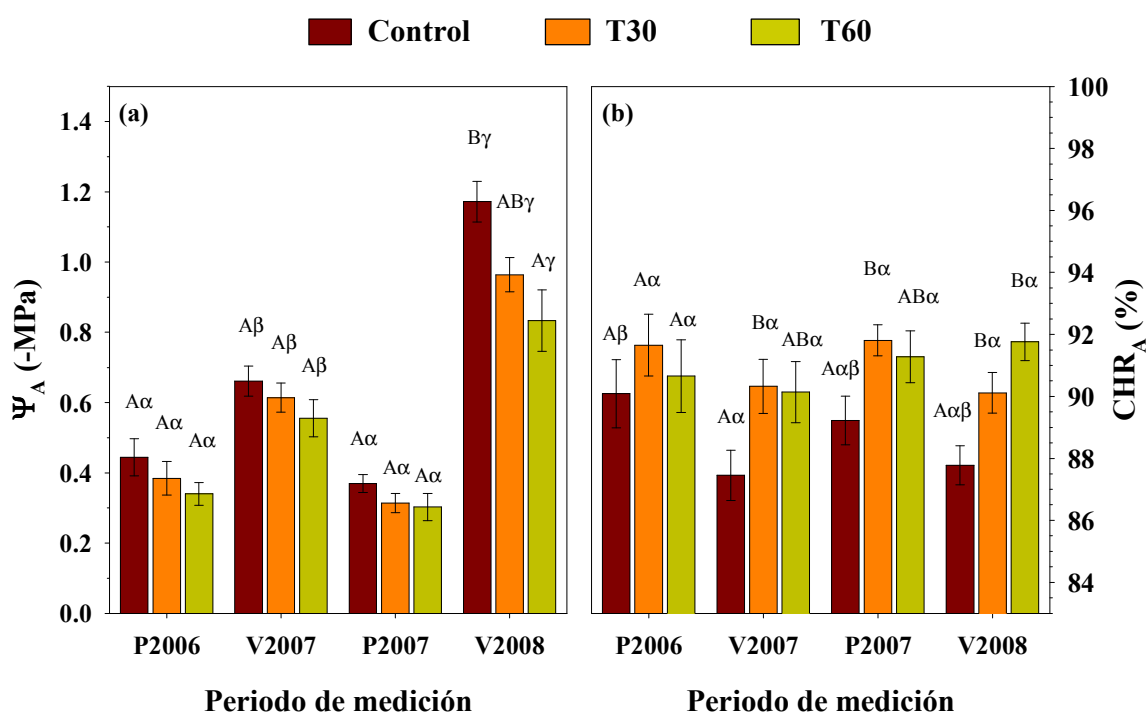
III. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Variación de variables hídricas puntuales

3.1.1. Potencial hídrico al alba y contenido hídrico relativo al alba

El potencial hídrico al alba (Ψ_A), no mostró diferencias significativas entre los tratamientos durante las mediciones de P2006 a P2007 (Figura 4a). Sin embargo, durante la medición de V2008, C presentó un Ψ_A de -1,17 MPa, el cual fue significativamente más negativo al observado en T60 (-0,83 MPa). A la vez, se observaron en C, menores valores de contenido hídrico relativo al alba (CHR_A), los que fueron significativamente diferentes a T30 y T60 especialmente en los periodos de mayor restricción hídrica (V2007 y V2008) (Figura 4b).

Figura 4. Variación de potencial hídrico y contenido hídrico relativo al alba



Variación de potencial hídrico al alba (Ψ_A ; a), y contenido hídrico relativo al alba (CHR_A ; b), según tratamiento y periodo de medición (medias \pm error estándar; n = 18). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras griegas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (p < 0,05).

Por otra parte, al comparar Ψ_A entre P2006 y P2007 no se observaron diferencias significativas dentro de los tratamientos. Dicho comportamiento, no se repitió al comparar Ψ_A entre V2007 y V2008. En este último periodo, los valores de Ψ_A obtenidos en todos los tratamientos fueron significativamente más negativos que los obtenidos en V2007. A la vez, los valores de CHR_A obtenidos en C, sólo fueron significativamente diferentes al comparar P2006 y V2007. Dentro de los tratamientos, T30 y T60 no mostraron diferencias en CHR_A en todos los periodos de medición.

Los resultados sugieren que la reducción en área basal en los tratamientos T30 y T60, y en consecuencia, la reducción en la biomasa foliar, tiene un efecto positivo y claramente apreciable en el estatus hídrico del bosque, lo cual se reflejó en valores de Ψ_A menos negativos y mayores valores de CHR_A . Lo anterior, es consistente con lo mencionado por Fleck *et al.* (1996), en el sentido que una menor masa foliar, producto de un menor número de vástagos, junto al extenso sistema radicular preexistente en la vegetación rebrotadora, resulta en una mejor disponibilidad de agua para los vástagos remanentes. Al respecto, Donoso y Ruiz (2001), mencionan que ésta mayor disponibilidad hídrica que se produce en rodales menos densos, se debe a que una baja densidad de árboles, redundando en una menor biomasa foliar, y ésta es la principal responsable de una tasa de transpiración más reducida comparada con un rodal más denso.

La tendencia observada en Ψ_A entre los tratamientos (Figura 4a), y los menores valores de CHR_A obtenidos en C en todos los periodos de medición (Figura 4b), indican la existencia de competencia por el recurso hídrico entre los vástagos de una misma cepa que no ha sido intervenida. Este comportamiento, es concordante con lo obtenido por Moreno y Cubera (2008), quienes estudiaron el efecto de diferentes coberturas sobre algunas variables fisiológicas en bosques de *Quercus ilex*, concluyendo que Ψ_A fue progresivamente más negativo a medida que el rodal se hizo más denso. Por otra parte, Donner y Running (1986), también observaron valores de Ψ_A menos negativos en rodales de *Pinus contorta* raleados que en los no raleados. Los resultados obtenidos en este último estudio, muestran que el Ψ_A medido en verano fue significativamente menos negativo (-0,17 a -0,35 MPa), en las parcelas raleadas que en las no raleadas. Más aún, se observó que el tratamiento con mayor reducción de área basal (-72%), fue el que presentó los valores de Ψ_A menos negativos, lo cual es comparable a lo obtenido en T60 en todos los periodos de medición.

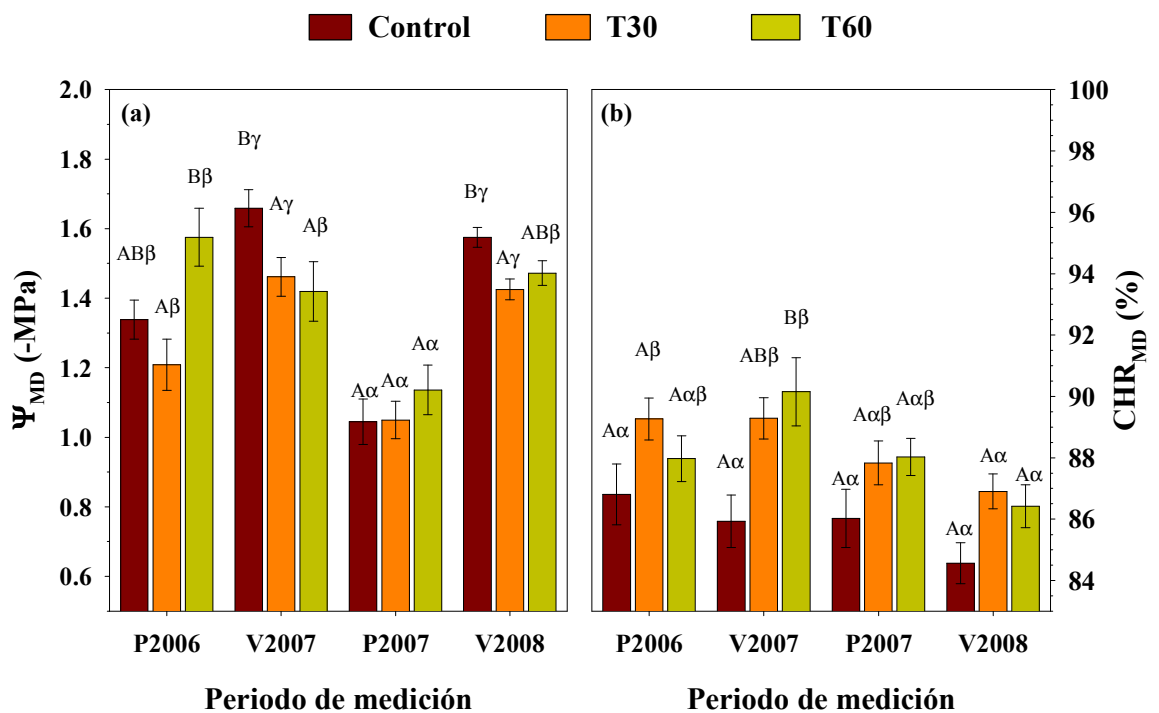
La reducción de la biomasa foliar como herramienta de manejo en bosques de la zona mediterránea ha sido mencionada por Moreno y Cubera (2008), lo cual sugiere que la aplicación de tratamientos de raleo podría mejorar sustantivamente el estado de desarrollo de los bosques de *N. macrocarpa*, sobre todo, ante posibles cambios en los patrones de precipitación producto del cambio climático.

