



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Forestales

Estudio del efecto del anegamiento prolongado en las especies *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst, *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser y *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume.

Profesor patrocinante: Dra. Alejandra Zúñiga
Profesores informantes: Dra. Miren Alberdi
Dr. Mauro González

Tesis de Grado presentada como parte de los requisitos para optar al Título de **Ingeniero Forestal**

PAULINA ANDREA ROJAS ROJAS

VALDIVIA
2007

CALIFICACIÓN DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

		Nota
Patrocinante:	Dra. Alejandra Zúñiga Feest	67
Informante:	Dra. Miren Alberdi Lag	67
Informante:	Dr. Mauro Gonzáles Gangas	67

El Patrocinante acredita que el presente Trabajo de Titulación cumple con los requisitos de contenido y de forma contemplados en el reglamento de titulación de la Escuela. Del mismo modo, acredita que en el presente documento han sido consideradas las sugerencias y modificaciones propuestas por los demás integrantes del Comité de Titulación.

Dra. Alejandra Zúñiga F.

AGRADECIMIENTOS

A toda mi gran familia; mamá, papá, Dani, Danón, Matías, Miriam y Ángela. A mis tías Nana y tía Inés, a la Mamí y al Tata. A la tía Anita, al tío Marco y a mis primos... a todos los que están acá y a los que han partido, los quiero mucho...

Quisiera agradecer y dedicar este trabajo a todos mis amigos, los que siempre han estado entregándome todo su amor y compañía, a la Gígí y Manon, a la Karlan, a la Laura, a Chrille, al Felipe y a la María. A mis amigos y compañeros de TERRITORIO PUBLICO, a los territoritos isleños y a la plaza mas linda del mundo... También agradecer a mis compañeros, muy en especial al "grupo dinámico". Muchas gracias por el tiempo y paciencia en aquellos momentos en los cuales era necesario mantener la calma..... A todos mis profes por enamorarme con el bosque nativo. A mi profe Alejandra Zúñiga, por la paciencia que ha tenido durante todo el tiempo que ha durado este proceso con esta niña de mente inquieta y dispersa!...

A todos los lugares de nuestro planeta, muy en especial a los extremos del mundo y a Niebla, mi casa..... a los ríos, a los lagos, a los canales y al mar; a la cordillera de los Andes, a los volcanes y glaciares, al cielo, a las estrellas y al viento; a los bosques y al desierto, a los Coígues, Chílcos y Helechos, a todos nuestros antepasados...

"y lo mejor de todo, es que Sauron es criollo"

ÍNDICE

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	3
2.1 Bosques templados	3
2.2 Ecología de las especies en estudio (<i>Nothofagus betuloides</i> , <i>Nothofagus dombeyi</i> y <i>Nothofagus nitida</i>)	4
2.2.1 Límites geográficos	4
2.2.2 Variables climáticas y edáficas	6
2.2.3 Dinámica de regeneración	7
2.2.4 Tolerancia a la sombra	8
2.3 Anegamiento	9
2.3.1 Factor limitante en la distribución de las especies	9
2.3.2 Cambios fisiológicos, metabólicos y morfológicos producidos en la planta como consecuencia del anegamiento	10
2.3.3 Efectos en el crecimiento, desempeño fotosintético, distribución y concentración de carbohidratos	11
3. MATERIAL Y MÉTODO	15
3.1 Material	15
3.2 Método	15
3.2.1 Diseño experimental	15
3.2.2 Variables estudiadas en los distintos tratamientos	16
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	18
4.1 Crecimiento	18
4.1.1 Altura	18
4.1.2 Biomasa	20
4.1.3 Pérdida de Follaje	23
4.2 Eficiencia fotoquímica máxima (Fv/Fm)	26
4.3 Determinación de azúcares solubles totales	29
5. CONCLUSIONES	33

ANEXOS

1. Abstracts

2. Diseño aclimatación al anegamiento, biomasa total, perdida de follaje y azúcares solubles totales para las tres especies

3. Crecimientos, pesos, follaje perdido, Fv/Fm y AZT brutos para las tres especies

RESUMEN

La disponibilidad de agua y temperatura son factores que explicarían la distribución de *N. nitida* (40°- 48°S), *N. betuloides* (40° - 56°S) y *N. dombeyi* (35° - 44°S), tres especies siempreverdes de los bosques templados del sur de Chile. Ellas crecen en suelos con diferencias de drenaje, desde anegados (*N. nitida*), hasta los mejor drenados (*N. dombeyi*). El anegamiento causa cambios en las plantas como la inhibición del crecimiento, cierre estomático, reducción de la fotosíntesis, reducción del potencial hídrico, abscisión foliar. Se postula que *N. nitida* presentaría una mayor tolerancia al anegamiento. Plántulas de estas tres especies mantenidas en jardín común, fueron aclimatadas al anegamiento (AA) con anegamientos diarios de duración variable hasta llegar a un anegamiento permanente o anegadas desde el inicio (AT). *Nothofagus dombeyi* y *N. nitida* presentaron los mayores crecimientos en AA (2,83 y 3.33 cm respectivamente). *Nothofagus nitida* mantuvo un crecimiento constante y más alto en AT (2 cm). Los incrementos en biomasa presentaron diferencias entre los tratamientos de anegamiento, *N. betuloides* presentó los mayores incrementos en AT, mientras que *N. nitida* los obtuvo en AA. *Nothofagus betuloides* presentó mayor pérdida de follaje y mayor número de individuos afectados desde el inicio del tratamiento. El parámetro Fv/Fm no fué un buen indicador del estado fisiológico de las especies, presentando variaciones a partir de la VI semana de anegamiento, cuando los efectos del anegamiento en las especies ya eran evidentes (abscisión foliar, pérdida de pigmentos fotosintéticos). Las mayores disminuciones del Fv/Fm se registraron en *N. betuloides* en anegamiento total. En ambos tratamientos de anegamiento *N. dombeyi* muestra igual distribución de azúcares solubles totales (AZT), siendo estos contenidos mayores en raíz > tallos > hojas. *Nothofagus betuloides* disminuye fuertemente sus contenidos foliares y los aumenta en el tallo. En el caso de *N. nitida* esta especie muestra un comportamiento diferenciado en la distribución de AZT, siendo una fuerte disminución de AZT foliares la respuesta al anegamiento total. De acuerdo con estos resultados se cumple la hipótesis planteada. Siendo *N. nitida* la especie que presentó respuestas más favorables al anegamiento, pudiendo crecer mejor en condiciones de alto contenido de humedad del suelo.

Palabras claves: Nothofagus, crecimiento, anegamiento

1. INTRODUCCIÓN

La variación de las características medioambientales en gradientes latitudinales y altitudinales explicarían la distribución de las especies vegetales (Donoso, 1993; 2004). Los factores más importantes, para el desarrollo de las especies, que determinan esta variación corresponden a la precipitación, humedad en invierno y verano, temperatura y longitud del periodo vegetativo. En los bosques templados del sur de Chile este gradiente se expresa en marcados cambios en la composición florística, abundancia y riqueza de las especies, siendo el principal factor gatillante la disponibilidad de agua, no en su escasez sino en relación a su abundancia (Donoso, 1993).

A partir de los 40° S comienza una zona transicional de la vegetación, pasando de los bosques Valdivianos (caracterizados por las abundantes precipitaciones) a los bosques Norpatagónicos (abundantes precipitaciones, pero asociados a bajas temperaturas) (Schmithüsen, 1960; Oberdorfer, 1960). En este recambio de especies, *Nothofagus dombeyi* (35° - 44°S) es reemplazada por su congénere *Nothofagus betuloides* (40° - 56°S), la cual comienza poco a poco a convertirse en la especie dominante del dosel hacia zonas más australes. *Nothofagus nitida* (40°-48°S) posee una restringida distribución geográfica siendo dominante en sectores en que el suelo presenta un alto contenido de humedad. Pese a coincidir estas tres especies en amplias zonas de su distribución geográfica, no traslapan sus poblaciones (Donoso *et al.*, 2004). Se tienen antecedentes para los bosques de *Nothofagus* neozelandeses, que también presentan ausencia de traslape en sus poblaciones, que esta diferenciación de hábitat se debe a la respuesta que poseen al anegamiento (Sun *et al.*, 1995), factor que ha sido escasamente estudiado en las especies chilenas.

El estrés por anegamiento causa daños en las plantas debido a una ausencia de oxígeno en el suelo (anoxia), produciendo la solubilización de sustancias minerales (aumento de los procesos de reducción) y formación de compuestos fitotóxicos en el suelo, como es el aumento en las cantidades de Fe y Mg (Lambers *et al.*, 1998). En respuesta a estos cambios se producen variaciones fisiológicas, metabólicas y morfológicas, que varían dependiendo de la especie, el estado fenológico, la temperatura ambiental, la duración del anegamiento y la clase de microorganismos presentes en el suelo (Taiz y Zeiger, 2002).

Las plantas poseen distintas estrategias para resistir este tipo de alteración. Últimamente se ha planteado que las especies tolerantes a la sombra por su tendencia al menor crecimiento y mayor acumulación de hidratos de carbono, podrían resistir de mejor forma el anegamiento como otros tipos de estrés (Lusk y Del Pozo, 2002). La tolerancia a la sombra puede ser interpretada de acuerdo a distintos criterios como: fisiológicos (definido por la respuesta a la luz, curva P/I), ecofisiológicos (a nivel de sobrevivencia de la especie bajo distintas condiciones de luz) o en términos de su autoecología y rol en la dinámica de los bosques a los cuales pertenece. *Nothofagus dombeyi*, *N. betuloides* y *N. nitida* se encuentran en etapas sucesionales tempranas de los bosques siempreverdes (Lusk y Del Pozo,

2002), *N. dombeyi* y *N. betuloides* son especies pioneras e intolerantes a la sombra (Veblen *et al.*, 1981; 1996; Donoso, 1993; Gerding y Thiers, 2002), y *N. nitida* posee una tolerancia intermedia (Lusk y Contreras, 1999). De los antecedentes que se poseen de estas especies, *N. betuloides* regeneraría en condiciones de anegamiento, pero asociados a bajas temperaturas. *N. nitida* al igual que *N. betuloides*, regenera con éxito en zonas con restricciones de drenaje y alto contenido de humedad ambiental (Saavedra 2004). Por otro lado, *N. dombeyi* se establece en sitios mejor drenados (Weinberger, 1973; Alberdi, 1987).

En el siguiente trabajo se plantea la realización de un experimento de anegamiento para estas tres especies bajo condiciones de jardín común, con el objetivo de determinar diferencias en su respuesta al anegamiento y tratar de entender la diferenciación de hábitat que poseen en sus rangos de distribución geográfica. Como hipótesis general se plantea que *N. nitida* sería la especie que presentaría una mayor tolerancia al anegamiento bajo estas condiciones de jardín común.

Objetivo general:

Estudiar la respuesta al anegamiento prolongado de *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus nitida* y *Nothofagus betuloides*, en condiciones de jardín común, con el fin de estimar su grado de tolerancia.

Objetivos específicos:

- a) Determinar el efecto del anegamiento en el crecimiento y en la eficiencia fotosintética en estas tres especies.
- b) Relacionar la tolerancia al anegamiento con la distribución y contenido de hidratos de carbono.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Bosques Templados

Los bosques nativos del sur de Chile se clasifican como Bosques Templados (Donoso, 1993) debido a que se encuentran fuera de las regiones tropicales y están sujetos a bajas temperaturas, que muchas veces son limitantes para el crecimiento arbóreo (Armesto *et al.*, 1996). Los Bosques Templados Lluviosos se encuentran desde el río Bío-Bío ($36^{\circ}45'S$) hasta las islas de Cabo de Hornos ($56^{\circ}S$). Dependiendo de las condiciones de sitio donde se desarrollan pueden ser divididos en diferentes grupos, los deciduos del norte ($36^{\circ}45$ a los $40^{\circ}S$), el bosque Valdiviano ($40^{\circ}40$ a los $43^{\circ}30'S$), el Nordpatagónico ($43^{\circ}20'$ a los $47^{\circ}30'$) y el bosque lluvioso Antártico (Schmithüsen, 1960; Oberdorfer, 1960; Holdgate, 1961) (figura 1). Según Godley (1960), existen definidos cinco tipos vegetacionales desde el paralelo $40^{\circ}S$ y su distribución está relacionada con las variaciones climáticas (temperaturas y precipitaciones).

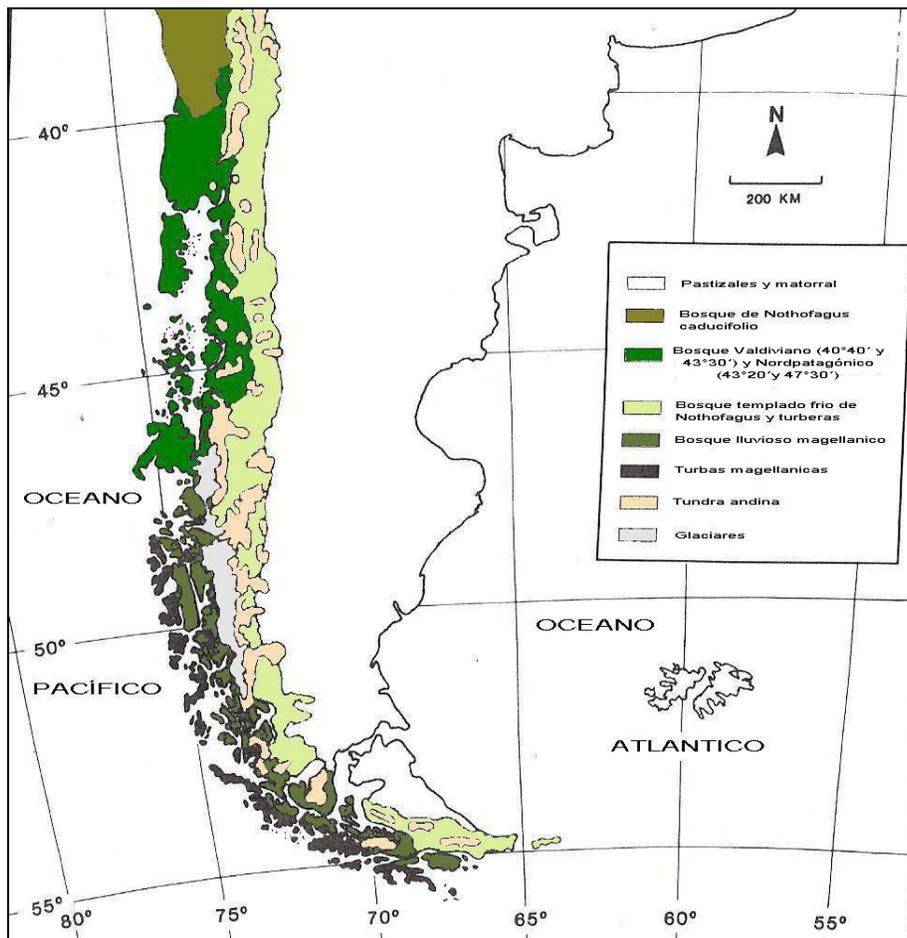


Figura 1. Distribución de las formaciones vegetacionales templadas: bosque Valdiviano, Nordpatagónico y Lluvioso antártico (Veblen *et al.*, 1996).

En esta variación de las características ambientales, los factores limitantes para el establecimiento de las especies vegetales corresponden principalmente a las precipitaciones, humedad en invierno y verano, temperatura y longitud del periodo vegetativo (Donoso, 1993). Con respecto a las precipitaciones, estas presentan un aumento gradual de norte a sur (gradiente latitudinal), pasando de 1.500 mm a los 39°S, hasta más de 4.500 mm a los 47°S (Holdgate, 1961; Armesto *et al.*, 1996). En términos altitudinales (gradiente altitudinal) también existe una variación de las precipitaciones, pasando de 4.000 mm anuales en zonas cordilleranas a 1.600 mm en la sombra de lluvia de la Cordillera de la Costa a los 42°S (Armesto *et al.*, 1996). Con respecto a las temperaturas medias anuales, en un gradiente latitudinal, estas disminuyen desde los 12°C en los 36°S a los 5° en los 55°S (Armesto *et al.*, 1996).

A partir de los 43°S (Cordillera de San Pedro, Chiloé) comienza una zona transicional entre los bosques valdivianos y nordpatagónicos. Este recambio de especies estaría determinado más directamente por la cantidad de precipitaciones y la impermeabilidad del suelo, que por la disminución de las temperaturas (Holdgate, 1961). En términos generales el bosque valdiviano se encuentra asociado a suelos con buen drenaje y abundantes precipitaciones caracterizado por la dominancia de especies como *Eucryphia cordifolia*, *Laurelia sempervirens*, *Weinmannia trichosperma*, *Amomyrtus sp.* y la emergente *Nothofagus dombeyi* (Holdgate, 1961). *Nothofagus nitida* también se encuentra presente en este tipo de bosques, pero su distribución es restringida a sectores con mayores contenidos de humedad ambiental y temperaturas menos contrastantes. Los bosques Nordpatagónicos se caracterizan por la abundancia de precipitaciones, bajas temperaturas y suelos poco desarrollados. En estas situaciones se desarrolla *N. betuloides*, acompañado por *Podocarpus nubigena*, *Saxegothaea conspicua* y *Pilgerodendron uviferum* en los sectores más húmedos.

