



**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA**  
**CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA**  
**ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES**  
**DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE**  
**LA NATURALEZA**

---

**CARACTERIZACIÓN DE CINCO LOCALIDADES DE BELLOTO**  
**DEL NORTE (*Beilschmiedia miersii* (Gay) Kosterm.) EN RELACIÓN A**  
**SU VARIABILIDAD GENÉTICA Y RESPUESTA TEMPRANA**  
**FRENTE A RESTRICCIÓN HÍDRICA EN VIVERO**

Memoria para optar al Título  
Profesional de Ingeniero Forestal

**PAOLA LILIANA POCH JIMÉNEZ**

Prof. Guía: Sr. Carlos R. Magni Díaz  
Dr. en Cs Forestales mención en Biología

---

Santiago, Chile

2015

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA**  
**CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA**  
**ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES**  
**DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE LA**  
**NATURALEZA**

**CARACTERIZACIÓN DE CINCO LOCALIDADES DE BELLOTO**  
**DEL NORTE (*Beilschmiedia miersii* (Gay) Kosterm.) EN RELACIÓN A**  
**SU VARIABILIDAD GENÉTICA Y RESPUESTA TEMPRANA**  
**FRENTE A RESTRICCIÓN HÍDRICA EN VIVERO**

Memoria para optar al Título  
Profesional de Ingeniero Forestal

**PAOLA LILIANA POCH JIMÉNEZ**

Calificaciones:	Nota	Firma
Prof. Guía Dr. Carlos Magni Díaz	7,0	.....
Prof. Consejero Dra. Karen Peña Rojas	7,0	.....
Prof. Consejero Dra. Rosa Scherson Vicencio	7,0	.....

## AGRADECIMIENTOS

Hoy me encuentro al final de un periodo, lleno de vivencias, enseñanzas y de crecimiento personal, los cuales se reflejan en alguna medida en el presente trabajo que está a punto de concluir y que fue posible gracias a la ayuda de muchas personas que estuvieron a mi lado; para todas ellas, va mi agradecimiento.

En primera instancia, quiero agradecer a mis padres por su amor, paciencia y apoyo incondicional hacia mí. A mi hermana, por estar a mi lado en las buenas y en las malas. Todo lo que soy es gracias a ellos.

También quisiera agradecer a mi profesor guía, Dr. Carlos Magni, quien me brindo valiosos consejos en el desarrollo de este estudio y también en el profesional. A mis profesoras consejeras, Dra. Karen Peña y Dra. Rosita Scherson, por sus consejos, disposición y observaciones realizadas en este estudio. A los profesores Álvaro Promis, Gabriel Mancilla, Iván Grez, María Teresa Serra y Sergio Espinoza, por su ayuda oportuna y apoyo logístico.

A mis amigos quienes me ayudaron en todo momento y que me dieron su apoyo cuando lo necesité: María Julia, Anita, Andrea, Angie, Carla, Joshy, José, Chiri, Jorge y Patricio. Además a mis compañeros y amigos del equipo CESAF: Seba, Javi, Milza y Betsa A todos ustedes gracias infinitas.

Finalmente, agradezco a la Corporación Nacional Forestal, la cual a través del Fondo de Investigación de Bosque Nativo financio el desarrollo de esta memoria en función del proyecto “Permanencia de Bosques de *Beilschmiedia miersii*. Regeneración según contenido de humedad del suelo y presencia de hojarasca” y también al Dr. Salvador Gezan por gestionar la obtención de la licencia del programa ASReml, y así poder llevar a cabo la presente investigación.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>2. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	6
2.1 Materiales.....	6
2.1.1 Determinación de las localidades .....	6
2.1.2 Colección de la semilla .....	8
2.1.3 Ubicación del ensayo .....	8
2.1.4 Preparación del ensayo.....	8
2.2 Método .....	8
2.2.1 Diseño experimental.....	8
2.2.2 Caracterización de las semillas y descripción de patrones de germinación previa restricción hídrica.....	10
2.2.3 Parámetros de medición relacionados al crecimiento previo a la restricción hídrica.....	11
2.2.4 Variables de medición de las plántulas posterior a la aplicación de restricción hídrica.....	11
2.2.5 Análisis de datos y modelo estadístico.....	13
2.2.6 Parámetros genéticos.....	16
<b>3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	17
3.1 Caracterización de las semillas y descripción de los patrones de germinación .....	17
3.1.1 Ensayo de laboratorio de las semillas previa viverización .....	17
3.1.2 Capacidad germinativa y velocidad de germinación según localidad de procedencia... ..	19
3.2 Descripción del crecimiento inicial de las plantas en la primera temporada de viverización previa a la restricción hídrica .....	21
3.3 Descripción de la respuesta morfo-fisiológica de plantas sometidas a restricción hídrica ..	24
3.3.1 Respuesta morfológica a la restricción hídrica.....	24
3.3.2 Respuesta fisiológica a la restricción hídrica .....	37
3.4 Variación inter-sitios en la plasticidad fenotípica y la asignación de la biomasa frente a la restricción hídrica.....	39
3.4.1 Variación inter-sitios en la plasticidad fenotípica .....	39
3.4.2 Variación inter-sitios en la asignación de la biomasa .....	41
3.5 Estimación de parámetros genéticos .....	45
<b>4. CONCLUSIONES</b> .....	47
<b>5. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	49
<b>6. APÉNDICES</b> .....	58
<b>7. ANEXOS</b> .....	60

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Localidades seleccionadas para la colecta de semillas de <i>Beilschmiedia miersii</i> .....	6
<b>Figura 2.</b> Esquema de la distribución espacial de las plantas por bloque en cada tratamiento.....	9
<b>Figura 3.</b> Índice de Plasticidad Angular ( $\alpha$ ).....	15
<b>Figura 4.</b> Número de semillas de <i>Beilschmiedia miersii</i> por kilogramo.....	17
<b>Figura 5.</b> Porcentaje de viabilidad de las semillas.....	18
<b>Figura 6.</b> Curvas de germinación acumulada según localidad de procedencia de las semillas.....	21
<b>Figura 7.</b> Detalle de las plantas de <i>Beilschmiedia miersii</i> de una temporada de crecimiento.....	21
<b>Figura 8.</b> Resultados del índice de Plasticidad Angular ( $\alpha$ ) según localidad.....	38
<b>Figura 9a.</b> Trayectoria de la relación alométrica para las raíces y las hojas de las cinco poblaciones de <i>B. miersii</i> analizadas.....	41
<b>Figura 9b.</b> Trayectoria de la relación alométrica para las raíces y las hojas de las cinco poblaciones de <i>B. miersii</i> analizadas (continuación).....	42

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Ubicación y descripción de las características climáticas y edáficas de las localidades seleccionadas.....	7
<b>Cuadro 2.</b> Efecto de la localidad de procedencia sobre parámetros de germinación.....	19
<b>Cuadro 3.</b> Valores promedio de los parámetros de crecimiento en la primera temporada para cada localidad de procedencia.....	22
<b>Cuadro 4.</b> Resultados de la regresión logística binaria: Variables predictoras de la presencia/ausencia del cotiledón en <i>B. miersii</i> previa restricción hídrica.....	23
<b>Cuadro 5.</b> Efecto de la restricción hídrica sobre los atributos morfológicos de <i>B. miersii</i> .....	24
<b>Cuadro 6a.</b> Respuesta morfológica de <i>B. miersii</i> sometidas a restricción hídrica para cada localidad de procedencia.....	27
<b>Cuadro 6b.</b> Respuesta morfológica de <i>B. miersii</i> sometidas a restricción hídrica para cada localidad de procedencia (continuación).....	27
<b>Cuadro 7.</b> Resultados de la regresión logística binaria: Variables predictoras de la presencia/ausencia del cotiledón en <i>B. miersii</i> en tratamiento de riego control.....	28
<b>Cuadro 8.</b> Resultados de la regresión logística binaria: Variables predictoras de la presencia/ausencia del cotiledón en <i>B. miersii</i> en tratamiento de restricción hídrica.....	29
<b>Cuadro 9.</b> Efecto de la restricción hídrica sobre la asignación de la biomasa en <i>B. miersii</i> .....	30
<b>Cuadro 10.</b> Asignación de la biomasa en <i>B. miersii</i> sometidas a restricción hídrica para cada localidad de procedencia.....	32
<b>Cuadro 11.</b> Porcentaje de la varianza según modelo mixto lineal, para las características de crecimiento y de biomasa.....	34
<b>Cuadro 12.</b> Valores del potencial hídrico al alba ( $\Psi_a$ ), contenido hídrico relativo (CHR) y módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) para cada localidad de procedencia.....	36
<b>Cuadro 13.</b> Índice de Plasticidad Angular ( $\alpha$ ) para <i>B. miersii</i> sometidas a restricción hídrica para cada localidad de procedencia.....	39
<b>Cuadro 14.</b> Heredabilidad individual y familiar asociada a las características morfológicas presentadas por <i>B. miersii</i> en diferentes tratamientos hídricos.....	43
<b>Cuadro 15.</b> Correlación genética de tipo B entre pares de características en los diferentes tratamientos.....	44

## RESUMEN

*Beilschmiedia miersii* (Gay) Kosterm (Belloto del Norte) es una especie endémica y vulnerable de la zona mediterránea de Chile. Bajo el escenario de cambio climático se prevé que las poblaciones de esta especie se reducirán drásticamente, siendo los sectores con mayor restricción hídrica los más afectados, ya que la principal causa de la mortalidad de las plántulas es debido a la desecación. Sin embargo, es escasa la información acerca de su rango de respuestas frente a la restricción hídrica y cómo ésta puede ser diferencial dependiendo de su variabilidad genética.

El objetivo de este estudio fue caracterizar la capacidad germinativa, el crecimiento inicial, la asignación de biomasa y las respuestas de supervivencia en plántulas de *B. miersii* cultivadas bajo dos regímenes hídricos (regados vs. estrés hídrico). El experimento se llevó a cabo con semillas colectadas en cinco lugares de Chile Central (Quebrada El Pobre, Longotoma, Campus Antumapu, Reserva Privada Altos de Cantillana y Quebrada El Árbol). Posterior a una temporada de crecimiento, las plántulas se sometieron a un período de restricción hídrica calculado sobre la base de la LD50 (es decir, el número de días sin riego resultante de la mortalidad del 50% de las plantas a prueba). Se aplicó un ciclo de 26 días de restricción hídrica. Con estas variables se estiman las respuestas morfo-fisiológicas a la restricción hídrica, el índice de plasticidad angular, la trayectoria de repartición de biomasa, la heredabilidad en sentido estricto y la correlación genética tipo B.

Los resultados indican que las familias de localidades más cercanas a la distribución sur, poseen una mayor capacidad germinativa y una menor mortalidad de las semillas. En condiciones de estrés hídrico, se indica que *B. miersii* da prioridad a la mantención de la fracción área por sobre la radicular ( $A/R = 4,40$ ) y realizaría ajuste elástico de los tejidos, con la finalidad de evitar la abscisión de sus hojas. En particular, se observa que en condiciones de restricción hídrica las familias de Longotoma asignan mayor biomasa a brotes y las familias de la Quebrada El Árbol, otorgan una mayor asignación de biomasa a las raíces, a expensas de los brotes, mostrando una alta plasticidad fenotípica. Además, se observó que la variable con el control genético más elevado para el tratamiento de riego fue la altura ( $h_i^2 = 0,16$  y  $h_r^2 = 0,40$ ) y para la condición de restricción hídrica fueron el peso seco de hoja y tallo ( $h_i^2 = 0,30$  y  $h_r^2 = 0,51$ , respectivamente). Las correlaciones genéticas más elevadas se observaron en el peso seco de hojas y en el número de hojas verdaderas ( $r_{\beta} = 0,80$  y  $r_{\beta} = 0,85$ , respectivamente). Lo anterior indica que las características foliares en *B. miersii* están bajo un importante control genético.

Se concluye, que de acuerdo a estos resultados que indican una escasa respuesta adaptativa de *B. miersii* a condiciones de restricción hídrica y bajo el escenario de cambio climático, la permanencia de la especie se verá afectada negativamente en sectores con déficit hídrico.

**Palabras claves:** *Beilschmiedia miersii*, Germinación, Restricción hídrica, Asignación de biomasa, Evaluación genética.

## ABSTRACT

*Beilschmiedia miersii* (Gay) Kosterm is an endemic and vulnerable tree species of the Mediterranean zone of Chile. Under the climate change scenario it is predicted that populations of the species will be drastically reduced. As the main cause of seedling mortality is due to desiccation, sectors with higher water restriction will experience higher mortality rates; however, information concerning responses of the species to water stress and its genetic control is scarce.

The aim of this study was to analyze the genetic variation of germination capacity, early growth, biomass allocation and survival responses of *B. miersii* seedlings cultivated under two water regimes (well watered vs. water stress). The experiment was carried out with seed collected at five locations in Central Chile (Quebrada El Pobre, Longotoma, Campus Antumapu, Reserva Privada Altos de Cantillana y Quebrada El Árbol). After one growing season seedlings were submitted to a period of water stress based on the LD50 (i.e., number of days without water resulting in 50% mortality). One 26-day cycle of withholding of water was applied. After the period of water stress predawn water potential ( $\psi_a$ ), root collar diameter, height, stem dry weight, leaf dry weight, root dry weight and total dry weight were recorded. Patterns and amounts of phenotypic changes, including changes in biomass allocation, were analyzed with the angular phenotypic change index. Individual and family narrow-sense heritability and genetic correlations were also estimated.

The results indicate that families coming from the southern provenances have a higher germination capacity and lower mortality. Under water stress conditions the species allocates more biomass to the shoots at the expenses of the roots ( $A/R = 4.40$ ). Elastic adjustment was also observed in the water stress treatment, indicating a strategy to prevent abscission of leaves. Families from Longotoma allocating more biomass to shoots, and those families from Quebrada el Árbol presented high phenotypic plasticity, allocating more biomass to roots at the expense of shoots. In the well water treatment trait with the highest heritability was total height (i.e.,  $h_i^2 = 0.16$ ,  $h_r^2 = 0.40$ ), while in the water stress treatment, stem dry weight and leaf dry weight had the highest heritabilities ( $h_i^2 = 0.30$  and  $h_r^2 = 0.51$ , respectively). Higher genetic correlations were observed for leaf dry weight and the number of true leaves ( $r_{\beta} = 0.80$  and  $r_{\beta} = 0.85$ , respectively). This indicates that foliar characteristics of *B. miersii* are under strong genetic control.

That according to these results indicate a low adaptive response to *B. miersii* water restriction conditions can be concluded that under the scenario of climate change will adversely affect the permanence of the species in its sectors with higher water restriction.

**Key Words:** *Beilschmiedia miersii*, Germination, Water stress, Biomass allocation, Genetic evaluation.

## 1. INTRODUCCIÓN

El cambio global, que integra al cambio climático y la pérdida de hábitat, entre muchos otros aspectos, constituye hoy en día una de las principales amenazas a la biodiversidad (Parmesan y Yohe, 2003; Parmesan, 2006). Sus repercusiones sobre los ecosistemas pueden ser diversos e incluso pueden interactuar con otros motores de cambio, tales como la fragmentación y las modificaciones en los usos de suelo (Thuiller *et al.*, 2004). Esta situación generaría cambios en la distribución de especies, aumento de las tasas de extinción y con ello, pérdida de diversidad biológica, cambios en los tiempos de reproducción y en los patrones de crecimiento de las plantas, entre otros (IPCC, 2002).

En relación a las consecuencias del cambio climático proyectadas sobre el territorio de Chile, el estudio de variabilidad climática para el siglo XXI realizado por CONAMA (2006), concluye que el país es altamente vulnerable a los efectos asociados a este fenómeno, debido a la prolongación de los períodos de sequías y al aumento de las temperaturas, especialmente en la zona norte y centro, provocando así un posible desplazamiento en la distribución de la vegetación hacia el sur del país. Esto conllevaría, a la generación de múltiples problemáticas para la zona norte y centro del país (Fuenzalida *et al.*, 1989; Santibáñez, 1999) que, en conjunto con el uso histórico del suelo (cambios en el uso del suelo, quemas recurrentes, sobrepastoreo, entre otros), causaría la emergencia de nuevas combinaciones vegetacionales, las que tardarían centenas de años en alcanzar un nuevo equilibrio (MMA, 2014). Además, este nuevo escenario, ocasionaría un potencial incremento en las tasas de conversión de bosques a matorrales, provocando una selección negativa de especies (Promis, 2010).

Por otro lado, cuando una planta está sometida a condiciones significativamente diferentes de las óptimas para su desarrollo, se dice que está sometida a estrés. Sin embargo, las distintas especies y/o variedades difieren en sus requerimientos óptimos y por tanto, en su susceptibilidad a un determinado estrés (Hsiao, 1973; Alemán *et al.*, 2010). Además, hay periodos o etapas del desarrollo, como el estadio de plántula, donde las especies pueden ser particularmente sensibles a un estrés determinado. El conocimiento de los mecanismos de resistencia al estrés permiten comprender los procesos evolutivos implicados en la adaptación de las plantas a un ambiente adverso, como es el generado en los climas mediterráneos y predecir hasta cierto punto la respuesta vegetal al incremento de la adversidad asociada en muchos casos al cambio global. También, pueden ser aplicados para mejorar las características de las plantas, tanto en su fase de cultivo como en la selección de procedencias de una misma especie que se ajusten a requerimientos ambientales determinados, de manera que contribuyan a mejorar las tasas de supervivencia y crecimiento, principalmente en sitios con escasez de humedad (Kozłowski *et al.*, 1991; Forest Service British Columbia, 1999).

En las plantas, las respuestas o mecanismos para afrontar esta situación de estrés han sido denominadas estrategias, y son características de cada especie, pero en general se producen tres tipos de respuestas en los organismos: respuestas que tienden a evitar o prevenir el estrés, respuestas que permiten tolerar o resistir el estrés y repuestas de escape, donde las plantas completan su ciclo vital antes de la llegada de la situación de estrés (Larcher, 1995).

El estrés hídrico en los tejidos de las plantas, es uno de los principales factores en la limitación del crecimiento (Kramer, 1983). Además de modificar el desarrollo y la morfología, puede generar una disminución en la relación parte aérea/parte radicular, y provocar la abscisión de hojas y frutos (Azcón-Bieto y Talón, 2000).

Por otro lado, los programas de mejora genética de especies arbóreas han demostrado que existen diferencias genéticas en las tasas de crecimiento de las plantas, entre y dentro de cada especie; que los diversos genotipos se adaptan a las condiciones ambientales donde habitan y que, por lo tanto, hay mecanismos que permiten a unos genotipos producir más que otros en condiciones limitantes del suelo (Dewald *et al.*, 1992). Los ensayos de procedencias progenies son el método clásico para determinar el grado en que la variación de caracteres observables, corresponde a una variación genética y cuánto se debe a la influencia del ambiente. La base de los ensayos es observar la respuesta de distintos genotipos creciendo en las mismas condiciones, con lo que se minimiza la influencia ambiental y por ende, se infiere el valor genético (Zobel y Talbert, 1992; Jiménez y Collada, 2008).

Estos ensayos se inician con la selección de localidades o zonas de procedencias; dentro de éstas se eligen puntos de muestreo, desde donde se colectan semillas de árboles individuales para ser representados en ensayos de procedencia-progenie, en los cuales se puede evaluar la calidad genética de los fenotipos seleccionados (Ipinza *et al.*, 1998), además de proporcionar estimaciones de la varianza genética aditiva y heredabilidad (Zobel y Talbert, 1992).

De acuerdo a Zobel y Talbert (1992), los fenotipos corresponden a la siguiente expresión:

$$P = G + E \quad [1]$$

Dónde:

P: Corresponde a la expresión fenotípica de los individuos (lo que apreciamos a simple vista). Es lo medible y define las variables con las que se trabaja.

G: Características genéticas (genotipo), el cual corresponde al potencial genético de los individuos.

E: Características propias del sitio (ambiente). Son los factores no genéticos que afectan al crecimiento y reproducción de los individuos.

Además, se sabe que especies arbóreas procedentes de sitios con diferencias edafoclimáticas contrastantes se han adaptado al ambiente específico, en el cual se han plantado y su éxito dependerá de la calidad de los árboles originales, la intensidad de selección, el tamaño de la población, la amplitud de la base genética y la severidad del nuevo ambiente (Zobel *et al.*, 1987; Zobel y Talbert, 1992). Una manera que tienen las especies para responder a estas nuevas presiones ambientales es a través de la plasticidad fenotípica, la cual corresponde a la respuesta de crecimiento diferencial de los individuos en función de las distintas condiciones ambientales (Gianoli, 2004; Lei *et al.*, 2006), lo que les permite desarrollarse en un amplio rango de ambientes (Bradshaw, 1965).

Sobre la base de lo anterior, se ha observado que en ensayos de restricción hídrica, procedencias de ambientes más xéricos desarrollan más biomasa radical, a diferencia de

procedencias de sitios más húmedos que privilegian el desarrollo de órganos aéreos, (Dewald *et al.*, 1992; Merchant *et al.*, 2007). Sin embargo, la reacción a la sequía puede variar dependiendo de la especie arbórea estudiada, ya que se han registrado casos en que la relación entre la raíz /parte aérea disminuye en plantas sometidas a estrés, lo que lleva a pensar que las diferencias encontradas, a veces, son causadas en mayor medida por la sensibilidad de los tejidos al estado de humedad y a las características de intercambio gaseoso, que por las diferencias entre la superficie absorbente (raíz) y transpirante (parte aérea) (Sands *et al.*, 1984).

Dados los antecedentes previos, es necesario conocer acerca del rango de respuesta frente a la restricción hídrica de las poblaciones arbóreas y cómo ésta puede ser diferencial dependiendo de la variabilidad genética, ya que nos da a conocer la capacidad de responder a los cambios ambientales.