En este estudio, el año 2007, se caracterizó por una importante disminución en los montos de precipitación (Ver sección 2.1.3). Durante el periodo estival V2008, todos los tratamientos mostraron valores de Ψ_A más negativos que los observados durante el periodo V2007. Esta respuesta estuvo posiblemente relacionada con la menor disponibilidad hídrica

del suelo producto de la baja precipitación que hubo durante los meses anteriores. Al respecto, Moreno y Cubera (2008), observaron en bosques de *Quercus ilex*, que las diferencias mostradas en Ψ_A entre las diferentes densidades fueron más significativas en el sitio que presentó una menor precipitación, lo que es comparable a lo obtenido en el periodo V2008, en todos los tratamientos, producto de la menor precipitación que hubo durante ese año. Del mismo modo, Leuschner *et al.* (2001), obtuvieron una respuesta muy similar a la que presentó *N. macrocarpa*, entre las mediciones de V2007 y V2008, en bosques naturales de *Fagus sylvatica* y *Quercus petraea*, donde el Ψ_A presentó valores entre -0,25 y -0,48 MPa durante los veranos normales en precipitación, mientras que, durante los veranos más escasos en precipitación, Ψ_A cayó hasta -1,15 MPa en el caso de *Fagus*. Aranda *et al.* (2000), también observaron en bosques de *Fagus sylvatica*, valores en Ψ_A de -0,8 MPa durante el verano del año que presentó menor precipitación, los que fueron significativamente diferentes al año anterior (año normal en precipitación), en que en la misma fecha Ψ_A presentó valores sobre los -0,3 MPa.

3.1.2. Potencial hídrico al mediodía y contenido hídrico relativo al mediodía

Figura 5. Variación de potencial hídrico y contenido hídrico relativo al mediodía



Variación de potencial hídrico al mediodía (Ψ_{MD} ; a), y contenido hídrico relativo al mediodía (CHR_{MD} ; b), según tratamiento y periodo de medición (medias \pm error estándar; $n = 18$). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras griegas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento ($p < 0,05$).

Durante el periodo P2006, el potencial hídrico al mediodía (Ψ_{MD}), medido en T60, fue el que presentó los valores más negativos (Figura 5a), posiblemente debido al estrés causado por la misma intervención. En este sentido, la fuerte reducción del área basal realizada en T60, podría haber inducido una disminución en el estatus hídrico a nivel individual, tal como muestran los valores de contenido hídrico relativo al mediodía (CHR_{MD}) (Figura 5b), lo que habría estimulado al dosel remanente a desarrollar un gradiente de potencial para volver a los niveles hídricos normales.

En los periodos estivales V2007 y V2008, C fue el que presentó los valores de Ψ_{MD} más negativos, siendo estos valores de -1,66 y -1,58 MPa respectivamente. Este hecho es concordante con la mayor superficie transpirante que presenta C en comparación con T30 y T60. Este factor, junto a la mayor competencia hídrica que existe entre los vástagos de una cepa no intervenida, estarían influyendo en el desarrollo de potenciales más negativos en C. A la vez, se observó en C, un CHR_{MD} menor en todos los periodos de medición en comparación con T30 y T60, siendo el promedio más bajo 84,6%, el cual se obtuvo durante la medición de V2008 (Figura 5b).

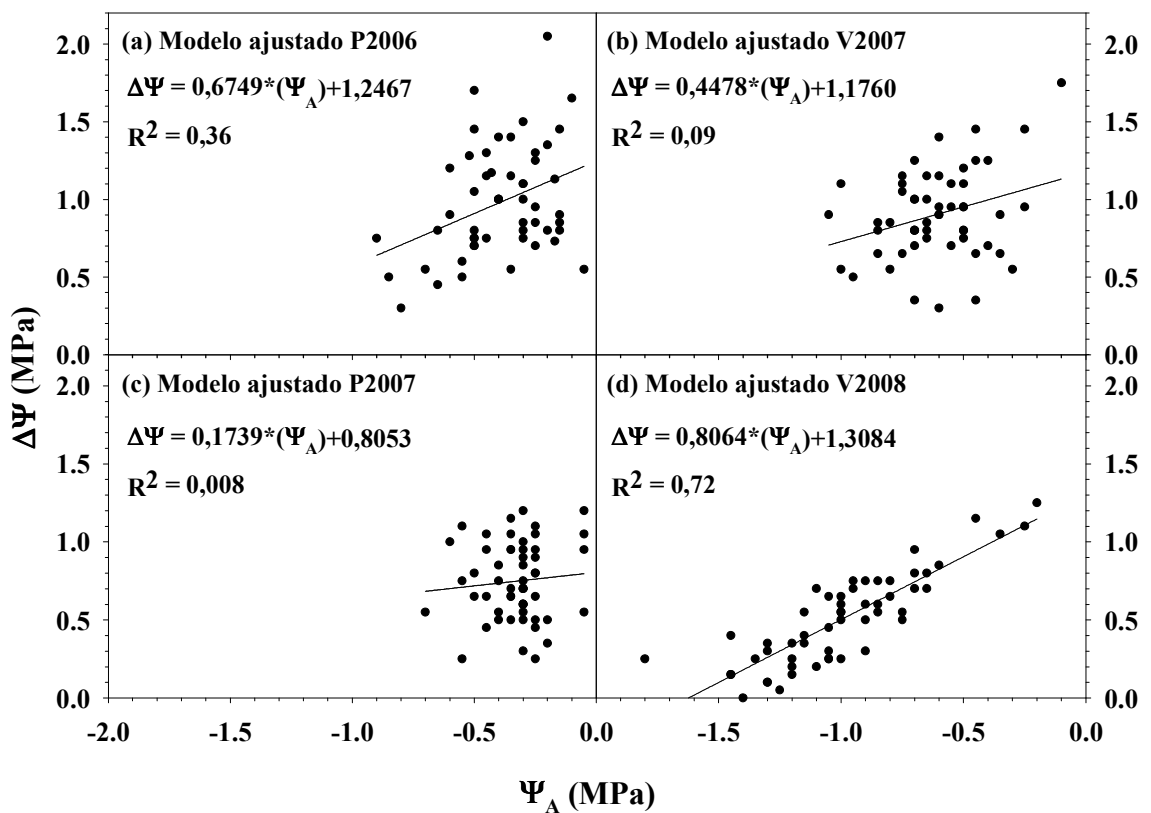
Tal como se mencionó anteriormente, Ψ_A presentó diferencias significativas entre los periodos V2007 y V2008, en todos los tratamientos. Sin embargo, este comportamiento no se observó en Ψ_{MD} . Al respecto, Aranda *et al.* (2000), observaron en bosques naturales de *Fagus sylvatica* y *Quercus petraea*, una respuesta similar en Ψ_{MD} durante dos años de precipitación contrastante. Según los mismos autores, la regularidad que presenta Ψ_{MD} , podría explicarse por regulación estomática. Uno de los principales objetivos de la regulación estomática, es el mantener el estatus hídrico dentro de un rango de potencial hídrico que permita evitar la cavitación en el xilema (Aranda *et al.*, 2000). Esta regularidad en Ψ_{MD} guardaría el compromiso entre, la apertura estomática ante un nivel dado de demanda evapotranspirativa, con la eficiencia del sistema hidráulico del árbol de suministrar agua hacia las hojas, lo cual esta inherentemente ligado a la disponibilidad hídrica del suelo.