2.2 Ecología de las especies en estudio: *Nothofagus betuloides*, *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus nitida*

2.2.1 Límites geográficos

Nothofagus dombeyi presenta una amplia distribución geográfica, presente desde los 34°40' a los 47°30' S (sur de Aysén) en Chile y desde los 38°30' a 44°S en Argentina, desde el nivel del mar hasta los 2.500 m s.n.m. (Veblen *et al.*, 1996; Donoso, 1993; 2004) (figura 2), siendo un factor determinante en su distribución la humedad disponible principalmente en la estación de crecimiento (Donoso *et al.*, 2004).

Dentro de la tipología forestal (Donoso, 1981), en un gradiente de norte a sur, *Nothofagus dombeyi* participa en los tipos forestales; Roble-Hualo, en exposiciones sur (clima mediterráneo), asociado a cursos de agua y quebradas entre los 34°31' y los 36°S en los llamados bosques higrófilos de quebradas. Roble-Raulí-Coigüe (36°30' al sur del río Ñuble y los 41°S) constituidos por bosques secundarios. Participa como especie dominante en el tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa (37°30' y los 40°20' S al sur del lago Ranco) entre los 500 y los 1.000 m s.n.m. Dentro del tipo

forestal siempreverde es frecuente encontrarlo en el estrato emergente junto a otras especies intolerantes como *Eucryphia cordifolia* y *Weinmannia trichosperma* y a veces con alguno de los otros dos *Nothofagus* siempreverdes (subtipo Intolerantes Emergentes). Forma también parte del subtipo Ñadi, en el cual todas las especies se caracterizan por su adaptabilidad a la humedad del suelo y se asocia también al subtipo Renovales de Canelo. En la distribución septentrional del Tipo Forestal Lenga, *N. dombeyi* participa dentro del subtipo “Bosques mixtos de Lenga y Coigüe” al norte de los bosques de Araucaria-Lenga (Cordillera Andina de Chillán) y al sur de ellos hasta los 40°30´ (Donoso, 1981; 1993), asociándose también con el tipo forestal Araucaria. En la distribución meridional de este subtipo, *N. dombeyi* es reemplazado por *N. betuloides*. Además se encuentra presente en el límite norte del tipo forestal Coigüe de Magallanes junto con *Nothofagus nitida*.

Nothofagus nitida presenta una restringida distribución geográfica (Premoli, 1997) asociándose a una estrecha tolerancia ecológica (Donoso *et al.*, 2004). Se encuentra presente desde los 40°20´S (sur del río Valdivia) a los 48°30´S (Veblen *et al.*, 1996; Donoso, 1997) desde el nivel del mar hasta los 1.000 m s.n.m. (Veblen *et al.*, 1996). En la cordillera de los Andes se encuentra en altitudes medias, siendo frecuentemente desplazado en bajas altitudes por *N. dombeyi* y en mayores altitudes por *N. betuloides* (Donoso *et al.*, 2004) (figura 2). *Nothofagus nitida* crece asociado a *Fitzroya cupressoides* constituyendo parte del tipo forestal Alerce, en la cordillera de los Andes hasta los 700 m s.n.m. También es frecuente encontrarlo en la depresión intermedia en zonas muy húmedas donde dominaban los bosques de Alerce antes de la colonización alemana. Dentro del tipo forestal Siempreverde es frecuente encontrarlo como especie dominante o emergente asociado con *N. dombeyi*, *E. cordifolia* y *W. trichosperma*. En sectores más húmedos en donde domina la especie *Pilgerodendron uviferum* (Tipo forestal Ciprés de las Guaitecas) se presenta de forma muy abundante (Donoso, 1993).

Nothofagus betuloides está presente desde los 40°30´(Cordillera Pelada) a los 56°S (Cabo de Hornos) en Chile y desde los 48° a los 56°S en Argentina, desde el nivel del mar hasta los 1200 m s.n.m. en el límite norte de su distribución (figura 2). Dentro de la tipología forestal (Donoso, 1981) participa en el tipo forestal Lenga, dentro del subtipo “Bosques mixtos de Lenga y Coigüe de Magallanes” (Donoso, 1981; 1993), donde en condiciones más húmedas *N. betuloides* posee mayor dominancia que *Nothofagus pumilio* (Donoso, 1993; Gerding y Thiers, 2002). El tipo forestal Coigüe de Magallanes (*N. betuloides*) se encuentra principalmente en las islas y archipiélagos al sur del Golfo de Penas (47°S) hasta los 56°S en las Islas de Cabo de Hornos. Fuera del rango geográfico de este tipo forestal, *N. betuloides* se encuentra en la Cordillera de los Andes desde los 40°30´S formando bosques puros o asociado con *N. pumilio*. A esta misma latitud se inserta dentro del tipo forestal siempreverde traslapándose con los bosques de *N. dombeyi*. En esta situación es frecuente encontrar híbridos entre ambas especies (Donoso, 1993; Veblen *et al.*, 1996; Premoli, 1997). También se encuentra *N. betuloides* en los bosques de *Fitzroya cupressoides* formando parte del tipo forestal Alerce (Donoso, 1993; Robertus y Veblen, 1993) y dentro del tipo forestal Ciprés de las Guaitecas.

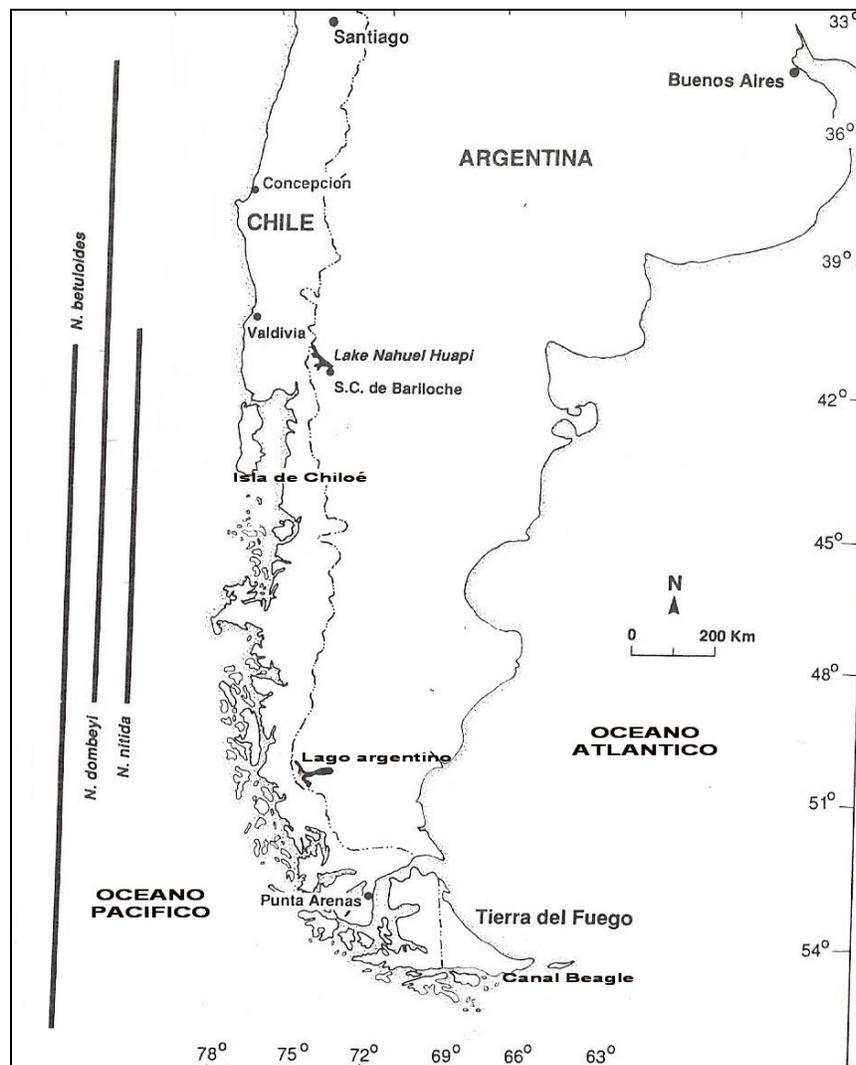


Figura 2. Distribución geográfica de *Nothofagus betuloides*, *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus nitida* (Veblen et al., 1996)

2.2.2 Variables climáticas y edáficas

La disponibilidad de agua del suelo y el drenaje son importantes en la diferenciación de la distribución geográfica de las especies. Esto ha sido estudiado por Sun *et al.*, 1995 para los bosques de *Nothofagus* siempreverdes en Nueva Zelanda. En el caso de los *Nothofagus* siempreverdes chilenos también existen diferencias en su distribución geográfica relacionadas con variaciones en la disponibilidad de agua. En general, *N. dombeyi* se desarrolla en sitios mejor drenados que *N. nitida*, sin embargo sólo ocasionalmente forman rodales mixtos debido a que difieren en sus requerimientos edáficos (Weinberger, 1973). Este patrón es más notorio en sitios costeros de la Isla de Chiloé, donde *N. dombeyi* se repliega a suelos morrénicos mejor drenados y profundos (Donoso *et al.*, 2004) y *N. nitida* permanece en terrenos con mal drenaje (Gutiérrez, 2002).

Nothofagus betuloides presenta una distribución latitudinal extensa estando presente en casi 16° de latitud (1.776 km) en comparación a *N. dombeyi* presente en 12° de latitud (1.332 km) (Donoso *et al.*, 2004). Esta amplia distribución geográfica podría asociarse a un mayor rango de tolerancia ecológica. Sin embargo las condiciones medioambientales de su distribución no presentan gran variación, encontrándose en su distribución septentrional en mayores altitudes y límite arbóreo, en donde al igual que en su distribución sur dominan las precipitaciones en forma de nieve, bajas temperaturas, fuertes vientos y suelos poco desarrollados (Donoso *et al.*, 2004). El clima bajo el cual se desarrolla preferentemente es el oceánico húmedo frío, con precipitaciones en forma de lluvia que pueden alcanzar hasta los 7.500 mm en la zona septentrional de su distribución (Gerding y Thiers, 2002). Los suelos en los cuales habita corresponden a suelos jóvenes, fuertemente influidos por la actividad volcánica, topografía y clima. Estudios realizados en Tierra del Fuego muestran la baja fertilidad del suelo, derivada de la escasa profundidad arraigable, drenaje interno lento (sectores planos), elevada concentración de aluminio, acidez alta y baja disponibilidad de elementos nutritivos (Donoso, 1993; Gerding y Thiers, 2002).

2.2.3 Dinámica de regeneración

La dinámica descrita para los bosques siempreverdes con intolerantes emergentes responde a patrones autogénicos y alogénicos (Donoso, 1993). La regeneración de las especies de *Nothofagus* está controlada por la frecuencia de disturbios masivos, como deslizamientos de tierra, erupciones volcánicas, avalanchas, caída de grandes individuos emergentes, o por la floración y muerte sincrónica de *Chusquea sp.* (Veblen, 1979). En Nueva Zelanda, las especies de *Nothofagus* tienden a restringirse a sitios climática o edáficamente subóptimos, esto puede deberse a que los *Nothofagus* serían malos competidores en suelos fértiles en comparación a la habilidad competitiva de otras especies del bosque lluvioso (Read y Hill, 1985).

Los bosques donde se desarrollan estas tres especies corresponden a etapas primeras de un proceso sucesional clásico (Donoso, 1993), que teóricamente, debiera llegar a una etapa final de especies tolerantes. Se trata de bosques con grandes y viejos árboles emergentes, probables invasores originales, de *N. dombeyi*, *N. nitida*, *N. betuloides*, *Eucryphia cordifolia* o *Weinmannia trichosperma*, que sobresalen algunos metros sobre un dosel dominante de tolerantes. Eventualmente esos bosques podrían quedar constituidos sólo por especies tolerantes capaces de establecerse bajo el dosel, en ausencia de disturbios catastróficos (Veblen *et al.*, 1981; Donoso, 1993). Sin embargo considerando la longevidad de los *Nothofagus* (> 500 años) y la frecuencia de los disturbios masivos esto no ocurre en la Cordillera de los Andes (Veblen *et al.*, 1981). En poblaciones de la Cordillera de la Costa este tipo de disturbios naturales es menos frecuente y masivo, por lo cual la regeneración de especies intolerantes se encuentra asociada a grandes aperturas de dosel provocadas por vientos y extracción antrópica (Veblen *et al.*, 1980; 1981).

Nothofagus dombeyi y *N. betuloides* son especies pioneras, intolerantes a la sombra y poseen un modo de regeneración catastrófico (Veblen, 1981; 1996; Donoso, 1993), sin embargo varían en la capacidad que posee *N. betuloides* de regenerar en

pequeños claros provocados por caídas de grandes individuos emergentes (Donoso, 1993; Arroyo *et al.*, 1996; Gerding y Thiers, 2002). Al sur de la Cordillera de los Andes valdiviana *N. dombeyi* es reemplazado por *N. betuloides* en su asociación con *Nothofagus pumilio*. En este sector la alta regeneración de *N. betuloides* y estructura en forma de J inversa sugiere que esta especie podría regenerar y establecerse bajo doseles densos de ambas especies (Veblen *et al.*, 1979; Donoso, 1993). Esto demuestra que no ocurriendo disturbios de gran magnitud, *N. pumilio* estaría siendo reemplazado por *N. betuloides*, siendo esta más tolerante a la sombra y por consiguiente mucho más tolerante que su congénere *N. dombeyi*, la que tolera mucho mejor los sitios secos, bajas temperaturas e intensa radiación durante el día (Weinberger, 1973; Alberdi, 1985; 1987).

Dependiendo de las condiciones de humedad, *N. nitida* se comporta como especie pionera pudiendo regenerar en claros provocados por la caída de individuos emergentes (Devall *et al.*, 1998; Christie y Armesto, 2003). Esto puede observarse en la península de Taitao (46°27') donde dominan *Nothofagus nitida* y *Podocarpus nubigena*, ambas presentando una estructura de J inversa (frecuentemente asociada a patrones exitosos de regeneración) (Innes, 1992). En el sector de Chepu (cerca de Ancud, Isla de Chiloé) *N. nitida* se presenta como especie dominante junto con *Tepualia stipularis* en sectores con mal drenaje, estableciéndose las siguientes relaciones entre características de suelo y vegetación: suelos porosos y permeable (*Eucryphia cordifolia* - *Luma apiculata*), suelos húmedos pero fértiles (*N. dombeyi* - *L. apiculata* - *Laureliopsis philippiana*); sitios con drenaje impedido (*T. stipularis* - *Pilgerodendron uviferum* - *N. nitida*) (Holdgate, 1961).

2.2.4 Tolerancia a la sombra

La tolerancia a la sombra es la capacidad que poseen las plantas de establecerse y crecer bajo ciertas condiciones de luminosidad que no le son limitantes para su desarrollo, siendo esta determinante en la dinámica sucesional y en la coexistencia de especies en comunidades forestales (Read y Hill, 1985; Kobe *et al.*, 1997).

La clasificación de las especies en tolerantes e intolerantes es de fin práctico y didáctico, ya que la mitad de las especies de los bosques siempreverdes del sur de Chile manifiestan una tolerancia intermedia a la sombra. Sin embargo para nuestras especies en estudio *N. dombeyi* y *N. betuloides* son las especies que presentan una mayor intolerancia a la sombra, en contraste a *N. nitida*, la cual poseería una tolerancia intermedia (Zúñiga *et al.*, 2006).

Las especies intolerantes maximizan su crecimiento inicial bajo altas condiciones de luminosidad (Canham, 1989), vinculado a un rápido uso de los recursos energéticos en función del crecimiento. El aparato fotosintético de las especies tolerantes se satura a menores niveles lumínicos (bajo punto de compensación fotosintético) necesitando un menor gasto de energía en respiración, por ende puede existir un adicional acumulable (Lusk y Del Pozo, 2002). Esta adaptación promueve la acumulación de hidratos de carbono en las raíces, lo cual puede asociarse a la recuperación a distintos tipos de estrés (López y Kursar, 1999; Lusk, 2002). En

experimentos realizados en plántulas de manzanos (Hsu *et al.*, 1999) bajo condiciones de anegamiento, se encontró una reducción en la traslocación de hidratos de carbono desde las raíces a las partes aéreas de la planta, existiendo una acumulación de hidratos de carbono en estos tejidos.

Los carbohidratos son producidos en las hojas por medio de la fotosíntesis, y cumplen dos funciones importantes, una función estructural y otra relacionada con la energía. Estos son almacenados cuando la tasa de producción fotosintética excede la tasa de uso de estos compuestos. En primera instancia, las plantas leñosas almacenan reservas en forma de almidón y sacarosa, pero también en la forma de hemicelulosa, proteínas y grasas. Los carbohidratos solubles totales (CST) son aquellos que pueden ser acumulados y fácilmente traslocados a otras partes de la planta para su metabolismo (Sánchez-Olate *et al.*, 2003). El transporte normal de estos se realiza a través del floema, desde las hojas a las raíces, en donde estos pueden ser acumulados.

2.3 Anegamiento

Por anegamiento se entiende el desplazamiento del aire contenido en los poros del suelo por agua. Esta situación provoca múltiples cambios tanto en el suelo como en la planta, debido principalmente a la disminución del abastecimiento de oxígeno, desencadenando situaciones de anaerobiosis y acumulación de CO₂ (Bannister, 1976; Lambers *et al.*, 1998) los cuales limitan el abastecimiento de agua y nutrientes en las raíces, reduciendo el potencial hídrico de las hojas, la conductancia estomática y la asimilación de carbono (Prior *et al.*, 2006).