En este contexto, donde se encuentra actualmente *Beilschmiedia miersii* (Gay) Kosterm, (Belloto del Norte), especie de interés para abordar las problemáticas anteriormente planteadas, ya que se ha postulado que la principal causa del decrecimiento de sus poblaciones es la escasez de humedad que afecta a las plántulas (Novoa, 2004). Este decrecimiento es crítico si se considera el cambio climático y sus efectos en la zona central de Chile. Además, existe el agravante de que sus bosques constituyentes poseen una alta fragmentación y aislamiento, lo cual podría tener consecuencias en la viabilidad de éstas, como resultado de una potencial disminución del flujo génico entre sus poblaciones, colocando en riesgo la capacidad adaptativa de éstas frente a estos fenómenos (Hamrick, 2004).

En particular, Belloto del Norte es una especie endémica de la familia Lauraceae y cuya distribución está restringida por sus altos requerimientos hídricos, por lo que sus poblaciones se encuentran fragmentadas y limitadas a quebradas de la Cordillera de la Costa en las Regiones de Valparaíso, Metropolitana y del Libertador General Bernardo O'Higgins (Ramírez *et al.*, 2004).

Belloto del Norte se caracteriza por ser un árbol siempreverde, de 5 a 10 m de altura (Hoffman, 1995), que puede llegar hasta 30 m de alto según Donoso (1974). Presenta un tronco cilíndrico, recto, de diámetro variable entre 70 cm y 1 metro (Donoso, 1974), con ramas cilíndricas, de color castaño; la corteza es grisácea (Rodríguez *et al.*, 1983). Presenta hojas persistentes, simples, opuestas, aromáticas, coriáceas, de color verde brillante por el haz y opacas por el envés (Rodríguez *et al.*, 1983; Hoffman, 1995). Las flores son hermafroditas, actinomorfas, de 2-4 mm de largo, dispuestas en racimos axilares, de 5-10 cm de largo; 6 tépalos, amarillo-verdosos, 9 estambres, 3 estaminodios y estigma capitado (Rodríguez *et al.*, 1983; Hoffman, 1995). El fruto es clasificado como una drupa (Hoffman, 1995), de forma elipsoide, liso, de 4 cm de largo por 2 a 3 cm de diámetro, de color jaspeado y pardo cuando se seca (Donoso, 1974; Rodríguez *et al.*, 1983). Presenta una semilla por fruto (Cabello, 2006).

De acuerdo al Reglamento para la Clasificación de Especies Silvestres según Estado de Conservación (RCE) y mediante el Decreto Supremo N° 50/2008 de la Ley 19.300, sobre Bases Generales del Medio Ambiente, se clasificó a *Beilschmiedia miersii* como Especie

Vulnerable (MINSEGPRES, 2008). Las poblaciones de Belloto del Norte enfrentan múltiples amenazas en toda su distribución, debido principalmente al cambio de uso del suelo, tales como la expansión de la actividad agrícola y el desarrollo de proyectos mineros, además de la fuerte predación de semillas y plántulas, lo cual podría afectar la regeneración del bosque y agregar limitantes adicionales en la sobrevivencia de la población a largo plazo. También, se ha postulado la posibilidad de que la principal causa del decrecimiento de la población sea la escasez de humedad que afecta a las plántulas, ya que en sectores donde existe mayor restricción hídrica la principal causa de la mortalidad de las plántulas es debido a la desecación (Henríquez y Simonetti, 2001; Novoa, 2004).

Por otra parte y desde el punto de vista del hábitat, Novoa (2004) estimó la existencia de unos 180.000 individuos agrupados en sub-poblaciones muy fragmentadas que crecen en 162 localidades y cubren aproximadamente 5.000 ha a esa fecha, la mayoría de las cuales se encuentran en los límites administrativos de la Región de Valparaíso. En particular, Belloto del Norte tiene una distribución local restringida a posiciones ambientales favorables; fondos de quebradas cerca de cursos de agua; laderas protegidas de exposición sur y pequeños valles de depositación creados en el ensanchamiento de pequeñas cuencas (Serra *et al.*, 1986). En general es una especie tolerante, aunque también puede crecer en lugares abiertos siempre que cuente con humedad suficiente (Donoso, 1974).

Los bosques de Belloto del Norte forman parte de la Región del Matorral y Bosque Esclerófilo, Sub-región del Bosque Esclerófilo Costero, siendo características dominantes de esta región las condiciones climáticas de tipo mediterráneo (Gajardo, 1994), con precipitaciones anuales de 384 mm y una prolongada estación seca de hasta siete meses en la zona de distribución norte de la especie (Ramírez *et al.*, 2004). Belloto del Norte forma bosques en asociación con Peumo (*Cryptocarya alba*), Canelo (*Drimys winteri*), Lingue (*Persea lingue*), Lun (*Escallonia sp*), varias mirtáceas y otras especies higrófilas. En estos lugares frecuentemente es la especie dominante en cuanto a tamaño y altura, destacando notoriamente en el paisaje (Novoa, 2004).

Belloto del Norte florece entre el mes de diciembre y febrero, y la maduración de los frutos se produce entre los meses de febrero y abril. Presenta yemas florales y frutos inmaduros al mismo tiempo, lo que permite hacer pronósticos con un año de anticipación sobre la producción de semillas (Cabello, 1987a). No obstante la producción estacional y cíclica de los frutos, las semillas son de carácter recalcitrante o de vida corta, de germinación hipógea, por lo cual es de gran importancia las condiciones microambientales del sustrato para facilitar la germinación y establecimiento de los nuevos individuos (Serra *et al.*, 1986).

Actualmente, se desconocen aspectos acerca de la variabilidad genética y de la plasticidad fenotípica de *Beilschmiedia miersii*, por lo cual es de interés identificar aquellas localidades con orientación hacia la tolerancia a la sequía, ya que se pronostica que bajo el escenario de cambio climático todas sus poblaciones se verán reducidas drásticamente, afectando negativamente la permanencia de la especie en su distribución norte, siendo los factores de mayor relevancia el aumento de la temperatura promedio y la disminución de la precipitación anual (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011).

Es por esta razón que es imperante comprender el estado de la variabilidad de parámetros genéticos y de la plasticidad fenotípica de *Beilschmiedia miersii*, debido a que da a conocer su capacidad de responder a los cambios ambientales, específicamente al estrés hídrico y con ello, es posible identificar aquellas poblaciones o subpoblaciones que requieran de un mayor esfuerzo de conservación.

La presente memoria tiene como objetivo general caracterizar cinco localidades de *Beilschmiedia miersii* (Gay) Kosterm, en relación a su variabilidad genética y respuesta temprana frente a restricción hídrica en vivero, siendo sus objetivos específicos:

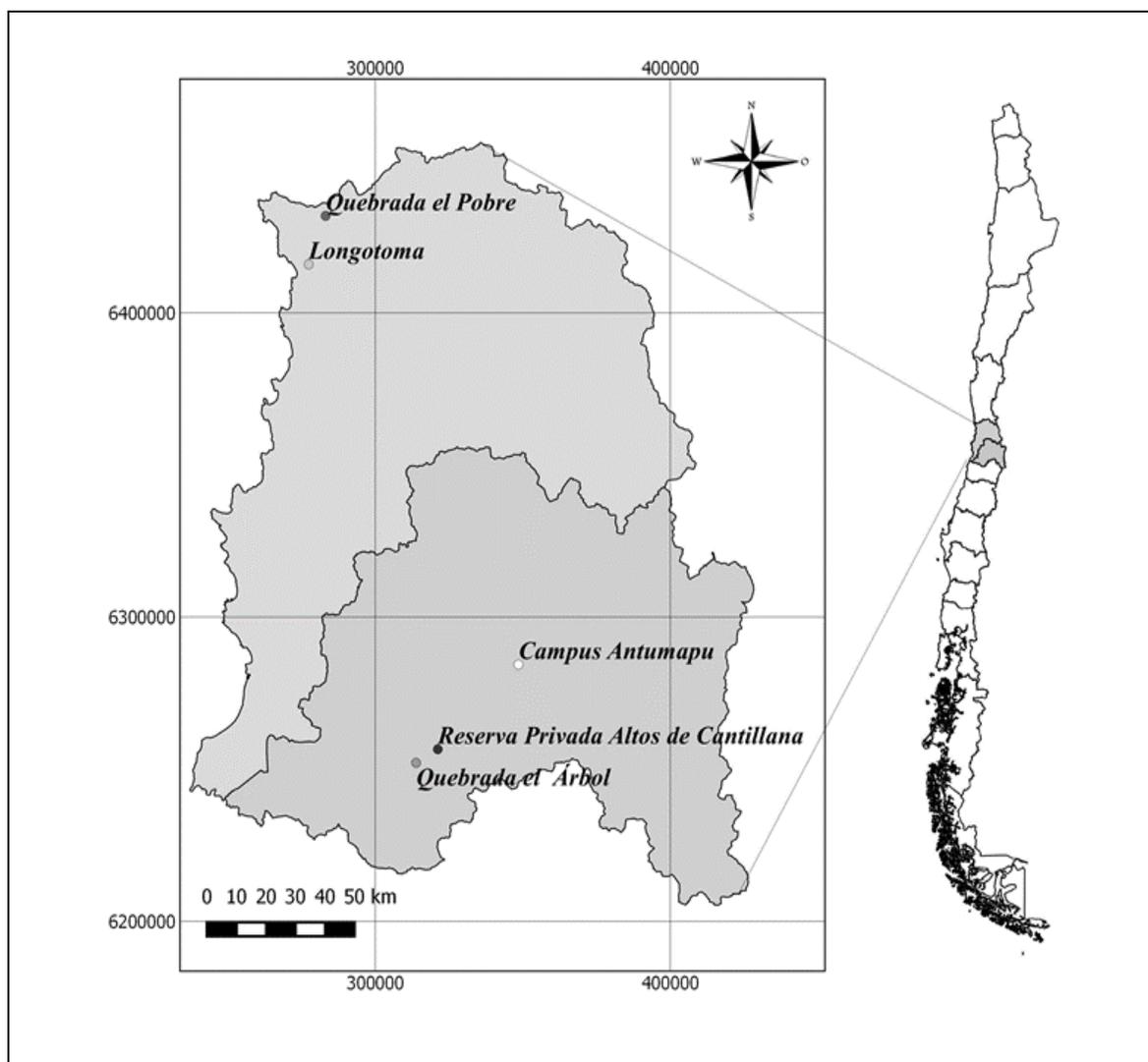
- Caracterizar las semillas colectadas de árboles individuales para cada localidad y describir patrones de germinación.
- Describir los patrones iniciales de crecimiento de las plantas, de cada localidad, en la primera temporada de viverización previa a la restricción hídrica.
- Caracterizar la respuesta morfo-fisiológica de las plantas de cada localidad posterior a la restricción hídrica.
- Describir el grado de plasticidad fenotípica y la asignación de biomasa de las plantas de cada localidad, frente a la situación de restricción hídrica.
- Calcular parámetros genéticos de las plantas de cada localidad asociados a las características morfológicas involucradas en la tolerancia a la sequía.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Materiales

#### 2.1.1 Determinación de las localidades

El ensayo fue conformado por material genético proveniente de cinco localidades seleccionadas, que se encuentran distribuidas de tal modo que abarcaron puntos repartidos en gran parte de la zona de distribución (Figura 1, Cuadro 1).



**Figura 1.** Localidades seleccionadas para la colecta de semillas de *Beilschmiedia miersii*.

**Cuadro 1.** Ubicación y descripción de las características climáticas y edáficas de las localidades seleccionadas.

Localidad	Región	Comuna	Ubicación (UTM)		Clima	Precipitación anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Tipo de suelo	Número de Familias
			Norte	Este					
Quebrada el Pobre	Valparaíso	La Ligua	6431833	283178	Estepa Cálido	150 - 200	14,6	Pedregoso Orgánico	3
Longotoma	Valparaíso	La Ligua	6415907	277436	Semiárido litoral	300 - 350	14,2	Arcilloso Orgánico	10
Campus Antumapu Universidad de Chile (Bajo cultivo y riego)	Metropolitana	La Pintana	6284350	348552	Templado cálido	397	20,5	Franco arenoso	3
Reserva Privada Altos de Cantillana	Metropolitana	Paine	6256492	321221	Templado cálido	439	16,0	Franco Arcillo-Arenoso	12
Quebrada el Árbol	Metropolitana	Melipilla	6252048	313852	Templado cálido	502	13,1	Franco Arenoso	12

Fuente: Paskoff, 1971; Piracés, 1976; CIREN-CORFO, 1990; CENTRO EULA, 2004; Novoa, 2004; BCN, 2013.

### **2.1.2 Colecta de semillas**

En cada localidad se colectaron semillas directamente desde los árboles (evitando la colecta desde el suelo), para así establecer posteriormente el ensayo en vivero. Cada familia corresponde a la descendencia de un árbol, en este caso a cada madre seleccionada en terreno. Las semillas se colectaron entre los meses de febrero y abril del año 2013, encontrándose éstas en el proceso de maduración y dispersión (Cabello, 1987a). En total se colectaron 9.704 semillas, cuyos valores por localidad variaron entre 638 a 5.008 semillas colectadas dependiendo de su disponibilidad. Posteriormente, fueron almacenadas en el Centro Productor de Semillas y Árboles Forestales (CESAF) de la Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza de la Universidad de Chile, para su posterior análisis y siembra.

### **2.1.3 Ubicación del ensayo**

El ensayo se estableció en las dependencias del Vivero Antumapu, del Departamento de Silvicultura y Conservación de la Naturaleza, de la Universidad de Chile, ubicado en la Región Metropolitana, en donde se sembraron 3.168 semillas viables, las cuales forman parte de las 40 familias colectadas. Posteriormente, las semillas se viverizaron durante una temporada (12 meses), para la posterior aplicación del ensayo de restricción hídrica controlada.

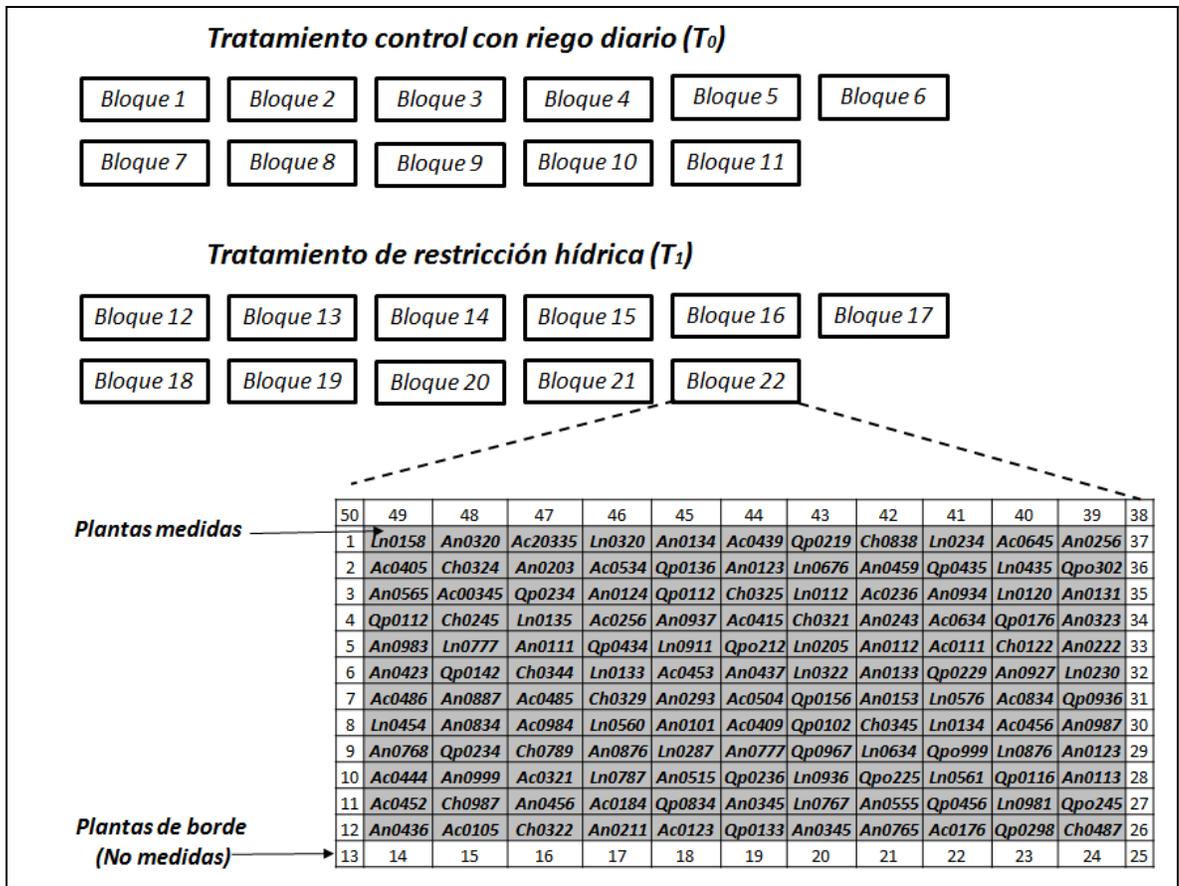
### **2.1.4 Preparación del ensayo**

Para la preparación del ensayo, se sembró directamente la semilla en bolsas de polietileno de 10 x 15 cm, las cuales contenían una mezcla de sustrato de arena, compost y tierra procedente de la localidad Quebrada el Árbol, con proporción 1:1:1. Se procuró que el sustrato tuviera características homogéneas, con la finalidad de reducir el error ambiental y que de esta forma las mediciones posteriores representaran una estimación del valor genético de las familias.

## **2.2 Método**

### **2.2.1 Diseño experimental**

Para la instalación del experimento en vivero, realizado durante la primera semana de abril de 2013, se estableció un diseño experimental de bloques incompletos balanceados, considerando una configuración de Parcelas de árboles múltiples no contiguas. Con este diseño cada una de las familias es representada en cada bloque, las cuales son distribuidas en forma aleatoria (Ipinza *et al.*, 1998). En este ensayo se instalaron 22 bloques, compuestos cada uno por 144 individuos pertenecientes a las distintas familias de cada localidad. El ensayo se dividió en 11 bloques para el tratamiento de restricción hídrica ( $T_1$ ) y 11 bloques para el tratamiento control con riego diario ( $T_0$ ). Cabe destacar que los individuos se organizaron de tal manera que la competencia entre ellos fuera comparable en ambos tratamientos (Figura 2).



**Figura 2.** Esquema de la distribución espacial de las plantas por bloque en cada tratamiento, donde LN58 indica al individuo 58 perteneciente a la familia 01 y cuyo origen es Longotoma.

En la Figura 2 se presenta la distribución de un bloque, en el cual se identificó a cada planta constituyente con una codificación, que indica su localidad de colecta, la familia correspondiente y número asignado a cada individuo. Además, se colocó una banda perimetral de una fila de plantas, con el fin de disminuir el efecto borde.

En relación a la aplicación de la restricción hídrica, este consistió en la variación de la frecuencia de riego. En el tratamiento control ( $T_0$ ) se aplicó riego según la prescripción de vivero (cada dos días durante la realización del ensayo) y en el tratamiento de restricción hídrica ( $T_1$ ) se aplicó un ciclo de sequía hasta alcanzar la Dosis Letal Media (DL50, muerte del 50% de los individuos), el cual se realizó durante el 11 de abril al 6 de mayo del año 2014. Posteriormente, se midió el potencial hídrico de las plantas de *B. miersii* mediante el uso de una cámara Scholander.

### 2.2.2 Caracterización de las semillas y descripción de patrones de germinación previa restricción hídrica

Una vez llegadas las semillas al CESAF después de su recolección, se determinó las siguientes características para cada una de las familias por localidad.

- **Número de semillas por kilogramo:** Se pesaron por separado cuatro lotes de 25 semillas cada uno y se determinó el número de semilla por kilogramo, utilizando la expresión:

$$NSK = \frac{25.000}{P25} \quad [2]$$

Donde: NSK= Número de semillas por kilogramo; P25= Peso promedio de los lotes de 25 semillas en gramos.

- **Tratamiento pre-germinativo y viabilidad de las semillas:** El tratamiento pre-germinativo utilizado fue el remojo de las semillas con agua por 24 h, lo cual se fundamentó en que *B. miersii* tiene semillas que, además de grandes, son de corta vida o recalcitrantes, sólo capaces de germinar mientras se mantengan abundantemente hidratadas, por lo que son altamente sensibles a la desecación (Kermode y Finch-Savage, 2002). Además, la aplicación de este tratamiento cumple la función de homogenizar las semillas en el proceso de germinación. Cabe destacar que no fue aplicado ningún otro tratamiento pre germinativo (mecánico, físico y/o químico), con la finalidad de asegurar que las posibles diferencias observadas en los parámetros germinativos y en la tasa de mortalidad de las semillas colectadas, se debiesen fundamentalmente al efecto de la localidad de procedencia.

Posteriormente, la viabilidad se corroboró con un test de flotación en donde se separaron las semillas vanas (vacías) de las que se hundieron (llenas y viables) (Landis *et al.*, 1998) y se utilizó la siguiente expresión:

$$V = \frac{SV}{T} 100 \quad [3]$$

Donde: V = Viabilidad, SV = número de semillas viables y T= número total de semillas de cada una de las familias por localidad.

Posterior a la aplicación del tratamiento pre germinativo, se determinaron los siguientes parámetros:

- **Capacidad germinativa:** Porcentaje de semillas germinadas al finalizar el ensayo Cabello (1979).
- **Valor máximo de Czabator:** Máximo cociente obtenido a partir del porcentaje de germinación acumulada en cualquier día, dividido por el número de días transcurrido en alcanzar dicho porcentaje (Czabator, 1962).
- **Energía germinativa:** Es el porcentaje más alto de semillas germinadas desde el comienzo del ensayo. Es una medida de la velocidad de la germinación y se determina a través del parámetro Valor máximo de Czabator (Cabello *et al.*, 2001).

- **Periodo de energía:** Tiempo que se requiere para alcanzar el valor máximo de germinación (Cabello *et al.*, 2001).

- **Mortalidad de las semillas:** Se determinó mediante corte y observación del embrión de todas las semillas que no germinaron, una vez cumplida la primera temporada de siembra. Se consideró una semilla como muerta, cuando presentaba los cotiledones de un color anormal o con algún grado de ataque de hongos (Cabello, 1979).