3.1.3. Relación entre potencial hídrico al alba y potencial hídrico al mediodía

Hasta este punto se ha mencionado que la regulación estomática podría ser un factor que estaría influyendo en la regularidad observada en Ψ_{MD} , ante condiciones contrastantes de disponibilidad hídrica en el suelo. Algunos estudios muestran que el valor de potencial hídrico (Ψ), en el cual se produce el cierre estomático, se encuentra relacionado con la diferencia absoluta observada entre Ψ_A y Ψ_{MD} ($\Delta\Psi = |\Psi_A - \Psi_{MD}|$), de tal forma, que los valores mínimos de conductancia estomática se encuentran muy cerca del mínimo valor de Ψ obtenido mediante la regresión de $\Delta\Psi$ (Damesin y Rambal, 1995; Mediavilla y Escudero, 2004; O'Grady *et al.*, 2008). Para explorar esta relación, se graficó para cada periodo de medición, el Ψ_A y su correspondiente valor de $\Delta\Psi$ (Figura 6). A partir de estos análisis, se observó una alta variación en $\Delta\Psi$, para determinados valores de Ψ_A , durante las mediciones de P2006, V2007 y P2007. Sin embargo, durante la medición de V2008, la relación entre Ψ_A y $\Delta\Psi$ fue lineal, positiva y altamente significativa ($p < 0,0001$).

La mayor variabilidad, observada en las mediciones anteriores a V2008, sería consecuencia del menor control estomático que existiría cuando la disponibilidad hídrica del suelo es suficiente para satisfacer la demanda evapotranspirativa, dejando a las hojas transpirar libremente, lo cual determinaría, para un mismo valor de Ψ_A , diferentes valores de Ψ_{MD} , y en consecuencia, diferentes valores de $\Delta\Psi$ (Figuras 6a, 6b, 6c). Al respecto, Bucci *et al.* (2005), mencionan que la explicación para este débil control estomático de la transpiración, en algunas especies de la zona centro-oeste de Brasil, es producto del continuo acceso al agua del suelo.

Figura 6. Relación entre potencial hídrico al alba y $\Delta\Psi$



Relación entre el potencial hídrico al alba (Ψ_A), y la diferencia absoluta entre potencial hídrico al alba y al mediodía ($\Delta\Psi$). Los datos se presentan para cada periodo de medición con sus respectivos modelos de ajuste.

Durante el periodo V2008, en cambio, la variabilidad en $\Delta\Psi$ fue menor (Figura 6d), estableciéndose una relación lineal entre Ψ_A y $\Delta\Psi$. En este último caso, la pendiente de regresión fue cercana a uno, lo cual indica que no existe relación entre Ψ_A y Ψ_{MD} debido a que existe una tendencia a alcanzar un mismo valor de Ψ_{MD} , sin importar la disponibilidad de agua en el suelo (Mediavilla y Escudero, 2004), lo cual confirmaría la regularidad que presenta Ψ_{MD} ante escenarios contrastantes de disponibilidad hídrica en el suelo.

Estos resultados sugieren que, a medida que la disponibilidad hídrica del suelo se hace más limitante, *N. macrocarpa* mostraría una tendencia hacia un mayor grado de regulación estomática, impidiendo que el potencial hídrico disminuya de un determinado valor crítico. Según O'Grady *et al.* (2008), la regulación del estatus hídrico, a través de un fuerte control estomático, es una ventaja de las plantas leñosas que ayuda a prevenir que el potencial hídrico caiga a niveles peligrosos, que involucren una pérdida de la conductividad hidráulica del xilema. Este valor crítico de Ψ , se puede extraer de la relación lineal observada en el periodo V2008. Según Rambal (1992), el punto en el cual la recta de regresión intercepta el eje-X, puede ser interpretado como el valor teórico de Ψ en el cual la conductancia estomática sería aproximadamente cero, como resultado del cierre estomático. La regresión del periodo V2008 muestra que este valor corresponde a -1,6 MPa. Según Damesin y Rambal (1995), este mínimo valor de Ψ representa posiblemente el valor de potencial hídrico bajo el cual, una pérdida de turgor en las hojas, provocaría un daño irreversible en el aparato fotosintético.

Parece evidente entonces, que la ausencia de *N. macrocarpa* en las áreas más mésicas, está relacionada con este valor crítico de Ψ . Sobre esto último, Tretiach (1993), citado por Mediavilla y Escudero (2004), menciona que el alto control estomático que presenta *Quercus ilex* (especie europea propia del clima Mediterráneo), es una manifestación de la baja capacidad de esta especie para habitar áreas más mésicas, limitándose a aquellas áreas que presentan un clima más húmedo y frío.

Siguiendo el razonamiento hasta ahora expuesto, las implicancias de eventuales cambios en los patrones de precipitación, producto del cambio climático, podrían manifestarse de manera más severa en la situación que presenta el tratamiento C. Esto porque los valores de Ψ_{MD} observados durante el periodo V2008 en C, se encuentran más cerca de este valor crítico, lo cual determinaría que la función conductora del xilema se vería afectada antes en C que en los tratamientos T30 y T60.

3.1.4. Variación diaria en variables hídricas puntuales

El potencial hídrico (Ψ), y el contenido hídrico relativo (CHR), mostraron durante el día, el comportamiento habitual observado en otras especies mediterráneas. Dentro de los tratamientos, las mediciones de Ψ_{MD} fueron siempre significativamente más negativas que los valores observados al alba, mientras que el CHR_{MD} no mostró diferencias significativas considerables con las mediciones del alba (Apéndice 1). Salleo y Lo Gullo (1990), también observaron grandes variaciones en Ψ y bajas variaciones en CHR en *Quercus pubescens*, *Quercus suber* y *Quercus ilex*. Sin embargo, las variaciones diarias observadas en CHR en estas especies fueron en promedio de un 8%, mientras que en *N. macrocarpa* fueron a lo sumo de un 5%. Esto sugiere que *N. macrocarpa* posiblemente evita la desecación de sus tejidos, a través de un uso conservativo del agua. Una alta sensibilidad al cierre estomático, cuando la disponibilidad hídrica es limitante, sería responsable de menores tasas de transpiración, lo cual le permitiría mantener altos valores de CHR durante el día.

3.2. Parámetros derivados de las curvas presión – volumen

Los parámetros derivados de las curvas presión – volumen no mostraron una respuesta considerable al tratamiento de raleo aplicado (Cuadro 2). Sin embargo, entre los periodos de primavera – verano, se observó una disminución en el potencial osmótico (potencial osmótico más negativo) a cero turgor (π_0) y a pleno turgor (π_{100}), acompañado por un aumento en el potencial de presión a pleno turgor (Ψ_{P100}) y un aumento en el módulo de elasticidad de la pared celular (ϵ). Esta respuesta es similar a la obtenida por Pardos *et al.* (2005), en plantas de *Quercus suber* sometidas a estrés hídrico. Según este último estudio, π_0 y π_{100} disminuyeron conjuntamente con un incremento en ϵ , siendo esta respuesta, una característica de las plantas adaptadas a tolerar el estrés hídrico.