La disminución del oxígeno del suelo provoca cambios en el metabolismo de la planta, debido a que existe una disminución y variación en los procesos vinculados a la energía (producción de ATP) (Lambers *et al.*, 1998). En plantas tolerantes al anegamiento como *Oryza sativa* (Arroz), esta disminución de la energía ocurre sólo 15 minutos después de iniciado el anegamiento (Crawford, 1982).

A medida que disminuye la concentración de oxígeno en el suelo, las raíces pasan de una condición de "Hipoxia" (donde la concentración de O₂ limita la producción de ATP en la mitocondria) a una de "Anoxia". En esta última condición la concentración de O₂ es tan baja que ocurre respiración anaeróbica y se reduce la producción de energía, de 36 a 2 mol de ATP/mol de glucosa (Bannister, 1976), induciendo al consumo de las reservas de carbohidratos (Lenssen *et al.*, 2003). El principal producto de la fermentación es el etanol, también se produce ácido láctico, el cual se acumula en la célula acidificando el citoplasma y llegando a causar la muerte de los tejidos (Lambers *et al.*, 1998).

2.3.1 Factor limitante en la distribución de las especies de *Nothofagus*

El anegamiento puede restringir la distribución de las especies (Lenssen *et al.*, 2003; Prior *et al.*, 2006), encontrándose una disminución en la riqueza y diversidad en

sectores que presentan esta condición en los bosques tropicales (López y Kursar, 1999; 2003). En el caso de los *Nothofagus* neozelandeses, existen algunos antecedentes acerca de la relación entre distribución geográfica y grado de anegamiento que presenta el sitio, diferenciando de esta forma la distribución de *N. solandri* y *N. menziessi*. (*N. menziessi* reemplaza a *N. solandri* en terrenos inundados) (Sun *et al.*, 1995). Sin embargo no existen antecedentes claros para la distribución de los *Nothofagus* chilenos en relación al anegamiento. Se conocen evidencias para *N. dombeyi* en relación a su amplio rango de resistencia al frío (Alberdi *et al.*, 1985) y su alta resistencia protoplasmática a la sequedad (Weinberger, 1973; Alberdi *et al.*, 1974; Olivares, 2005), las cuales podrían explicar su amplia distribución geográfica (Donoso *et al.*, 2004; Piper *et al.*, 2007). En el caso de *N. nitida* y *N. betuloides* han sido pocos los estudios realizados en relación a sus respuestas a distintos tipos de estrés ambientales (Alberdi *et al.*, 1985; Premoli, 1997; Saavedra, 2004; Reyes-Díaz *et al.*, 2005), siendo aún la respuesta al anegamiento un factor poco conocido (Rojas *et al.*, 2005) a pesar del interés que reviste en la distribución de las especies.

2.3.2 Cambios fisiológicos, metabólicos y morfológicos producidos en la planta como consecuencia del anegamiento

El estrés por anegamiento en el suelo provoca la solubilidad de sustancias minerales (aumento de los procesos de reducción del suelo) y formación de compuestos fitotóxicos, lo cual repercute en el normal funcionamiento de las especies. La disminución de la disponibilidad de oxígeno hace que las raíces se vuelvan menos permeables provocando una reducción del potencial hídrico de la planta. La variación en la respuesta depende de la especie, el estado fenológico, la temperatura ambiental y la duración del anegamiento (Taiz y Zieger, 2002). Esta gran variedad de reacciones desencadenadas a partir del aumento del contenido de humedad del suelo resulta en que los cambios producidos tanto en el suelo como en la planta estén interrelacionados, no existiendo una sola explicación para una sintomatología en particular, sino muchas hipótesis.

Las plantas que crecen en condiciones de anegamiento poseen diversas adaptaciones. Entre las adaptaciones morfológicas podemos encontrar la formación de lenticelas, raíces adventicias y formación de aerénquima (figura 3), las cuales tienen como función minimizar los efectos del anegamiento en los procesos fisiológicos, aumentando la difusión de oxígeno al interior de los tejidos (López y Kursar, 2003). Las raíces de especies asociadas a condiciones de anegamiento son por lo general de diámetros mayores, ya que contienen una mayor proporción de aerénquima, para así poder almacenar oxígeno y evitar la inhibición de la respiración (Lambers *et al.*, 1998). Se ha reportado que especies resistentes al anegamiento de la familia de las Mirtáceas chilenas poseen como estrategia de tolerancia una disminución de las concentraciones de raíces finas a nivel del agua y reproducción vegetativa a partir de raíces dependiendo del nivel de anegamiento (a mayor contenido de agua durante el periodo de crecimiento, mayor y mejores rebrotes) (Weinberger, 1973).

En condiciones de hipoxia, el etileno induce la lisis y muerte de las células que darán origen a la formación de aerénquima. Esto sucede 24 horas de iniciada la muerte celular en *Helianthus annuus* (Kawase y Whitmoyer, 1980). En este tiempo desaparecen todos los componentes celulares incluyendo citoplasma y paredes celulares. En individuos de *Ranunculus repens* creciendo bajo suelos inundados se ha reportado que en dos semanas existe una alta formación de aerénquima en comparación a individuos que crecen en suelos bien drenados (Lambers *et al.*, 1998).

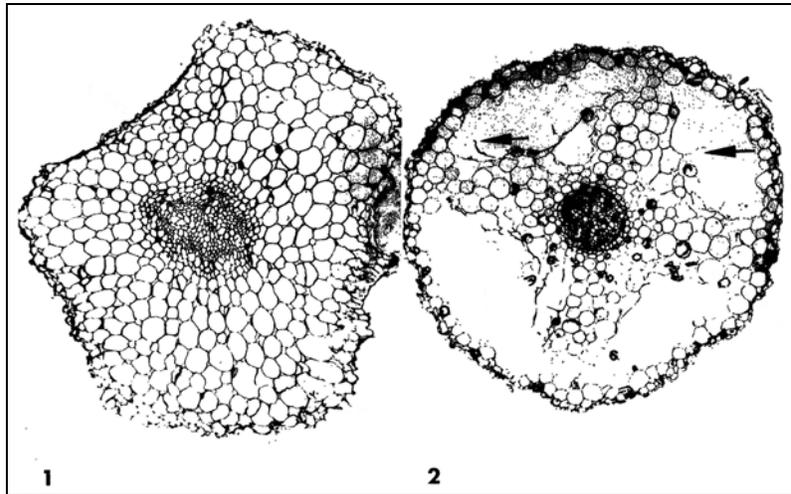


Figura 3. En la imagen 1 se muestra una raíz de *Salix fragilis* creciendo bajo condiciones de suelo bien aireado, por otro lado la imagen 2 muestra la formación de aerénquima de la misma especie como respuesta a una condición de anegamiento (Kawase y Whitmoyer, 1980)

Otras especies evidencian como adaptación a condiciones de anegamiento el transporte de oxígeno desde las hojas a las raíces (Taiz y Zieger, 2002). En estas especies el oxígeno producido por medio de la fotosíntesis no es liberado al ambiente (por cierre de estomas) produciéndose un transporte de oxígeno desde los vástagos hasta las raíces. Un ejemplo de esto es posible encontrarlo en *Oryza sativa* (Lambers *et al.*, 1998).

2.3.3 Efectos en la fotosíntesis (Cierre estomático, eficiencia fotoquímica) y el crecimiento (masa, altura).

La fotosíntesis es uno de los procesos fisiológicos más sensibles a cualquier cambio en las condiciones de vida las plantas. Especies sensibles al anegamiento experimentan un rápido cierre estomático en respuesta a esta condición, perdurando durante todo el anegamiento (Prior *et al.*, 2003). El cierre estomático se produce por la pérdida de turgencia de las células oclusivas de los estomas, lo cual no permite el intercambio gaseoso con el ambiente, alterando los procesos de fotosíntesis y respiración (Taiz y Zieger, 2002). Se ha registrado en algunas especies sensibles al anegamiento (tomate, maíz) un incremento en la acumulación de ácido abscísico (ABA) lo cual también induce la pérdida foliar y contribuye a la reducción del crecimiento (Crawford, 1982).

La luz absorbida por las moléculas de clorofila, puede ser ocupada en tres procesos competitivos entre si: fotosíntesis (fotoquímica), disipación de calor, o ser re-emitida como fluorescencia. Así, cualquier aumento en la eficiencia de uno de ellos deriva en la disminución del rendimiento de los otros dos (Krause y Weis, 1991; Maxwell y Johnson, 2000; Zúñiga *et al.*, 2006). Por esta razón la medición de la producción de fluorescencia entrega información importante acerca de la eficiencia fotoquímica de la planta. La foto inhibición de la fotosíntesis se relaciona con una disminución del coeficiente de fluorescencia variable máxima, F_v/F_m . En condiciones normales, las plantas superiores poseen un F_v/F_m cercano a 0,83, oscilando entre 0,7 a 0,85 (Maxwell y Johnson, 2000). Una disminución de este coeficiente se ha relacionado con la caída del rendimiento óptimo de la fotosíntesis (Krause y Weis, 1991).

Estas técnicas se basan en inducir la emisión de fluorescencia de la clorofila *a* en plantas adaptadas a la oscuridad y posteriormente iluminadas. La emisión de fluorescencia presenta una curva característica, denominada curva o efecto de Kautsky (Kautsky, 1931) (figura 4), la cual grafica los cambios de intensidad de la fluorescencia durante la transición oscuridad/luz mediante la activación de los procesos fotosintéticos.

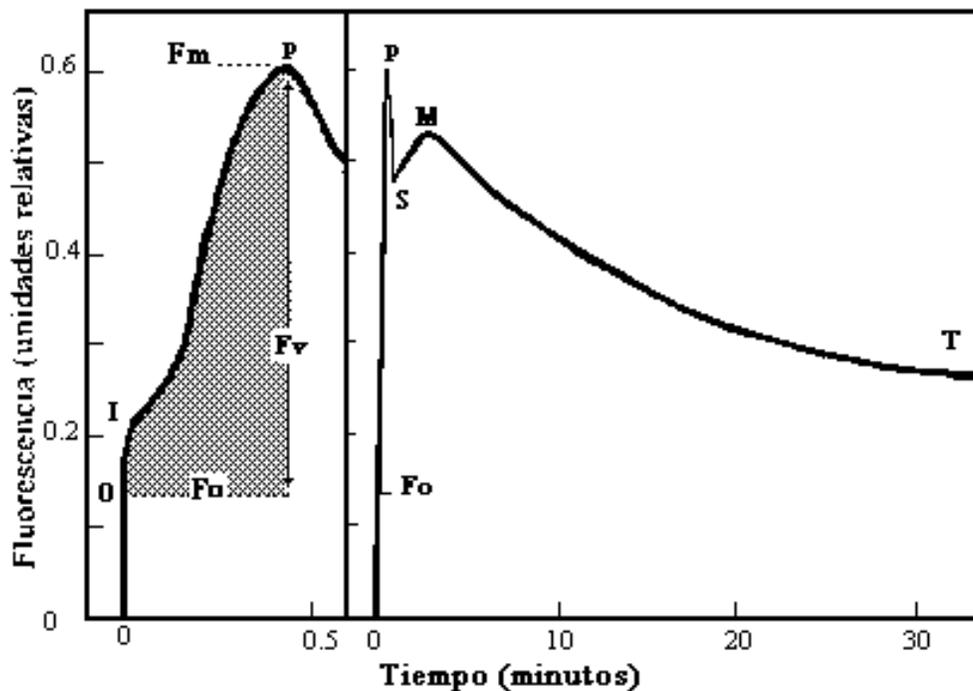


Figura 4. Efecto Kautsky. Curvas de emisión de fluorescencia de hojas previamente adaptadas a la oscuridad. Al momento de la iluminación, la fluorescencia aumenta casi instantáneamente hasta un nivel inicial (F_o) luego aumenta rápidamente hasta un nivel máximo (F_m). Finalmente la emisión de fluorescencia disminuye lentamente hasta un estado estacionario (T), después de haber pasado por un segundo máximo (M).

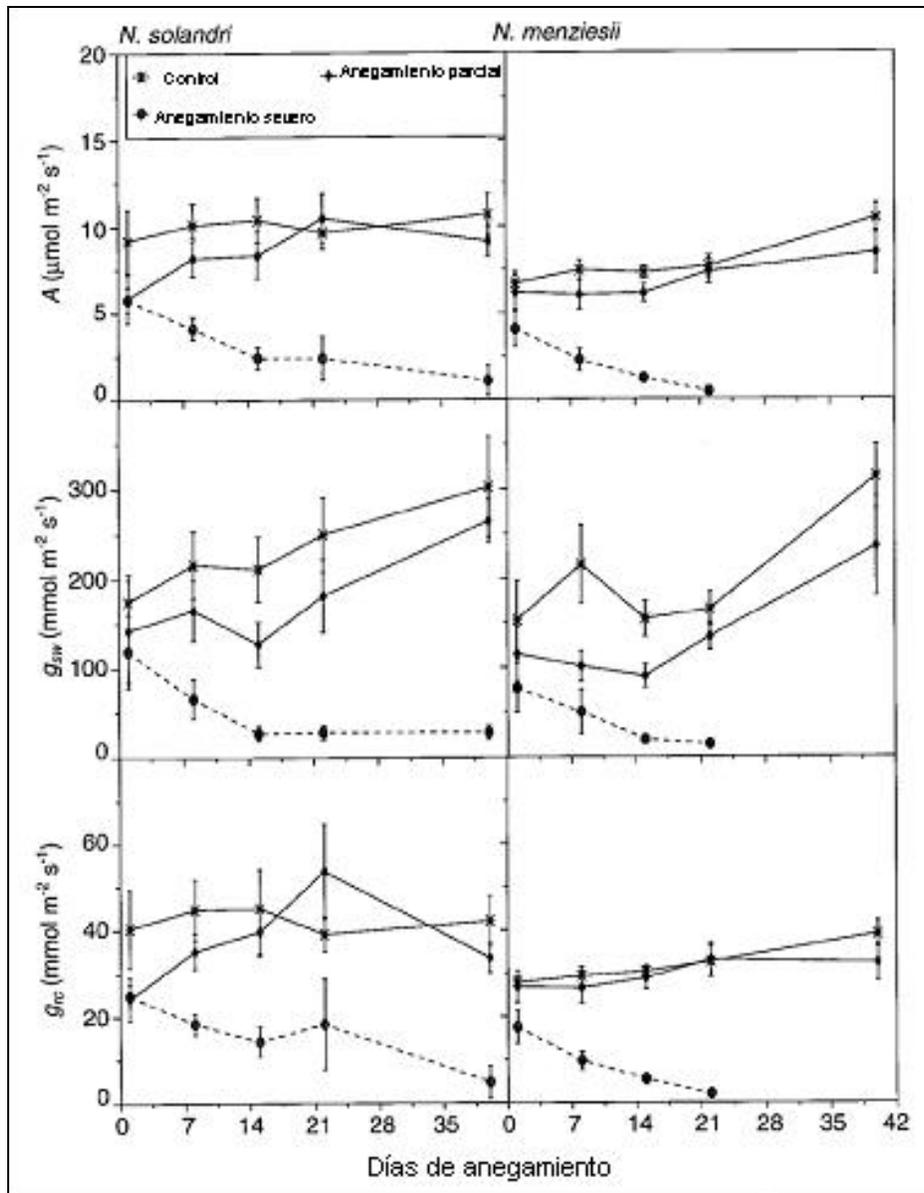


Figura 5. Cambios en la tasa fotosintética (A) y conductancia estomática (g_{sw}) y conductancia residual (g_{rc}) en plántulas de *N. menziesii* y *N. solandri* en respuesta al anegamiento (Sun *et al.*, 1995)

La reducción del crecimiento producto del anegamiento se debe a varios factores (Crawford, 1982), entre ellos a una disminución del Ψ hídrico, baja actividad fotosintética (Kramer, 1974), desbalance hormonal (la planta inhibe la formación de auxinas en las puntas de los tallos, y se produce una disminución en la síntesis y traslocación de giberelinas y citokininas en el ápice de las raíces) (Lambers *et al.*, 1998), y/o a una reducción en la absorción de iones, especialmente nitrógeno (Lambers *et al.*, 1998).

La reducción del potencial hídrico se debe a la disminución de la permeabilidad de las raíces, provocando un desbalance entre la transpiración y la absorción radicular

(Crawford, 1982; Talbot *et al.*, 1987). El cambio en el potencial hídrico de la planta no se asocia solamente a una respuesta en especies intolerantes al anegamiento. Especies adaptadas a esta condición como *Alnus glutinosa* presentan un descenso en el potencial hídrico de las hojas. Sin embargo esta especie no presenta una disminución del área foliar en respuesta a esta condición (Kramer, 1974), lo cual sí ocurre en especies intolerantes al anegamiento (Lenssen *et al.*, 2003).