### 2.2.3 Parámetros de medición relacionados al crecimiento previo a la restricción hídrica

Una vez cumplida la primera temporada de viverización de las plantas y previa a la aplicación de la restricción hídrica, se realizó la medición de parámetros relacionados a diversas características del crecimiento para cada una de las familias por localidad, las cuales se mencionan a continuación:

- **Crecimiento en altura (cm):** Se midió la altura alcanzada desde la inserción de los cotiledones hasta el extremo del meristemo apical.

- **Diámetro a la altura del cuello de la raíz (mm):** Se registró el diámetro alcanzado a la altura del cuello posterior a la primera temporada de siembra.

- **Índice de esbeltez:** Se estimó el índice de esbeltez, el cual se define como el cociente entre la altura (cm) y el DAC (mm).

$$I.E = \frac{\text{Altura}(cm)}{\text{DAC}(mm)} \quad [4]$$

- **Número de hojas verdaderas:** Se cuantificó el número de hojas verdaderas, como parámetro indicador de la transición del estado de plántula a planta (Leskovar, 2001).

- **Presencia de Cotiledones:** Se evaluó la presencia de cotiledones una vez cumplida la primera temporada de viverización de las plantas.

### 2.2.4 Variables de medición de las plántulas posterior a la aplicación de la restricción hídrica

Al finalizar el ciclo de restricción hídrica se realizó una segunda medición de los parámetros de crecimiento, como también la medición del peso seco de hojas, tallo, raíz y cotiledón para cada individuo perteneciente a cada localidad de procedencia y tratamiento. Estos datos se utilizaron para obtener los valores de las siguientes variables e índices relacionados con el crecimiento:

- **Mortalidad (%):** Se contaron las plantas muertas por familia de cada procedencia al finalizar el ciclo de restricción hídrica y se determinó mediante la siguiente ecuación.

$$\% \text{ Mortalidad} = \frac{N^{\circ} \text{ de individuos muertos} * 100}{N^{\circ} \text{ individuos totales al inicio del experimento}} \quad [5]$$

- **Crecimiento en altura (cm):** Se registró la altura alcanzada desde la inserción de los cotiledones hasta el extremo del meristemo apical. El crecimiento en altura se determinó por la diferencia de las medidas desde el inicio del tratamiento y al final del ciclo de restricción hídrica.

Este parámetro se determinó como un indicador de la superficie fotosintética y del área de transpiración, representando así su capacidad de almacenar carbohidratos (Prieto *et al.*, 1999).

- **Diámetro a la altura del cuello de la raíz (mm):** Se midió el diámetro alcanzado a la altura del cuello, desde el inicio del tratamiento y en el final del ciclo de restricción hídrica.

Este parámetro se determinó como un indicador de que a mayor diámetro existe un mayor transporte de agua, nutrientes y mayor resistencia a daños por temperaturas altas (Prieto *et al.*, 1999).

- **Índice de esbeltez:** Se determinó y comparó el I.E obtenido al inicio del tratamiento y en el final del ciclo de restricción hídrica, con la finalidad de evaluar la existencia de correlación en el incremento o decrecimiento entre ambos parámetros (Altura y DAC) (Mexal y Landis, 1990).

- **Peso seco (g):** Se registró con una balanza de precisión. El secado de las muestras se realizó en estufa a 65°C, durante 24 horas o hasta alcanzar un peso seco constante. Se pesaron por separado las hojas (PSh), el tallo (PSt), la raíz (PSr) y el cotiledón (PSc). Se consideró la longitud del tallo desde el extremo del meristemo apical hasta el cuello del tallo y la longitud radicular se consideró desde el cuello del tallo hasta el extremo inferior de la raíz.

- **Relación parte aérea/raíz:** La relación parte aérea/raíz se obtuvo de la división del peso seco de la parte aérea de la planta por el peso seco de la raíz y es una variable morfológica usada comúnmente para la evaluación de las plantas, sobre la base de que a cierta cantidad de área foliar se necesita una cierta cantidad de raíces para obtener agua del suelo y compensar la transpiración (Bernier *et al.*, 1997). Mexal y Landis (1990) reportan que la relación ideal parte aérea/raíz debe ser mayor a 0,40, equivalente a 1:2,5.

- **Relación peso foliar a peso total (RPF):** Masa foliar producida por unidad de masa total. Se calculó con la siguiente ecuación:

$$RPF = \frac{PSh}{PStotal} \quad [6]$$

Donde: PSh es el peso seco de las hojas en gramos (g).

PStotal es el peso seco total de la planta en gramos (g).

## 2.2.5 Análisis de datos y modelo estadístico

### 2.2.5.1 Parámetros de germinación

Los resultados relacionados con la descripción de patrones de germinación, se analizaron estadísticamente mediante análisis de varianza de un factor, para la determinación de posibles diferencias significativas entre las localidades de origen. Previo el análisis, a los datos expresados en porcentaje se les realizó la transformación de BLISS con el fin de estandarizar la muestra. En aquellos casos en que hubo diferencias significativas, se realizó el test de comparaciones múltiples de Duncan (Little y Hills, 1976).

### 2.2.5.2 Regresión logística binaria

Asumiendo que la presencia de cotiledones puede ser medida como una respuesta de tipo discreto y que está relacionada con los principales parámetros de crecimiento, tales como altura (H), diámetro a la altura del cuello (DAC) y en el número de hojas verdaderas, así como también la localidad de procedencia de las plantas, fue utilizado un modelo de regresión logística binaria con el fin de determinar cuáles de las variables anteriormente mencionadas, influyen significativamente en la presencia del cotiledón en *B. miersii*, tanto en condiciones de riego como en restricción hídrica.

En la regresión logística binaria, la variable dependiente puede tomar el valor **1** con una probabilidad del suceso  $p$ , o el valor **0** con la probabilidad de no ocurrencia  $1-p$ . Puesto que la variable dependiente es dicotómica, se admiten dos valores posibles:

Y= 1: Presencia de cotiledones; 0: Ausencia de cotiledones.

La relación entre la variable dependiente y las variables independientes no es una función lineal. Los coeficientes estimados de la regresión tienen una interpretación ventajosa debido a que permite mostrar los incrementos o decrementos de la probabilidad estimada de acuerdo al cambio unitario en los valores de las variables independientes. Se utilizó el valor de  $p$  inferior a 0,05 como estadísticamente significativo (Anaya-Romero *et al.*, 2005; Domínguez, 2011).

### 2.2.5.3 Evaluación de parámetros hídricos

Para evaluar y caracterizar los parámetros hídricos de los individuos pertenecientes a cada localidad de procedencia, se realizaron mediciones de los potenciales hídricos al alba ( $\Psi_a$ ) utilizando una bomba de presión (cámara Scholander) modelo 600 PCI. Para lo cual, se extrajo una ramilla ubicada en el tercio superior de cada una de las 12 plantas seleccionadas de manera aleatoria, para cada localidad de origen y tratamiento (120 plantas en total).

Con la finalidad de conocer otros parámetros relacionados con el funcionamiento hídrico bajo condiciones de restricción hídrica ( $T_1$ ) y compararlos con el tratamiento control con riego diario ( $T_0$ ), se construyeron curvas de presión volumen (P/V) y para ello se trabajó con las ramillas del material utilizado en la medición de  $\Psi_a$ .

Las curvas de presión volumen fueron utilizadas para estimar el contenido hídrico relativo (CHR) y módulo de elasticidad de la pared celular ( $\epsilon$ ). Para lo que se cuantificó el peso fresco (Pf), con una balanza de precisión. Luego, cada ramilla fue colocada en un frasco con agua destilada por 24 horas en oscuridad y a 4°C, para obtener el peso hidratado (Ph). Posteriormente, el peso seco (Ps) se determinó después que las ramillas permanecieran en estufa a 65°C hasta alcanzar un peso constante. Estos datos se utilizaron para calcular el contenido hídrico relativo en porcentaje (CHR%), mediante la siguiente ecuación (Weatherley, 1970):

$$CHR\% = 100 * \frac{(Pf - Ps)}{(Ph - Ps)} \quad [7]$$

Finalmente, el módulo de elasticidad de la pared celular ( $\epsilon$ ) fue calculado con la siguiente ecuación (Tyree y Richter, 1981):

$$\text{Módulo de elasticidad } (\epsilon) = \frac{\Delta\Psi_P}{\Delta CHR} \quad [8]$$

Donde:  $\Psi_P = a*CHR + b$ , siendo a y b coeficientes de regresión.

#### 2.2.5.4 Modelo estadístico

Los datos obtenidos fueron analizados mediante un diseño jerárquico, considerando las familias anidadas dentro de cada localidad, con el fin de realizar estadística descriptiva y obtener los componentes de la varianza, la cual generó valores por familia y localidad. Esto se obtuvo mediante el método de la máxima verosimilitud restringida REML, el cual es en la actualidad un procedimiento ampliamente utilizado para la estimación de componentes de varianza (Mora y Perret, 2007). Las comparaciones entre las medias de los tratamientos se realizaron a través de la prueba de rangos múltiples de Tukey al nivel del 5%. En el análisis de los datos se utilizó el programa SPSS v20.

Cabe mencionar que se utilizó el modelo mixto lineal (Montgomery, 1992), que considera el tratamiento de riego como factor fijo y las familias y localidades como factores aleatorios.

$$y_{ijkl} = \mu + R_i + O_j + F(O)_{kj} + R_i * F(O)_{kj} + e_{ijkl} \quad [9]$$

Donde:

$y_{ijkl}$  = Variable respuesta, correspondiente a la *l*-ésima planta de la *j*-ésima familia anidada en la *k*-ésima localidad, dentro del *i*-ésimo tratamiento de riego.

$\mu$  = Media general fija.

$R_i$  = Efecto fijo del *i*-ésimo tratamiento de riego.

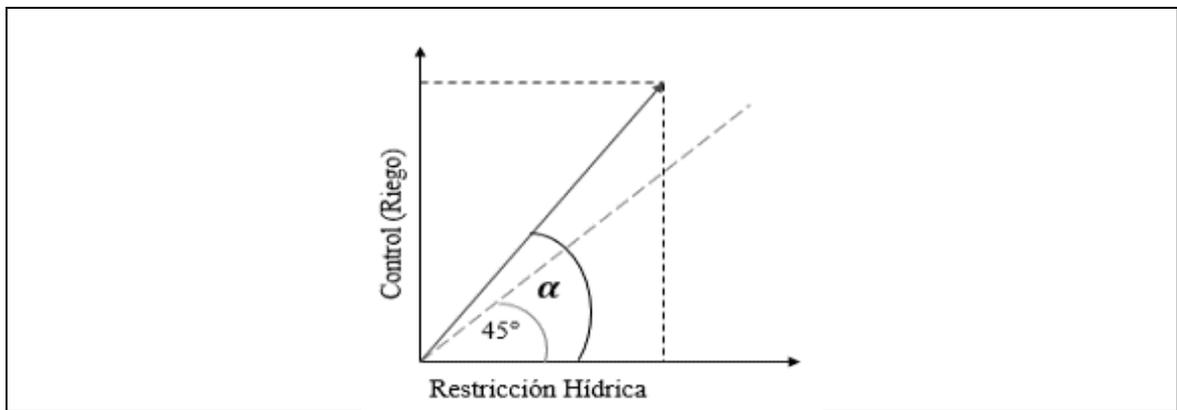
$O_j$  = Efecto aleatorio de la *j*-ésima localidad de origen.

$F(O)_{kj}$  = Efecto aleatorio de la *k*-ésima familia anidada en la *j*-ésima localidad de origen.

$R_i * F(O)_{kj}$  = Efecto aleatorio de la interacción del *i*-ésimo tratamiento de riego con la *k*-ésima familia anidada en la *j*-ésima localidad de origen.

$e_{ijkl}$  = Error aleatorio residual de la *l*-ésima planta de la *k*-ésima familia anidada en la *j*-ésima localidad, dentro del *i*-ésimo tratamiento de riego.

Como complemento al Andeva, se determinó el grado de plasticidad fenotípica de los parámetros de crecimiento: altura, DAC, índice de esbeltez y el número de hojas verdaderas de las distintas familias, utilizando el Índice de Plasticidad Angular (Chambel *et al.*, 2007). Para esto se representó la posición de cada familia en el espacio definido por su valor fenotípico medio en condiciones de restricción hídrica (en el eje de las abscisas) y riego (en el eje de las ordenadas), según el procedimiento sugerido por Pigliucci y Schlichting (1996). En este gráfico, a cada familia corresponde un único punto y cuando se utiliza la misma escala para los dos ejes, la diagonal principal representa la línea de plasticidad nula. Por otra parte, el valor de la tangente del ángulo  $\alpha$  formado por la línea que une cada punto con el origen y el eje de las abscisas (pendiente) puede interpretarse como un índice de plasticidad o de cuantificación de cambio fenotípico (Figura 3). La principal ventaja de este índice es que la pendiente refleja el cambio en términos relativos, lo cual posee mayor significancia desde un punto de vista biológico. Además, este índice también refleja la dirección de la respuesta, lo cual tiene relevancia biológica (Via, 1993).



**Figura 3.** Índice de Plasticidad Angular ( $\alpha$ ). La diagonal principal representa la línea de plasticidad nula y la tangente del ángulo  $\alpha$  corresponde al valor del Índice de Plasticidad Angular.

Para el análisis de asignación de biomasa, se realizó un análisis alométrico, a través de la regresión de los logaritmos naturales de cada componente de la biomasa (peso seco del tallo, hojas y raíz) (Müller *et al.*, 2000; Poorter y Nagel, 2000). Los cambios en los patrones de asignación fueron evaluados mediante la comparación de las pendientes e intersecciones correspondientes a los diferentes niveles de riego. Por ejemplo, cuando en una familia o localidad existe una fuerte relación lineal entre los diversos segmentos de biomasa, las dos líneas de regresión, correspondiente a los dos tratamientos de riego, se superponen. La pendiente de las líneas será diferente sólo si el tratamiento de estrés hídrico provoca cambios significativos en la relación entre las tasas de crecimiento de los brotes y raíces (Schlichting y Pigliucci, 1998).

## 2.2.6 Parámetros genéticos

Para las estimaciones de los parámetros genéticos se utilizó el método de la máxima verosimilitud restringida REML. Los componentes de la varianza asociados a cada rasgo morfológico en cada uno de los regímenes de riego, se estimaron mediante un modelo mixto lineal (ver ecuación [9]). En el análisis de los datos se utilizó el programa ASReML v3.0 (Gilmour *et al.*, 1995).

### 2.2.6.1 Heredabilidad

La heredabilidad expresa la proporción de la variación en una población que es atribuible a diferencias genéticas entre los individuos que la componen (Zobel y Talbert, 1992). Para el cálculo de la heredabilidad para los caracteres de interés, se asume que los individuos de una misma familia poseen un coeficiente de parentesco de 0,25, ya que corresponden a medios hermanos, lo que implica que la varianza genética entre progenies contiene, en este caso, 1/4 de la varianza genética aditiva de la población (Stansfield, 1992).

Por lo tanto, la estimación de la heredabilidad individual en sentido estricto para cada característica morfológica fue calculada como:

$$h_i^2 = \frac{4 \sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{fb}^2 + \sigma_e^2} \quad [10]$$

Donde  $\sigma_f^2$  es la varianza familiar,  $\sigma_{fb}^2$  es la varianza familiar dentro de los bloques y  $\sigma_e^2$  es componente de la varianza ambiental.

Además, se estimó la heredabilidad en sentido estricto para la media de las familias para cada característica morfológica, con la siguiente ecuación (Carles *et al.*, 2012):

$$h_f^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + (\sigma_{fb}^2/b) + (\sigma_e^2/kb)} \quad [11]$$

Donde  $\sigma_f^2$  es la varianza familiar,  $\sigma_{fb}^2$  es la varianza dentro de los bloques,  $\sigma_e^2$  es el componente de la varianza ambiental,  $b$  es la media armónica del número de repeticiones para cada familia, y  $k$  es la media armónica del número de árboles por bloque.

### 2.2.6.2 Correlación genética

La correlación existente entre árboles de una misma familia que crecen en ambientes hídricos diferentes, se estimó a través del coeficiente de correlación de **tipo B** ( $r_B$ ) (Burdon, 1977). Expresado como:

$$r_B = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{f*R}^2} \quad [12]$$

Donde  $\sigma_f^2$  es el componente de la varianza familiar, y  $\sigma_{f*R}^2$  es la varianza de la interacción familia y régimen hídrico.

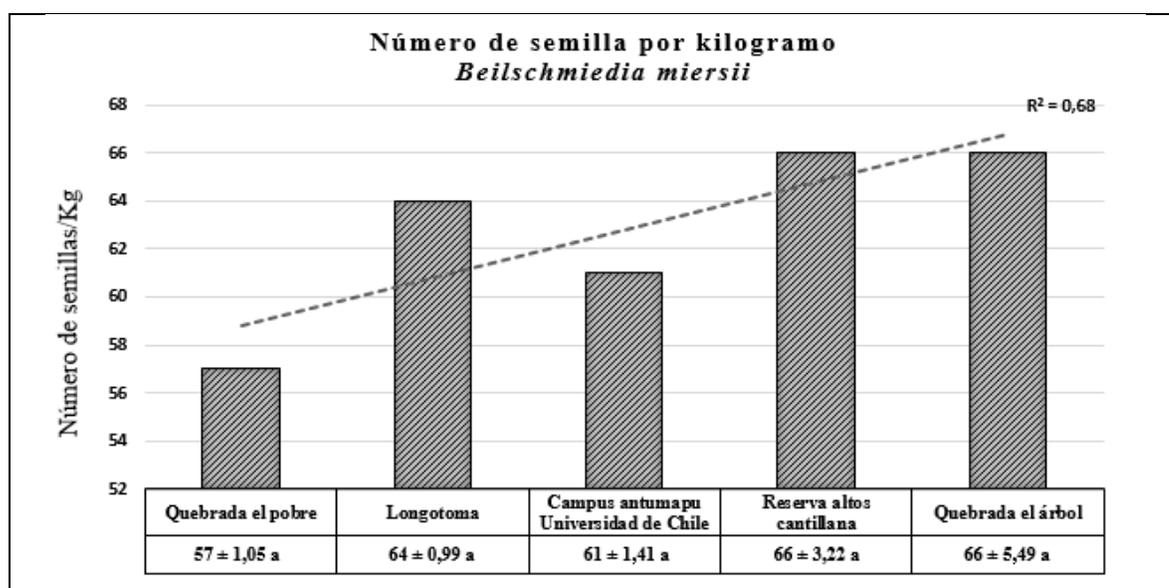
### 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### 3.1 Caracterización de las semillas y descripción de los patrones de germinación

##### 3.1.1 Ensayo de laboratorio de las semillas previa viverización

###### 3.1.1.1 Número de semillas por kilogramo

Del análisis en laboratorio de las semillas de *B. miersii*, previo a su instalación en vivero, se obtuvo como resultado que el número de semillas por kilogramo se encuentra dentro del rango (52 a 80) descrito por diversos autores para la especie (Donoso y Cabello, 1978.; Anselmo, 1998; Acuña, 2001).



**Figura 4.** Número de semillas de *Beilschmiedia miersii* por kilogramo, según procedencia. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ( $\alpha=0,05$ ). (Valor media  $\pm$  error estándar).

En general, se observa que el número de semillas por kilogramo (característica relacionada con el peso y el tamaño de la semilla) no presenta diferencias significativas en cuanto al origen de las familias analizadas. Sin embargo, existe una clara tendencia a que las semillas de origen más septentrional presenten un menor número de semillas por kilogramo y por ende semillas levemente más pesadas. Este comportamiento fue reportado por Jurado y Westoby (1999) para distintas especies sujetas a sequía, las cuales tienden a producir semillas más pesadas, lo que podría tener que ver con generar una mayor cantidad de masa para la formación de raíces durante los primeros estadios del crecimiento, con el fin de alcanzar mayores profundidades.

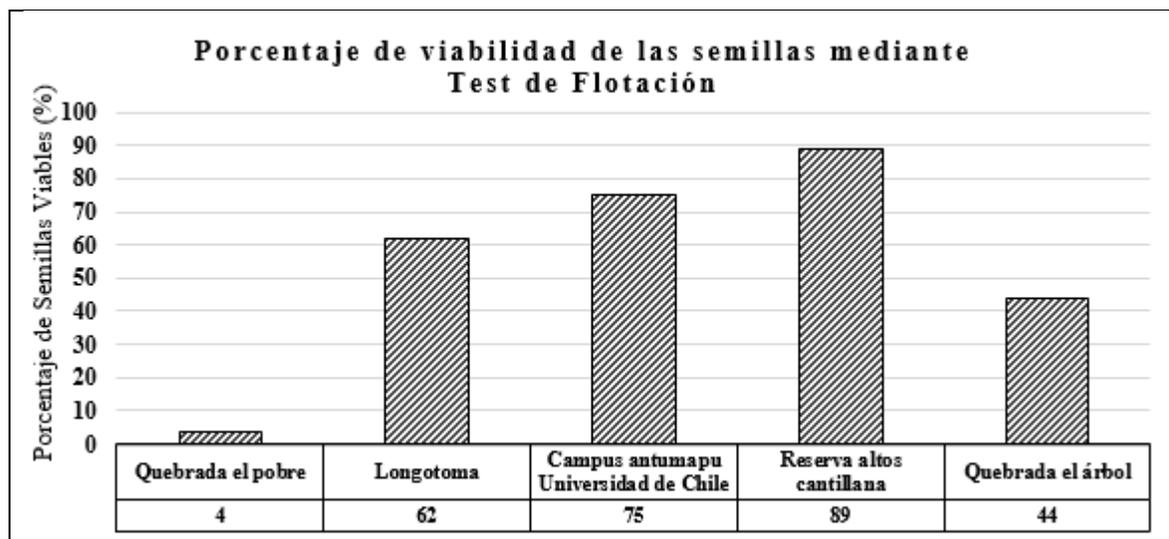
Stebbis (1950) y Correa *et al.* (2013) mencionan que el carácter tamaño y peso de las semillas tiene significancia entre variedades y/o especies, y que son menos susceptibles a ser modificados por el ambiente, por lo cual estarían fijados genéticamente. Por otro lado, Donoso (1979) concluye para *Nothofagus obliqua* que las semillas de mayor tamaño tienen

un mayor éxito de establecimiento en condiciones de sequía, indicando que es una respuesta genotípica asociada a poblaciones adaptadas a hábitat con menor disponibilidad hídrica.