Cuadro 2. Resultados de las curvas presión – volumen

		Periodo de medición							
		P2006		V2007		P2007		V2008	
CHR ₀ (%)	C	64,6 ± 1,1	Aα	66,9 ± 1,7	Aα	69,1 ± 2,9	Aα	68,6 ± 2,0	Aα
	T30	62,2 ± 2,8	Aα	69,0 ± 2,1	Aαβ	69,7 ± 2,4	Aβ	65,9 ± 2,1	Aαβ
	T60	63,4 ± 2,5	Aα	76,7 ± 2,5	Bβ	69,9 ± 2,3	Aαβ	67,9 ± 2,3	Aα
π_{100} (MPa)	C	-1,3 ± 0,1	Aα	-2,3 ± 0,2	Aβ	-1,6 ± 0,2	Aαβ	-2,2 ± 0,2	Aβ
	T30	-2,2 ± 0,5	Aαβ	-2,0 ± 0,2	Aαβ	-1,5 ± 0,1	Aα	-2,6 ± 0,2	Aβ
	T60	-1,4 ± 0,2	Aα	-1,8 ± 0,2	Aαβ	-1,6 ± 0,2	Aαβ	-2,2 ± 0,2	Aβ
π_0 (MPa)	C	-2,9 ± 0,2	Aα	-4,1 ± 0,3	Bβ	-2,9 ± 0,2	Aα	-3,8 ± 0,3	Aβ
	T30	-3,1 ± 0,3	Aαβ	-3,8 ± 0,3	ABβ	-2,9 ± 0,2	Aα	-4,0 ± 0,3	Aβ
	T60	-3,2 ± 0,3	Aα	-3,2 ± 0,2	Aα	-2,9 ± 0,3	Aα	-3,8 ± 0,3	Aα
Ψ_{P100} (MPa)	C	1,3 ± 0,1	Aα	2,2 ± 0,2	Aβ	1,6 ± 0,2	Aαβ	2,1 ± 0,2	Aβ
	T30	2,1 ± 0,5	Aαβ	2,0 ± 0,2	Aαβ	1,5 ± 0,1	Aα	2,5 ± 0,2	Aβ
	T60	1,4 ± 0,1	Aα	1,8 ± 0,2	Aαβ	1,6 ± 0,2	Aαβ	2,2 ± 0,2	Aβ
ϵ	C	4,7 ± 0,5	Aα	7,8 ± 0,5	Aβγ	6,0 ± 0,5	Aαβ	8,0 ± 0,6	Aγ
	T30	5,9 ± 0,9	Aα	7,3 ± 0,8	Aαβ	5,6 ± 0,5	Aα	8,7 ± 0,7	Aβ
	T60	4,9 ± 0,7	Aα	8,2 ± 0,5	Aγ	5,7 ± 0,5	Aαβ	7,8 ± 1,0	Aβγ

Contenido hídrico relativo a cero turgor (CHR₀), potencial osmótico a cero turgor (π_0), potencial osmótico a pleno turgor (π_{100}), potencial de presión a pleno turgor (Ψ_{P100}) y módulo de elasticidad de la pared celular (ϵ) según tratamiento y periodo de medición (medias ± error estándar; n = 9). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos; letras griegas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (p < 0,05).

3.2.1. Aumento del módulo de elasticidad entre primavera y verano

La disminución de la elasticidad (mayor módulo de elasticidad), resulta en la aparición de potenciales hídricos foliares más negativos, para una determinada disminución en el

contenido hídrico celular (Herralde, 2000; Corcuera, 2003), lo cual podría parecer como una desventaja ante condiciones de estrés hídrico (Pardos *et al.*, 2005), sin embargo, esto provocaría un mayor gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la hoja, lo cual incrementaría la absorción de agua del suelo en condiciones de desecación (Herralde, 2000; Pardos *et al.*, 2005). En este estudio, la magnitud del cambio mostrada en el módulo de elasticidad, entre los periodos de primavera y verano, no es comparable a la obtenida por Pardos *et al.* (2005). Por lo tanto, los mayores valores de ϵ observados en *N. macrocarpa* durante el periodo estival, se explicarían por factores que no están relacionados con el desarrollo de respuestas para hacer frente a condiciones hídricas más limitantes. En este sentido, las variaciones de ϵ se pueden explicar debido a factores como el tamaño celular, la composición química de las paredes (reflejado en la proporción de los diferentes componentes), o la edad de la hoja (Herralde, 2000; Salleo y Lo Gullo, 1990).

Para probar que las diferencias observadas en ϵ , entre los periodos de primavera y verano, se deberían al estado de desarrollo de las hojas, se evaluó la existencia de diferencias en el peso seco entre las mediciones realizadas en primavera y verano de ambos años (Cuadro 3).

Cuadro 3. Variaciones en el peso seco entre periodos de medición

Año 1				
	P2006		V2007	
Control	0,165 ± 0,01	A	0,260 ± 0,01	B
T30	0,264 ± 0,01	A	0,374 ± 0,02	B
T60	0,238 ± 0,01	A	0,340 ± 0,01	B
Año 2				
	P2007		V2008	
Control	0,249 ± 0,01	A	0,319 ± 0,01	B
T30	0,300 ± 0,01	A	0,358 ± 0,01	A
T60	0,283 ± 0,01	A	0,342 ± 0,01	A

Peso seco (g) por tratamiento, periodo y año de medición (medias ± error estándar; n = 36). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre periodos ($p < 0,05$).

Los resultados sugieren que los cambios observados en ϵ , se deberían en parte a un mayor desarrollo que poseen las hojas al final del periodo vegetativo (mayor peso seco). Si bien, tanto un aumento, como una disminución de ϵ , se han descrito como promotores del mantenimiento del turgor celular (Pardos *et al.*, 2005; Lemcoff *et al.*, 2002), las magnitudes de cambio observadas entre los periodos de primavera y verano en *N. macrocarpa*, no son comparables a las observadas en otras especies mediterráneas, y por lo tanto, este comportamiento no podría atribuirse sólo a un mecanismo regulador de la turgencia celular, como respuesta a una menor disponibilidad hídrica en el suelo. No obstante lo anterior, *N. macrocarpa* muestra un ϵ bastante bajo, en comparación al obtenido en condiciones de

estrés hídrico controlado en especies perennes como *Quillaja saponaria* o *Cryptocarya Alba* (Luna, 2006; Aguirre, 2008). En este sentido, una mayor elasticidad, permite que las variaciones producidas en el potencial de presión, producto de una disminución en el volumen celular, sean menores, permitiendo así, la mantención del turgor celular y los procesos relacionados con el crecimiento vegetal.

3.2.2. Disminución del potencial osmótico entre primavera y verano

Por otra parte, la disminución observada entre periodos en π_0 y π_{100} es un indicador de ajuste osmótico. El ajuste osmótico permite una mayor retención hídrica y con ello, la mantención de la turgencia celular (Aguirre, 2008). Sin embargo, debido a las diferencias observadas en el peso seco entre los periodos de primavera y verano (Cuadro 3), esta respuesta no podría atribuirse exclusivamente a un grado de ajuste osmótico como respuesta a una menor disponibilidad hídrica del suelo, sino que también, a un mayor desarrollo de las hojas al final del periodo vegetativo (Salleo y Lo Gullo, 1990). Las condiciones experimentales en las cuales se llevó a cabo este estudio no permiten aclarar totalmente la participación del ajuste osmótico como mecanismo regulador de la turgencia celular en condiciones de restricción hídrica. En este sentido, numerosos estudios han determinado la capacidad de ajuste osmótico o elástico en condiciones de estrés hídrico controlado (Luna, 2006; Aguirre, 2008; Pardos *et al.*, 2005; Lemcoff *et al.*, 2002; Olivares, 2005; Aranda *et al.*, 2004), por lo que se requieren mayores estudios para verificar la participación de este mecanismo ante condiciones de estrés.