La pérdida foliar se ha interpretado como una estrategia de sobrevivencia a una condición desfavorable (Crawford, 1982). La senescencia del follaje se puede deber a la acción de factores mecánicos (herbivoría, agentes patógenos, acción del viento, abrasión, granizos) o fisiológicos (en respuesta a los distintos tipos de estrés que alteran el funcionamiento y propiedades del follaje) (Chabot y Hicks, 1982). La reducción del área foliar puede ser interpretada como una eficiencia en la redistribución de los elementos constituyentes de las hojas y en un ahorro energético, cuando los procesos fotosintéticos son menos eficientes y las pérdidas por mantención son más altas que la energía producida (Chabot y Hicks, 1982; Reich y Walters, 1992). Sin embargo en el caso de las especies perennifolias la formación de nuevo follaje involucra altos costos energéticos, los cuales no siempre pueden ser satisfechos con la energía disponible, involucrando la utilización de las reservas de carbohidratos (Reich y Walters, 1992), que en una condición de anegamiento prolongado en especies intolerantes ya han disminuido (Lenssen *et al.*, 2003), impidiendo la formación de nuevo follaje (Chabot y Hicks, 1982).

La fotosíntesis por efecto de la disminución del potencial hídrico de la planta sufre una drástica caída debido a una reducción de la conductancia estomática, lo cual reduce el abastecimiento y asimilación del CO₂ (Lambers *et al.*, 1998; López y Kursar, 2003), reduciendo también la capacidad del protoplasma de realizar fotosíntesis debido a su deshidratación. Sun *et al.*, 1995, muestra el efecto del anegamiento en la conductancia estomática (gsw), asimilación de CO₂ (A) y conductancia residual (grc) en plántulas de *N. menziessi* y *N. solandri* sometidas a un experimento de anegamiento. A partir del octavo día de anegamiento ambas especies reducen la asimilación de CO₂ y conductancia estomática en un 60 y 65% respectivamente; los cuales siguen disminuyendo durante el experimento. Esto indica el severo daño en el aparato fotosintético causado por el exceso de agua (figura 5).

La etapa más crítica para resistir el anegamiento es la etapa de crecimiento, debido a la mayor necesidad de oxígeno por un aumento del consumo de energía (ATP). Ejemplo de esto ocurre en plántulas de *Liriodendron tulipifera* (Tulipero) el cual puede resistir anegamientos prolongados durante la estación de dormancia, pero en la etapa de crecimiento se produce su muerte a los cuatro días (Lambers *et al.*, 1998). Las especies arbóreas tolerantes al anegamiento necesitan entre un 55 y un 60% de días de no anegamiento durante su estación de crecimiento. En sectores donde esto no ocurre es difícil encontrar especies arbóreas (Lambers *et al.*, 1998).

3. MATERIAL Y MÉTODO

3.1 Material

Para la realización del experimento se utilizaron un total de 72 plantas, siendo 24 individuos de cada especie (*N. dombeyi*, *N. nitida* y *N. betuloides*), con rangos de altura entre 16 y 30 cm, foliar y sanitariamente sin daño aparente. Las plantas de *N. dombeyi* y *N. betuloides* fueron colectadas en el Parque Nacional Puyehue (40°39'S) y *N. nitida* en la Reserva Costera Valdiviana (40°S) durante los meses de mayo- junio del 2005.

Desde el momento de recolección las plantas fueron mantenidas bajo condiciones de jardín común en el invernadero del Instituto de Botánica. Diez semanas antes de iniciado el experimento se realizó un cambio de sustrato a uno consistente en una mezcla de turba (40%), corteza de pino (20%), compost (30%) y arena (10%) (Sun *et al.*, 1995), en bolsas de 25 cm de alto y 15 cm de diámetro.

3.2 Método

3.2.1 Diseño experimental

El experimento consistió en cuatro tratamientos para las tres especies con igual número de individuos en cada uno (6 individuos por especie). Los tratamientos consistieron en:

- a) Inicial (I): Sacrificio de los individuos antes de comenzar el experimento con el fin de obtener parámetros comparativos iniciales.
- b) Control (C): Grupo mantenido durante las 8 semanas de duración del experimento con un riego semanal.
- c) Aclimatación al Anegamiento (AA): Tratamiento se anegamientos temporales de duración variable a un mismo nivel por un periodo de 18 días. A partir del día 19 se mantuvieron en anegamiento permanente hasta terminado el experimento (secuencia del tratamiento anexo 2, cuadro 1)
- d) Anegamiento Total (AT): Desde el inicio del experimento las plantas fueron anegadas completamente hasta la altura de cuello (figura 6).

Para los tratamientos AA y AT, las plantas fueron colocadas en piscinas transparentes las cuales se mantuvieron a una altura fija de anegamiento durante todo el experimento (figura 6).

El experimento se inició el día 7 de Septiembre del 2005 y culminó el día 9 de Noviembre del mismo año.



Figura 6. Experimento de anegamiento en jardín común, tratamiento de aclimatación al anegamiento (a). Tratamiento control en primer plano y tratamientos de anegamiento (b).

3.2.2 Variables estudiadas en los distintos tratamientos

Al comenzar el experimento se sacrificó el grupo inicial, al cual se le determinó la concentración y distribución de Azúcares Totales (AZT) y biomasa (peso fresco y seco por tejido). Para los tratamientos C, AA y AT se utilizaron 6 individuos de cada especie, a los cuales durante el experimento se les realizaron mediciones semanales de crecimiento en altura (cm), colecta de follaje caído (g) y fluorescencia (Fv/Fm). Al finalizar el experimento, se sacrificaron cuatro individuos de cada tratamiento y especie, a los cuales se les determinó los mismos parámetros que el grupo inicial.

- Determinación de azúcares solubles totales y distribución de biomasa

Para la determinación de AZT y distribución de biomasa, los individuos de los distintos tratamientos (Inicial, C, AA y AT) se sacrificaron a la misma hora del día, separando 0,3 g de masa fresca por parte de tejido (raíz, tallo y hojas). Estas muestras fueron congeladas y conservadas (-40°C) para su posterior análisis. En la determinación de masa, las plantas fueron separadas en hoja, tallo y raíz y secadas en estufa a 80°C hasta obtener peso constante.

La determinación de AZT consistió en moler las muestras con nitrógeno líquido y 0,6 ml de etanol, la cual fue incubada a 60°C por 30 minutos y centrifugada a 6.000 r.p.m (30 min). Esta secuencia fue repetida tres veces, retirando en cada una de ellas el sobrenadante libre de residuos vegetales. En la lectura de absorbancia se tomaron 0,2 ml del sobrenadante, 0,5 ml de agua destilada, 0,25 ml de Resorcinol y 1,75 ml

de HCl al 37%. Esta mezcla se incubó a 80°C por 8 minutos. La absorbancia fue leída a 520 nm en el espectrofotómetro, utilizando agua destilada como blanco y sacarosa como estándar (Roe, 1934). Los valores finales fueron expresados en mg/g de peso fresco.

- *Eficiencia fotoquímica máxima*

La emisión de Fluorescencia fue registrada en todos los individuos durante la duración del experimento utilizando un fluorímetro modulado de la marca Hansathech FMS1. Antes de cada medición se oscureció una hoja por planta 30 minutos determinándose el valor de Fv/Fm (Fluorescencia variable/ fluorescencia máxima) (figura 7) siempre en hojas de la misma rama.

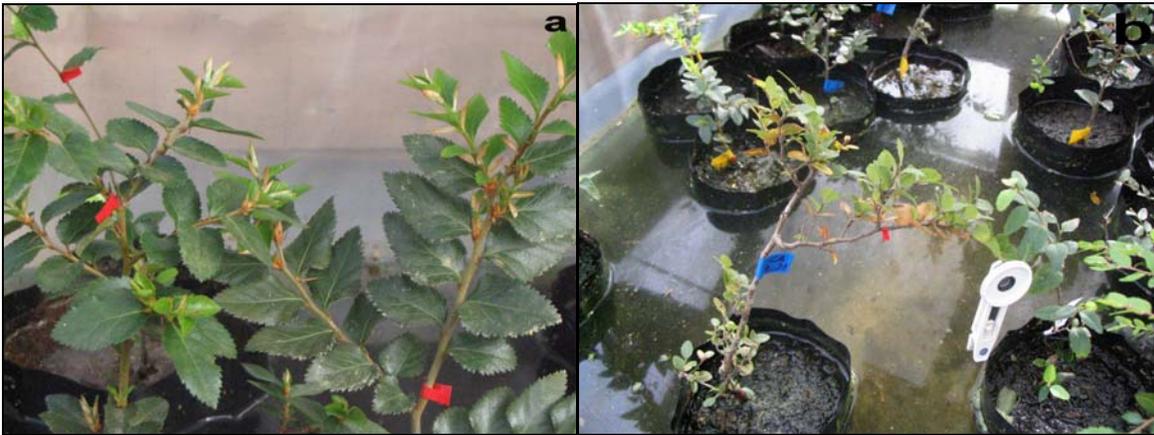


Figura 7. Marcación y selección de ramas de *N. nitida control* (a). Oscurecimiento previo a la medición de fluorescencia en *N. betuloides AT* (b).

- *Tasa de crecimiento relativa (MRGR)*

Con los pesos frescos y secos, iniciales y finales, se determinó la tasa de crecimiento media relativa (MRGR), según Bravo *et al.*, (2001).

$$MRGR = \frac{\ln \text{ peso seco final (g)} - \ln \text{ peso seco inicial (g)}}{\Delta t}$$

- *Análisis estadísticos*

Se realizaron análisis de varianza (ANOVAS) de dos vías para establecer las diferencias entre los tratamientos y especies en los resultados de crecimientos en altura, distribución de biomasa, follaje perdido, Fv/Fm y AZT (Test de Turkey, con un 95% de confianza). Se normalizaron los resultados de distribución de biomasa (\ln), follaje perdido (raíz^2) y AZT (\ln).

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Crecimiento

4.1.1 Altura

El tratamiento que presentó los mayores crecimientos fue el Control (C), presentando diferencias significativas con Aclimatado al Anegamiento (AA) y Anegamiento Total (AT). Estos dos últimos presentaron disminuciones en el crecimiento en altura, siendo los más bajos en AT y no existiendo diferencias significativas entre ellos (cuadro 1).

El anegamiento total afectó negativamente el crecimiento de *N. dombeyi*, *N. nitida* y *N. betuloides*, sin embargo existieron variaciones en la respuesta a esta condición entre las especies. En el caso de *N. betuloides* el anegamiento total causó una disminución significativa del crecimiento en un 96%, siendo la especie más afectada. *Nothofagus dombeyi* disminuyó su crecimiento en un 91% y *N. nitida* en un 68% (Figura 8).

Cuadro 1. Crecimiento en altura total acumulado (cm) en los tratamientos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT) en *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida*.

Especie	Tratamiento	Crecimiento Total (cm)
<i>N. betuloides</i>	C	4,42 ± 0,9
	AA	0,67 ± 0,5
	AT	0,17 ± 0,2
<i>N. dombeyi</i>	C	5,6 ± 1,1
	AA	2,83 ± 0,9
	AT	0,5 ± 0,3
<i>N. nitida</i>	C	6,17 ± 1,5
	AA	3,33 ± 1
	AT	2 ± 0,7

El tratamiento de aclimatación al anegamiento también causó disminuciones en los crecimientos de las tres especies. Sin embargo esta reducción afectó en menor proporción en comparación a lo registrado en AT. *Nothofagus nitida* y *N. dombeyi* fueron las especies menos afectadas, con reducciones de un 46 y 49% respectivamente en sus crecimientos, no siendo estas significativas en *N. nitida*. *Nothofagus betuloides* al igual que en AT fue la especie más perjudicada con una disminución de un 85%.

En los tratamientos de anegamiento las especies tienden a disminuir su crecimiento en altura, presentando variaciones entre las especies, en relación al tiempo en el cual este se detiene. En anegamiento total *N. betuloides* estanca su crecimiento a partir de la segunda semana de anegamiento; *N. dombeyi* y *N. nitida* lo hacen a partir de la tercera y quinta semana respectivamente, siendo en *N. nitida* hasta la tercera

semana los crecimientos superiores al grupo control, pudiendo pensarse que las condiciones fueron favorables para el incremento en altura hasta este tiempo.

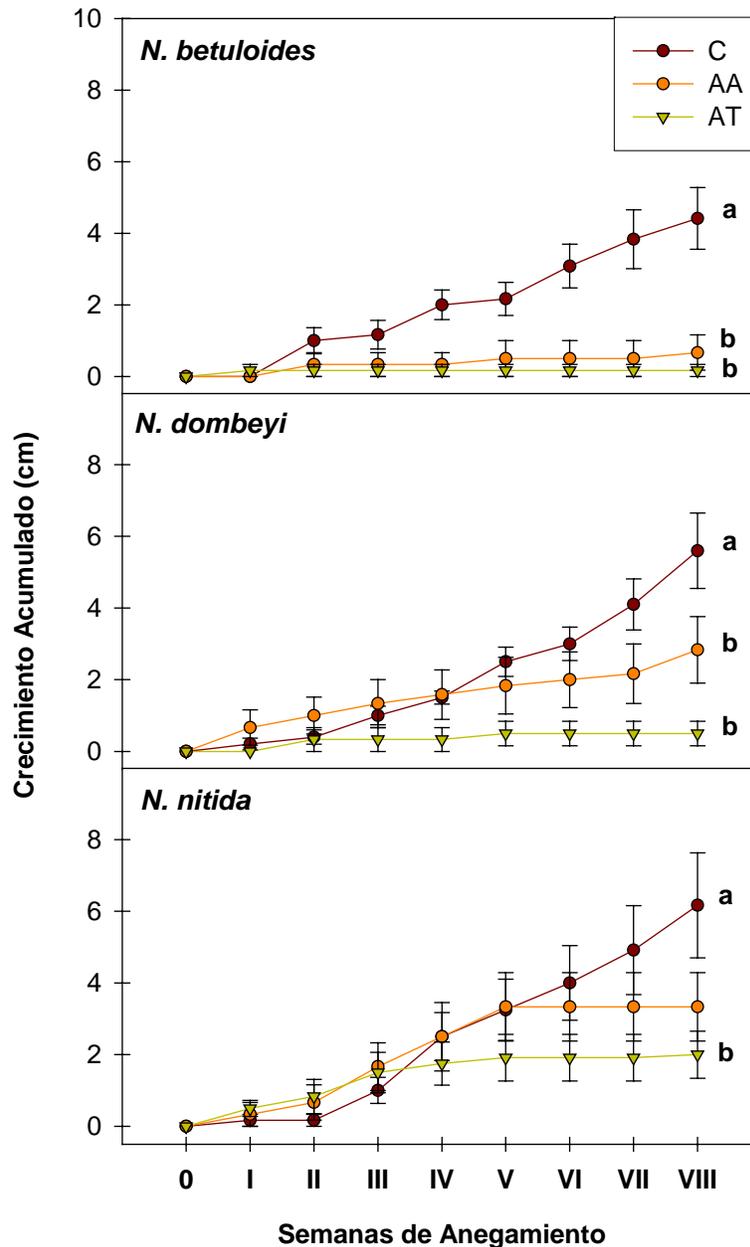


Figura 8. Crecimiento en altura acumulado (cm \pm desv. st.) para *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida* en los tratamientos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT) durante las ocho semanas de duración del experimento. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos en cada especie ($p < 0,05$).

Talbot *et al.*, (1987) realizaron un experimento de anegamiento en *Salix caprea* y *Salix cinerea*, concluyendo que el menor crecimiento en altura de *S. caprea* sería reflejo de una menor habilidad competitiva en lugares con exceso de humedad, siendo en estos sectores *S. cinerea* la especie dominante. En el caso de nuestras

especies *N. betuloides* y *N. dombeyi* muestran bajos crecimientos en los tratamientos de anegamiento (AA y AT), lo que puede estar asociado con los patrones naturales de distribución. *Nothofagus dombeyi* crece preferentemente en suelos con buen drenaje en comparación a *N. nitida*, el cual crece asociado a una alta humedad, tanto en el suelo como ambiente (Donoso *et al.*, 2004). *Nothofagus betuloides* puede crecer en suelos que presentan anegamientos permanentes durante la época invernal, por lo cual la disminución del crecimiento podría estar relacionada a la estacionalidad del experimento, el cual fue realizado durante la época de crecimiento vegetativo, periodo en que normalmente esta especie está sobre suelos no anegados (Thiers *et al.*, 2007).

4.1.2 Crecimiento en biomasa

Existe gran variación en los incrementos en biomasa registrados para los tres tratamientos en las tres especies, siendo mayor la disminución en biomasa en respuesta al anegamiento (anexo 2, cuadro 2). En el grupo control todas las especies incrementan su biomasa por sobre el doble de su inicial, sin embargo sólo *N. nitida* presenta diferencias significativas entre ellos, esto se debe a que existió una alta variación intraespecífica en las especies en estudio (figura 9).

En el tratamiento de anegamiento total (AT) existieron diferencias en los incrementos de biomasa entre las especies. *Nothofagus dombeyi* y *N. betuloides* incrementan positivamente su biomasa en un 56,3 y 55,8% respectivamente en comparación a su grupo inicial. *Nothofagus nitida* en este tratamiento no muestra incrementos por sobre los valores iniciales. Las tres especies presentan bajos valores de biomasa en comparación a su grupo control en respuesta al anegamiento. *Nothofagus betuloides* resulta ser la especie que más crece (67,3%) bajo esta condición de anegamiento. *Nothofagus dombeyi* y *N. nitida* incrementan su biomasa en un 49,5 y 47,6% respectivamente.

En aclimatación al anegamiento (AA) ocurre una variación en la respuesta de las especies a esta condición. *Nothofagus betuloides* en este tratamiento no logró incrementar su biomasa por sobre el grupo inicial, reduciéndola en un 21%. *Nothofagus dombeyi* y *N. nitida* aumentaron su biomasa en un 35 y 9%, respectivamente. En AA las tres especies no logran incrementar su biomasa por sobre el grupo control (anexo 2, cuadro 2).