Cabe destacar que las semillas procedentes del Campus Antumapu de la Universidad de Chile y que provienen de individuos cultivados bajo condiciones de riego, responden a un comportamiento de procedencias más septentrionales con menor disponibilidad hídrica. Esto puede ser respuesta a que aquellos individuos cultivados fueron colectados a comienzo de la década del 70 en la Cuesta el Melón, Región de Valparaíso (Serra, 2015) y cuya localidad se caracteriza por la presencia de un clima definido por una prolongada temporada seca (Precipitación anual alcanza promedios cercanos a los 300 mm y la temperatura media anual de 14,4 °C) (Mansilla, 2007).

### 3.1.1.2 Viabilidad de las semillas

Los resultados obtenidos arrojan que mediante el método de flotación, las semillas de *B. miersii* mostraron una viabilidad entre un 4 y un 89% por localidad (Figura 5). La variabilidad observada para este parámetro puede ser explicada por la heterogeneidad de los factores externos (temperatura ambiental, precipitaciones, entre otros), como internos (contenido en humedad, genotipo, estado de desarrollo, entre otros) que afectan al desarrollo y maduración de las semillas.



**Figura 5.** Porcentaje de viabilidad de las semillas, según localidad de procedencia.

Las semillas que mostraron una mayor viabilidad fueron las pertenecientes a las familias procedentes de las localidades Campus Antumapu-Universidad de Chile y Reserva Altos de Cantillana, los cuales reportaron un promedio de 75 y 89% de semillas viables, respectivamente. Las semillas con menores valores de viabilidad fueron las pertenecientes a las localidades Quebrada el Pobre y Quebrada el Árbol, las cuales obtuvieron un promedio de 4 y 44% de semillas viables, respectivamente (Figura 5).

Acuña (2001) registró para semillas de *B. miersii* colectadas en la localidad de Rangue, Región Metropolitana, una viabilidad promedio de 98%. Esta diferencia en la viabilidad de

las semillas se puede deber a que son recalcitrantes, sólo capaces de germinar mientras se mantengan abundantemente hidratadas y, por lo que son altamente sensibles a la desecación y a las altas temperaturas ambientales de desarrollo (Kermode y Finch-Savage, 2002).

Por otro lado, se puede mencionar el caso de localidades más septentrionales, como son Quebrada el Pobre y Longotoma, en donde además de poseer una escasa semillación se encontró que una gran cantidad de los frutos poseían claros signos de ataque de insectos (*Hypothenemus sp.*). Los cuales se caracterizaban por presentar perforaciones en la testa y el interior con pequeñas galerías, dejándolos totalmente inviables, lo que implica una baja cantidad de propágulos efectivamente disponibles en cada población (Anexo 1). Sin embargo, las semillas afectadas no se utilizaron para el presente estudio y se dejaron en cuarentena, mediante previo aviso a las autoridades correspondientes (SAG).

### 3.1.2 Capacidad germinativa y velocidad de germinación según localidad de procedencia

Los resultados obtenidos por los análisis de varianza para la capacidad germinativa, valor máximo de Czabator y mortalidad, indican que la localidad de procedencia de las semillas es un factor de importancia en la germinación y sobrevivencia, ya que existen diferencias significativas a un nivel de confianza del 95%.

En general, se observa como tendencia que en la medida que las semillas procedían de localidades más cercanas a la distribución sur de la especie, aumentó la capacidad germinativa y el valor máximo Czabator, y disminuyó el porcentaje de mortalidad (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Efecto de la localidad de procedencia sobre parámetros de germinación.

LOCALIDAD	C.G %	V. MÁX	E.G %	P.E. DIAS	MORTALIDAD %
Quebrada el Pobre	29,97 b	0,11 b	27,19	246	68,71 a
Longotoma	34,43 bc	0,17 b	26,72	207	58,89 ab
Campus Antumapu Universidad de Chile	48,44 a	0,18 a	43,32	246	47,82 b
Reserva Privada Altos de Cantillana	41,85 ac	0,23 a	32,00	145	56,11 b
Quebrada el Árbol	80,41 d	0,41 d	62,81	173	19,56 c

---

C.G%: Capacidad germinativa; V. MAX: Valor máximo de Czabator; E.G %: Energía germinativa; P.E. DIAS: Periodo de energía. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ( $\alpha=0,05$ )

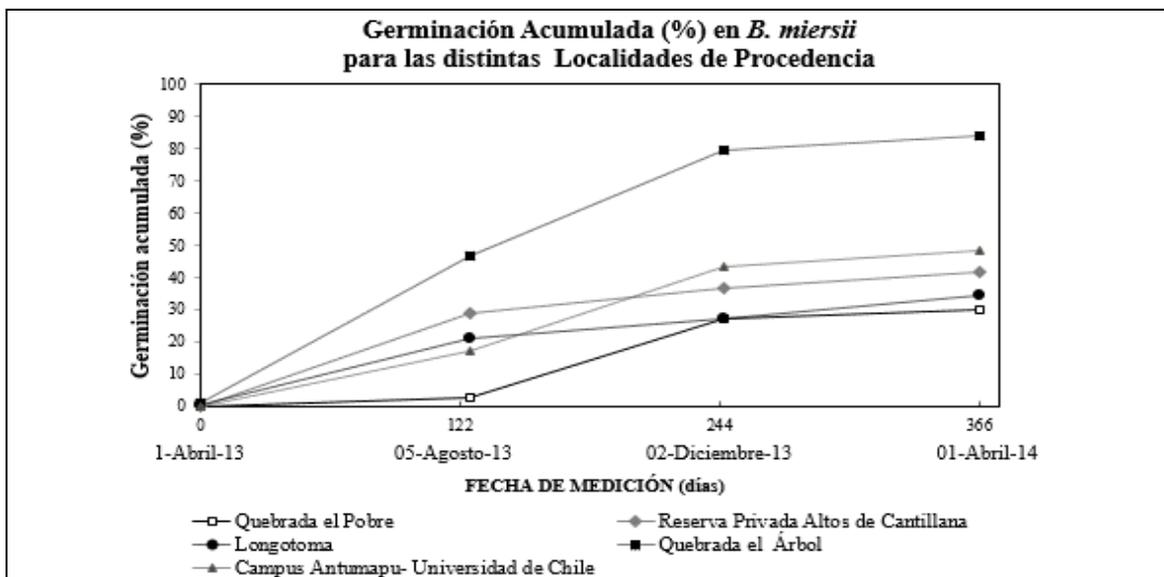
De acuerdo a los análisis efectuados, las semillas de procedencia Quebrada el Pobre y Longotoma, y cuyo origen es más septentrional, muestran menores valores de capacidad germinativa cercanos a 30 y 34% respectivamente. Este comportamiento se repite con el parámetro del valor máximo de Czabator con valores 0,11 y 0,17 respectivamente, los cuales representan que la máxima tasa de germinación alcanzada se logró con 246 y 207 días transcurridos desde el comienzo del ensayo, respectivamente. Cabe destacar, que ambas localidades presentaron semillas con mayores tasas de mortalidad al final del periodo del ensayo (Cuadro 2).

Por otro lado, las semillas procedentes del Campus Antumapu y de la Reserva Privada Altos de Cantillana no presentaron diferencias significativas entre sí para las variables en análisis. La capacidad germinativa fluctuó entre 48 y 42% respectivamente, y el valor máximo de Czabator obtenido fue de 0,18 y 0,23 respectivamente. La diferencia la marcó el número de días necesarios para la obtención del valor máximo, donde las semillas colectadas en la Reserva Privada Altos de Cantillana, requirieron sólo 145 días desde el inicio del ensayo (Cuadro 2).

En particular, las semillas procedentes de la localidad Quebrada Árbol (origen de colecta más austral) presentaron el mayor valor para la capacidad germinativa y el valor máximo Czabator, cuyos valores fueron de 80% y 0,41 respectivamente. Además, presentó la menor tasa de mortalidad de las semillas al término del ensayo (20%). Cabe mencionar, que los resultados obtenidos difieren significativamente con las semillas colectadas en las otras localidades de origen (Cuadro 2).

Cabello y Anselmo (1999), determinaron para semillas de *B. miersii* colectadas en la localidad de Rangué que la capacidad germinativa en vivero fluctuó entre 93 y 100%; y la energía germinativa entre 84 y 95% con períodos de energía entre cinco y seis meses, sin embargo las semillas fueron tratadas previamente con almacenamiento frío-húmedo antes de ser sembradas y que en conjunto con la aplicación de distintos tiempos de estratificación fría, podrían ser los responsables de los altos valores de germinación y valores máximos alcanzados por las semillas.

Es necesario destacar, que en general las semillas obtuvieron las mayores tasas de germinación entre los meses de agosto y diciembre (122 a 244 días transcurrido el ensayo), para luego disminuir su tasa de germinación en los meses posteriores (Figura 6). Estos datos son coincidentes con los obtenidos por Anselmo (1998), en semillas colectadas en la localidad de Rangué, las cuales registraron las mayores tasas de germinación entre los meses de septiembre y enero, con siembras efectuadas el primero de abril, alcanzando un 100% de semillas germinadas al finalizar el ensayo.



**Figura 6.** Curvas de germinación acumulada según localidad de procedencia de las semillas.

Por último, cabe mencionar que los resultados anteriores son coincidentes con lo registrado por diversos autores para especies del género *Glycine* y *Phaseolus*, donde a mayor cantidad de días en condiciones de estrés hídrico durante la formación de la semilla, menores son los porcentajes de germinación (Dornbos *et al.*, 1989.; Salinas *et al.*, 1996; Castañeda *et al.*, 2006). Incluso, ensayos de germinación de especies leñosas pertenecientes a la Región Mediterránea de Chile Central, mostraron una baja tasa de germinación en semillas encontradas en lugares con baja precipitación y en áreas abiertas (Figuerola *et al.*, 2004).

### 3.2 Descripción del crecimiento inicial de las plantas, en la primera temporada de viverización, previa a la restricción hídrica

Posterior a la primera temporada de crecimiento y previo a la aplicación del tratamiento de restricción hídrica, se verificó que el desarrollo de las plantas en vivero fuera homogéneo en cada bloque, para así asegurar la competencia equitativa en ambos tratamientos. Al evaluar el efecto de los bloques no se observaron diferencias significativas en los principales parámetros de crecimiento, tales como diámetro a la altura del cuello (DAC) y altura (H), así como tampoco en el índice de esbeltez y en el número de hojas verdaderas ( $\alpha= 0,05$ ) (resultados no mostrados).



**Figura 7.** A.- Detalle de las plantas de *Beilschmiedia miersii* de una temporada de crecimiento.; B.- Distribución espacial de las plantas en vivero.

Sin embargo, al evaluar el efecto de la localidad de procedencia en el crecimiento de las plantas de *B. miersii* en la primera temporada de viverización, se observó que difieren entre sí a un nivel de significancia  $p < 0,05$  (Cuadro 3).

Tras una temporada de viverización, se registró un promedio general de 13,4 cm de crecimiento en altura para la especie. Sin embargo, se observó que las familias pertenecientes a la localidad Quebrada el Pobre poseen en promedio 9,4 cm de altura, la cual presenta valores significativamente menores a las familias procedentes de la localidad Quebrada el Árbol, cuyo valor promedio es 13,9 cm. Cabe destacar que las familias procedentes del resto de las localidades no presentaron diferencias significativas para este parámetro (Cuadro 3). Estos valores concuerdan con los obtenidos por Cabello (1987b) para la especie, las cuales alcanzaron entre 10 y 30 cm de altura en una temporada de vivero.

**Cuadro 3.** Valores promedio de los parámetros de crecimiento en la primera temporada para cada localidad de procedencia.

LOCALIDAD	ALTURA (cm)	D.A.C (mm)	ÍNDICE DE ESBELTEZ	Nº DE HOJAS VERDADERAS
Quebrada el Pobre	9,43 ± 1,37 a	3,48 ± 0,42 a	2,88 ± 0,39 a	12,08 ± 1,37 ab
Longotoma	12,72 ± 1,11 ab	4,50 ± 0,18b	2,97 ± 0,27 a	14,98 ± 1,16 a
Campus Antumapu Universidad de Chile	12,92 ± 0,36 ab	4,38 ± 0,09 b	2,98 ± 0,06 a	12,58 ± 0,34 ab
Reserva Privada Altos de Cantillana	12,31 ± 0,32 ab	4,16 ± 0,08 ab	3,00 ± 0,06 a	10,54 ± 0,29 b
Quebrada el Árbol	13,90 ± 0,19 b	4,42 ± 0,04 b	3,12 ± 0,03 a	12,79 ± 0,19 ab
<b>Promedio</b>	<b>13,39 ± 0,15 b</b>	<b>4,36 ± 0,03 b</b>	<b>3,07 ± 0,16 a</b>	<b>12,37 ± 0,67 ab</b>

Nota: Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ( $\alpha=0,05$ ). (Valor media ± error estándar).

Los resultados entregados para el DAC indican que existen diferencias significativas entre las localidades muestreadas. En particular, se observa que las familias procedentes de Quebrada el Pobre tienen en promedio 3,5 mm para este parámetro, siendo inferior que las familias del resto de las localidades. En general, se registró un promedio de 4,4 mm para la especie (Cuadro 3). Anselmo (1998), registró para familias procedentes de Rangué que el mayor desarrollo se logra con la siembra efectuada en abril, en que las plantas alcanzaban 5,8 mm de diámetro de cuello después de 15 meses de crecimiento.

El índice de esbeltez no presenta diferencias significativas en cuanto al origen de las familias analizadas (Cuadro 3). Este índice relaciona la resistencia de la planta con la capacidad fotosintética de la misma (Toral, 1997). Santiago *et al.* (2007), recomiendan que la relación altura/diámetro sea de 5 a 6 para primavera. Por lo que el valor 3,1 como promedio general del índice obtenido para la especie, indica una planta de poca altura respecto al DAC. Anselmo (1998), registró una relación altura/diámetro de 6,1 en plantas de *B. miersii* con 15 meses de viverización. Esta respuesta diferencial puede ser causada por lo registrado por Santelices *et al.* (2013), que mencionan que en plantas viverizadas con niveles de sombra entre un 18 y un 50% tienen coeficientes de esbeltez más bajos, en relación a las tratadas con 80% de sombra que son demasiado esbeltas.

El número de hojas verdaderas, como parámetro indicador de la transición del estado de plántula a planta, presenta diferencias significativas en cuanto al origen de las familias analizadas (Cuadro 3). En general, se registró un promedio de 12 hojas por individuo. Sin embargo, las familias de origen Reserva Privada Altos de Cantillana presentaron menores valores con 11 hojas. En particular, las familias de procedencia Longotoma, mostraron en promedio 15 hojas verdaderas por individuo, siendo significativamente mayor que la anterior localidad mencionada. El resto de las localidades no presentaron diferencias significativas para este parámetro. Cabe destacar, que para la especie no encontraron antecedentes disponibles sobre este parámetro. Sin embargo, la respuesta diferencial observada puede ser un indicador de que las familias de origen Longotoma estén en la etapa próxima a la madurez fisiológica (Leskovar, 2001).

El Cuadro 4 refleja los resultados del modelo de regresión logística binaria en el que se incluyó los principales parámetros de crecimiento, tales como altura (H), diámetro a la altura del cuello (DAC) y en el número de hojas verdaderas, así como también la localidad de procedencia de las plantas, con el objeto de evaluar el efecto de estas variables en la presencia de los cotiledones una vez cumplida la primera temporada de viverización de las plantas.

**Cuadro 4.** Resultados de la regresión logística binaria: Variables predictoras de la presencia/ausencia del cotiledón en *B. miersii* previa restricción hídrica.

VARIABLE EXPLICATIVA	$\beta$	Significación	$R^2$	$R^2$	$R^2$
			iteración H	iteración H*O	Iteración H*O*DAC
H	-0,07	0,00	0,05	0,08	0,09

O	0,41	0,05			
DAC	-0,12	0,03			
NHV	-	0,24	-	-	-

H: Altura; O: Localidad de origen; DAC: Diámetro a la altura del cuello de la raíz; NHV: Número de hojas verdaderas. Valores estadísticamente significativo  $p < 0,05$ .

Las variables realmente predictoras en la presencia del cotiledón fueron la altura, la localidad de procedencia de las plantas y el diámetro a la altura del cuello (DAC). No obstante, el número de hojas verdaderas no fue un aporte significativo a esta predicción ( $p > 0,05$ ) (Cuadro 4).

Al analizar los resultados se observó que la variable altura predice en un 5% la presencia del cotiledón ( $R^2=0,05$ ), y donde el valor negativo de  $\beta$  indica que existe una correlación negativa entre el aumento en el crecimiento en altura y la probabilidad de las plantas de presentar cotiledón (Cuadro 4). Barajas y Álvarez (2004), registraron para plántulas pertenecientes a las Lauráceas una correlación negativa significativa entre la presencia de los cotiledones y el aumento de la biomasa fotosintética. Esto responde a que el cotiledón se comporta como un órgano de almacenamiento de reservas en las primeras etapas de desarrollo de las plántulas, para así asegurar su establecimiento en terreno.

El valor positivo de  $\beta$  para la variable localidad de procedencia de las plantas muestra una correlación positiva significativa entre la presencia de los cotiledones y la zona de origen de las plantas, lo cual puede responder al tamaño diferencial de las semillas de origen y a que estas constituyen reservas maternas para la asignación de recursos en las primeras etapas de desarrollo. Además, se observó que en conjunto con la altura, estima en un 8% la presencia del cotiledón ( $R^2=0,08$ ) (Cuadro 4).

La tercera y última variable presente en el modelo fue el DAC, en donde se observó que en conjunto con las otras variables predictivas, estiman en un 9% la presencia del cotiledón ( $R^2=0,09$ ). Además, registró un valor de  $\beta$  negativo que indica que al aumentar el DAC, disminuye la probabilidad en las plantas de presentar cotiledón (Cuadro 4).

### 3.3 Descripción de la respuesta morfo-fisiológica de plantas sometidas a restricción hídrica

#### 3.3.1 Respuesta morfológica a la restricción hídrica

Una vez transcurrido el ciclo de restricción hídrica, se observaron diferencias significativas en los diversos parámetros de crecimiento evaluados, determinando que el déficit hídrico suministrado a las plantas de *B. miersii* fue suficiente para generar una respuesta de crecimiento negativa (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Efecto de la restricción hídrica sobre los atributos morfológicos de *B. miersii*.

TRATAMIENTO	ALTURA (cm)	D.A.C (mm)	ÍNDICE DE ESBELTEZ	Nº DE HOJAS VERDADERAS	MORTALIDAD (%)
Control	14,28 ± 0,08 a	4,68 ± 0,29 a	3,05 ± 0,12 a	15,9 ± 0,22 a	11,69 a
Restricción Hídrica	11,33 ± 0,24 b	3,76 ± 0,44 b	3,04 ± 0,56 a	12,17 ± 0,13 b	53,93 b

Nota: Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ( $\alpha=0,05$ ).

En general, se observa que el tratamiento de restricción hídrica determina una disminución del crecimiento en la altura (H), diámetro a la altura del cuello (DAC) y en el número de hojas verdaderas, así como también es un factor influyente en el aumento de la tasa de mortalidad, la cual es cercana al 54%. Sin embargo, se observa que el índice de esbeltez no presenta diferencias significativas entre los tratamientos (Cuadro 5), esto se puede explicar porque ambos parámetros (H y DAC) se encuentran normalmente correlacionados, por lo que una variación en ambos no implica variación del índice (Mexal y Landis, 1990).

El crecimiento en altura, DAC y el número de hojas verdaderas aumentan en función del agua disponible en el sustrato, lo cual ha sido registrado por diversos autores en especies pertenecientes al bosque esclerófilo. Luna (2006) y Aguirre (2008) registraron para *Q. saponaria* y *C. alba*, respectivamente, una reducción en la altura debido a la deshidratación y posterior muerte de los brotes apicales. Por otro lado, Aguirre (2008) e Ilabaca (2008) registraron en plantas de *C. alba* y *P. boldus* una marcada reducción del incremento en DAC al ser sometidas a restricción hídrica.

A nivel de localidad de origen, todas las familias analizadas presentan una disminución de las variables morfológicas cuando están creciendo en condiciones de restricción hídrica (Cuadro 6a). En particular, se observa que el crecimiento en altura de las plantas pertenecientes al tratamiento control (riego) fue de 14,3 cm. El tratamiento de restricción hídrica afectó negativamente al crecimiento en altura de las plantas de *B. miersii*, cuyo promedio fue de 11,3 cm.

Con respecto al DAC, en las plantas pertenecientes al tratamiento control no se registraron diferencias significativas en cuanto al origen de las familias analizadas y cuyo promedio general fue de 4,7 mm. No obstante, se observó una reducción significativa en el desarrollo de las plantas sometidas a restricción hídrica y cuyo valor medio para este parámetro fue de 3,8 mm. Cabe destacar, que las plantas procedentes de Quebrada el Pobre, cuyo origen es cercano al límite de la distribución septentrional, muestran valores inferiores cercanos a 3,3 mm para este tratamiento.

El índice de esbeltez de los individuos en ambos tratamientos no muestra diferencias significativas. Pero, dentro de cada tratamiento se registra un incremento de este parámetro con respecto a la medición inicial previa la restricción hídrica, a excepción de las familias procedentes de Quebrada el Pobre, la cual presenta una disminución en este índice para ambos tratamientos.