3.2.3. Sensibilidad de *N. macrocarpa* a la menor disponibilidad hídrica

No obstante la necesidad de mayores estudios, las respuestas observadas en las copas de los árboles durante la estación estival, parecen indicar que *N. macrocarpa* no desarrollaría una respuesta de tolerancia ante la menor disponibilidad hídrica del suelo, sino que más bien, evitaría llegar al estrés hídrico. Durante el mes de febrero de V2008, el bosque comenzó a mostrar indicios de senescencia anticipada, lo que no se observó en V2007. Este comportamiento estuvo asociado a un Ψ_A en torno a los -1,2 MPa en C, y valores menos negativos en T30 y T60. En este sentido, Damesin y Rambal (1995), en un estudio de campo en *Quercus pubescens* (especie decidua de invierno), durante un año extremadamente seco, el bosque también comenzó a mostrar indicios de senescencia, pero a un Ψ_A en torno a los -4,5 MPa. Por el contrario, en un estudio desarrollado por Gallé y Feller (2007), en plantas de *Fagus sylvatica* sometidas a estrés hídrico, una gran proporción de las hojas (mayor al 50%), se tornaron amarillas durante la etapa de sequía, en la cual Ψ_A fue de solo -2,0 MPa. Este antecedente muestra que la senescencia no se manifiesta de igual manera en las relaciones hídricas en especies que poseen distintos grados de adaptación a la menor disponibilidad hídrica. Al respecto, Damesin y Rambal (1995), mencionan que la senescencia inducida por el estrés hídrico de verano, puede ser una adaptación de escape a un estrés mayor e indicaría una estrategia de evitación.

Por otra parte, las relaciones hídricas de *N. macrocarpa* son similares a las observadas en *Fagus sylvatica*. En diversos estudios se ha comentado la mayor sensibilidad que presenta esta especie al estrés hídrico del periodo estival (Leuschner *et al.*, 2001; Aranda *et al.*, 2000; GeBler *et al.*, 2007; Gallé y Feller, 2007). El área natural de distribución de esta especie está limitada principalmente por la disponibilidad de agua (Ellenberg, 1996, citado por GeBler *et al.*, 2007), y que en el caso de *N. macrocarpa* se manifiesta en su distribución dispersa asociada a condiciones particulares del microclima, y donde el factor agua, sería una variable crítica para la supervivencia de esta especie. Lo anterior, es consistente con los valores observados en ϵ y π_{100} en comparación con especies adaptadas a condiciones más húmedas. En este sentido, Corcuera *et al.* (2002), en un estudio sobre grupos funcionales derivados del análisis de las curvas presión – volumen, en especies del género *Quercus*, mencionan que las especies adaptadas a los ambientes más húmedos, mostraron los valores más bajos en ϵ , junto con valores menos negativos en π_{100} .

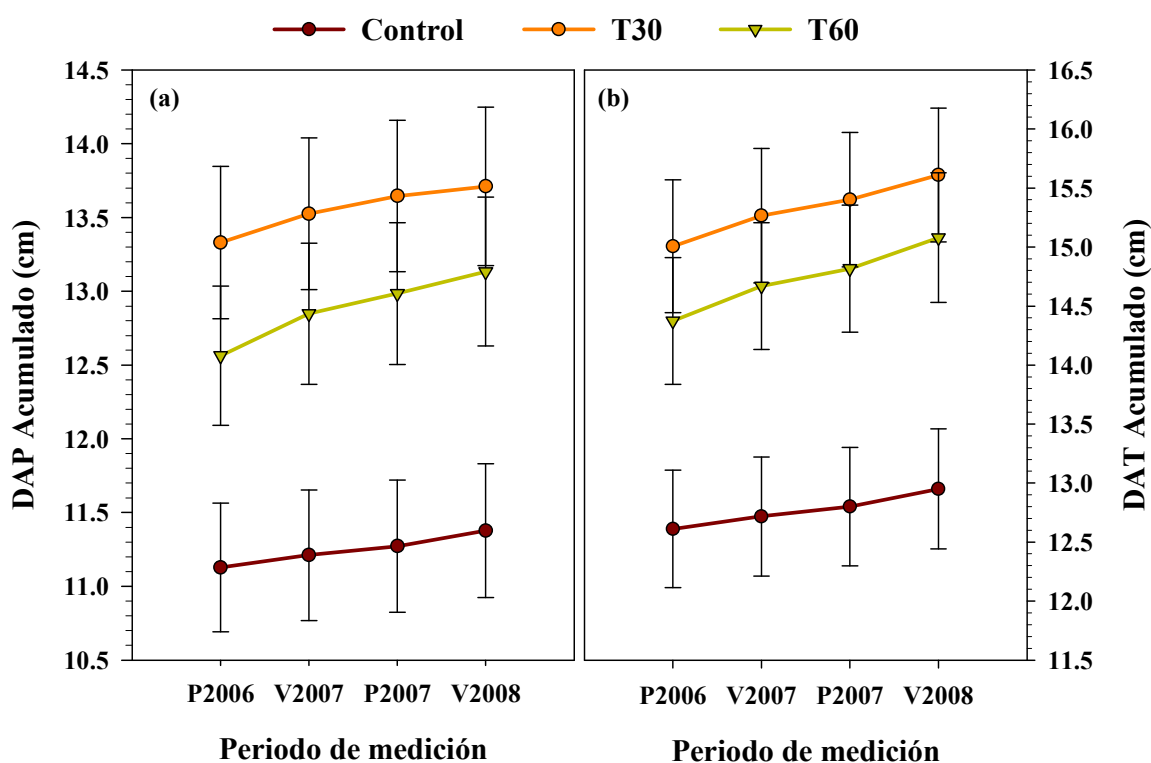
3.3. Crecimiento

3.3.1. Crecimiento en diámetro

El mejor estatus hídrico de los individuos raleados se manifestó en mayores tasas de crecimiento en diámetro a la altura del pecho (DAP), y diámetro a la altura de tocón (DAT), tanto en T30 como en T60. Debido a los diferentes diámetros iniciales de cada uno de los tratamientos (Figura 7), se analizó el incremento diametral periodo a periodo mediante un análisis de covarianza. Durante el periodo P2006, el incremento en DAP en C fue de 0,08 cm, mientras que T30 creció 0,2 cm y T60 0,28 cm, siendo ambos valores, significativamente diferentes a los obtenidos en C (Cuadro 4). Durante V2007, el incremento diametral en DAP fue menor al observado en P2006, pero aún así T30 y T60 presentaron valores que fueron significativamente mayores a los obtenidos en C.

Durante el primer año de evaluación (P2006 a P2007), el crecimiento anual corriente en DAP y DAT en C fue de 0,14 cm y 0,21 cm respectivamente. En T30, el crecimiento anual corriente fue prácticamente el doble al observado en C, tanto en DAP como en DAT, mientras que en T60, el crecimiento anual corriente en DAP fue de 0,42 cm y en DAT fue de 0,44 cm. Según Delgado (2008), el incremento periódico anual en DAP (IPAD), durante los últimos 5 años, antes de ser intervenido el bosque, fue de 0,18 cm, valor muy similar a los 0,14 cm que se obtuvieron en C en este estudio. Sin embargo, este valor se encuentra muy por debajo del que presentan otras especies del mismo género como roble o raulí. Al respecto, Delgado (2008), menciona que diversos estudios de crecimiento diametral se han desarrollado en renovales de roble y raulí. Los resultados señalan que roble presenta crecimientos cercanos a 0,5 cm/año y el raulí puede alcanzar crecimientos próximos a 0,8 cm/año. En este estudio, el tratamiento T60 fue el que presentó el mayor crecimiento anual corriente del orden de los 0,4 cm/año. Si bien, este valor es significativamente superior a la situación observada en C, comparada con otras especies del género, representa una tasa de crecimiento muy lenta.

Figura 7. Evolución del diámetro durante el periodo de estudio



Evolución del diámetro a la altura del pecho (DAP; a), y diámetro a la altura de tocón (DAT; b), según tratamiento y periodo de medición (medias \pm error estándar; n = 18).