De acuerdo a estos resultados se pueden apreciar distintos comportamientos en el incremento en biomasa de acuerdo a los dos tratamientos de anegamiento. En una situación de anegamiento permanente la especie que podría ser más resistente a esta condición y no disminuir drásticamente su biomasa sería *N. betuloides*. En contraste a este resultado, esta especie resultó ser la más afectada en el tratamiento de aclimatación al anegamiento, pudiendo pensarse que la duración del anegamiento en esta especie determina su grado de tolerancia a esta condición. Esto ha sido visto por Prior *et al.*, (2006) en *Leptospermum scoparium*, *Acacia melanoxylon*, *Nothofagus cunninghamii* y *Eucalyptus obliqua*, quienes plantean que la duración del

anegamiento es crítico en la sobrevivencia de las especies intolerantes a esta condición. Sin embargo *N. betuloides* es característica de sitios que presentan anegamientos permanentes estacionales, por lo cual, este comportamiento podría ser reflejo de la acción de otros factores, como la estacionalidad del experimento.

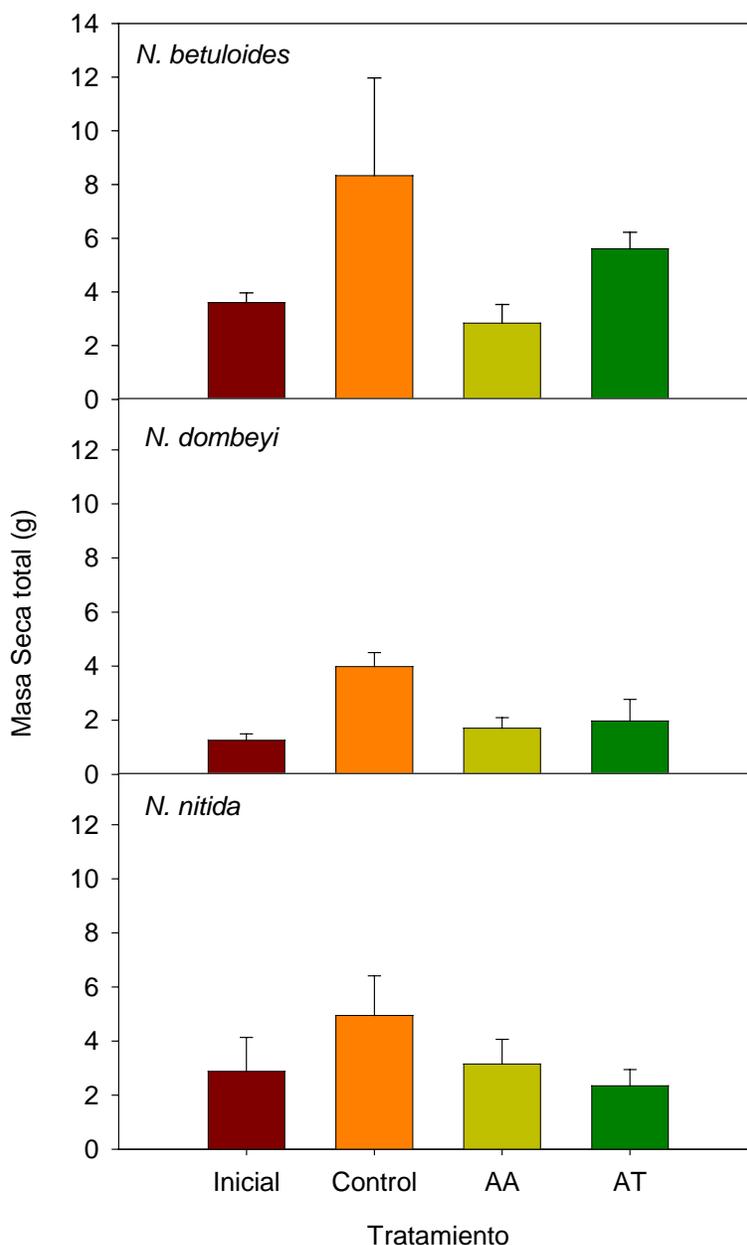


Figura 9. Biomasa seca total ($g \pm$ desv. st.) en plantas de *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida* en los grupos inicial, control, aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT). Los * indican diferencias significativas entre los tratamientos inicial y control para *N. nitida* ($p < 0,05$). En *N. dombeyi* y *N. betuloides* no existieron diferencias significativas entre los tratamientos.

Nothofagus nitida también muestra una respuesta diferenciada en los tratamientos de anegamientos. Esta especie disminuye su crecimiento en AT en un 47,6% en

comparación al control, siendo la más afectada en comparación a las otras dos especies. En aclimatación al anegamiento *N. nitida* fué la especie que más incrementó su biomasa. Este comportamiento podría ser interpretado como una estrategia de resistencia al anegamiento, en la cual, ante esta situación *N. nitida* detiene su crecimiento en biomasa y entra en un estado de dormancia. Este tipo de estrategia ha sido descrita por Gibbs y Greenway (2003), quienes interpretan la disminución de crecimiento como una forma de evitar daños y compromisos energéticos ante una condición de anoxia.

En el caso de *N. dombeyi*, esta especie no muestra variación en la respuesta bajo las dos condiciones de anegamiento experimentadas, presentando en ambas, disminuciones de biomasa cercanas al 50%. Este comportamiento podría interpretarse como una baja sensibilidad a la forma de anegamiento, siendo perjudicada por la condición de anegamiento más que por la duración de este.

En relación a la tasa relativa de crecimiento (MRGR) para cada especie, todas incrementan su masa en el grupo control (cuadro 2). *N. nitida* es la especie que presenta la menor tasa de crecimiento en el grupo control (0,009 g/día). Este resultado es contrastante con el crecimiento en altura de este mismo grupo ($6,2 \pm 1,5$ cm) el cual es mayor a las otras especies.

Cuadro 2. Tasa relativa de crecimiento medio (MRGR) para *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida* en los grupos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT) para el tiempo total de duración del experimento (g/día).

MRGR (g/día)	C	AA	AT
<i>N. betuloides</i>	0,013	-0,004	0,007
<i>N. dombeyi</i>	0,018	0,005	0,007
<i>N. nitida</i>	0,009	0,001	-0,003

Los resultados negativos obtenidos se relacionan a que en estos grupos no existió incrementos en biomasa superiores al grupo inicial. *Nothofagus betuloides* en el tratamiento AA presentó una disminución de biomasa seca en comparación al grupo inicial de un 21%, lo que se refleja en una MRGR de $-0,004$ g/día coincidente además con un bajo crecimiento en altura para este grupo ($0,67 \pm 0,5$ cm). *Nothofagus nitida* presentó en el grupo AT una MRGR de $-0,003$ g/día lo que contrasta con los valores de crecimiento en altura ($2 \pm 0,7$ cm para este tratamiento).

Durante una situación de anoxia (AT) es poco frecuente que exista división celular y crecimiento, por lo que cuando esto último ocurre casi siempre corresponde a elongación celular (Gibbs y Greenway, 2003). *Nothofagus nitida* pese a aumentar en mayor cantidad su altura en AT, no logra crecer a una tasa positiva, debido principalmente a un bajo incremento en biomasa bajo esta condición de anegamiento, pudiendo pensarse que el crecimiento en altura registrado sea producto de una elongación celular.

4.1.3 Pérdida de Follaje

Como tendencia general se observa que existe un aumento progresivo en la pérdida de follaje desde el tratamiento control, AA a AT (anexo 2, cuadro 3). En todos los tratamientos la especie que más follaje pierde en relación a la biomasa total control (C) es *N. betuloides*, incrementándose esta pérdida desde un 5,5% en el control a un 13,3% en anegamiento total (AT), existiendo diferencias significativas en el follaje perdido entre estos dos grupos (figura 10).

Nothofagus dombeyi presentó diferencias significativas en la pérdida de follaje entre los grupos C (1,3%) y AT (12,6%) en relación a la biomasa total control, sin embargo la proporción de esta pérdida fué menor en comparación a *N. betuloides*. *Nothofagus nitida* resultó ser la especie que menos follaje perdió en los tres tratamientos (figura 10), no siendo significativas las diferencias entre estos. Las mayores pérdidas proporcionales de follaje para *N. nitida*, se registraron en los tratamientos AA (2,6%) y AT (4,5%).

En relación al tiempo y cantidad de individuos afectados con pérdida de follaje, estos difieren para cada especie, existiendo un aumento en el número de ejemplares afectados con el transcurso del experimento en AA y AT. En *N. dombeyi* la pérdida de follaje en estos dos tratamientos comienza a afectar a un mayor número de individuos a partir de la segunda y tercera semana respectivamente (figura 11). En *N. nitida* esto comienza a ocurrir a partir de la quinta semana en AT y AA. *Nothofagus betuloides* fué la especie que presentó las mayores pérdidas de follajes (caídas) e individuos afectados en todos los tratamientos y durante todo el transcurso del experimento (figura 11).

Las pérdidas de follaje en el grupo control podrían estar relacionadas con un recambio de follaje derivado del mejoramiento del sustrato antes de comenzar el experimento, lo cual podría haber afectado al tipo de follaje de las especies (Chabot y Hicks, 1982). Esto ha sido observado en especies siempreverdes de sitios pobres en nutrientes, las cuales al ser cambiadas a un sustrato más favorable cambian su follaje. De acuerdo a estos antecedentes *N. betuloides* podría ser una especie sensible ante cualquier cambio en las condiciones ambientales, reaccionando rápidamente con una pérdida y recambio de tejido foliar. Esta rápida respuesta podría interpretarse como una estrategia de sobrevivencia en condiciones desfavorables (Talbot *et al.*, 1987).

Nothofagus nitida resultó ser la especie que menos follaje perdió (g) en los tratamientos de anegamiento. La disminución de la pérdida de follaje bajo condiciones de anegamiento ha sido interpretado como una mayor adaptación a esta condición (Talbot *et al.*, 1987; Lenssen *et al.*, 2003; Piper *et al.*, 2007b). A medida que transcurre el experimento, esta especie comienza a incrementar el número de individuos afectados por pérdida de follaje, sin embargo, estas son reducidas en comparación a *N. dombeyi* y *N. betuloides*. De acuerdo a la ecología de las hojas siempreverdes, estas pueden actuar como almacenaje de carbohidratos y reserva de elementos nutritivos, por lo cual, la pérdida de estas produce un importante

desbalance energético (Chabot y Hicks, 1982). En los tratamientos de aclimatación al anegamiento y anegamiento total en *N. nitida*, ocurre marchitamiento y pérdida de pigmentos fotosintéticos, sin involucrar la caída de las hojas, lo cual evidencia la disminución de la eficiencia fotosintética y el efecto negativo que esto puede provocar en el crecimiento (Sun *et al.*, 1995). Al no perder follaje masivamente en una situación de anegamiento, *N. nitida* posee una mayor posibilidad de recuperarse a esta condición, debido a que la recuperación no involucraría gastos adicionales de las reservas energéticas en la formación de nuevo follaje.

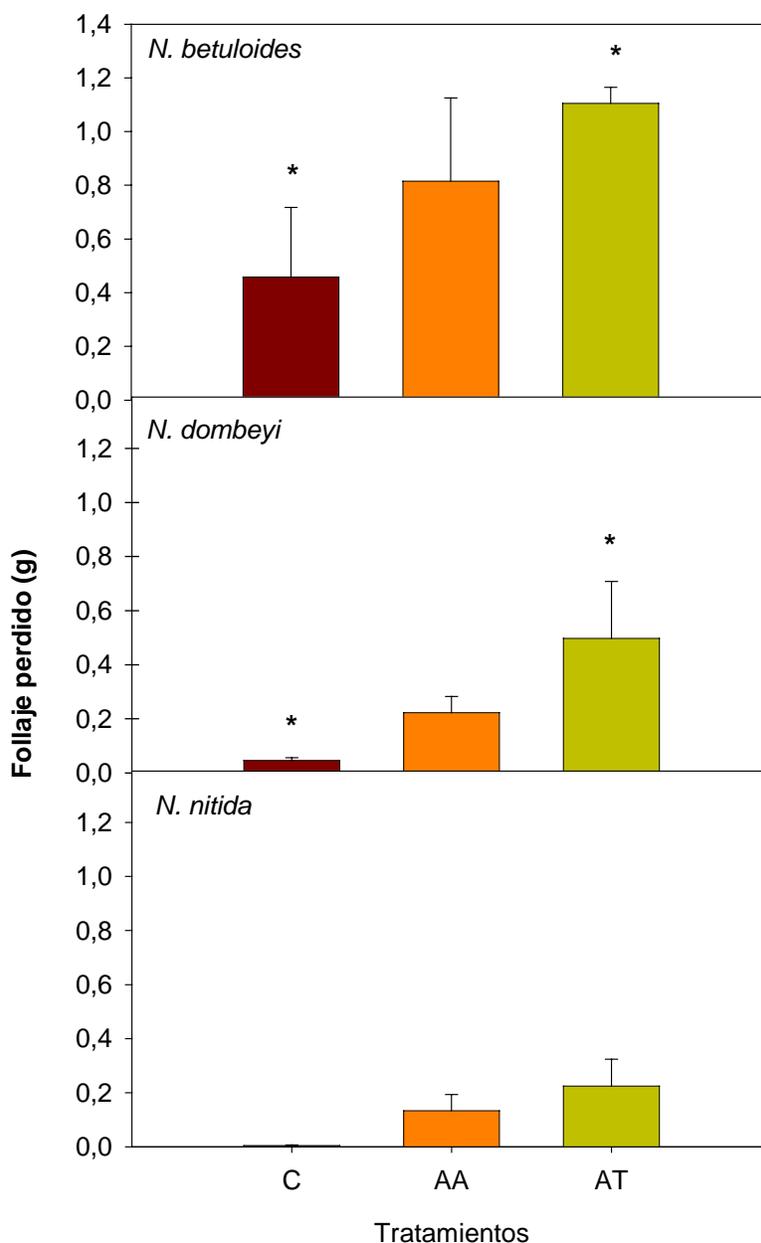


Figura 10. Pérdida de follaje promedio (g \pm desv. st.) por individuo para *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida* en los tratamientos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT) al finalizar el experimento. Los * indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos para *N. betuloides* y *N. dombeyi*. *N. nitida* no presentó diferencias significativas entre los tratamientos.

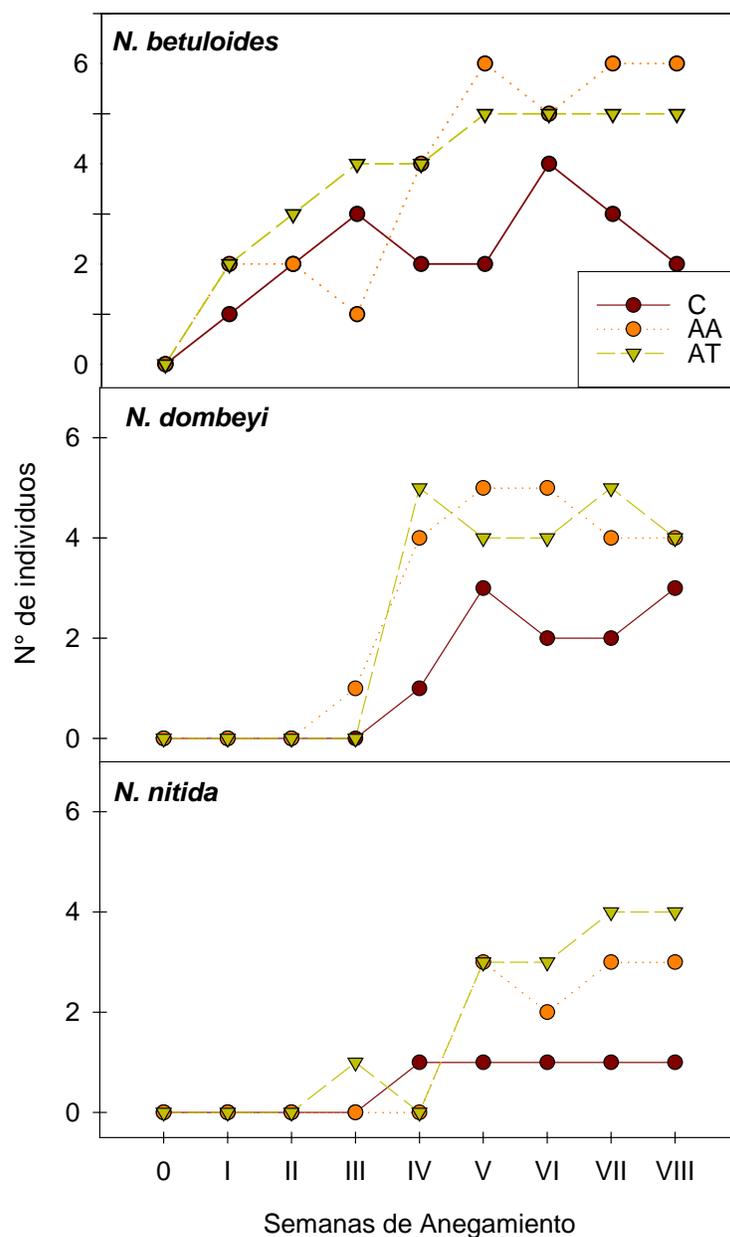


Figura 11. Comportamiento de la pérdida de follaje expresado en numero de individuos afectados semanalmente de *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida* en los tratamientos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT) durante el experimento.