Los resultados obtenidos para el número de hojas verdaderas (Cuadro 6b), muestran que para las plantas pertenecientes al tratamiento control existen diferencias significativas en cuanto al origen de las familias analizadas. En general, se registró un promedio cercano a 16 hojas por individuo. Sin embargo, las familias de origen Reserva Privada Altos de Cantillana presentaron menores valores cercanos a 13 hojas por individuo. En particular, las familias de procedencia Longotoma, mostraron en promedio 19 hojas verdaderas por individuo, siendo significativamente mayor que la anterior localidad mencionada. El resto de las localidades no presentaron diferencias significativas para este parámetro en el tratamiento con disponibilidad hídrica. Cabe destacar, que el tratamiento de restricción hídrica no presenta diferencias significativas en cuanto al origen de las familias analizadas e incluso presentaron una mantención en el valor de este parámetro, respecto a la medición inicial previa la aplicación de la restricción (Cuadro 6b). Con respecto a lo anterior, se puede inferir que *B. miersii* muestra una estrategia de mantención de las hojas existentes en condiciones de restricción hídrica a diferencia de especies como *C. alba* y *Q. saponaria* que estimulan la abscisión de las hojas, para favorecer el crecimiento de nuevos brotes en condiciones de déficit hídrico (Luna, 2006; Aguirre, 2008; Donoso *et al.*, 2011).

Es posible apreciar en el Cuadro 6b, el alto porcentaje de mortalidad que presentan las familias procedentes de Quebrada el Pobre, el cual es cercano al 80% en las plantas sometidas a condiciones de restricción hídrica. Esto indicaría que aquellas familias presentan una baja capacidad adaptativa a condiciones de déficit hídrico.

Desde el punto de vista de la localidad de origen, se plantea que los individuos procedentes de sitios con diferencias climáticas contrastantes desarrollan plasticidad fenotípica y responden de manera diferencial (Merchant *et al.*, 2007). Esto coincide con algunas respuestas de las variables morfológicas presentadas en este estudio, ya que el desarrollo de las plantas en vivero, posterior a la aplicación del ciclo de restricción hídrica no fue similar entre las diversas familias, pues si bien todas exhiben una disminución de las variables cuando están creciendo en condiciones de restricción hídrica, las familias pertenecientes a Quebrada el Pobre presentan una menor respuesta de adaptación en condiciones de déficit hídrico en algunos de los parámetros morfológicos analizados, además de la elevada mortalidad de sus individuos. Esta respuesta podría ser un indicador, de que esta población presentaría pérdida de variación genética y con ello algún grado de depresión por endogamia, lo cual disminuiría su capacidad adaptativa a condiciones adversas (Hart y Clark, 2007). Esto acentuaría la pérdida de estas familias bajo un escenario de cambio climático, pues ya casi no constituyen masas boscosas sino más bien individuos aislados (menor tamaño efectivo poblacional  $N_e$ ).

**Cuadro 6a.** Respuesta morfológica de *B. miersii* sometidas a restricción hídrica para cada localidad de procedencia (Media  $\pm$  error estándar).

LOCALIDAD	ALTURA (cm)			D.A.C (mm)			ÍNDICE DE ESBELTEZ		
	Inicio	Control	Restricción Hídrica	Inicio	Control	Restricción Hídrica	Inicio	Control	Restricción Hídrica
Quebrada el Pobre	9,43 $\pm$ 1,37 a	12,68 $\pm$ 1,18 c	8,34 $\pm$ 1,75 ab	3,48 $\pm$ 0,42 a	4,68 $\pm$ 0,14 bc	3,27 $\pm$ 0,32 a	2,88 $\pm$ 0,39 a	2,79 $\pm$ 0,21 a	2,61 $\pm$ 0,40 ab
Longotoma	12,72 $\pm$ 1,11 ab	14,33 $\pm$ 1,11 c	12,59 $\pm$ 0,49 ab	4,50 $\pm$ 0,18 b	4,60 $\pm$ 0,27 bc	3,93 $\pm$ 0,12 ab	2,97 $\pm$ 0,27 a	3,09 $\pm$ 0,09 a	3,28 $\pm$ 0,06 b
Campus Antumapu									
Universidad de Chile	12,92 $\pm$ 0,36 ab	14,24 $\pm$ 0,57c	11,92 $\pm$ 0,51 ab	4,38 $\pm$ 0,09 b	4,85 $\pm$ 0,06 c	3,98 $\pm$ 0,10 b	2,98 $\pm$ 0,06 a	2,97 $\pm$ 0,28 a	3,08 $\pm$ 0,11 ab
Reserva Privada Altos de Cantillana	12,31 $\pm$ 0,32 ab	13,70 $\pm$ 0,43 c	10,92 $\pm$ 1,14 ab	4,16 $\pm$ 0,08 ab	4,47 $\pm$ 0,21 bc	3,61 $\pm$ 0,44 b	3,00 $\pm$ 0,06 a	3,18 $\pm$ 0,96 a	3,05 $\pm$ 0,33 ab
Quebrada el Árbol	13,90 $\pm$ 0,19 b	16,46 $\pm$ 0,28 c	12,89 $\pm$ 0,30 b	4,42 $\pm$ 0,04 b	4,78 $\pm$ 0,10 bc	4,01 $\pm$ 0,06 b	3,12 $\pm$ 0,03 a	3,23 $\pm$ 0,44 a	3,19 $\pm$ 0,10 ab
<b>Promedio</b>	<b>13,39 <math>\pm</math> 0,15 b</b>	<b>14,28 <math>\pm</math> 0,08 c</b>	<b>11,33 <math>\pm</math> 0,24 ab</b>	<b>4,36 <math>\pm</math> 0,03 b</b>	<b>4,68 <math>\pm</math> 0,29 a</b>	<b>3,76 <math>\pm</math> 0,44 b</b>	<b>3,07 <math>\pm</math> 1,15 a</b>	<b>3,05 <math>\pm</math> 0,12 a</b>	<b>3,04 <math>\pm</math> 0,56 ab</b>

**Cuadro 6b.** Respuesta morfológica de *B. miersii* sometidas a restricción hídrica para cada localidad de procedencia (Continuación).

LOCALIDAD	Nº DE HOJAS VERDADERAS			MORTALIDAD (%)	
	Inicio	Control	Restricción Hídrica	Control	Restricción Hídrica
Quebrada el Pobre	12,08 $\pm$ 1,37 ab	15,64 $\pm$ 2,16 cd	13,01 $\pm$ 0,44 ab	21,41	80,20
Longotoma	14,98 $\pm$ 1,16 a	19,05 $\pm$ 0,29 c	14,83 $\pm$ 0,29 a	9,09	54,16

Campus Antumapu Universidad de Chile	12,58 ± 0,34 ab	15,82 ± 0,66 cd	11,60 ± 2,25 a	12,80	29,06
Reserva Privada Altos de Cantillana	10,54 ± 0,29 b	13,30 ± 1,72 d	9,60 ± 2,31 ab	7,92	64,43
Quebrada el Árbol	12,79 ± 0,19 ab	15,84 ± 0,49 cd	11,82 ± 0,57 ab	7,23	41,81
<b><i>Promedio</i></b>	<b>12,37 ± 6,27 ab</b>	<b>15,93 ± 0,22 cd</b>	<b>12,17 ± 0,13 ab</b>	<b>11,69</b>	<b>53,93</b>

Los Cuadros 7 y 8 presentan los resultados obtenidos del modelo de regresión logística binaria en el que se incluyeron los principales parámetros de crecimiento, mortalidad y localidad de procedencia de las plantas, con el objeto de evaluar el efecto de estas variables en la presencia de los cotiledones en condiciones de tratamiento control (riego) y restricción hídrica.

Las variables predictoras de la presencia del cotiledón en condiciones de riego (Cuadro 7) fueron la mortalidad, la altura, la localidad de procedencia de las plantas y el diámetro a la altura del cuello (DAC). No obstante, el número de hojas verdaderas no fue un aporte significativo a esta predicción ( $p > 0,05$ ).

**Cuadro 7.** Resultados de la regresión logística binaria: Variables predictoras de la presencia/ausencia del cotiledón en *B. miersii* en tratamiento de riego control.

TRATAMIENTO RIEGO CONTROL						
VARIABLE EXPLICATIVA	$\beta$	Significación	R <sup>2</sup> iteración MORT	R <sup>2</sup> iteración MORT*H	R <sup>2</sup> iteración MORT*H*O	R <sup>2</sup> iteración MORT*H*O*DAC
MORTALIDAD	-1,39	0,00	0,09	0,11	0,12	0,13
H	-0,06	0,00				
O	0,42	0,03				
DAC	-0,15	0,04				

H: Altura; O: Localidad de origen; DAC: Diámetro a la altura del cuello. Valores estadísticamente significativo  $p < 0,05$ .

Los resultados determinan que la variable mortalidad predice en un 9% la presencia del cotiledón en condiciones de riego ( $R^2=0,09$ ), el valor negativo de  $\beta$  indica que la tasa de mortalidad de las plantas de *B. miersii* en la primera temporada de crecimiento disminuye al presentar cotiledón (Cuadro 7). Esto concuerda con lo establecido por Sadava *et al.* (2009), ya que indican que la principal fuente de energía de las plántulas a edades tempranas es el cotiledón, órgano fundamental en la capacidad de sobrevivencia de estas.

En relación a la variable altura, esta predice en conjunto con la mortalidad un 11% la presencia del cotiledón ( $R^2=0,11$ ) en condiciones de riego y el valor negativo de  $\beta$  indica que la probabilidad de las plantas de presentar cotiledón disminuye al aumentar en altura (Cuadro 7). Esto muestra, que a mayor altura la planta es capaz de desarrollar sus propios mecanismos para sobrevivir, ya que todas las sustancias almacenadas en el cotiledón han sido utilizadas en las etapas iniciales de crecimiento (Barajas y Álvarez, 2004; Sadava *et al.*, 2009).

El valor positivo de  $\beta$  para la variable localidad de procedencia de las plantas muestra una correlación positiva significativa entre la presencia de los cotiledones y la zona de origen de las plantas. Además, se observó que en conjunto las variables predictivas anteriores estiman en un 12% la presencia del cotiledón ( $R^2=0,12$ ) (Cuadro 7). Esto puede indicar que existen localidades de procedencias que poseen un consumo más eficiente de los nutrientes otorgados por este órgano, para así mantenerlos por un mayor tiempo o en etapas de mayor desarrollo.

La última variable presente en el modelo fue el diámetro a la altura del cuello (DAC), en donde se observó que en conjunto con las otras variables predictivas, estiman en un 13% la presencia del cotiledón ( $R^2=0,13$ ) (Cuadro 7). Además, presentó un valor de  $\beta$  negativo que indica que al aumentar el DAC, disminuye la presencia del cotiledón en las plantas en análisis.

Al comparar los resultados obtenidos anteriormente con la condición de restricción hídrica, las variables incluidas en el modelo cambian (Cuadro 8). Donde, las variables predictoras de la presencia del cotiledón en condiciones de restricción de riego son la mortalidad, el número de hojas verdaderas y la altura. Sin embargo, el diámetro a la altura del cuello (DAC) y la localidad de origen no fueron un aporte significativo a esta predicción ( $p>0,05$ ).

**Cuadro 8.** Resultados de la regresión logística binaria: Variables predictoras de la presencia/ausencia del cotiledón en *B. miersii* en Tratamiento de restricción hídrica.

TRATAMIENTO RESTRICCIÓN HÍDRICA					
VARIABLE EXPLICATIVA	$\beta$	Significación	$R^2$ iteración MORT	$R^2$ iteración MORT*NHV	$R^2$ iteración MORT*NHV*H
MORTALIDAD	-1,50	0,00	0,16	0,17	0,18
NHV	0,03	0,01			
H	-0,04	0,00			

NHV: Número de hojas verdaderas; H: Altura. Valores estadísticamente significativos  $p < 0,05$ .

Los resultados en condiciones de restricción hídrica determinan que la variable mortalidad predice en un 16% la presencia del cotiledón, y el valor negativo de  $\beta$  indica que en condiciones de restricción la presencia de cotiledón es un factor de relevancia en la disminución de la tasa de mortalidad en las plantas de *B. miersii* analizadas (Cuadro 8).

El valor positivo de  $\beta$  para la variable número de hojas verdaderas muestra una correlación positiva significativa (Cuadro 8). Esto puede indicar que los individuos con una menor superficie fotosintética en condiciones de restricción hídrica, necesitan una fuente mayor de energía para sobrevivir, la que obtienen directamente del consumo de las reservas presentes en el cotiledón. Cabe destacar, que en conjunto la variable mortalidad estiman en un 17% la presencia del cotiledón ( $R^2=0,17$ ) (Cuadro 8).

La última variable presente en el modelo de restricción hídrica fue la altura, en donde se observó que en conjunto con las otras variables predictivas, estiman en un 18% la presencia del cotiledón ( $R^2=0,18$ ) (Cuadro 8). El valor negativo de  $\beta$  indica, al igual que en el tratamiento de control, que a mayor altura la planta es capaz de desarrollar sus propios mecanismos para sobrevivir.

El Cuadro 9 presenta los resultados obtenidos de la asignación de biomasa en los distintos tejidos de *B. miersii*, observándose diferencias significativas en los diversos parámetros evaluados, determinando que el déficit hídrico suministrado a las plantas fue suficiente para generar una respuesta de crecimiento negativa en todos los tejidos constitutivos.

**Cuadro 9.** Efecto de la restricción hídrica sobre la asignación de la biomasa en *B. miersii*.

Variable	TRATAMIENTO	
	Control	Restricción Hídrica
PSh (g)	1,17 ± 0,03 a	0,81 ± 0,02 b
PSt (g)	0,81 ± 0,01 a	0,61 ± 0,02 b
PSr (g)	1,37 ± 0,04 a	0,92 ± 0,03 b
PSc (g)	3,04 ± 0,08 a	2,67 ± 0,10 b
A/R	2,46 ± 0,26 a	4,40 ± 1,04 b
RPF	0,33 ± 0,03 a	0,32 ± 0,00 a

PSh: Peso seco hoja; PSt: Peso seco tallo; PSr: Peso seco raíz; PSc: Peso seco cotiledón; A/R: Relación parte aérea/raíz; RPF: Relación peso foliar a peso total. (Valor media ± error estándar; n=1.940).

En general y analizando la biomasa de los distintos tejidos por separado, se observa que el tratamiento de restricción hídrica determina una disminución en el peso foliar, cuyos valores medios fueron de 1,17 y 0,81g para el tratamiento control y restricción hídrica, respectivamente. Este comportamiento, se repite en la biomasa de la estructura de tallo, la cual se ve afectada negativamente por la disponibilidad de agua (Cuadro 9). Lo anterior concuerda con un estudio realizado por Kremer (2014), que describe una disminución del tejido fotosintético en plantas de regeneración de *B. miersii* en condiciones de escasez hídrica bajo dosel de bosque.

Con respecto a la biomasa radicular, esta es significativamente menor en las plantas bajo tratamiento de restricción hídrica. Estos resultados concuerdan con lo observado en plantas de regeneración de *B. miersii* en condiciones de escasez hídrica bajo dosel de bosque, las cuales exhibieron valores en la biomasa radicular cercana a 0,45 y 0,15 g para el tratamiento control y restricción hídrica, respectivamente (Kremer, 2014). Este comportamiento ha sido registrado por diversos autores para especies como *P. boldus*, la cual presenta en plantas sometidas a restricción hídrica una reducción del 70% de su biomasa radicular (Ilabaca, 2008) y también en *Quercus robur*, el cual presenta una reducción del 36% de su biomasa radicular en condiciones hídricas limitantes (Fort *et al.*, 1997).

La biomasa del cotiledón registrada en los individuos de *B. miersii*, muestran diferencias significativas para ambos tratamientos. Esto sugiere que en condiciones de déficit hídrico se incrementa el consumo de las sustancias almacenadas en el cotiledón, con el fin de poseer una fuente mayor de energía para adaptarse a las condiciones de restricción.

No obstante, al analizar la relación parte aérea/parte subterránea (A/R) se registran diferencias significativas para ambos tratamientos (Cuadro 9), siendo mayor el valor obtenido en las plantas en condiciones de tratamiento de restricción hídrica, esto indicaría una mayor proporción de tejido aéreo que radicular, al ser comparado con el tratamiento control (riego). Similar fueron los resultados presentados por Aguirre (2008) en *C. alba*, en el cual se observó que la especie utilizaba una estrategia de mantención de los tejidos aéreos, por sobre la inversión de recursos para la búsqueda de agua, que le permitiera sortear la época más restrictiva en términos hídricos.

Por último, la relación peso foliar a peso total (RPF) no presenta diferencias significativas para ambos tratamientos (Cuadro 9). De acuerdo a los datos presentados en este estudio *B. miersii* presenta una estrategia de mantención de la proporción foliar, con respecto al resto de los tejidos de la planta en condiciones de restricción (disminución proporcional de los tejidos). Según Bazzaz (1997), esta estrategia de otorgar una mayor asignación de energía para la retención del tejido aéreo en lugar de aumentar significativamente la proporción del tejido radicular, es una característica común en especies no adaptadas a ambientes áridos. Lo anterior podría confirmar lo mencionado por Novoa (2004), que cataloga a *B. miersii* como una especie relictica de climas más húmedos del pasado y que podría estar eventualmente en un proceso de regresión natural.

En general a nivel de localidad, las familias analizadas presentan una disminución en la biomasa de los distintos tejidos de la planta cuando están creciendo en condiciones de restricción hídrica y no presentan diferencias significativas en cuanto al sector de origen (Cuadro 10).

En particular, sobre la biomasa del tallo las familias de procedencia Longotoma no presentaron influencia significativa en la asignación del peso seco de tallo por los distintos tratamientos (Cuadro 10). Pero, en el resto de las localidades de procedencia analizadas se registró una disminución de la biomasa del tallo en condiciones de déficit hídrico (Cuadro 10).

En cuanto al peso seco raíz, las familias de procedencia Quebrada el Árbol no presentaron influencia significativa en la biomasa radicular entre los distintos tratamientos. No obstante, en el resto de las localidades de procedencia analizadas se registró una disminución de la biomasa radicular en condiciones de déficit hídrico (Cuadro 10).

Con respecto a la biomasa del cotiledón, las familias de procedencia Campus Antumapu, Reserva privada altos de Cantillana y Quebrada el Árbol, localidades de distribución sur, no presentaron influencia significativa en el peso del cotiledón para los distintos tratamientos. Sin embargo, las familias de Longotoma registraron una disminución en la biomasa del cotiledón en condiciones de déficit hídrico (Cuadro 10).

Por último, la relación parte aérea/parte radicular (A/R) y la relación peso foliar a peso total (RPF) no presentaron diferencias significativas a nivel de localidad de origen para ambos tratamientos (Cuadro 10).



**Cuadro 10.** Asignación de la biomasa en *B. miersii* sometidas a restricción hídrica para cada localidad de procedencia.

LOCALIDAD	TRATAMIENTO	PSh (g)	PSt (g)	PSr (g)	PSc (g)	PAR	RPF
Quebrada el Pobre	Control	1,27 ± 0,22 a	0,89 ± 0,10 b	1,01 ± 0,12 a	1,92 ± 0,54 b	2,31 ± 0,24 a	0,38 ± 0,02 a
	Restricción Hídrica	0,45 ± 0,11 b	0,43 ± 0,15 a	0,69 ± 0,13 b	2,69 ± 1,11 a	1,50 ± 0,61 a	0,27 ± 0,03 a
Longotoma	Control	0,97 ± 1,19 a	0,59 ± 0,07 a	1,08 ± 1,46 a	3,63 ± 0,62 a	1,83 ± 0,24 a	0,32 ± 0,06 a
	Restricción Hídrica	0,50 ± 0,12 b	0,57 ± 0,09 a	0,44 ± 0,07 b	1,49 ± 0,40 b	6,69 ± 3,54 b	0,29 ± 0,03 a
Campus Antumapu	Control	1,17 ± 0,08 a	0,81 ± 0,04 b	1,32 ± 0,09 a	3,48 ± 0,20 a	2,05 ± 0,14 a	0,33 ± 0,01 a
Universidad de Chile	Restricción Hídrica	0,77 ± 0,06 b	0,59 ± 0,04 a	0,82 ± 0,08 b	2,97 ± 0,27 a	4,36 ± 1,09 b	0,33 ± 0,14 a
Reserva Privada	Control	1,01 ± 0,07 a	0,70 ± 0,04 b	1,19 ± 0,07 a	2,29 ± 1,84 ab	1,91 ± 0,13 a	0,31 ± 0,01 a
Altos de Cantillana	Restricción Hídrica	0,69 ± 0,05 b	0,53 ± 0,03 a	0,73 ± 0,05 b	1,94 ± 0,21 b	3,48 ± 1,08 b	0,32 ± 0,01 a
Quebrada el Árbol	Control	1,23 ± 0,04 a	0,85 ± 0,02 b	1,45 ± 0,05 a	3,16 ± 0,11 a	2,76 ± 0,42 a	0,34 ± 0,04 a
	Restricción Hídrica	0,87 ± 0,03 b	0,65 ± 0,02 a	1,02 ± 0,04 a	2,89 ± 0,12 a	4,64 ± 1,58 b	0,32 ± 0,05 a

PSH: Peso seco hoja; PSt: Peso seco tallo; PSr: Peso seco raíz; PSc: Peso seco cotiledón; A/R: Relación parte aérea/raíz; RPF: Relación peso foliar a peso total. (Valor media ± error estándar; n=1.940).

Del Cuadro 11 se puede analizar que el efecto del factor tratamiento de riego (R), localidad de origen (O) y la familia anidada dentro de la localidad de origen (F(O)), son factores significativos en la varianza de las respuesta presentada en la mayoría de las variables analizadas en las plantas de *B. miersii*, a excepción del índice de esbeltez.

En particular, el factor de la familia anidada dentro de la localidad de origen (F(O)) explicó un mayor porcentaje de la varianza en los caracteres morfológicos analizados (6 a 9,5%), lo que sugiere que en general existe una adecuada variabilidad en las familias, mientras que el factor tratamiento de riego (R) explicó hasta 8,3%, lo cual confirma las diferencias en la plasticidad en los rasgos evaluados (Cuadro 11).

En cuanto a la variación causada por localidad de origen (O), se puede observar que este es un factor significativo en la respuesta diferencial de la mayoría de los parámetros analizados de manera independiente. Cabe mencionar, que la localidad de origen de las plantas explica en un 2,5% la variación en el número de hojas verdaderas por individuo (por ejemplo, las familias de origen Longotoma presentaron en promedio un mayor número de hojas verdaderas por ejemplar) (Cuadro 11).