Cuadro 4. Incremento en diámetro durante el periodo de estudio

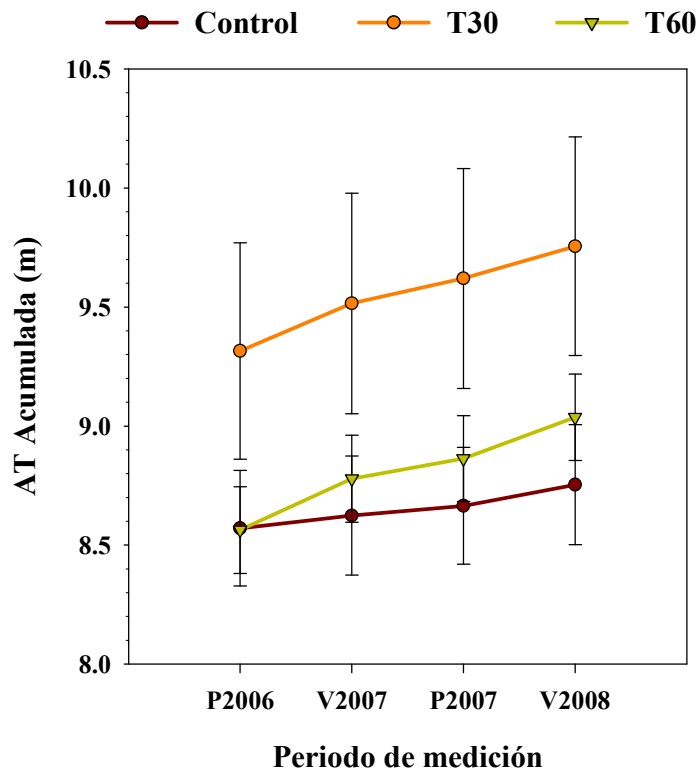
Var.	Trat.	Incremento por periodo de medición (cm)						(*) IPAD (cm)
		P2006		V2007		P2007		
DAP	C	0,08 \pm 0,02	A	0,06 \pm 0,02	A	0,11 \pm 0,02	A	0.18
	T30	0,20 \pm 0,02	B	0,12 \pm 0,01	B	0,15 \pm 0,01	A	
	T60	0,28 \pm 0,03	B	0,14 \pm 0,02	B	0,27 \pm 0,03	B	
DAT	C	0,11 \pm 0,02	A	0,08 \pm 0,02	A	0,15 \pm 0,02	A	S/I
	T30	0,26 \pm 0,02	B	0,14 \pm 0,02	A	0,21 \pm 0,04	A	
	T60	0,29 \pm 0,04	B	0,15 \pm 0,01	A	0,26 \pm 0,03	A	

Incremento en diámetro a la altura del pecho (DAP), y diámetro a la altura de tocón (DAT), por tratamiento y periodo de medición (medias \pm error estándar; n = 18). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$). (*) IPAD es el incremento periódico anual en diámetro durante los últimos 5 años, determinado por Delgado (2008); este valor es una referencia del crecimiento en diámetro que tenía el bosque antes de realizar la intervención.

3.3.2. Crecimiento en altura

El raleo de vástagos provocó una respuesta considerable en el crecimiento en altura (AT), tanto en T30 como en T60 (Figura 8). Al igual que en el caso del crecimiento en diámetro, se realizó un análisis de covarianza sobre los incrementos periodo a periodo. Durante el periodo P2006, C presentó un incremento de 5 cm, mientras que T30 y T60 presentaron incrementos de 20 y 22 cm respectivamente, siendo éstos últimos, significativamente diferentes a los observados en C (Cuadro 5). Durante el periodo V2007, no se observaron diferencias significativas en los incrementos que presentaron los tratamientos. Sin embargo, T30 y T60 presentaron incrementos mayores, del orden de los 10 cm, mientras que en C fue sólo de 4 cm.

Figura 8. Evolución de la altura durante el periodo de estudio



Evolución de la altura total (AT), según tratamiento y periodo de medición (medias \pm error estándar; $n = 18$).

Durante el primer año de evaluación (P2006 a P2007), el crecimiento anual corriente en AT en C fue 9 cm, mientras que en T30 y T60 fue de 31 y 30 cm, respectivamente. Delgado (2008), determinó que el incremento medio anual en altura (IMAA), medido a partir de las cicatrices de las yemas apicales en los últimos dos años previos a realizar la intervención, fue de 4,1 cm, valor que es inferior al obtenido en C (9 cm), posiblemente debido a la diferente metodología utilizada para la medición de la altura. En ese sentido, el valor

entregado en este estudio corresponde a la altura total medida desde la base del árbol, y por lo tanto, representa el crecimiento en altura a lo largo de todo el árbol, mientras que los valores en altura entregados por Delgado (2008), corresponden a la longitud medida sólo en la última sección del árbol (últimos 2 años antes de la intervención), lo cual evidentemente, correspondería a un incremento menor.

Cuadro 5. Incremento en altura durante el periodo de estudio

Var.	Trat.	Incremento por periodo de medición (cm)			(*) IMAA (cm)
		P2006	V2007	P2007	
AT	C	5,29 ± 1,74 A	4,12 ± 2,11 A	8,82 ± 3,19 A	4.10
	T30	20,00 ± 3,16 B	10,50 ± 1,98 A	13,50 ± 1,96 A	
	T60	21,58 ± 2,20 B	8,42 ± 2,57 A	17,37 ± 1,85 A	

Incremento en altura total (AT), por tratamiento y periodo de medición (medias ± error estándar; n = 18). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$). (*) IMAA es el incremento medio anual en altura durante los últimos 2 años antes de realizar la intervención, determinado por Delgado (2008), obtenido a partir de las cicatrices de las yemas apicales; este valor es una referencia del crecimiento en altura que tenía el bosque antes de realizar la intervención.

Los resultados de crecimiento, tanto en diámetro como en altura, indican que la aplicación de tratamientos de raleo, en los bosques de *N. macrocarpa*, mejoran sustantivamente las tasas de crecimiento, a través de la disminución de la competencia directa por agua que existe al interior de las cepas. Gracia *et al.* (1999), mencionan que en especies que poseen como característica adaptativa la facilidad de rebrotar después de disturbios, el raleo constituye una herramienta de manejo muy adecuada para mejorar el crecimiento, debido que estas especies presentan estructuras con muy alta densidad, fuerte competencia por recursos y muy bajas tasas de crecimiento. De no aplicar intervención alguna, el crecimiento en este tipo de bosques, estaría en un casi permanente estado de estagnación, en que la mayoría de la producción primaria total es invertida en respiración, y por ende, la producción primaria neta sería muy baja. Esta baja producción primaria neta en una alta densidad de árboles, es responsable del bajo crecimiento en diámetro y altura observado en el tratamiento C.

En términos generales, las respuestas de los tratamientos, tanto en el estatus hídrico, como en crecimiento, fueron mejores en T60 que en T30. Esto sugiere que la competencia por el recurso hídrico al interior de la cepa es más crítica en C, ya que existe un mayor número de vástagos, una mayor superficie evapotranspirativa, y por lo tanto, mayores pérdidas de agua por transpiración, repercutiendo en la actividad fotosintética y reduciendo la producción primaria neta. Siguiendo este razonamiento, el rendimiento fotosintético sería mayor en T60 que en T30, lo cual permitió que el positivo balance de carbono, generado especialmente durante la primavera, fuese invertido en crecimiento hacia la parte aérea y fustal. Al respecto, Gracia *et al.* (1999), observaron que los tratamientos de raleo aplicados en bosques de *Quercus ilex*, disminuyeron la respiración de mantención de los árboles.

Producto de la mayor disponibilidad hídrica de los vástagos, se produjo un aumento en las tasas de transpiración y un aumento en la conductancia estomática, con lo cual se incrementó la captación de carbono por unidad de área foliar, promoviendo un mejor rendimiento fotosintético en comparación con la respuesta observada en el tratamiento testigo. Además, se observó que la producción de hojas se incrementó con la intensidad de raleo. Este incremento en la producción de hojas, fue el resultado del balance entre las hojas reemplazadas y la nueva producción de hojas. Finalmente, el incremento de agua disponible, detectado en el tratamiento raleado, fue principalmente debido a la redistribución de agua entre los árboles remanentes, y a la reducción de la intercepción del dosel.