4.2 Eficiencia fotoquímica máxima

En el análisis del estado del fotosistema II (PSII) utilizamos como parámetro de comparación los valores obtenidos para el coeficiente de fluorescencia variable máxima (Fv/Fm), el cual en condiciones normales oscila entre 0,7 y 0,85 (Maxwell y Johnson, 2000). Este parámetro para las tres especies experimenta disminuciones en los tratamientos de anegamiento (AA y AT), sin embargo estos no son significativos (figura 12).

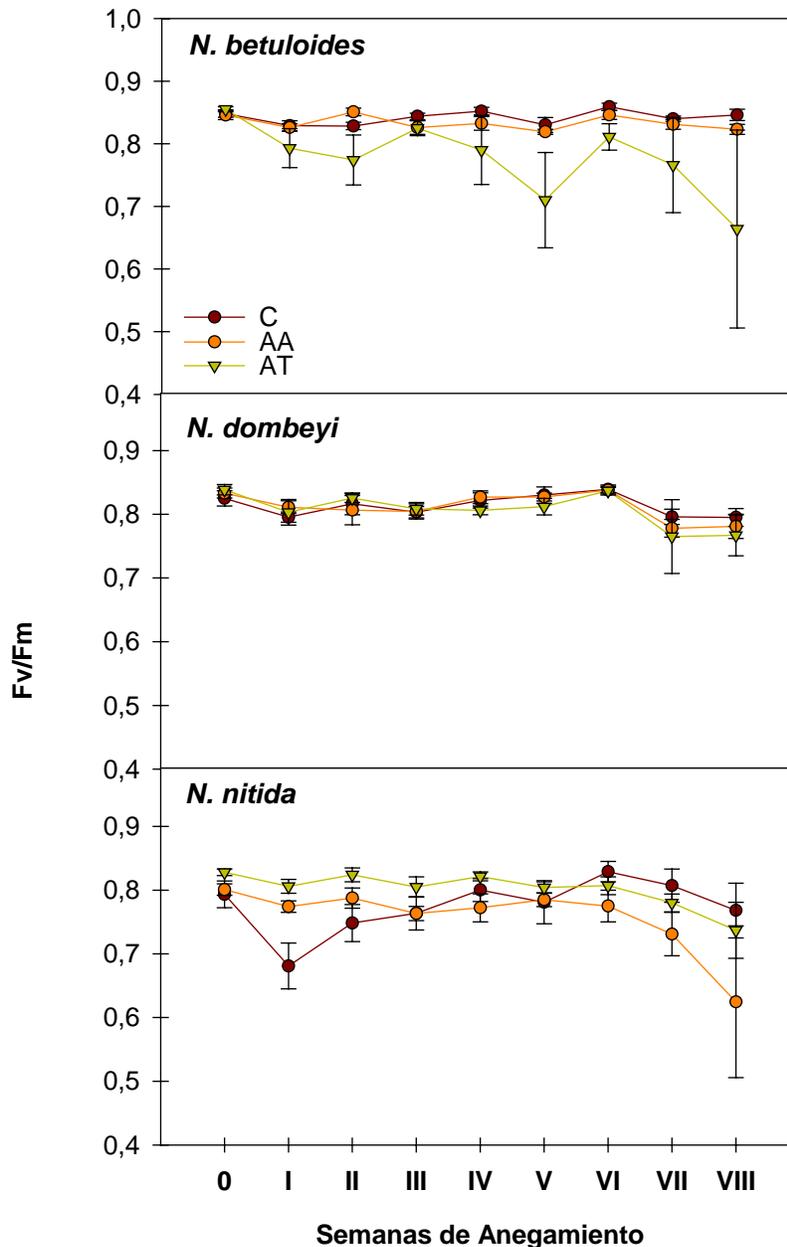


Figura 12. Comportamiento del Fv/Fm (\pm desv. st.) durante las ocho semanas del experimento de anegamiento en *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida* en los tratamientos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT).

Cuadro 3. Valores de Fv/Fm (\pm desv. st.) registrados al inicio y al termino del experimento para *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida* en los tratamientos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT).

Especie	Tratamiento	Inicio Experimento	Termino experimento
		Fv/Fm	Fv/Fm
<i>N. betuloides</i>	Control	0,85 \pm 0,006	0,85 \pm 0,009
	AA	0,85 \pm 0,007	0,82 \pm 0,008
	AT	0,86 \pm 0,004	0,66 \pm 0,158
<i>N. dombeyi</i>	Control	0,83 \pm 0,012	0,80 \pm 0,014
	AA	0,83 \pm 0,008	0,78 \pm 0,019
	AT	0,84 \pm 0,008	0,77 \pm 0,032
<i>N. nitida</i>	Control	0,79 \pm 0,021	0,77 \pm 0,043
	AA	0,80 \pm 0,008	0,63 \pm 0,119
	AT	0,83 \pm 0,005	0,74 \pm 0,044

Para las distintas especies los valores de Fv/Fm en el grupo control no presentaron diferencias significativas, registrando valores dentro del rango normal (cuadro 3). En el tratamiento de aclimatación al anegamiento (AA) comienza a existir un leve descenso de este parámetro en *N. betuloides* (2,7%) y en *N. dombeyi* (1,7%) en comparación al grupo control. *Nothofagus nitida* en este tratamiento, resultó ser la especie que experimentó los mayores descensos (19%) en comparación al grupo control. En respuesta al anegamiento permanente (AT), existe un aumento en el descenso del Fv/Fm en *N. betuloides*, disminuyendo en un 21,5%, siendo la especie más afectada. *Nothofagus dombeyi* disminuye en un 3,5% y *N. nitida* presenta una disminución de un 4,1% en comparación al grupo control (figura 12).

Haciendo una comparación entre los valores iniciales y los finales de Fv/Fm en respuesta al anegamiento (AT), la especie que más disminuye este parámetro es *N. betuloides* (22,3%). Este descenso del Fv/Fm comienza a manifestarse a partir de la tercera semana, pero comienza a ser constante a partir de la VI semana, existiendo un incremento en la variación intraespecífica (figura 12). Para *N. nitida* y *N. dombeyi* los descensos de este parámetro no son tan altos en comparación a *N. betuloides* (11 y 8,6 %, respectivamente) y comienzan a ser constantes a partir de la VI semana de anegamiento.

El tratamiento AA parece no afectar la eficiencia fotoquímica máxima de las especies hasta la VI semana, donde comienzan a reducir este parámetro (2,7% *N. betuloides*, 6,2% *N. dombeyi* y 22% *N. nitida* al finalizar el experimento) en comparación a los valores registrados inicialmente. De acuerdo a estos resultados la especie más afectada fue *N. nitida*.

La eficiencia fotoquímica máxima (Fv/Fm) pese a ser un parámetro ampliamente utilizado para evaluar el estado del PSII frente a distintas situaciones de estrés ambientales (Maxwell y Johnson, 2000; Zúñiga *et al.*, 2006), en el caso las especies en estudio en relación al anegamiento, no es buen indicador de cambios en el PSII. En experimentos realizados con sequía y alta luminosidad en *N. nitida* (Saavedra, 2004) y *N. dombeyi* (Olivares, 2005) este parámetro tampoco mostró grandes

variaciones negativas al finalizar los experimentos (4,1 y 4,7% respectivamente), no siendo adecuado para evaluar la respuesta de las especies frente al estrés hídrico. En estos estudios se utilizaron otros parámetros como el rendimiento cuántico efectivo (ϕ PSII), apagamiento fotoquímico (qP) y la eficiencia fotoquímica efectiva ($F'v/F'm$), los cuales si mostraron diferencias. En nuestro experimento estos parámetros no fueron registrados, por lo cual, no se tiene información sobre la variación de estos en respuesta al anegamiento. En todos los tratamientos (C, AA y AT) *N. dombeyi* presentó los valores más cercanos al óptimo. Las mayores disminuciones, que llegan a valores cercanos a 0,6, se observaron al final del experimento en plantas de *N. nitida* en AA y en *N. betuloides* mantenidas en AT.

En los tratamientos de anegamiento (AA y AT), a medida que transcurre el experimento comienza a ser notorio el daño que esta condición provoca en el follaje. Las hojas comienzan a presentar disminución de su potencial hídrico, pérdida de pigmentos fotosintéticos, cierre estomático y abscisión foliar (Rojas *et al.*, 2005). La disminución de la conductancia estomática reduce las concentraciones de CO₂ en las hojas, provocando un ineficiente uso de los recursos lumínicos, reduciendo la fotosíntesis. El exceso de energía lumínica a menudo es disipado termalmente, cuando esto no ocurre se producen daños en el fotosistema II, los cuales pueden ser reflejados en la disminución de la eficiencia fotoquímica máxima del fotosistema II (Piper *et al.*, 2007).

Experimentos de anegamiento en *Nothofagus solandri* y *Nothofagus menziesii* realizados por Sun *et al.*, (1995), dieron como resultados que existe una disminución de la tasa fotosintética y conductancia estomática a partir del día 8 de anegamiento, siendo estos valores cercanos a cero en *N. menziessi* a los 22 días, mientras que en *N. solandri* ocurrió alguna actividad fotosintética hasta el día 40. Experimentos previos de anegamiento realizados en *N. dombeyi* y *N. nitida* mostraron una disminución significativa del Fv/Fm en *N. dombeyi* a los 27 días de anegamiento, mientras que en *N. nitida* la disminución fué menor, lo cual revelaría que esta especie mantiene la funcionalidad fotosintética, ante el anegamiento, un mayor tiempo que *N. dombeyi* (Zúñiga-Feest, comunicación personal), resultando *N. nitida* más tolerante al anegamiento.

El anegamiento prolongado causó diferencias en el crecimiento entre *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida*, reflejándose en una disminución del incremento en altura y masa. *N. nitida* aumenta su altura, pero no su masa (a la misma proporción en comparación a las plantas controles), esto puede ser reflejo de una elongación celular en sus tejidos. Situación similar ocurre para el tratamiento de aclimatación al anegamiento, en el cual sólo *N. dombeyi* y *N. nitida* muestran incrementos en altura (siendo mayores en *N. nitida*), no comprometiendo incrementos de masa seca significativos. El desempeño fotosintético de estas especies, en función de la fluorescencia potencial máxima variable (Fv/Fm), no es un buen indicador del estado del PSII, debido a la poca sensibilidad de este parámetro al anegamiento. En *N. nitida* y *N. dombeyi* el Fv/Fm comienza a decrecer en forma constante a partir de la VI semana de anegamiento total. En el caso de *N. betuloides* este descenso comienza a partir de la IV semana, registrando al finalizar el experimento el valor

mas bajo de este parámetro. Estas disminuciones no coinciden con los tiempos en los cuales la pérdida de follaje comienza a ser severa (semana II, II y IV para *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida*, respectivamente). En el tratamiento de aclimatación al anegamiento ocurre una situación similar al tratamiento de anegamiento, sin embargo existe variación en la especie más afectada, siendo en este caso *N. nitida* a partir de la VI semana. De acuerdo a estos antecedentes *N. nitida* sería la especie que presenta una mayor tolerancia al anegamiento, seguida de *N. dombeyi*.

4.3 Determinación de Azúcares Solubles Totales

En relación a los contenidos y a la distribución de azúcares solubles totales (AZT), estos presentaron variación dependiendo de la especie y el tratamiento. Existe un aumento en la cantidad de AZT en las tres especies en el grupo control en relación a los valores iniciales. *Nothofagus betuloides* triplicó sus contenidos de AZT totales, resultando ser la especie que más aumento registró (anexo 2, cuadro 5). *Nothofagus dombeyi* incrementa sus AZT en un 63,2% y *N. nitida* en un 34,4% (figura 13). En general, el aumento en los contenidos de AZT presenta la siguiente distribución: hojas > tallos > raíces, siendo *N. betuloides* la excepción a este orden, presentando en el grupo control un gran aumento de AZT en el tallo. Con estos resultados podría pensarse que durante la estación de crecimiento *N. betuloides* incrementa los contenidos de AZT en hojas y aumenta la traslocación de estos a través del tallo hacia las raíces, las cuales debido al gasto metabólico que involucra el crecimiento no logra acumularlos. En *N. dombeyi* y *N. nitida* el crecimiento no se ve reflejado en altas variaciones en los contenidos de AZT, ni en cambios en la distribución de estos en la planta en relación al grupo inicial (figura 13).

En el tratamiento de aclimatación al anegamiento (AA) comienza a existir una disminución de los contenidos de AZT totales en las tres especies (en comparación al grupo control), siendo los tallos y hojas los tejidos más afectados (anexo 2, cuadro 4). *Nothofagus betuloides* y *N. dombeyi* presentaron disminuciones de AZT principalmente en hojas (73,1 y 84,5% respectivamente) y tallos (46,6 y 70,3%, respectivamente). Las raíces muestran un incremento de AZT de un 26,3% en *N. betuloides* y 27,9% en *N. dombeyi*. *Nothofagus nitida* presenta un comportamiento distinto a las otras dos especies, ya que en este tratamiento mantiene los contenidos de AZT en las hojas y raíz, y los disminuye en el tallo (20,3%), siendo la disminución total de azúcares baja en comparación a lo registrado en las otras dos especies. De acuerdo a estos resultados la especie más afectada por el tratamiento de aclimatación al anegamiento fué *N. dombeyi*, con una reducción de AZT del 66%, seguida de *N. betuloides* (53,7%) y *N. nitida* (5%).

El anegamiento total causó una variación negativa en los contenidos de azúcares totales en *N. dombeyi* y *N. nitida*. *Nothofagus betuloides* mantuvo su contenido de AZT totales en comparación al grupo control (aumenta en un 1%). *Nothofagus dombeyi* resultó ser la especie más afectada, con una reducción del 58,6%. *Nothofagus nitida* reduce su contenido de AZT totales en un 39,4%. En relación al

efecto que causó en la distribución de carbohidratos, las especies tendieron a disminuir fuertemente el contenido de AZT en las hojas (*N. dombeyi* 87,4% > *N. betuloides* 81% > *N. nitida* 68%). En el tallo sólo *N. betuloides* incrementa los contenidos de AZT (54%), *N. nitida* y *N. dombeyi* los redujeron en un 21 y 56,6% respectivamente. En las raíces, las tres especies incrementaron los AZT, en *N. betuloides* el incremento fué más del doble que el grupo control. *Nothofagus dombeyi* y *N. nitida* registraron aumentos de un 58,8 y 21,6%, respectivamente (figura 13).

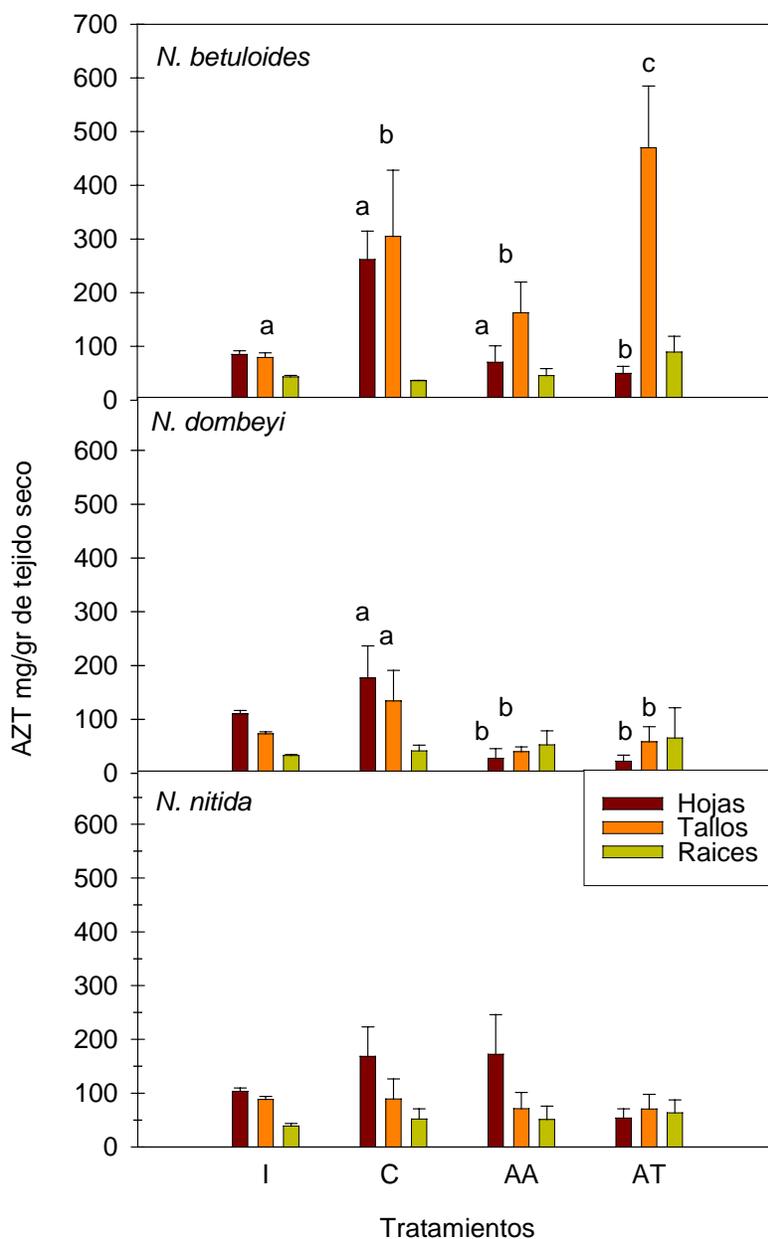


Figura 13. Determinación de AZT (mg/g \pm desv. st.) en tejidos secos de tallo, raíz y hojas por tejido seco para *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida* en los grupos inicial (I), control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT). Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas para cada tejido entre los distintos tratamientos en *N. dombeyi* y *N. betuloides* ($p < 0,05$). *Nothofagus nitida* no presentó diferencias significativas entre los tejidos para cada tratamiento.