En cuanto al efecto de la interacción del tratamiento de riego con la localidad de origen (R\*O), no fue un factor significativo en la explicación de la respuesta diferencial en las variables morfológicas analizadas (Cuadro 11).

Finalmente, cabe destacar que la interacción del tratamiento de riego con la familia anidada en la localidad de origen (R\*F(O)) es un factor significativo en la respuesta registrada en el índice de esbeltez, explicando el 2,5% de su comportamiento. Sin embargo, esta interacción no es un factor significativo en la explicación de la respuesta diferencial en las restantes variables (Cuadro 11).

**Cuadro 11.** Porcentaje de la varianza debido al régimen de riego (R), localidad de origen (O), familia anidada dentro de la localidad (F(O)), interacción del riego y localidad (R\*F) y el régimen de riego anidado dentro de la interacción localidad familia (R\*F (O)), para las características de crecimiento y de biomasa.

Fuente de variación <sup>1</sup>	gl	H		DAC		IE		NHV		PSA		PSR	
		PV	Sig										
R	1	3,82	*	8,32	*	0,01	n.s	7,78	*	4,89	*	4,63	*
O	4	1,56	*	1,16	*	0,43	n.s	2,54	*	1,37	*	1,68	*
F(O)	39	9,53	*	7,36	*	3,95	*	6,42	*	8,78	*	5,98	*
R*O	4	0,05	n.s	0,07	n.s	0,10	n.s	0,04	n.s	0,07	n.s	0,03	n.s
R*F(O)	34	2,36	n.s	1,86	n.s	2,54	*	1,80	n.s	1,86	n.s	1,59	n.s

H: Altura; DAC: Diámetro a la altura del cuello de la raíz; IE: Índice de esbeltez; NHV: Número de hojas verdaderas; PSA: Peso seco aéreo; PSR: Peso seco raíz.  
<sup>1</sup>conforme a la ecuación [9]; PV: Porcentaje de la varianza (%). n.s: no significativo; \*: significativo  $p < 0,05$ .

### 3.3.2 Respuesta fisiológica a la restricción hídrica

En relación a la respuesta fisiológica presentada por *B. miersii* bajo condiciones de restricción hídrica, se observó diferencias significativas en los diversos parámetros fisiológicos evaluados, determinando que el nivel de agua suministrado fue suficiente para generar una respuesta diferencial en las plantas bajo estudio (Cuadro 12).

Los valores promedio del potencial hídrico al alba ( $\Psi_a$ ) y contenido hídrico relativo (CHR), para el tratamiento control, son de -1,28 Mpa y 92,5% respectivamente (Cuadro 12). No obstante, otras especies pertenecientes del bosque esclerófilo como *C. alba*, *Q. saponaria* y *P. boldus* en condiciones de riego y con similar CHR presentan  $\Psi_a$  significativamente diferentes, con valores de -0,40; -0,50 y -0,26 Mpa, respectivamente (Ilabaca, 2008; Donoso *et al.*, 2011).

A nivel de localidad, en el tratamiento control las familias de origen Longotoma presentan  $\Psi_a$  más negativos a similar CHR que el resto de las localidades de procedencias analizadas, con -2,00 Mpa y 90,3% respectivamente (Cuadro 12). Esta respuesta fisiológica de las familias de distribución norte puede ser causada por lo establecido por Lortie y Aarssen (1996), que mencionan que los genotipos adaptados a condiciones de escasez hídrica pueden resultar incapaces de adecuarse a condiciones favorables, lo que conlleva a estas familias a la incapacidad de aprovechar la mayor cantidad de agua disponible en el sustrato para ser absorbida y así mejorar su estado hídrico.

Por otra parte, en el tratamiento de restricción hídrica el  $\Psi_a$  se hace más negativo con la disminución del CHR, registrando en promedio -4,56 Mpa a un CHR cercano al 60% (Cuadro 12). Esto concuerda con los resultados obtenidos por Ilabaca (2008), registrando en *P. boldus* bajo condiciones de déficit hídrico -3,90 Mpa a un CHR del 59%. Estos resultados coinciden con estudios en especies mediterráneas, los cuales registran que individuos bajo restricción hídrica presentan  $\Psi_a$  más negativos que en aquellos regados frecuentemente (Fort *et al.*, 1997; Donoso *et al.*, 2011).

La respuesta observada a nivel de localidad para el tratamiento de restricción hídrica, indica que solo las familias de Longotoma y Campus Antumapu presentaron diferencias significativas en los valores registrados para  $\Psi_a$ , registrando valores menos negativos. Sin embargo, para el CHR no se presentaron diferencias significativas en cuanto a la localidad de origen (Cuadro 12).

En cuanto al módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ), este es significativamente menor para el tratamiento de restricción hídrica respecto al tratamiento control (13,6 y 23,4 respectivamente). Esto indica que las paredes celulares de las plantas en déficit hídrico son más elásticas (el tejido es más elástico cuanto más bajo es  $\epsilon$ ), por lo que soportarían una pérdida del contenido hídrico sin perder el turgor celular. De esta forma las paredes celulares serían capaces de ajustarse al contenido celular, evitando así que se desencadenen problemas metabólicos por la disminución del turgor celular (Ruiz-Sánchez *et al.*, 1997). Una respuesta similar ha sido observada en especies de bosque esclerófilo como *C. alba* (Aguirre, 2008) y *P. boldus* (Ilabaca, 2008), las cuales realizan ajuste elástico al encontrarse bajo condiciones de estrés

hídrico severo, con la finalidad de evitar la abscisión de sus hojas, para equilibrar así su biomasa foliar con la eficiencia del sistema radical de suministrar agua a las hojas (Donoso *et al.*, 2011).

A nivel de localidad, las familias de origen Longotoma presentan un módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) menor para el tratamiento control respecto al tratamiento de restricción hídrica (9,5 y 12,2 respectivamente) (Cuadro 12), lo que indica que las paredes celulares de las plantas en déficit hídrico son de mayor rigidez. Esto apoyaría la observación de que familias adaptadas a condiciones de escasez de agua pueden resultar incapaces de aprovechar condiciones favorables.

**Cuadro 12.** Valores del potencial hídrico al alba ( $\Psi_a$ ), contenido hídrico relativo (CHR) y módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) para cada localidad de procedencia.

LOCALIDAD	TRATAMIENTO	$\Psi_a$ (Mpa)	CHR (%)	$\epsilon$
Quebrada el Pobre	Control	-1,50 $\pm$ 1,53 ab	91,50 $\pm$ 1,84 a	36,33 $\pm$ 5,23 d
	Restricción Hídrica	-4,83 $\pm$ 0,45 d	59,00 $\pm$ 1,57 b	27,42 $\pm$ 2,33 c
Longotoma	Control	-2,00 $\pm$ 0,41 a	90,25 $\pm$ 1,70 a	9,51 $\pm$ 0,29 a
	Restricción Hídrica	-4,03 $\pm$ 0,40 c	65,00 $\pm$ 4,73 b	12,17 $\pm$ 0,79 b
Campus Antumapu	Control	-0,83 $\pm$ 0,45 b	93,92 $\pm$ 3,41 a	28,29 $\pm$ 0,73 c
Universidad de Chile	Restricción Hídrica	-4,07 $\pm$ 0,35 c	68,47 $\pm$ 3,74 b	13,61 $\pm$ 0,73 ab
Reserva Privada	Control	-1,00 $\pm$ 0,51 ab	93,00 $\pm$ 1,14 a	16,4 $\pm$ 0,25 b
Altos de Cantillana	Restricción Hídrica	-4,95 $\pm$ 0,71 d	53,01 $\pm$ 4,19 b	6,70 $\pm$ 0,42 a
Quebrada el Árbol	Control	-1,06 $\pm$ 0,18 ab	93,64 $\pm$ 1,83 a	26,67 $\pm$ 1,17 c
	Restricción Hídrica	-4,93 $\pm$ 0,30 d	54,04 $\pm$ 3,94 b	8,17 $\pm$ 0,73 a
<b>Promedio</b>	<b>Control</b>	<b>-1,28 <math>\pm</math> 0,62 ab</b>	<b>92,46 <math>\pm</math> 3,78 a</b>	<b>23,44 <math>\pm</math> 1,53 c</b>
	<b>Restricción Hídrica</b>	<b>-4,56 <math>\pm</math> 0,44 cd</b>	<b>59,90 <math>\pm</math> 3,63 b</b>	<b>13,61 <math>\pm</math> 1,00 ab</b>

Valores estadísticamente significativo  $p < 0,05$ . (Valor media  $\pm$  error estándar;  $n=120$ ).

### 3.4 Variación inter-sitios en la plasticidad fenotípica y la asignación de la biomasa frente a la restricción hídrica

#### 3.4.1 Variación inter-sitios en la plasticidad fenotípica

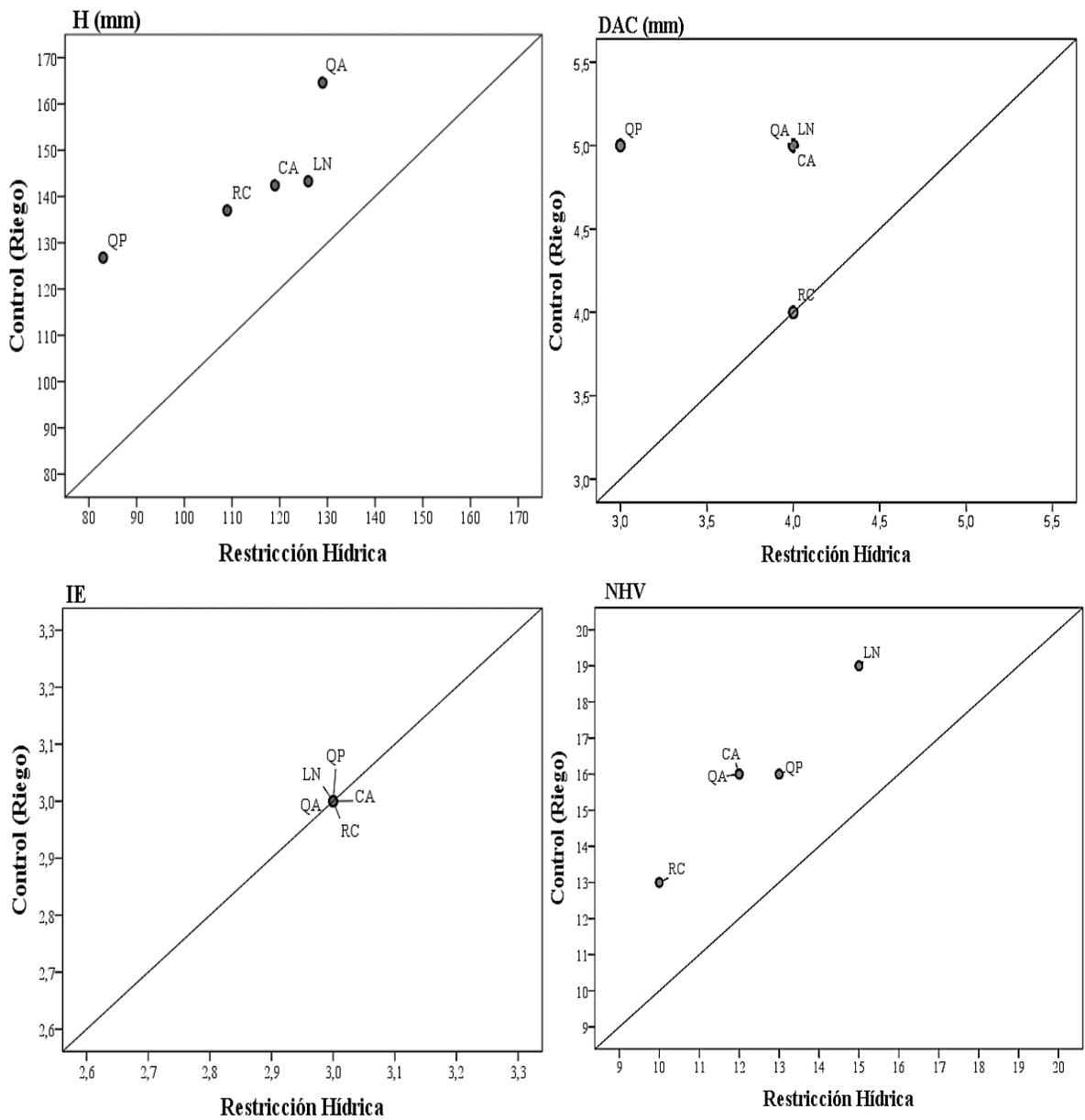
En relación a la respuesta presentada por *B. miersii* bajo condiciones de restricción hídrica, se observó diferencias significativas entre las poblaciones analizadas ( $p < 0,05$ ) para las variables altura, DAC y número de hojas verdaderas. No obstante, el índice de esbeltez presentado por las distintas poblaciones se mostró marcadamente estable, ubicándose en la línea de plasticidad nula (Cuadro 13, Figura 8).

Las familias de origen Longotoma presentaron un mayor crecimiento (independiente del tratamiento) para las variables DAC y número de hojas verdaderas. Sin embargo, resultaron ser marcadamente estables para la variable altura. La respuesta anterior, fue similar a las presentadas por las familias de la población Quebrada el Árbol, sector más austral de distribución analizado, presentaron un mayor crecimiento (independiente del tratamiento) para las variables altura y DAC. Al contrario, las familias de la zona Quebrada el Pobre, sector más septentrional de distribución analizado, mostraron una respuesta menor de crecimiento para las variables altura y DAC, donde el número de hojas verdaderas se presentó estable y cercano a la línea de plasticidad nula (independiente del tratamiento) (Figura 8).

Las familias de la población Campus Antumapu, resultaron ser marcadamente estables para las variables altura y número de hojas verdaderas. Pero, presentaron un mayor crecimiento (independiente del tratamiento) para la variable DAC (Figura 8).

Con respecto a las familias de la población Reserva Privada Altos de Cantillana, presentaron una estabilidad marcada e independiente del tratamiento para las variables altura, DAC y número de hojas verdaderas, no presentando así cambios fenotípicos significativos, pues su índice de plasticidad angular está más cercano de la línea de plasticidad nula (Figura 8).

Pigliucci (2001), sugiere que uno de los atributos claves para que una especie pueda sobrevivir en ambientes cambiantes es la plasticidad fenotípica, entendida como la capacidad de un individuo de generar un ajuste morfo-fisiológico que le permita establecerse y completar su ciclo de vida a lo largo de un rango de hábitats. Este podría ser el caso de *B. miersii*, que como se muestra en este estudio, las cinco localidades ensayadas presentan respuestas diferentes en cuanto a las variables altura, DAC y número de hojas verdaderas (Figura 8), evidenciando en algunas localidades de procedencia, como Quebrada el Árbol, la capacidad de responder rápidamente a la aparición de condiciones menos favorables (situación de déficit hídrico), lo cual podría indicar la presencia de una mayor diversidad genética y que favorecería su persistencia bajo situaciones ambientales cambiantes, ya que permitiría que la población rastree de cerca su óptimo fenotípico (Premoli, 2003). Sin embargo, en localidades como Quebrada el Pobre se observa una menor capacidad de respuesta adaptativa a condiciones de restricción hídrica, lo que indicaría la presencia de bajos niveles de variación genética que podría afectar en la sobrevivencia de estas familias (Nason y Hamrick, 1997).



**Figura 8.** Índice de Plasticidad Angular ( $\alpha$ ) en Altura (H), Diámetro a la altura del cuello de la raíz (DAC), Índice de esbeltez (IE), Número de hojas verdaderas (NHV). (QP: Quebrada el Pobre, LN: Longotoma, CA: Campus Antumapu, RC: R. P. Altos de Cantillana, QA: Quebrada el Árbol).

**Cuadro 13.** Índice de Plasticidad Angular ( $\alpha$ ) para *B. miersii* sometidas a restricción hídrica para cada localidad de procedencia.

LOCALIDAD	H	D.A.C	IE	NHV
Quebrada el Pobre	0,99 ± 0,09 c	0,96 ± 0,01 c	0,82 ± 0,04 a	0,88 ± 0,01 a
Longotoma	0,85 ± 0,02 a	0,86 ± 0,04 a	0,76 ± 0,09 a	0,91 ± 0,07 a
Campus Antumapu Universidad de Chile	0,87 ± 0,08 a	0,88 ± 0,05 a	0,77 ± 0,01 a	0,94 ± 0,04 b
Reserva Privada Altos de Cantillana	0,89 ± 0,04a	0,90 ± 0,02 b	0,81 ± 0,03 a	0,96 ± 0,05 c
Quebrada el Árbol	0,91 ± 0,01 b	0,87 ± 0,00 a	0,79 ± 0,05a	0,93 ± 0,01 b

Valores estadísticamente significativo  $p < 0,05$ . (Valor media ± error estándar).

### 3.4.2 Variación inter-sitios en la asignación de la biomasa

En general, se observa que en condiciones de restricción hídrica las plantas de *B. miersii* asignan una mayor biomasa a la fracción aérea (tallo y hojas) que a la fracción radicular. No obstante, se observa que el comportamiento de las distintas poblaciones analizadas presenta variaciones en los patrones de asignación de biomasa determinados por las curvas alométricas, mostrando diferentes trayectorias entre los tratamientos (Figura 9a y 9b).

En cuanto a la localidad Quebrada el Pobre, para el tratamiento de restricción hídrica, sus familias no presentaron cambios significativos en la distribución de la biomasa radicular mostrando un valor estable a distintos rangos de biomasa aérea. Sin embargo, en condiciones de riego estas familias presentan un aumento significativo de la biomasa aérea y radicular en proporciones similares (Figura 9a).

En las familias de Longotoma, se le asignó una mayor biomasa a las fracciones aérea y foliar que a la formación de tejido radicular en condiciones de restricción hídrica. Pero, en condiciones de riego los distintos componentes de la biomasa poseían una fuerte relación lineal (Figura 9a).

Las familias pertenecientes al Campus Antumapu, presentan en condiciones de restricción hídrica una mayor asignación de biomasa a las fracciones área y foliar. Cabe destacar, la

existencia de una fuerte relación lineal en la asignación de biomasa radicular entre ambos tratamientos, lo cual se observa en la trayectoria de la curva alométrica (Figura 9a).

En relación a las familias de origen R.P. Altos de Cantillana, estas presentan una mayor asignación de biomasa a las fracciones área y foliar en condiciones de déficit hídrico al compararlas con las plantas en riego (Figura 9b).

Por último, las familias de procedencia Quebrada el Árbol no presentaron diferencias en la curvas de asignación de biomasa radicular en ambos tratamientos, siendo de mayor importancia la asignación de biomasa a la fracción de las raíces (Figura 9b).

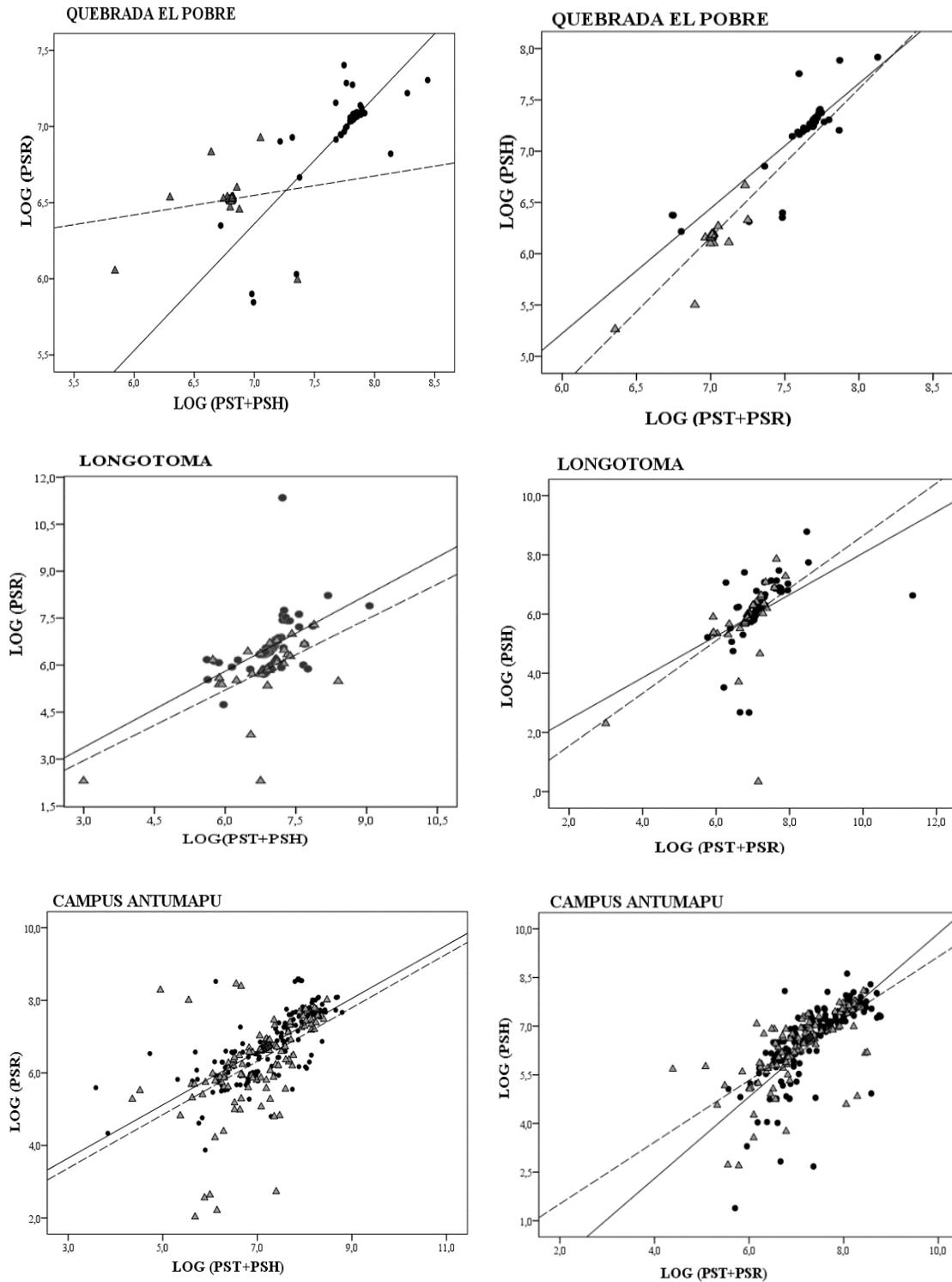
Los niveles de cambio fenotípico determinados en este estudio, a través del índice de plasticidad angular ( $\alpha$ ) y las curvas alométricas de asignación de biomasa fueron coincidentes, ya que si bien en el tratamiento de restricción hídrica las variables de crecimiento de la parte aérea de las plantas disminuyeron al compararlas con el tratamiento riego (Figura 8), los análisis alométricos detectaron cambios en la asignación de biomasa, otorgándole prioridad a la mantención de la fracción área por sobre la radicular (Figura 9a y 9b) (concluyente con la respuesta fisiológica). Cabe señalar que desde el punto de vista ontogénico, todas las familias se encontraban en el mismo estadio de desarrollo, por lo que las diferencias entre familias son atribuibles a plasticidad fenotípica (ajustes fisiológicos en respuesta a alteraciones del medio), más que a plasticidad ontogénica (cambios en la morfología debido al estado de desarrollo de un organismo) (Wright y Mc Connaughay, 2002; Chambel *et al.*, 2007).