IV. CONCLUSIONES

- La disminución del número de vástagos a nivel de cepa en *N. macrocarpa*, disminuye la competencia por agua que existe al interior de ésta, favoreciendo un mejor estatus hídrico en los vástagos remanentes. Las diferencias que se producen entre, y dentro de los tratamientos, son más evidentes cuando la disponibilidad hídrica es más limitante.
- Cuando la disponibilidad hídrica del suelo es menor, *N. macrocarpa* no disminuye su potencial hídrico mas allá de un determinado valor, el que encuentra cerca a -1,6 MPa.
- Del análisis de los parámetros de las curvas presión – volumen, no es posible concluir que *N. macrocarpa* posea mecanismos de tolerancia a la menor disponibilidad hídrica. No obstante, cuando ésta última, se vuelve un factor estresante, *N. macrocarpa* pierde sus hojas, adelantando la etapa de receso vegetativo, evitando así, llegar a una condición de estrés hídrico.
- La reducción de competencia, a través de la reducción del número de vástagos, induce un mejor crecimiento en los vástagos remanentes, tanto en diámetro como en altura. Sin embargo, comparada con otras especies del género *Nothofagus* como roble y raulí, *N. macrocarpa* presenta tasas de crecimiento muy lentas.
- La fuerte reducción del área basal a nivel de cepa (60%), induce una disminución del estatus hídrico al mediodía que sólo se observa en la primavera posterior a la intervención. No obstante, el tratamiento con reducción del 60% del área basal, presenta mejores respuestas hídricas y de crecimiento durante todo el periodo de estudio.

V. BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, A. 2008. Identificación de mecanismos fisiológicos desarrollados por *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Peumo) ante condiciones de sequía. Memoria Ingeniería Forestal. Santiago. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 33 p.
- ALWARD, R.; DETLING, J. y MILCHUNAS, D. 1999. Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science* 283: 229-231.
- ARANDA, I.; GIL, L. y PARDOS, J. 2000. Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees* 14: 344-352.
- ARANDA, I.; GIL, L. y PARDOS, J. 2004. Osmotic adjustment in two temperate oak species [*Quercus pyrenaica* Willd and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl] of the Iberian Peninsula in response to drought. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 13(2): 339-345.
- AZCÓN-BIETO, J. y TALÓN, M. 2000. Fundamentos de fisiología vegetal. Barcelona. Editorial McGraw-Hill. 522p.
- BOYER, J. 1969. Measurement of the water status of plants. *Annual Review of Plant Physiology* 20: 351-364.
- BOYER, J. 1985. Water Transport. *Annual Review of Plant Physiology* 36: 473-516.
- BUCCI, S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.; FRANCO, A.; CAMPANELLO, P. y SCHOLZ, F. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* 19: 296-304.
- CHILE, 2000. Ministerio de Educación. Decreto Exento N° 229. Junio de 2000.
- CORCUERA, L.; CAMARERO, J. y GIL-PELEGRÍN, E. 2000. Caracterización de especies del género *Quercus* (Fagaceae) en función de los parámetros derivados de las curvas presión – volumen. En: V Simposium hispano-portugués de relaciones

hídricas en las plantas. Libro de comunicaciones. Alcalá de Henares, Madrid, 2 – 4 Octubre 2000. Pp: 167-172.

CORCUERA, L.; CAMARERO, J. y GIL-PELEGRÍN, E. 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees* 16: 465-472.

CORCUERA, L. 2003. Comparación de dos métodos para generar curvas presión-volumen en especies del género *Quercus*. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 12(1): 111-121.

DAMESIN, C. y RAMBAL, S. 1995. Field study of leaf photosynthetic performance by a mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist* 131: 159-167.

DELGADO, C. 2008. Crecimiento de un bosque secundario de *Nothofagus macrocarpa*, en el Cerro El Roble, Región Metropolitana. Memoria Ingeniería Forestal. Santiago. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 38 p.

DONNER, B. y RUNNING, S. 1986. Water stress response after thinning *Pinus contorta* stands in Montana. *Forest Science* 32(3): 614-625.

DONOSO, C. 1998. Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. 4ª ed. Santiago. Editorial Universitaria. 483 p.

DONOSO, L. 2007. Propuesta de intervención silvícola con fines de conservación para la formación boscosa de *Nothofagus macrocarpa* (Caleu, Prov. Chacabuco). Memoria Ingeniería Forestal. Santiago. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 107 p.

DONOSO, S. y RUIZ, F. 2001. Potencial hídrico y crecimiento de *Eucalyptus globulus* plantado a diferentes espaciamientos en la Provincia de Huelva, España. *Bosque* 22(1): 37-44.

DREYER, E.; BOUSQUET, F. y DUCREY, M. 1990. Use of pressure volume curves in water relation analysis on woody shoots: influence of rehydration and comparison of four European oak species. *Annales des Sciences Forestières* 47: 285-297.

- ESPINOSA, V.; MOREIRA, A.; LUEBERT, B.; ESPINOSA, G. y MOLINA, J. 2002. Guía de Manejo Santuario de la Naturaleza Cerro El Roble. Corporación Nacional Forestal. Oficina Región Metropolitana. Santiago. 53 p.
- FLECK, I.; GRAU, D.; SANJOSE, M. y VIDAL, D. 1996. Influence of fire and tree-fell on physiological parameters in *Quercus ilex* resprouts. *Annales des Sciences Forestières* 53: 337-346.
- FUENTES, E. 1988. Ecología del paisaje en Chile Central. Estudios sobre sus espacios montañosos. Santiago. Ediciones Universidad Católica de Chile. 125 p.
- GAJARDO, R. 2001. Antecedentes sobre el “Roble de Santiago” o “Roble Blanco” (*Nothofagus macrocarpa*) y sus problemas de conservación. *Bosque Nativo* 28:3-7.
- GALLÉ, A. y FELLER, U. 2007. Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiologia Plantarum* 131: 412-421.
- GEBLER, A.; KEITEL, C.; KREUZWIESER, J.; MATYSSEK, R.; SEILER, W. y RENNENBERG, H. 2007. Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21: 1-11.
- GOLOWASCH, J.; KALYN, M.; VILLAGRAN, C. y ARMESTO, J. 1982. Características demográficas de una población de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Blume var. *macrocarpa* DC. en el Cerro El Roble (33° Lat. S) en Chile. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 39: 37-44.
- GRACIA, C.; SABATE, S.; MARTÍNEZ, J. y ALVEZA, E. 1999. Functional responses to thinning. En: Rodà, F.; Retana, J.; Gracia, C. y Bellot, J. (eds). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forest*. Springer. Berlin, Germany. Pp: 329-338.
- HERRALDE, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de variedades de almendro. Tesis Doctoral. Barcelona. Universidad de Barcelona. Facultad de Biología. 140 p.
- HÓDAR, J.; ZAMORA, R. y PEÑUELAS, J. 2004. El efecto del cambio global en las interacciones planta-animal. En: Valladares, F. (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF. Madrid, España. Pp: 461-478.