La diferencia en la respuesta al anegamiento responde a distintas estrategias de sobrevivencia y eficiencia en el uso de los recursos energéticos. Al parecer *N. dombeyi* en una situación de anegamiento comienza a utilizar o limitar la producción y traslocación de AZT de las hojas y tallos, no traslocando estos a las raíces. Probablemente esta especie continua con las mismas necesidades energéticas que en condiciones normales, pudiendo ser su consumo de energía poco sensible a cambios en las condiciones ambientales, y estar asociado a la mantención de las funciones fisiológicas. *Nothofagus betuloides* mantuvo sus contenidos de AZT en respuesta al anegamiento e incluso presenta evidencias de una fuerte redistribución de AZT de las hojas a los tallos, y un aumento de estos en las raíces. Esto puede ser reflejo de una disminución de la demanda energética de la raíz, pudiendo estos ser acumulados. El aumento de AZT en los tallos es en desmedro de los contenidos foliares, los cuales disminuyen notoriamente. Este comportamiento puede ser asociado a la rápida respuesta del follaje de esta especie a los cambios ambientales, reflejándose en una rápida y abundante pérdida del follaje, siendo más benéfico para ella perder el follaje que gastar energía en su mantención (Chabot y Hicks, 1982). Sin embargo la pérdida de follaje es asociada a una intolerancia al anegamiento (Piper *et al.*, 2007). *Nothofagus nitida* en ambos tratamientos de anegamiento presenta una reducción de AZT en los tallos y un aumento de estos en las raíces. Sólo el tratamiento de anegamiento total provocó una fuerte disminución en los contenidos de las hojas, lo cual evidenciaría el daño que causa el anegamiento en las funciones fotosintética. En plantas resistentes al anegamiento como *Syzygium samarangense* ocurre un aumento de los contenidos de azúcares totales en las raíces, debido a una disminución de la actividad metabólica de esta (Yu-Mei *et al.*, 1999).

La tolerancia a la sombra pese a jugar un rol importante en el uso y almacenamiento de los recursos energéticos de la planta, en función de la capacidad de regenerar y recuperarse en condiciones desfavorables, nuestras especies no presentan grandes diferencias; siendo las tres especies intolerantes y pioneras, en sus rangos ecológicos óptimos de distribución. La tolerancia a la sombra no resultó ser explicativa de la respuesta de las especies a las distintas concentraciones de AZT finales en función del anegamiento. Esto se sustenta en la concentración inicial de azúcares solubles totales, los cuales fueron similares en las tres especies. De acuerdo a éstos antecedentes se sugiere que una mayor eficiencia en el uso de los recursos energéticos sería clave para resistir una situación de estrés por anegamiento (Zúñiga-Feest, comunicación personal).

Estudios posteriores determinaron en estos tejidos el contenido de almidón (Zúñiga-Feest, comunicación personal). En general el almidón disminuyó en todas las partes de la plantas con el tratamiento de anegamiento (AT y AA), tanto en *N. nitida* como en *N. dombeyi*. Sin embargo la disminución fué mayor en *N. nitida*, lo cual se relaciona con un aumento en la concentración de azúcares solubles totales (AZT) en comparación a *N. dombeyi*. Estos resultados afirman que *N. nitida* es más tolerante al anegamiento y que la disminución de sus reservas está vinculada a mantener su crecimiento y follaje durante una condición de anegamiento prolongado (Zúñiga-Feest, comunicación personal).

En Chile *N. dombeyi* y *N. betuloides* son especies que se distribuyen en un amplio rango geográfico, traslapando en algunos sectores sus poblaciones y existiendo una alta hibridación entre ellas (Premoli 1997; Donoso *et al.*, 2004). *N. nitida* presenta una distribución geográfica restringida en comparación a estas dos especies. La respuesta del por qué es poco frecuente que estas especies traslapen sus poblaciones, podría estar determinada principalmente por una variación en los requerimientos de humedad edáficos, siendo *N. nitida* dependiente de los altos contenidos de humedad dentro de su distribución. Pese a crecer en ambientes con abundante humedad, *N. betuloides* mostró una mala respuesta al anegamiento, probablemente debido al efecto causado por la temperatura ambiental del invernadero, postulándose que esta especie sería resistente al anegamiento asociado a bajas temperaturas. De las especies en estudio *N. dombeyi* es la que presenta la distribución mas septentrional, siendo más adaptada a condiciones de sequía y alta luminosidad, que a condiciones de drenaje restringido. Los resultados obtenidos en este experimento son consistentes con las observaciones antes descritas.

5. CONCLUSIONES

En respuesta al anegamiento, todos los parámetros utilizados para evaluar el efecto que esta condición provoca en *N. dombeyi*, *N. nitida* y *N. betuloides* (crecimiento en altura, biomasa, pérdida foliar, Fv/Fm y azúcares solubles totales), presentaron disminuciones, las cuales fueron más pronunciadas y determinantes en anegamiento total (AT).

Nothofagus betuloides fué la especie que más disminuyó su crecimiento en altura en los tratamientos de anegamiento. Esta especie pese a crecer en lugares donde los contenidos de humedad del suelo son elevados, no logró mantener su tasa de crecimiento. Esta respuesta puede estar relacionada con la estacionalidad del anegamiento, el cual fué experimentado durante la estación de crecimiento, periodo en el cual, son poco frecuentes. *Nothofagus nitida* resultó ser la especie menos afectada por esta condición, lo cual podría ser reflejo de una mayor habilidad competitiva en lugares que presentan excesos de humedad.

El anegamiento provocó una disminución en los incrementos de biomasa en las tres especies, existiendo una respuesta diferenciada en relación al tipo de anegamiento. *Nothofagus betuloides* y *N. nitida* fueron las especies que presentaron los menores incrementos en biomasa en los tratamientos de aclimatación al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT), respectivamente. *Nothofagus dombeyi* no mostró variación entre los tratamientos, presentando en ambos similares disminuciones de biomasa. Estos resultados indican que la duración del anegamiento puede ser determinante en el grado de tolerancia de las especies a esta condición. La disminución de los incrementos en biomasa pueden ser interpretados como una estrategia de resistencia al anegamiento, de esta forma, la energía necesaria para crecer puede ser ocupada en la mantención de las funciones fisiológicas.

La pérdida de follaje fué una respuesta de las especies al anegamiento, siendo más abundante en AT y AA. La especie que más follaje perdió en todos los tratamientos fué *N. betuloides*, evidenciando la alta sensibilidad del follaje a cambios en las condiciones ambientales. *Nothofagus nitida* registró las menores pérdidas foliares en respuesta al anegamiento, pudiendo ser reflejo de una mayor tolerancia y recuperación, debido a los menores costos energéticos que deberá involucrar en constituir nuevo follaje.

La eficiencia fotoquímica máxima del PSII (Fv/Fm) resultó ser un parámetro poco sensible a este estrés, registrándose las primeras disminuciones a partir de la sexta semana de anegamiento en las tres especies, tiempo en el cual ya eran evidentes los daños causados por el anegamiento (pérdida de pigmentos fotosintéticos, déficit hídrico y abundante pérdida foliar). Los valores más bajos registrados en este parámetro fueron en *N. nitida* en AA y en *N. betuloides* en AT al término del experimento.

En plantas control los azúcares solubles totales (AZT) se distribuyeron principalmente en hojas>tallo>raíz. Sólo *N. betuloides* cambia este orden

presentando un mayor contenido en los tallos. En AA la especie más afectada resultó ser *N. dombeyi*, con fuertes disminuciones de AZT en tallos y hojas, lo cual evidencia la disminución en la producción de energía y la translocación de azúcares hacia los tejidos inferiores. En anegamiento total las especies más afectadas fueron *N. nitida* y *N. dombeyi*, las cuales disminuyeron fuertemente sus contenidos de AZT en hojas y tallos. *Nothofagus betuloides* resultó ser la especie más adaptada a esta condición, manteniendo sus contenidos de AZT y mostrando una rápida traslocación de ellos hacia los tallos y raíces. Este comportamiento puede ser reflejo de una mayor eficiencia en el uso y distribución de azúcares, los cuales pueden ser almacenados frente a condiciones adversas.

En el presente experimento se cumple la hipótesis planteada. *Nothofagus nitida* fue la especie que presentó respuestas fisiológicas más favorables en respuesta al anegamiento. Esto fue manifestado tanto en el crecimiento en altura, pérdida foliar, Fv/Fm y AZT. *Nothofagus dombeyi* y *N. betuloides* resultaron menos resistentes al anegamiento, siendo *N. dombeyi* poco sensible a las variaciones en los contenidos de humedad del suelo, afectándose más por la condición de anegamiento que por la duración de este. *Nothofagus betuloides*, presentó una alta variación en su respuesta a los tratamientos de anegamiento, sin embargo estas no lograron ser favorables.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi, M; Weinberger, P; Oliva, M; Romero, M. 1974. Ein Beitrag zur chemischen Kennzeichnung des Skleromorphie-Grades von Blättern immergrüner Gehölze. Beitr. Biol. Pflanzen, 50: 305-320.
- Alberdi, M; Romero, M; Ríos, D; Wenzel H. 1985. Altitudinal gradients of seasonal frost resistance in *Nothofagus* communities of southern Chile. Acta Ecologica, Ecol. Plant. 6(20): 21-30.
- Alberdi, M. 1987. Ecofisiología de las especies chilenas del genero *Nothofagus*. Bosque 8(2): 77-84.
- Armesto, J; Villagrán, C; Arroyo, MTK. 1996. Ecología de los Bosques Nativos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 469 p.
- Arroyo, MTK; Donoso, C; Murúa, R; Pisano, R; Schlatter, R; Serey, I. 1996. Toward Ecologically Sustainable Forestry Project. Concepts, analysis and recommendations. Protecting biodiversity and ecosystem processes in The Río Condor Project, Tierra del Fuego. Santiago de Chile. 253 p.
- Bannister, P. 1976. Introduction to Physiological Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford, England. 273 p.
- Bravo, L; Ulloa, A; Zúñiga, G.E; Casanova, A; Corcuera, L; Alberdi, M. 2001. Cold resistance in Antarctic Angiosperms. Physiologia Plantarum 111: 55-65.
- Canham, C. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. Ecology 70(3): 548-550.
- Chabot, B; Hicks, D. 1982. The Ecology of leaf life spans. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 229-259.
- Christie, D; Armesto, J. 2003. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. Journal of Ecology 91: 776–784.
- Crawford, R. 1982. Physiological Responses to Flooding. Chapter 14. In: Lange, O.; Nobel, P.; Osmond, C.; Ziegler, H. Physiological Plant Ecology II. Germany, Springer-Verlag. pp.453 – 477.
- Devall, M; Parresol, B; Armesto, J. 1998. Dendroecological analysis of a *Fitzroya cupressoides* and a *Nothofagus nitida* stand in the Cordillera Pelada, Chile. Forest Ecology and Management 108: 135-145.
- Donoso, C. 1981. Tipos Forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de trabajo N°38. Investigación y desarrollo forestal, CONAF, ONU. 70 p.

- Donoso, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina; variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria. Chile. 483 p.
- Donoso, C. 1997. Ecología forestal; el bosque y su medio ambiente. Editorial Universitaria. Chile. 369 p.
- Donoso, C; Premoli, A; Gallo, L; Ipinza, R. 2004. Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. 420 p.
- Gerding, V; Thiers, O. 2002. Caracterización de suelos bajo bosques de *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume, en Tierra del Fuego, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 75: 819-833.
- Gibbs, J; Greenway, H. 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plant. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. Functional Plant Biology 30: 1-47.
- Godley, E. 1960. The botany of the southern Chile in relation to New Zeland and the subantarctic. Proc. Roy. Soc. B. 152: 457-75.
- Gutierrez, A. 2002. Aplicación de una metodología dendrocronológica en un rodal del tipo forestal siempreverde en la Isla grande de Chiloé (comuna de Ancud, X Región de Lagos). Tesis Ing. For. Santiago, Universidad de Chile, Fac. de Cs. Forestales. 69 p.
- Holdgate, M. 1961. Vegetation and soils in the South Chilean Islands. Journal of Ecology 49(3): 559-580.
- Hsu Mei-Yu; Menq- Jiau Tseng; Chin-Ho Lin. 1999. The fluctuacion of carbohidrates and nitrogen compounds in flooded wax-apples trees. Bot. Bull. Acad. Sin. 40: 193-198.
- Innes, J. 1992. Structure of evergreen temperate rain forest on the Taitao Peninsula, southern Chile. Journal of Biogeography 19: 555-562.
- Kawase, M; Whitmoyer, R. 1980. Aerenchyma development in waterlogged plant. American Journal of Botany 67(1): 18-22.
- Kautsky, H., A. Hirsch. 1931. Neue versuche zur kohlenstoffassimilation. Naturwissenschaften 19: 964 p.
- Kobe, R; Pacala, S; Silander, J; Canham, C. 1997. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecological Applications 5: 517-532.
- Kramer, P. 1974. Relaciones hídricas de suelos y plantas; una síntesis moderna. Editorial Edutex. México. 538 p.

- Krause, G; Weis, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Plant Mol. Biol.* 42: 313-349.
- Lambers, H; Chapin III, F; Pons, T. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Editorial Springer, New York, USA. 540 p.
- Lenssen, J; Menting, F; Van der Putten, W. H. 2003. Plant responses to simultaneous stress of waterlogging and shade: amplified or hierarchical effects?. *New Phytologist* 157 (2): 281-290.
- López, O; Kursar, T. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19: 925-932.
- Lopez, O; Kursar, T. 2003. Does flood explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecologia* 136: 193–204.
- Lusk, C; Contreras, O. 1999. Foliage area and crown nitrogen turnover in temperate rain forest juvenile trees of differing shade tolerance. *Journal of Ecology* 87: 973-983.
- Lusk, C. 2002. Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia* 132: 188-196.
- Lusk, C; Del Pozo, A. 2002. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees en two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology* 27: 173-182.
- Makoto, K; Whitmoyer, R. 1980. Aerenchyma development in waterlogged plants. *Amer. J. Bot.* 67 (1): 18-22.
- Maxwell, K; Johnson, G. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51(345): 659-668.
- Oberdorfer, E. 1960. *Pflanzensoziologischer Studien in Chile. Ein Vergleich mit Europa.* *Flora et Vegetatio Mundi* 2 :1-208.
- Olivares, E. 2005. Efecto de la sequía sobre la eficiencia fotoquímica del PSII en *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. Tesis Licenciatura en Ciencias. Valdivia, Universidad Austral de Chile, Fac. de Ciencias. 62 p.
- Piper, F; Corcuera, L; Alberdi, M; Lusk, C. 2007. Differential photosynthetic and survival responses to soil drought in two evergreen *Nothofagus* species. *Ann. For. Sci.* 64: 447-452.
- Piper, F; Zúñiga-Feest, A; Rojas, P; Alberdi, M; Corcuera, L; Lusk, C. En revision. Whole-plant responses to sudden and gradual waterlogging in two temperate evergreen *Nothofagus* species: Relationships with distribution pattern.

- Premoli, A. 1997. Genetic variation in a geographically restricted and two widespread species of South American *Nothofagus*. *Journal of Biogeography* 24: 883-892.
- Pryor, R; Davidson, N; Close, D. 2006. Waterlogging duration: Interspecific comparison of *Leptospermum scoparium* (Forst. Et Forst.f.), *Acacia melanoxylon* (R. Br.), *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) and *Eucalyptus obliqua* (L'Herit). *Austral Ecology* 31: 408-416.
- Read, J; Hill, R. 1985. Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rainforest dynamics. *New Phytology* 101: 731-742.
- Reyes-Díaz, M; Alberdi, M; Piper, F; Bravo, L; Corcuera, J. 2005. Low temperature responses of *Nothofagus dombeyi* and *Nothofagus nitida*, two evergreen species from south central Chile. *Tree Physiology* 25: 1389-1398.
- Reich, P; Walters, M. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*. 62 (3): 365-392.
- Robertus, A; Veblen, T. 1993. Partial wave formation in old-growth *Nothofagus* forests on Tierra del Fuego, Argentina. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 120(4): 461-470.
- Rojas, P; Zúñiga-Feest, A. Alberdi, M. 2005. Efecto del anegamiento en el crecimiento de *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus nitida* y *Nothofagus betuloides*. Libro de resúmenes XVII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile. *Gayana Botánica* 63.
- Saavedra, I. 2004. Respuestas fisiológicas de *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser, ante estrés hídrico y estrés lumínico. Tesis Ingeniería Forestal. Valdivia, Universidad Austral de Chile, Fac. de Ciencias Forestales. 40 p.
- Sánchez-Olate, M; Zapata, D; Pereira, G; Escobar, R. 2003. Efecto del fotoperíodo en el desarrollo de plántulas de *Eucalyptus globulus* Labill. ssp. *globulus* cultivadas en vivero. *Bosque* 24 (2): 23-28.
- Schmithüsen, J. 1956. Die raumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographischen Abhandlungen*. 17: 1-86.
- Sun, O. Sweet, G. Whitehead, D. and Buchan, G. 1995. Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiology* 15: 629-638.
- Taiz, L. Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. USA. 690 p.