Estudios han registrado que en especies mediterráneas bajo condiciones de déficit hídrico las plantas adoptan la estrategia de asignar un mayor crecimiento al sistema radicular que al aéreo, para así asegurar una mayor área de exploración del sustrato, facilitando así una mayor captación de agua y nutrientes (Gholz *et al.*, 1990; Bazzaz, 1997). Sin embargo, *B. miersii* al asignar una menor biomasa a la fracción radicular adopta una estrategia que responde a especies que pudieran adaptarse a periodos de sequía cortos y/o suelos con una alta humedad disponible en los horizontes superficiales, lo cual indica que es una especie menos tolerante a la sequía.

De acuerdo a estos resultados que indican una escasa respuesta adaptativa de *B. miersii* a condiciones de restricción hídrica y a lo registrado por Pliscoff y Fuentes-Castillo (2011), quienes pronostican que bajo el escenario de cambio climático todas sus poblaciones se verán reducidas drásticamente, contrayendo su rango hacia el centro de su distribución actual en la zona del valle del Aconcagua y hacia las zonas de mayor altitud en los Altos de Cantillana, se puede inferir que en general se verá afectada negativamente la permanencia de la especie en su distribución norte y/o en sectores con suelos de baja capacidad de retención de agua.

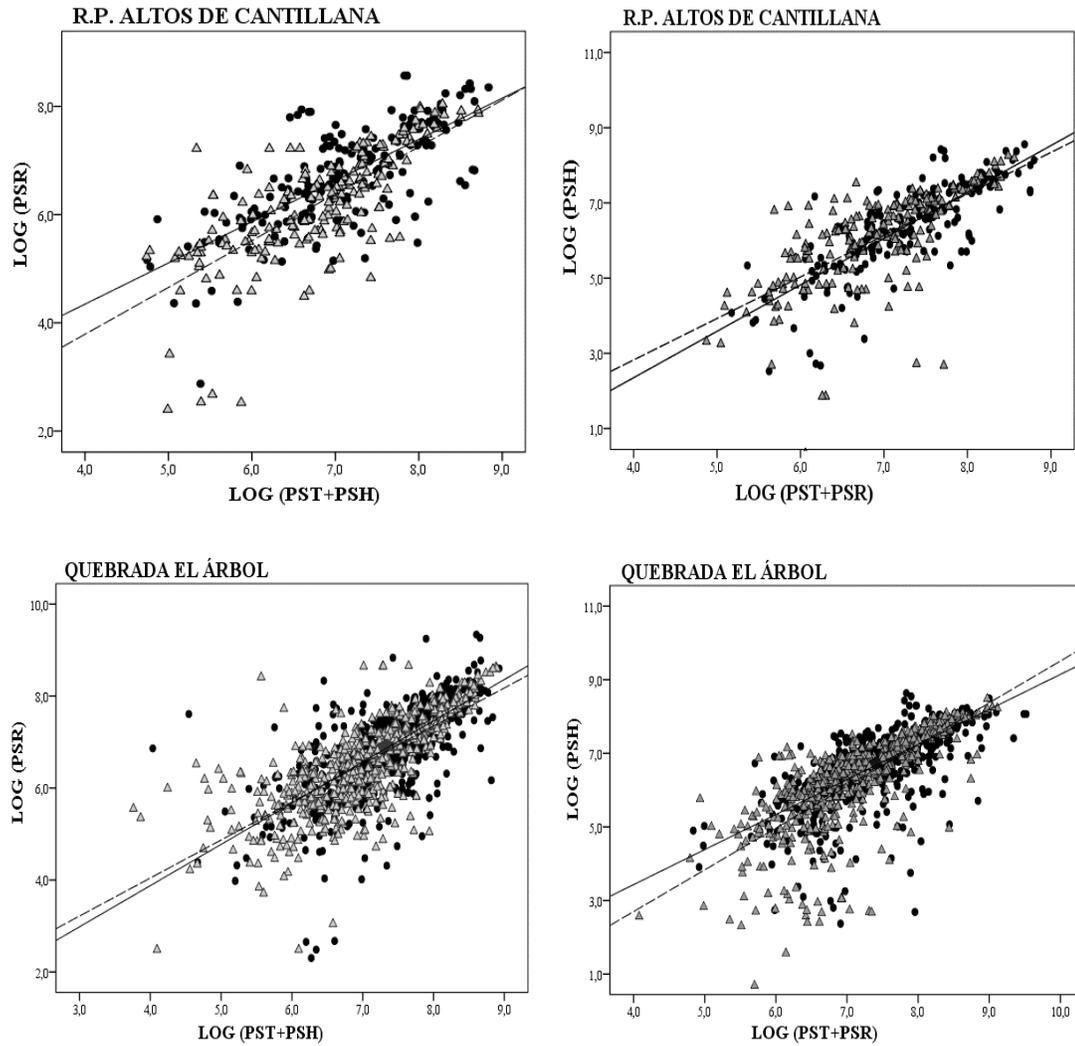
Desde el punto de vista de la procedencia, se destacan las familias de Longotoma quienes a través de su respuesta fenotípica y fisiológica muestran un comportamiento de genotipos adaptados a condiciones de menor disponibilidad hídrica, sin embargo resultan con una menor capacidad de aprovechar condiciones hídricas favorables. Por otro lado, las familias de origen Quebrada el Árbol, sector más austral de distribución analizado, presentan una respuesta superior en ambientes limitantes y en condiciones favorables, lo cual conduce a

una respuesta adaptativa de alta plasticidad fenotípica e indicaría una mayor diversidad genética.



**Figura 9a.** Trayectoria de la relación alométrica para las raíces (columna izquierda) y las hojas (columna derecha) de las cinco poblaciones de *B. miersii* analizadas. Punto y línea

continua representan a las plantas control (riego), triángulos y línea discontinua representan a las plantas con restricción hídrica.



**Figura 9b.** Trayectoria de la relación alométrica para las raíces (columna izquierda) y las hojas (columna derecha) de las cinco poblaciones de *B. miersii* analizadas. Punto y línea continua representan a las plantas control (riego), triángulos y línea discontinua representan a las plantas con restricción hídrica (continuación).

### 3.5 Estimación de parámetros genéticos

El Cuadro 14 muestra la heredabilidad individual y familiar estimadas para las características morfológicas medidas en *B. miersii*. De acuerdo a lo establecido por Ossa *et al.* (2002), los rasgos morfológicos registrados en condiciones de riego presentan heredabilidad individual baja, que van de 0,01 a 0,16. No obstante, las estimaciones de la heredabilidad a nivel familiar para el tratamiento de riego presentaron un mayor control genético, cuyos valores fluctúan entre los rangos de bajo a medio (0,02 a 0,40, respectivamente).

La estimación de heredabilidad individual para los diversos parámetros bajo condiciones de restricción hídrica varió entre los rangos nulos a medio con 0 a 0,30, respectivamente. En cambio, las estimaciones de la heredabilidad familiar para las cinco localidades de procedencias (independiente del tratamiento) fueron bajo a altos ( $h_f^2$  entre 0,01 y 0,51) (Cuadro 14), lo cual indicaría la existencia control genético sobre caracteres morfológicos relacionados al estrés hídrico (Ossa *et al.*, 2002). De acuerdo a Arntz y Delph (2001), esto colocaría en manifiesto la sensibilidad a la acción de los factores ambientales adversos sobre diferentes rasgos morfológicos, y podría favorecer la aparición de fenómenos de adaptación local.

**Cuadro 14.** Heredabilidad individual y familiar asociada a las características morfológicas presentadas por *B. miersii* en diferentes tratamientos hídricos.

Variable	TRATAMIENTO			
	Control		Restricción hídrica	
	$h_i^2$	$h_f^2$	$h_i^2$	$h_f^2$
H (cm)	0,16	0,40	0,14	0,37
DAC (mm)	0,15	0,38	0,05	0,17
IE	0,01	0,02	0,00	0,01
NHV	0,13	0,34	0,16	0,39
PSh (g)	0,15	0,27	0,30	0,47
PSt (g)	0,11	0,31	0,24	0,51
PSr (g)	0,02	0,06	0,15	0,18
PStotal (g)	0,15	0,37	0,27	0,41

H: Altura; DAC: Diámetro a la altura del cuello de la raíz; IE: Índice de esbeltez; NHV: Número de hojas verdaderas; PSh: Peso seco hoja; PSt: Peso seco tallo; PSr: Peso seco raíz; PStotal: Peso seco total.

Por otra parte, los resultados obtenidos muestran un comportamiento diferencial en la heredabilidad de los parámetros medidos según tratamiento de riego. La heredabilidad individual y familiar fue mayor en condiciones de riego para los parámetros morfológicos aéreos (H, DAC, IE y NHV), lo cual indica una contribución significativa de la variación genética aditiva (Cuadro 14). Pero, en condiciones de restricción hídrica la heredabilidad individual y familiar fue mayor en las variables de biomasa, indicando así que la acción génica principal es la aditiva y no la dominante. Esto concuerda con la resultados previos del presente estudio, donde se registra que *B. miersii* en condiciones de restricción hídrica

otorga prioridad a la mantención de los tejidos celulares (biomasa) mediante ajustes fisiológicos.

En particular, se observó que la mayor heredabilidad presentada en el tratamiento de riego fue la registrada en el parámetro altura cuya heredabilidad individual y familiar varió entre 0,16 y 0,40, respectivamente (Cuadro 14). Estos resultados son coincidentes con los obtenidos por otros autores, quienes registraron para distintas especies una mayor heredabilidad en la variable altura a edades juveniles, lo cual puede deberse al efecto materno y al efecto ambiente común que presentaban las plantas en la etapa de viverización (previa aplicación del tratamiento de restricción hídrica) (Eriksson *et al.*, 1993; Zas y Fernández-López, 2005; Olivares, 2010). En cambio, en el tratamiento de restricción hídrica se registró una mayor heredabilidad individual y familiar en los parámetros peso seco de hoja (PSh) y peso seco de tallo (PSt) con 0,30; 0,47 y 0,24; 0,51, respectivamente (Cuadro 14)

En el Cuadro 15 se muestran las estimaciones de la correlación de tipo B, determinada para cada una de las características de crecimiento. Se observa que las correlaciones genéticas fueron inferiores a 1, evidenciando la presencia de la interacción entre la familia y el régimen hídrico.

**Cuadro 15.** Correlación genética de tipo B entre pares de características en los diferentes tratamientos.

VARIABLE	$r\beta$
$H_{T0}-H_{T1}$	$0,42 \pm 0,11$
$DAC_{T0}-DAC_{T1}$	$0,72 \pm 0,00$
$IE_{T0}-IE_{T1}$	$0,18 \pm 0,07$
$NHV_{T0}-NHV_{T1}$	$0,85 \pm 0,00$
$PSh_{T0}-PSh_{T1}$	$0,80 \pm 0,00$
$PSt_{T0}-PSt_{T1}$	$0,79 \pm 0,15$
$PSr_{T0}-PSr_{T1}$	$0,51 \pm 0,09$
$Pstotal_{T0}-Pstotal_{T1}$	$0,72 \pm 0,12$

T<sub>0</sub>: Tratamiento control (riego); T<sub>1</sub>: Tratamiento restricción hídrica. (Valor media  $\pm$  error estándar).

En general, se observó una moderada a alta correlación genética entre las respuestas morfológicas de *B. miersii* sometidas a los dos regímenes de riego. Para el crecimiento en altura, la correlación genética fue moderada ( $r\beta=0,42$ ). No obstante, las mayores correlaciones genéticas se observaron en las características foliares, como los son el número de hojas verdaderas y el peso seco de hojas con valores cercanos a 0,85 y 0,80, respectivamente (Cuadro 15). Las correlaciones de tipo B para las variables restantes fueron altas, pero aún sugieren la presencia de una fuerte interacción entre la familia y el régimen hídrico.

En otras especies arbóreas también se ha registrado que las correlaciones genéticas entre pares de características son relativamente homogéneas al compararse en diferentes ambientes (Vargas-Hernández *et al.*, 2003; Sánchez-Vargas *et al.*, 2004). Cabe destacar, el caso de *Pinus caribaea* que presento correlaciones bajas y homogéneas entre diferentes características de tamaño al compararse en cinco sitios de evaluación (Dean *et al.*, 1986).

#### 4. CONCLUSIONES

Los resultados de esta investigación permiten concluir que las familias de *B. miersii* analizadas, dependiendo de las condiciones edafoclimáticas del lugar de origen, poseen una respuesta diferencial desde la capacidad de producir regeneración hasta la habilidad de responder frente a eventos de restricción hídrica.

Las familias provenientes de localidades más cercanas a la distribución sur de la especie, poseen una mayor capacidad germinativa, valor máximo de Czabator y una menor mortalidad de las semillas. Esto indicaría que las condiciones edafoclimáticas más adversas, afectarían la formación de la semilla de *B. miersii* y sería un factor significativo en su capacidad de germinación y sobrevivencia, en relación a las provenientes de sitios con mejores condiciones edafoclimáticas.

El crecimiento inicial de las plantas de *B. miersii* en la primera temporada de viverización previa a la restricción hídrica, ha revelado diferencias estadísticas significativas entre las distintas localidades de origen de las familias estudiadas. Las familias con mayores crecimientos son las pertenecientes a Longotoma y Quebrada el Árbol, sectores de distribución norte y sur respectivamente. Esto indicaría, que posterior a una temporada de crecimiento en condiciones de riego, los individuos efectivamente disponibles de cada población no presentarían diferencia en cuanto a las condiciones edafoclimáticas de origen. Sin embargo, las familias pertenecientes a Quebrada el Pobre, origen de distribución más septentrional analizada, en cuya localidad ya casi no constituyen masas boscosas sino más bien individuos aislados, presentan menor crecimiento en los parámetros morfológicos evaluados. Esta respuesta podría ser un indicador, de que esta población presentaría algún grado de depresión por endogamia, resultando una reducción en el *fitness* y en su eficacia biológica relativa.

En general, se observa que el tratamiento de restricción hídrica determina una disminución del crecimiento, presentando valores similares a la medición inicial previa a la aplicación de la restricción. Las familias pertenecientes a Quebrada el Pobre presentaron una menor respuesta de adaptación en condiciones de déficit hídrico, ya que experimentaron una disminución significativa en su crecimiento y capacidad de sobrevivencia, que en conjunto con su bajo tamaño poblacional indicaría algún grado de depresión endogámica.

Por otro lado, en condiciones de restricción hídrica la presencia de cotiledón es un factor de relevancia en la sobrevivencia en las plantas de *B. miersii* analizadas, ya que necesitan una fuente mayor de energía para sobrevivir y por lo cual las obtienen directamente del consumo de las reservas presentes en el cotiledón.

Cabe destacar, que el aumento de la relación parte aérea/parte subterránea en condiciones de restricción, indican que *B. miersii* tiene como estrategia invertir en un mayor crecimiento aéreo que radicular.

*B. miersii* frente a condiciones de restricción hídrica severa realiza ajuste elástico, por lo que soportarían una pérdida del contenido hídrico sin perder el turgor celular, de esta forma las paredes celulares serían capaces de ajustarse al contenido celular, evitando así que se

desencadenen problemas metabólicos. A nivel de localidad, las familias de origen Longotoma presentan un módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) menor para el tratamiento control respecto al tratamiento de restricción hídrica, lo que indica que las paredes celulares de las plantas en déficit hídrico son de mayor rigidez. Esto sugiere que estas familias adaptadas a condiciones de escasez pueden resultar incapaces de aprovechar condiciones favorables.

En general, los niveles de cambio fenotípico determinados en este estudio, a través del índice de plasticidad angular ( $\alpha$ ) y las curvas alométricas de asignación de biomasa son coincidentes, y determinan que *B. miersii* le otorga mayor prioridad a la mantención de la fracción área por sobre la radicular, adoptando una estrategia de sobrevivencia a periodos de sequía cortos y/o suelos con una alta humedad disponible en los horizontes superficiales, lo cual indica que es una especie menos tolerante a la sequía. En particular, las familias de Longotoma muestran un comportamiento de genotipos adaptados a condiciones de menor disponibilidad hídrica, sin embargo resultan con una menor capacidad de aprovechar condiciones favorables. Por otro lado, las familias de origen Quebrada el Árbol presentan una respuesta superior en ambientes limitantes y en condiciones favorables, lo cual conduce a una respuesta adaptativa de alta plasticidad fenotípica e indicaría una mayor diversidad genética.

En relación a los parámetros genéticos mostrados por *B. miersii*, la mayor heredabilidad presentada en el tratamiento de riego fue la registrada en el parámetro altura. En cambio, en el tratamiento de restricción hídrica se registró una mayor heredabilidad individual y familiar en los parámetros peso seco de hoja y peso seco de tallo. Las correlaciones de tipo B más elevadas se observaron en el número de hojas verdaderas y el peso seco de hojas. Lo anterior indicaría que las características foliares están bajo un importante control genético.

Finalmente, se concluye que de acuerdo a estos resultados que indican una escasa respuesta adaptativa de *B. miersii* a condiciones de restricción hídrica, se puede inferir que bajo el escenario de cambio climático se verán afectadas negativamente la permanencia de la especie en su distribución norte y/o en sectores con suelos de baja capacidad de retención de agua. Esto acentuaría la pérdida de las familias de procedencia de distribución norte, pues ya casi no constituyen masas boscosas sino más bien individuos aislados, lo cual conllevaría a considerar a esta especie en programas de conservación *ex situ* a través de procesos de migración asistida.

## 5. BIBLIOGRAFÍA

**ACUÑA, M. 2001.** Formulación de un protocolo de trabajo para el análisis de semillas de especies leñosas nativas. Tesis de Ingeniero Forestal. Santiago. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 87p.

**AGUIRRE, A. 2008.** Identificación de mecanismos fisiológicos desarrollados por *Cryptocarya alba* (Mol) Looser (Peumo) ante condiciones de sequía. Memoria de título. Universidad de Chile. Santiago, Chile. 33 p.

**ALEMÁN, S.; DOMÍNGUEZ, A.; DOMÍNGUEZ, D.; FUENTES, L.; MIRANDA, K.; PÉREZ, Y.; PERNÍA, B.; SOSA, D.; SOSA, M. y INFANTE, D. 2010.** Estudio anatómico y bioquímico en materiales cubanos y venezolanos de *Phaseolus vulgaris* L. bajo condiciones de estrés hídrico. *RET*, 2 (1): 89-99 pp.

**ANAYA-ROMERO, M.; PINO, R.; JORDÁN, A.; MARTÍNEZ-ZAVALA, L. y BELLINFANTE, N. 2005.** Modelización del hábitat potencial de formaciones forestales en la Provincia de Huelva. *Edafología*, 12 (1), 65-73 pp.

**ANSELMO, M. 1998.** Variables que afectan la germinación y la calidad de las plantas de Belloto del Norte (*Beilschmiedia miersii* (Gay) Kostermans). Memoria de Ingeniería Forestal, Universidad de Chile, 131 p.

**ARNTZ, A.M. y DELPH, L.F. 2001** Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia* 127:455–467 pp.

**AZCÓN-BIETO, J. y TALÓN, M. 2000.** Fundamentos de fisiología vegetal. McGraw-Hill-Interamericana. Madrid, España. 522 p.

**BARAJAS, G. y ÁLVAREZ, F. 2004.** Asignación de recursos e influencia de los cotiledones en el crecimiento de plántulas de *Nectandra ambigens* (Blake) CK Allen (Lauraceae) en una selva tropical húmeda. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 5-11 pp.

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

**BIBLIOTECA DEL CONGRESO NACIONAL DE CHILE (BCN). 2013.** Clima y Vegetación Región Metropolitana de Santiago. [En línea]. Disponible en: <<http://siit2.bcn.cl/nuestropais/region13/clima.htm>>. (Consulta: 25 de julio del 2013).

**BERNIER, P.; LAMHAMED, M. y SIMPSON, D. 1997.** Shoot: root ratio is of limited use in evaluating the quality of container conifer stock. *Natural Resources Canada* 46 (3): 102-106 pp.

**BRADSHAW, A.D. 1965.** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13, 115-155 pp.

**BURDON, R. 1977.** Genetic correlation as a concept to studying genotype-environment interaction in forest tree breeding. *Silvae Genet* 26: 168-175 pp.

**CABELLO, A. 1979.** Estudio anatómico y de germinación del Litre (*Lithraea caustica* (Mol.) Hook et Arn.). Tesis de Ingeniero Forestal. Santiago. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 108 p.

**CABELLO, A. 1987a.** Proyecto de protección y recuperación de especies arbóreas y arbustivas amenazadas de extinción. Parte I. Documento técnico N° 21. *Revista Chile Forestal*. Santiago, Chile. 8 p.

**CABELLO, A. 1987b.** Proyecto de protección y recuperación de especies arbóreas y arbustivas amenazadas de extinción. Parte II. Documento técnico N° 22. *Revista Chile Forestal*. Santiago, Chile. 8 p.