- KLEPPER, B.; BROWNING, V. y TAYLOR, H. 1971. Stem diameter in relation to plant water status. *Plant Physiology* 48(6): 683-685.
- LEMCOFF, J.; GUARNASCHELLI, A.; GARAU, A. y PRYSTUPA, P. 2002. Elastic and osmotic adjustment in rooted cuttings of several clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. from southeastern Australia after a drought. *Flora* 197: 134-142.
- LEUSCHNER, CH.; BACKES, K.; HERTEL, D.; SCHIPKA, F.; SCHMITT, U.; TERBORG, O. y RUNGE, M. 2001. Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. *Forest Ecology and Management* 149: 33-46.
- LUNA, G. 2006. Evaluación de parámetros fisiológicos y de crecimiento en plantas de *Quillaja saponaria* Mol. bajo condiciones de déficit hídrico. Memoria Ingeniería Forestal. Santiago. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 35 p.
- MARTICORENA, C. y RODRÍGUEZ, R. 2003. Flora de Chile. Vol 2, N° 2. Universidad de Concepción. Concepción. 91 p.
- MEDIAVILLA, S. y ESCUDERO, A. 2004. Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management* 187: 281-294.
- MORENO, G. y CUBERA, E. 2008. Impact of stand density on water status and leaf gas exchange in *Quercus ilex*. *Forest Ecology and Management* 254: 74-84.
- MORGAN, J. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 35: 299-319.
- O'GRADY, A.; WORLEDGE, D.; BATTAGLIA, M. 2008. Constraints on transpiration of *Eucalyptus globulus* in southern Tasmania, Australia. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 453-465.
- OLIVARES, E. 2005. Efecto de la sequía sobre la eficiencia fotoquímica del PSII en *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst. Tesis de grado. Facultad de Ciencias. Universidad Austral de Chile. 58 p.
- ORMAZÁBAL, C. y BENOIT, I. 1987. El estado de conservación del género *Nothofagus* en Chile. *Bosque* 8(2): 109-120.

- PARDOS, M. y PARDOS, J. 2000. Efecto del agua disponible en plantas de Alcornoque (*Quercus suber* L.) cultivadas en vivero. En: V Simposium hispano-portugués de relaciones hídricas en las plantas. Libro de comunicaciones. Alcalá de Henares, Madrid, 2 – 4 Octubre 2000. Pp: 173-176.
- PARDOS, M.; JIMÉNEZ, M.; ARANDA, I.; PUÉRTOLAS, J. y PARDOS, J. 2005. Water relations of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings in response to shading and moderate drought. *Annals of Forest Science* 62: 377-384.
- PEÑA-ROJAS, K. 2004. Estudio del desarrollo de rebrotes de *Quercus ilex* L. tras tala: variables fisiológicas. Tesis Doctoral. Barcelona. Universidad de Barcelona. Facultad de Biología. 255 p.
- RAMBAL, S. 1992. *Quercus ilex* facing water stress: a functional equilibrium hypothesis. *Plant Ecology* 99-100: 147-153.
- SALLEO, S. y LO GULLO, M. 1990. Sclerophylly and plant water relations in three mediterranean *Quercus* species. *Annals of Botany* 65: 259-270.
- SANTIBÁÑEZ, F. y URIBE J. 1990. Atlas agroclimático de Chile: Regiones V y Metropolitana. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Ministerio de Agricultura. Fondo de Investigación Agropecuaria. Corporación Nacional de Fomento. Santiago. Chile. 65 p.
- SANTIVERI, F. 1992. Influencia del hábito de crecimiento sobre el comportamiento agronómico y fisiológico del Triticale Hexaploide (*Xtriticosecale*, Wittmack). Tesis Doctoral. Lérida. Universidad de Lérida. Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agraria. 95 p.
- SCHOLANDER, P.; HAMMEL, H.; BRADSTREET, E.; y HEMMINBSEN, E. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- SO, H. 1979. An analysis of the relationship between stem diameter and leaf water potentials. *Agronomy Journal* 71(4): 675-679.
- TURNER, N. 1988. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science* 9: 289-308.

- TYREE, M. y HAMMEL, H. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb-technique. *Journal of Experimental Botany* 23: 267-282.
- TYREE, M. y RICHTER, H. 1981. Alternative methods of analyzing water potential isotherms: some cautions and clarifications. *Journal of Experimental Botany* 32: 643-653.
- VALLADARES, F.; VILAGROSA, A.; PEÑUELAS, J.; OGAYA, R.; CAMARERO, J.; CORCUERA, L.; SISÓ, S. y GIL-PELEGRÍN, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: Valladares, F. (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF. Madrid, España. Pp: 163-190.
- VÁZQUEZ, F. y RODRÍGUEZ, R. (1999). A new subspecies and two new combinations of *Nothofagus* Blume (Nothofagaceae) from Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* 129: 75-83.
- YATAPANAGE, K. y SO, H. 2001. The relationship between leaf water potential and stem diameter in *Sorghum*. *Agronomy Journal* 93(6): 1341-1343.

ANEXOS

Anexo 1. Temperaturas medias máximas y mínimas mensuales registradas en la estación meteorológica Polpaico (33° 08' Latitud Sur 70° 51' Longitud Oeste; Elevación: 528 msnm).

Mes-Año	Temp. Min Media (°C)	Temp. Max Media (°C)	Temp. Media (°C)
Ene-06	11,6	32,4	22,0
Feb-06	11,7	30,6	21,1
Mar-06	6,8	29,1	17,9
Abr-06	5,0	26,1	15,6
May-06	3,5	21,8	12,7
Jun-06	3,0	16,7	9,9
Jul-06	4,2	17,4	10,8
Ago-06	4,6	18,4	11,5
Sep-06	5,6	21,7	13,6
Oct-06	8,2	23,5	15,9
Nov-06	8,4	27,4	17,9
Dic-06	9,6	29,8	19,7
Ene-07	12,3	31,4	21,9
Feb-07	10,6	29,6	20,1
Mar-07	9,3	28,7	19,0
Abr-07	5,1	23,9	14,5
May-07	0,2	18,6	9,4
Jun-07	-1,4	15,3	7,0
Jul-07	0,6	15,0	7,8
Ago-07	-0,6	15,6	7,5
Sep-07	5,4	20,0	12,7
Oct-07	8,7	23,8	16,2
Nov-07	8,1	26,2	17,2
Dic-07	9,7	28,0	18,8
Ene-08	10,0	31,3	20,6
Feb-08	10,1	31,4	20,8
Mar-08	7,9	29,3	18,6

Fuente: Dirección Meteorológica de Chile.

APÉNDICES

Apéndice 1. Variación del potencial hídrico y contenido hídrico relativo según tratamiento, momento y periodo de medición.

Periodo de medición	Momento del día	Tratamiento	Potencial hídrico (MPa)	CHR (%)
Primavera 2006	Alba	C	-0,44 ± 0,05 a	90,1 ± 1,1 a
		T30	-0,38 ± 0,05 a	91,7 ± 1,0 a
		T60	-0,34 ± 0,03 a	90,7 ± 1,2 a
	Mediodía	C	-1,34 ± 0,06 b	86,8 ± 1,0 a
		T30	-1,21 ± 0,07 b	89,3 ± 0,7 a
		T60	-1,58 ± 0,08 b	88,0 ± 0,7 a
Verano 2007	Alba	C	-0,66 ± 0,04 a	87,5 ± 0,8 a
		T30	-0,61 ± 0,04 a	90,3 ± 0,9 a
		T60	-0,56 ± 0,05 a	90,1 ± 1,0 a
	Mediodía	C	-1,66 ± 0,05 b	85,9 ± 0,9 a
		T30	-1,46 ± 0,06 b	89,3 ± 0,7 a
		T60	-1,42 ± 0,09 b	90,2 ± 1,1 a
Primavera 2007	Alba	C	-0,37 ± 0,03 a	89,2 ± 0,8 a
		T30	-0,31 ± 0,03 a	91,8 ± 0,5 b
		T60	-0,30 ± 0,04 a	91,3 ± 0,8 a
	Mediodía	C	-1,04 ± 0,07 b	86,0 ± 1,0 a
		T30	-1,05 ± 0,05 b	87,8 ± 0,7 a
		T60	-1,14 ± 0,07 b	88,0 ± 0,6 a
Verano 2008	Alba	C	-1,17 ± 0,06 a	87,8 ± 0,6 a
		T30	-0,96 ± 0,05 a	90,1 ± 0,7 a
		T60	-0,83 ± 0,09 a	91,8 ± 0,6 b
	Mediodía	C	-1,58 ± 0,03 b	84,6 ± 0,7 a
		T30	-1,43 ± 0,03 b	86,9 ± 0,6 a
		T60	-1,47 ± 0,04 b	86,4 ± 0,7 a

Los valores corresponden a medias ± error estándar (n = 18). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre momentos de medición (alba y mediodía) dentro del tratamiento (p < 0,05).