**CABELLO, A. 2006.** *Beilschmiedia miersii* (Gay) Kosterm. Belloto del Norte, Belloto. En: C. Donoso (ed.), *Las Especies Arbóreas de los Bosques Templados de Chile y Argentina*. Autoecología. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile. 180-185 pp.

**CABELLO, A. y ANSELMO, M. 1999.** Algunos factores que inciden en la germinación y producción de plantas de *Beilschmiedia miersii* (Belloto del Norte). Centro de Estudios de Semillas de Árboles Forestales. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales, Departamento de Silvicultura. *Notas CESAF-CHILE*, 9: 11-12 pp.

**CABELLO, A.; SANDOVAL, A. y CARÚ, M. 2001.** Efecto de los tratamientos pre germinativos y de las temperaturas de cultivo sobre la germinación de semillas de *Talguenea quinquenervia* (Talguén). *Ciencias Forestales*, 16 (1-2): 11-18 pp.

**CARLES, S.; LAMHAMEDI, M. S.; BEAULIEU, J.; STOWE, D. C. y MARGOLIS, H. A. 2012.** Genetic parameters of morphological and physiological characteristics of containerized white spruce (*Picea glauca* [Moench.] Voss) seedlings. *Tree Genetics & Genomes*, 8(1), 39-51 pp.

**CASTAÑEDA, M. C.; CÓRDOVA, L.; GONZÁLEZ, V. A.; DELGADO, A.; SANTACRUZ VARELA, A. y GARCÍA, G. 2006.** Respuestas fisiológicas, rendimiento y calidad de semilla en frijol sometido a estrés hídrico. *Interciencia*, 31(6), 461-466 pp.

**CENTRO EULA. 2004.** Establecimiento de un Ordenamiento Territorial Orientado a la Protección y Uso Sustentable del Área del Cordón de Cantillana - Informe Final. Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 211p.

**CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J. y ALÍA, R. 2007.** Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes. *Annals of Forest Science*, 64(1), 87-97pp.

**CIREN-CORFO. 1990.** Mapa Agroclimático de Chile. Centro de Información de Recursos Naturales. Publicación N° 87.

**CONAMA. 2006.** Estudio de la variabilidad climática en Chile para el siglo XXI. Informe Final. Departamento de Geofísica, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile. Santiago, Chile. 63 p.

**CORREA, E.; ESPITIA, M.; ARAMÉNDIZ, H.; MURILLO, O. y PASTRANA, I. 2013.** Genetic variability in *Tectona grandis* seeds of individual trees in the conformation of mixed seedlots in Córdoba, Colombia. Rev. U.D.C.A Act. & Div. Cient. 16(2): 379-389 pp.

**CZABATOR, F.J. 1962.** Germination value: An index combining speed and completeness of pine seed germination. Forest Science 8: 386-396 pp.

**DEAN, C.; COTTERILL, P. y EISEMANN, R. 1986.** Genetic parameters and gains expected from selection in *Pinus caribaea* var. *hondurensis* in Northern Queensland, Australia. Silvae Genet. 35(5-6): 229-236 pp.

**DEWALD, L.; WHITE, T. y DURYEY, M. 1992.** Growth and phenology of seedling of four contrasting slash pine families in ten nitrogen regimens. Tree physiol 11: 255-269 pp.

**DOMÍNGUEZ, C. 2011.** Caracterización de las condiciones de seguridad de las márgenes de carretera. Tesis Doctoral. Departamento de Ingeniería Civil y Transporte. Universidad Politécnica de Madrid, España. 233p.

**DONOSO, C. 1974.** Dendrología. Árboles y arbustos chilenos. Manual N° 2. Depto. de Silvicultura. Facultad de Cs. Forestales. U. de Chile, Santiago, Chile. 142p.

**DONOSO, C. 1979.** Variación y tipos de diferenciación en poblaciones de Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.). Bosque, 3(1), 1-14 pp.

**DONOSO, C. y CABELLO, A. 1978.** Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. Ciencias Forestales, 1(2): 31-41 pp.

**DONOSO, S.; PEÑA, K.; PACHECO, C.; LUNA, G. y AGUIRRE, A. 2011.** Respuesta fisiológica y de crecimiento en plantas de *Quillaja saponaria* y *Cryptocarya alba* sometidas a restricción hídrica. Bosque (Valdivia), 32(2), 187-195 pp.

**DORNBOS, D. L.; MULLEN, R. E. y SHIBLES, R. E. 1989.** Drought stress effects during seed fill on soybean seed germination and vigor. Crop science, 29(2), 476-480 pp.

**ERIKSSON, G.; JONSSON, A.; DORMLING, I.; NORELL, L. y STENER, L.G. 1993.** Retrospective early tests of *Pinus sylvestris* L. seedlings grown under five nutrient regimes. For. Sci. 39(1): 95-117 pp.

**FIGUEROA, J. A.; LEÓN-LOBOS, P.; CAVIERES, L. A.; PRITCHARD, H. y WAY, M. 2004.** Ecofisiología de semillas en ambientes contrastantes de Chile: un gradiente desde ecosistemas desérticos a templado-húmedos. Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuesta a estrés en los ecosistemas. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile, 81-98.

**FOREST SERVICE BRITISH COLUMBIA, 1999.** Seedling stock type selection. In: British Columbia. Ministry of forests. Canada. . [En línea]. Disponible en: <<http://www.for.gov.bc.ca/nursery/stockselection/poster/intro.htm>>. (Consulta: 05 de marzo del 2013).

**FORT, C.; FAUVEAU, M.; MULLER, F.; LABEL, P.; GRANIER, A. y DREYER, E. 1997.** Stomatal conductance, growth and root signaling in young oak seedlings subjected to partial soil drying. *Tree Physiology* 17 (5): 281-289 pp.

**FUENZALIDA, H.; VILLAGRAN, C.; BERNAL, P.; FUENTES, E.; SANTIBAÑEZ, F.; PEÑA, H. y MONTECINO, V. 1989.** Cambio climático global y eventuales efectos en Chile. *Revista Amb. y Des.* 5 (2): 37-42 pp.

**GAJARDO, R. 1994.** La vegetación natural de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. Chile. 165p.

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

**GIANOLI, E. 2004.** Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. Fisiología Ecológica en plantas. En: Cabrera, H. M. (ed.). Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en ecosistemas. Valparaíso, Chile. 13-25 pp.

**GILMOUR, A. R.; THOMPSON, R. y CULLIS, B. R. 1995.** Average information REML: an efficient algorithm for variance parameter estimation in linear mixed models. *Biometrics* 51: 1440–1450 pp.

**HAMRICK, J. 2004.** Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* 197: 323–335 pp.

**HART, D. y CLARK, A. 2007.** Principles of Population Genetics. 4th ed. Sinauer Associates, Inc, Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA. 652 p.

**HENRÍQUEZ, C. y SIMONETTI, J. 2001.** The effect of introduced herbivores upon an endangered tree (*Beilschmiedia miersii*, Lauraceae). *Biological Conservation* 98: 69-76 pp.

**HOFFMAN, A. 1995.** Flora silvestre de Chile. Zona Central. Santiago, Chile. Tercera Edición. Edición Fundación Claudio Gay. 50 p.

**HSIAO, T. C. 1973.** Plant responses to water stress. Annual review of plant physiology, 24(1), 519-570 pp.

**ILABACA, 2008.** Respuestas ecofisiológicas desarrolladas por *Peumus boldus* Mol. frente a condiciones de restricción hídrica. Memoria de título. Universidad de Chile. Santiago, Chile. 32 p.

**INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). 2002.** Cambio climático y biodiversidad. Gitay, H; Suárez, A; Watson, R.T y Dokken, D.J. (Eds.). Documento técnico V del IPCC. Ginebra, Suiza y Nairobi, Kenya, Organización Meteorológica Mundial (OMM) y Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA). 85p.

**IPINZA, R.; GUTIERREZ, B. y EMHART, V. 1998.** Mejora Genética Forestal Operativa. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales Valdivia. Chile. 422 p.

**JIMÉNEZ, P. y COLLADA, C. 2008.** Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. Forest Systems 9(4): 237-248 pp.

**JURADO, E. y WESTOBY, M. 1999.** Crecimiento de plántulas en relación al tamaño de las semillas en la parte árida de Australia”, Facultad de Ciencias Forestales, Linares, NL, México. Reporte Científico No. Especial. Vol. 19. 35 p.

**KERMODE, A. y FINCH-SAVAGE, B. 2002.** Dessication sensitivity in orthodox and recalcitrant seeds in relation to development. Ch. 4, 137-148. In: *M. Black & H. Pritchard (eds.)*. Dessication and survival in plants: Drying without dying. Wallingford, U.K. 416 p.

**KRAMER, P. 1983.** Water relation of plants. Academic Press. New York. 489 p.

**KREMER, K. 2014.** Efecto de la disponibilidad hídrica y profundidad de hojarasca sobre la germinación de semillas, supervivencia y crecimiento inicial de plantas de regeneración de *Beilschmiedia miersii* (gay) Kosterm, en la Quebrada del árbol, Región Metropolitana. Memoria de título. Universidad de Chile. Santiago, Chile. 51 p.

**KOZLOWSKI, T. T.; KRAMER, P. J. y PALLARDY, S. G. 1991.** The Physiological Ecology of Woody Plants. Tree Physiology, 8(2), 213-213 pp.

**LANDIS, T. D.; TINUS, R. W. y BARNETT, J. P. 1998.** The container tree nursery manual. Seedling propagation. Agriculture Handbook. Washington, D.C., Forest Service. 166 p.

**LARCHER, W. 1995.** Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer-Verlag, Berlin -Heidelberg. 517p.

**LEI, Y.; YIN, CH. y LI, CH. 2006.** Differences in some morphological, physiological, and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of *Populus przewalskii*. Physiologia Plantarum. 127: 182-191 pp.

**LESKOVAR, D. 2001.** Producción y Ecofisiología del trasplante hortícola. Departamento de agronomía. UNS. Apuntes. [En línea]. Disponible en: <<http://www.uaaan.mx/postgrado/images/files/hort/simposio1/Curso.pdf>>. (Consulta: 02 de marzo 2013).

**LITTLE, T. M. y HILLS, F.J. 1976.** Métodos estadísticos para la investigación de la agricultura. Trillas, México. 270p.

**LORTIE, C.J. y AARSEN, L.W. 1996.** The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences*. 157:484-487 pp.

**LUNA, G. 2006.** Evaluación de parámetros fisiológicos y de crecimiento en plantas de *Quillaja saponaria* Mol. bajo condiciones de déficit hídrico. Memoria de título. Universidad de Chile. Santiago, Chile. 35 p.

**MANSILLA, S. 2007.** Estrategia Regional de Biodiversidad Sitio: Cordillera EL Melón. CONAMA (Comisión Nacional del Medio Ambiente, CL) Región de Valparaíso. (Línea de Base). 69 p.

**MERCHANT, A.; CALLISTER, A.; ARNDT, S.; TAUSZ, M. y ADAMS, M. 2007.** Contrasting physiological responses of six *Eucalyptus* species to water deficit. *Annals of Botany* 100, 1507–1515 pp.

**MEXAL, J. y LANDIS, T. 1990.** Target seedling concept: Height and diameter. In target seedling symposium, meeting of the western forest nursery associations, general technical report. USDA, For. Serv. Oregon. 17-35 pp.

**MINSEGPRES. 2008.** Nómina para el segundo proceso de clasificación de especies según su estado de conservación. [En línea]. Disponible en: <[http://www.conaf.cl/cms/editorweb/normativa/seia/DS\\_50-2008\\_SEGPRES.pdf](http://www.conaf.cl/cms/editorweb/normativa/seia/DS_50-2008_SEGPRES.pdf)>. (Consulta: 25 de julio 2013).

**MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE (MMA). 2014.** Plan de adaptación al cambio climático en biodiversidad. En el marco del plan de acción nacional de cambio climático y de la actualización de la estrategia nacional de biodiversidad. [En línea]. Disponible en: <[http://www.mma.gob.cl/1304/articles55879\\_Plan\\_Adaptacion\\_CC\\_Biodiversidad\\_Final.pdf](http://www.mma.gob.cl/1304/articles55879_Plan_Adaptacion_CC_Biodiversidad_Final.pdf)>. (Consulta: 10 de abril 2015).

**MONTGOMERY, D. 1992.** Diseño y análisis de experimentos. Grupo Editorial Iberoamericana. México. 467-509 pp.

**MORA, F. y PERRET, S. 2007.** Aplicación de técnicas bayesianas en el análisis genético de árboles forestales. *Bosque* 28 (3): 198-206 pp.

**MÜLLER I. ; SCHMID B. y WEINER J. 2000.** The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants, *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 3. 115–127 pp.

**NASON, J. D. y HAMRICK, J. L. 1997.** Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity*, 88(4), 264-276 pp.

**NOVOA, P. 2004.** Determinación del grado de amenaza del belloto del norte (*Beilschmiedia miersii* Kosterm, Lauraceae), mediante el uso de la metodología UICN 2001. Versión 3.1. *Chloris Chilensis*, 7 (2). [En línea]. Disponible en: <<http://www.chlorischile.cl/bellotonovoa/bellotopaper.htm>>. (Consulta: 25 de julio 2013).

**OLIVARES, 2010.** Evaluación genética de un ensayo de procedencia progenie de *Nothofagus pumilio* (Poepp. Et Endl.) Krasser, ubicado en la Reserva Nacional Coyhaique. Memoria de título. Universidad de Chile. Santiago, Chile. 49 p.

**OSSA, G.; MORENO, F. L.; MANRIQUE, C.; TOBÓN, C. J.; PÉREZ, J. E.; TARAZONA, G.; ONOFRE, G.; CIPAGAUTA, M. y MALDONADO, C. 2002.** El mejoramiento genético como instrumento de eficiencia en una empresa de producción bovina. Manual Técnico. Corpoica. Bogotá. 148 p.

**PARMESAN, C. 2006.** Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 637-669.

**PARMESAN, C. y YOHE, G. 2003.** A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421 (6918):37-42 pp.

**PASKOFF, R. 1971.** Geomorfología de Chile Semiárido. Departamento de Publicaciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile. 321p.

**PIGLIUCCI, M. 2001.** Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. John Hopkins University Press, Baltimore. 333p.

**PIGLIUCCI, M. y SCHLICHTING, D. 1996.** Reaction norms of *Arabidopsis*. IV. Relationships between plasticity and fitness. *Heredity* 76:427-436 pp.

**PIRACÉS, R. 1976.** Estratigrafía de la Cordillera de la Costa entre la Cuesta El Melón y Limache, Provincia de Valparaíso, Chile. En Congreso Geológico Chileno. 65-82 pp.

**PLISCOFF, P. y FUENTES-CASTILLO, T. 2011.** Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48: 61-79 pp.

**POORTER, H. y NAGEL, O. 2000.** The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607pp.

**PREMOLI, A.C. 2003.** Isozyme polymorphisms provide evidence of clinal variation with elevation in *Nothofagus pumilio*. *Journal of Heredity* 94:218-226 pp.

**PRIETO, R.; VERA, C. y MERLIN, B. 1999.** Factores que influyen en la calidad de brinzales y criterios para su evaluación en vivero. Folleto Técnico N° 12. Campo Experimental Valle del Guadiana. INIFAP .Durango, México. 23p.

**PROMIS, A. 2010.** Silvicultura y manejo forestal en miras de la adaptación de los bosques al cambio climático. Revista Bosque Nativo 45: 9-12 pp.

**RAMÍREZ, C.; SAN MARTÍN, C.; SAN MARTÍN, J. y VILLASEÑOR, R. 2004.** comparación fitosociológica de los bosques de Belloto (*Beilschmedia*, Lauraceae) en Chile Central. Bosque 25: 69-85 pp.

**RODRÍGUEZ, R.; QUEZADA, M. y MATTHEI, O. 1983.** Flora arbórea de Chile. Editorial Universidad de Concepción. Concepción. Chile. 360 p.

**RUIZ-SÁNCHEZ, M.; DOMINGO, R.; SAVÉ, R.; BIEL, C. y TORRECILLAS, A. 1997.** Effects of water stress and rewatering on leaf water relations of lemon plants. Biology Plantarum 39: 623-631 pp.

**SADAVA, D.; HELLER, H. C.; ORIAN, G. H.; PURVES, W.H. y HILLIS, D. M. 2009.** Vida. La ciencia de la Biología. Octava edición. Ed. Médica Panamericana. Buenos Aires, Argentina. 1.245 p.

**SALINAS, A. R.; ZELENER, N.; CRAVIOTTO, R. M. y BISARO, V. 1996.** Respuestas fisiológicas que caracterizan el comportamiento de diferentes cultivares de soja a la deficiencia hídrica en el suelo. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 31(5), 331-338 pp.

**SÁNCHEZ-VARGAS, N.; VARGAS, J.; RUIZ, L. y LÓPEZ, J. 2004.** Repetitividad de parámetros genéticos en un ensayo clonal de *Eucalyptus urophylla* en el sureste de México. AGROCIENCIA, 38(4), 466 p.

**SANDS, R.; KRIEDEMANN P.E. y COTTERILL P.P. 1984.** Water relations and photosynthesis in three families of *Pine radiata* seedlings known to differ in their response to weed control. Forest Ecology and Management 9, 173-184 pp.

**SANTELICES, R.; ESPINOZA, S. y CABRERA, A. 2013.** Efecto del nivel de sombra en la calidad de plantas de *Nothofagus alessandrii* cultivadas en vivero. VI Congreso Forestal Español. Sociedad Española de Ciencias Forestales. Vitoria-Gasteiz. España. 12 p.

**SANTIAGO, O.; SÁNCHEZ, T.; MONSALVO, V.; MONROY, R. C. y GARCÍA S. G. 2007.** Manual de producción de especies forestales tropicales en contenedor. INIFAP. CIRGOC. Campo Experimental El Palmar. Folleto técnico N°44. Veracruz, México. 73 p.

**SANTIBAÑEZ, Q. 1999.** Posibles impactos climáticos en Chile. AGRIMED. Comisión Nacional del Medio Ambiente. Informe Técnico. Santiago. Chile. 21p.

**SCHLICHTING C.D. y PIGLIUCCI M. 1998.** Phenotypic evolution: A reaction norm perspective. Sinauer Associates, Sunderland, MA, Sinauer Associates. 387p.

**SERRA, MT. 2015.** [Comunicación Personal]. Asesor botánico. Académico de la Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza.

**SERRA, MT.; GAJARDO, R. y CABELLO, A. 1986.** *Beilschmedia miersii*. Programa de protección y recuperación de la flora nativa de Chile. Ficha técnica de especies amenazadas. Corporación Nacional Forestal. 23 p.

**STANSFIELD, W. 1992.** Genética. Mc Graw-Hill. 3ª edición. EE.UU. 574p.

**STEBBINS, G. L. 1950.** Variation and evolution in plants. Columbia University Press. New York. 643 pp.

**THULLER, W.; ARAÚJO, M.; PEARSON, B.; WHITTAKER, R.; BROTONS, R. y LAVOREL, S. 2004.** Uncertainty in predictions of extinction risk. *Nature*, 427(33). 145–148 pp.

**TORAL, M. 1997.** Concepto de calidad de plantas en vivero forestales. Documento Técnico. Programa de desarrollo forestal integral de Jalisco. SEDER., Fundación Chile, Consejo Agropecuario de Jalisco. México. 26p.

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

**VARGAS-HERNÁNDEZ, J.; ADAMS, W. y JOYCE, D. 2003.** Quantitative genetic structure of stem form and branching traits in Douglas-fir seedlings and implications for early selection. *Silvae Genet.* 52(1): 36-44 pp.

**VIA, S. 1993.** Adaptive phenotypic plasticity: Target or by-product of selection in a variable environment *American Naturalist* 142: 352–365 pp.

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

**WRIGHT, S. y MCCONNAUGHAY, K. 2002.** Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology.* 17: 119–131 pp.

**ZAS, R. y FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J. 2005.** Juvenile genetic parameters and genotypic stability of *Pinus pinaster* Ait. open pollinated families under different water and nutrient regimes. *For. Sci.* 51(2): 165-174 pp.

**ZOBEL, B. y TALBERT, J. 1992.** Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales Editorial Limusa, México, Versión española de M. Guzmán Ortiz. 545p.

**ZOBEL, B; WYK, G y STAHL, P. 1987.** Growing exotic forests John Wiley & Sons, New York USA. 508 p.

## 6. APÉNDICES

**Apéndice I.** Morfología de *B. miersii* para tratamiento de riego y restricción hídrica en ensayo de vivero.



**Apéndice II.** Hoja de terreno empleada para la medición de *B. Miersii* para tratamiento de riego y restricción hídrica en ensayo de vivero.

<i>Código</i>	<i>Significado</i>
B	Número de Bloque
T	Tratamiento de riego (0:Control; 1: Restricción hídrica)
ID	Código del Individuo
G	Germinada (0: No; 1:Si)
NG	No germinada (0: No; 1: Si)
M	Semilla muerta (0: No; 1: Si)
V	Semilla viable (0: No; 1: Si)
MG	Semilla geminada pero muerta
H1	Altura primera medición (cm)
NHV1	Número de hojas verdaderas primera medición
DAC1	Diámetro altura del cuello primera medición (mm)
COT1	Presencia cotiledón (0: Ausente; 1:Presente)
PM1	Porcentaje (%) de daño en la planta
H2	Altura segunda medición (cm)
DAC2	Diámetro altura del cuello segunda medición (mm)
NHV2	Número de hojas segunda medición
MORT	Mortalidad de la planta (0: Muerta; 1:Viva)
PM2	Porcentaje (%) de daño en la planta
COT2	Presencia Cotiledón (0: Ausente; 1:Presente)
ECOT2	Estado del cotiledón
OBS	Observaciones

**Fecha:**

**Persona a cargo medición:**

**Fotos:**

B	T	P	ID	G	NG	M	V	H1	DAC1	NHV1	COT1	PM1	H2	DAC2	NHV2	MORT	PM2	COT2	ECOT2	OBS

## 7. ANEXOS

**Anexo I.** A.- *Hypothenemus* sp; B- Daño en la testa de la semilla; C.- Daño interno de la semilla y detalle de larvas; D.- Daño interno de la semilla.