- Talbot, R; Etherington, J; Bryant, J. 1987. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. XII. Growth, photosynthetic capacity and metal ion uptake in *Salix caprea* and *Salix cinerea*. *New Phytologist*. 105(4): 563-574.
- Thiers, O; Gerding, V; Lara, A; Echeverria, C. 2007. Variación de la napa freática en un suelo Ñadi bajo diferentes tipos vegetacionales. X región, Chile. En libro de actas de ecoreuniones. Primera reunión sobre forestación en la Patagonia. (Eds. Gonda, H; Davel, M; Gabriel, L; Picco, O.A.). Centro de investigación y extensión forestal andino patagónico (CIEFAP) 259-266.
- Veblen, T. 1979. Structure and Dynamics of *Nothofagus* Forest near timberline in South-Central Chile. *Ecology* 60(5): 937-945.
- Veblen, T; Veblen, A; Schlegel, F. 1979. Understory patterns in mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forest in Chile. *Journal of Ecology* 67: 809-823.
- Veblen, T; Schlegel, F; Escobar, P. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forest in the Valdivian Andes Chile. *Journal of Ecology* 68: 1-31.
- Veblen, T; Donoso, C; Schlegel, F; Escobar, P. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 8: 211-247.
- Veblen, T; Hill, R; Read, J. 1996. *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forest*. Yale University. USA. 403 p.
- Weinberger, P. 1973. Beziehungen zwischen mikroklimatischen faktoren und natürlichen Verjüngung araukanopatanonischen *Nothofagus*-Arten. *Flora* 162 p.
- Yu-Mei, H; Menq-Jiau, T; Chin-Ho, L. 1999. The fluctuation of carbohydrates and nitrogen compounds in flooded wax.apple trees. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 40: 193-198.
- Zúñiga, R; Alberdi, M; Reyes-Diaz, M; Olivares, E; Hess, S; Bravo, L.A; Corcuera, L.J. 2006. Seasonal changes in xanthophyll composition and photosynthetic performance in leaves of two evergreen *Nothofagus* species growing under Mediterranean-Humid climate in south central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 79 (4): 489-504.

ANEXOS

ANEXO 1.

Abstract

Water availability and temperature would be a factor to explain the distribution of *N. nitida* (40° - 48°S), *N. betuloides* (40° - 56°S) y *N. dombeyi* (35° - 44°S), three evergreen species. They grow in soils with differences in drainage, from waterlogged soils (*N. nitida*), to better drainage soils (*N. dombeyi*). The waterlogging causes changes in the plant: inhibition of growth, stomatal closure, photosynthesis and water potential reduction, foliage loss. We postulate that *N. nitida* would be a better waterlogging tolerance. Seedling of these three species maintained in the common yard, was acclimated to waterlogging (AA), with flooding daily of variable durability until going to permanent waterlogging, or permanent waterlogging since the beginning (AT). *Nothofagus dombeyi* y *N. nitida* had the most growth in AA (2.83 and 3.33 cm respectively). *Nothofagus nitida* maintained a constant growth and more high in AT (2 cm). The biomass increases showed differences between waterlogging treatment, *N. betuloides* presented the most increase in AT, while than *N. nitida* obtained the major result in AA. *Nothofagus betuloides* presented the greatest foliage loss and the greatest individual numbers affected since the experimental beginning. The Fv/Fm parameter was not a good indicator to the physiological state in the species, they began to present variation in the VI week to the waterlogging, when the effect to the waterlogging in the species was evident (foliage loss, photosynthetic pigment loss), the major diminution to the Fv/Fm was in *N. betuloides* in the total waterlogging. *Nothofagus dombeyi* in both treatments showed similar distribution in the total sugar soluble (AZT), this was major in root > stem > leaf. *Nothofagus betuloides* showed strong decrease in the AZT in the foliage. In concordance with this result, the raised hypothesis is fulfilled. *Nothofagus nitida* was the species that presented more favorable answers to the waterlogging, being able to grow better in conditions of high content of humid soil.

Keywords: Nothofagus, growth, waterlogging

ANEXO 2.

Cuadro 1. Diseño aclimatación al anegamiento

Día	Aclimatación al Anegamiento (AA)
07-Sep	1 hora
08-Sep	3 horas
09-Sep	3 horas
10-Sep	6 horas
11-Sep	6 horas
12-Sep	12 horas
13-Sep	12 horas
14-Sep	descanso
15-Sep	24 horas
16-Sep	descanso
17-Sep	descanso
18-Sep	24 horas
19-Sep	descanso
20-Sep	descanso
21-Sep	24 horas
22-Sep	descanso
23-Sep	descanso
24-Sep	Eterno Anegamiento

Cuadro 2. Biomasa seca total (g \pm desv.st.) en plantas de *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida* en los grupos inicial (I), control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT). Los * indican diferencias significativas entre los tratamientos inicial y control para *N. nitida* ($p < 0,05$).

Especie	Tratamiento	Peso seco (g)
<i>N. betuloides</i>	I	3,60 \pm 0,36
	C	8,33 \pm 3,65
	AA	2,84 \pm 0,69
	AT	5,61 \pm 0,62
<i>N. dombeyi</i>	I	1,26 \pm 0,24
	C	3,98 \pm 0,52
	AA	1,7 \pm 0,39
	AT	1,97 \pm 0,78
<i>N. nitida</i>	I *	2,89 \pm 1,25
	C *	4,94 \pm 1,47
	AA	3,15 \pm 0,91
	AT	2,35 \pm 0,61

Cuadro 3. Perdida de follaje (g \pm desv.st.) promedio en *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nítida* en los control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT). Las letras minúsculas indican diferencias significativas entre los tratamientos en cada especie ($p < 0,05$).

Especie	Tratamiento	Follaje perdido prom. (g)	Biomasa total (g)	Biomasa perdida (%)
<i>N. betuloides</i>	Control (a)	0,46 \pm 0,26	8,33 \pm 3,65	5,5
	AA	0,82 \pm 0,31	2,84 \pm 0,69	28,7
	AT (a)	1,11 \pm 0,06	5,61 \pm 0,62	19,7
<i>N. dombeyi</i>	Control (a)	0,05 \pm 0,01	3,98 \pm 0,52	1,2
	AA	0,22 \pm 0,06	1,73 \pm 0,39	13,1
	AT (a)	0,50 \pm 0,21	1,97 \pm 0,8	25,2
<i>N. nitida</i>	Control	0,005 \pm 0,002	4,94 \pm 1,47	0,1
	AA	0,13 \pm 0,06	3,15 \pm 0,91	4,2
	AT	0,22 \pm 0,10	2,35 \pm 0,61	9,6

Cuadro 4. Determinación de AZT (mg/g \pm desv.st.) en tejidos secos de tallo, raíz y hojas por tejido seco para *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nítida* en los tratamientos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT).

Especie	Tratamiento	Hojas	Tallo	Raíz	Total
<i>N. betuloides</i>	C	262 \pm 52,3	305 \pm 123	36,3 \pm 0,7	603,2 \pm 83,3
	AA	70,6 \pm 30,6	162,8 \pm 57,1	45,8 \pm 12,9	279,1 \pm 35,6
	AT	49,9 \pm 12,8	469,8 \pm 115,2	89,4 \pm 29,6	609 \pm 133,9
	Inicial	85 \pm 7	79,6 \pm 8,5	43,4 \pm 2,8	207,9 \pm 13,1
<i>N. dombeyi</i>	C	177,1 \pm 59,4	134,2 \pm 57,1	41,3 \pm 10,6	352,6 \pm 40,1
	AA	27,5 \pm 18,1	39,9 \pm 9	52,8 \pm 25,9	120,2 \pm 7,3
	AT	22,2 \pm 11,2	58,2 \pm 28,3	65,6 \pm 56,1	146,1 \pm 13,4
	Inicial	110,3 \pm 6,2	72,9 \pm 4	32,8 \pm 1,8	216 \pm 22,4
<i>N. nítida</i>	C	168,3 \pm 54,8	89,2 \pm 37,5	52 \pm 18,7	309,6 \pm 34,3
	AA	172,4 \pm 73,3	71,2 \pm 30,2	51 \pm 24,7	294,5 \pm 37,6
	AT	53,9 \pm 17,1	70,5 \pm 27,2	63,3 \pm 24,2	187,7 \pm 4,8
	Inicial	103,5 \pm 5,9	88,2 \pm 5,9	38,7 \pm 4,8	230,4 \pm 19,5

Cuadro 5. Variación de los contenidos de AZT finales en *N. dombeyi*, *N. nítida* y *N. betuloides* en los tratamientos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT), en relación a los contenidos de AZT iniciales para estas especies.

Especie	Hoja	Tallo	Raíz	Total
<i>N. betuloides</i>	208,1	283,4	-16,4	190,1
	-17,0	104,6	5,6	34,2
	-41,4	490,4	106,1	192,9
<i>N. dombeyi</i>	60,6	84,1	25,8	63,2
	-75,1	-45,3	60,9	-44,4
	-79,8	-20,1	99,8	-32,4
<i>N. nitida</i>	62,6	1,2	34,3	34,4
	66,6	-19,3	31,5	27,8
	-47,9	-20,0	63,3	-18,5

ANEXO 3.

Cuadro 1. Crecimiento semanal acumulado promedio para *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nítida* en los tratamientos control (C), aclimatación al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT).

Especie	Tratamiento	Crecimiento semanal acumulado															
		I	Desv St I	II	Desv. St. II	III	Desv. St. III	IV	Desv. St IV	V	Desv. St V	VI	Desv. St VI	VII	Desv. St. VII	VIII	Desv. St. VIII
<i>N. betuloides</i>	C	0	0	0	0	1	0,36	1,17	0,40	2,17	0,46	3,08	0,61	3,83	0,82	4,42	0,86
	AA	0	0	0	0	0,33	0,33	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,67	0,49
	AT	0	0	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17
<i>N. dombeyi</i>	C	0,21	0,16	0,4	0,2	1	0,26	1,5	0,18	2,5	0,41	3	0,47	4,1	0,71	5,6	1,05
	AA	0,67	0,49	1	0,52	1,33	0,67	1,58	0,69	1,83	0,79	2	0,78	2,17	0,83	2,83	0,93
	AT	0	0	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,33	0,5	0,34	0,5	0,34	0,5	0,34	0,5	0,34
<i>N. nítida</i>	C	0,17	0,17	0,17	0,17	1	0,37	2,5	0,67	3,25	0,85	4	1,04	4,92	1,24	6,17	1,46
	AA	0,33	0,33	0,67	0,49	1,67	0,67	2,5	0,96	3,33	0,96	3,33	0,96	3,33	0,96	3,33	0,96
	AT	0,5	0,22	0,83	0,47	1,5	0,56	1,75	0,60	1,92	0,65	1,92	0,65	1,92	0,65	2	0,66

Cuadro 2. Pesos secos brutos (g) para *N. betuloides* en los tratamientos control (C), aclimatación al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT).

Tratamiento	Especie	Pf hojas r (g)	Ps hojas	Pf tallo r (g)	Ps tallo r (g)	Pf raíz r (g)	Ps raíz r (g)	T. peso seco
Control	N. betuloides	1,53	0,68	1,53	0,71	1,74	0,48	1,87
		10,17	5,48	10,68	6,15	18,50	7,1	18,73
		5,45	2,19	4,43	1,85	5,67	1,38	5,42
		4,8	2,08	6,11	2,97	6,02	2,24	7,29
	Prom.	5,49	2,61	5,69	2,920	7,98	2,80	8,33
	Desv. st.	1,78	1,02	1,91	1,171	3,63	1,48	3,65
Aclimatación al Anegamiento	N. betuloides	0,88	0,47	4,66	0,76	4,45	1,75	2,98
		2,69	1,34	3,89	2,13	4,09	1,27	4,74
		0,38	0,21	1,20	0,86	1,82	0,79	1,86
		0,71	0,34	1,88	0,99	1,22	0,45	1,78
	Prom.	1,17	0,59	2,91	1,185	2,90	1,07	2,84
	Desv. st.	0,52	0,26	0,82	0,318	0,81	0,28	0,69
Anegamiento Total	N. betuloides	0,86	0,47	3,95	2,45	6,94	2,87	5,79
		1,78	0,9	5,11	3,09	6,69	2,74	6,73
		0,97	0,5	6,39	3,82	3,97	1,74	6,06
		1,32	0,18	1,72	0,9	6,82	2,76	3,84
	Prom.	1,23	0,51	4,29	2,565	6,11	2,53	5,61
	Desv. st.	0,21	0,15	0,99	0,622	0,71	0,26	0,62
Inicial	N. betuloides	2,98	1,46	2,45	1,24	5,84	1,91	4,61
		1,79	1,26	1,48	1,81	1,85	0,53	3,60
		1,99	0,91	2,83	1,39	0,93	0,95	3,25
		1,99	0,91	1,97	1,00	2,21	1,04	2,95
	Prom.	2,19	1,14	2,18	1,36	2,71	1,12	3,60
	Desv. st.	0,27	0,14	0,29	0,17	1,08	0,29	0,36

Cuadro 3. Pesos secos brutos (g) para *N. dombeyi* en los tratamientos control (C), aclimatación al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT).

Tratamiento	Especie	Pf hojas r (g)	Ps hojas	Pf tallo r (g)	Ps tallo r (g)	Pf raíz r (g)	Ps raíz r (g)	T. peso seco
Control	N. dombeyi	1,32	1,21	1,54	0,7	2,54	0,62	2,53
		3,18	1,77	3,04	1,88	2,15	1,17	4,82
		3,43	1,41	4,52	2,06	4,38	1,13	4,6
		2,64	1,46	3,03	1,55	3,02	0,97	3,98
	Prom.	2,64	1,46	3,03	1,55	3,02	0,97	3,98
	Desv. st.	0,47	0,12	0,61	0,30	0,49	0,14	0,52
Aclimatación al Anegamiento	N. dombeyi	1,06	0,54	1,49	0,79	3,83	1,52	2,85
		0,22	0,08	0,58	0,28	0,51	0,92	1,28
		0,22	0,08	1,54	0,77	0,92	0,31	1,16
		0,23	0,23	0,74	0,38	0,6	0,92	1,53
	Prom.	0,43	0,23	1,09	0,55	1,46	0,92	1,70
	Desv. st.	0,22	0,12	0,25	0,13	0,79	0,25	0,39
Anegamiento Total	N. dombeyi	0,89	0,32	3,45	1,97	4,21	1,86	4,15
		0,1	0,08	0,46	0,26	0,23	0,05	0,39
		0,04	0,03	1,28	0,73	1,51	0,62	1,38
		0,34	0,14	1,73	0,99	1,98	0,84	1,97
	Prom.	0,34	0,14	1,73	0,98	1,98	0,84	1,97
	Desv. st.	0,19	0,06	0,63	0,36	0,83	0,38	0,80
Inicial	N. dombeyi	1,16	0,55	1,38	0,69	0,45	0,15	1,39
		0,24	0,10	0,62	0,32	0,32	0,14	0,56
		0,19	0,07	0,14	1,33	0,25	0,14	1,55
		0,08	1,18	0,22	0,10	0,18	0,25	1,53
	Prom.	0,42	0,48	0,59	0,61	0,30	0,17	1,26
	Desv. st.	0,25	0,26	0,28	0,27	0,06	0,03	0,24

Cuadro 4. Pesos secos brutos (g) para *N. nitida* en los tratamientos control (C), aclimatación al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT).

Tratamiento	Especie	Pf hojas r (g)	Ps hojas	Pf tallo r (g)	Ps tallo r (g)	Pf raíz r (g)	Ps raíz r (g)	T. peso seco
Control	N. nitida	2,17	1,91	0,88	0,75	1,43	0,71	3,37
		7,68	3,13	3,2	1,22	6,82	1,66	6,01
		1,2	0,48	1,22	0,71	2,49	0,68	1,87
		7,15	2,9	4,32	2,05	10,64	3,57	8,52
	Prom.	4,55	2,11	2,40	1,18	5,34	1,65	4,94
	Desv. st.	1,67	0,60	0,81	0,31	2,11	0,67	1,46
Aclimatación al Anegamiento	N. nitida	3,05	1,41	1,13	0,49	2,1	0,74	2,64
		5,08	2,33	2,01	0,89	4,4	1,29	4,51
		0,83	0,28	0,37	0,18	0,87	0,33	0,79
		1,76	1,17	3,4	1,84	4,03	1,65	4,66
	Prom.	2,68	1,29	1,72	0,85	2,85	1,00	3,15
	Desv. st.	0,92	0,421	0,65	0,36	0,83	0,29	0,91
Anegamiento Total	N. nitida	1,14	0,6	2,08	1,17	2,17	1,17	2,94
		1,89	0,78	1,49	0,69	1,76	0,61	2,08
		2,2	0,92	1,47	0,47	2,52	2,19	3,58
		0,14	0,11	0,42	0,77	1,31	0,33	1,21
	Prom.	1,34	0,60	1,36	0,77	1,94	1,07	2,45
	Desv. st.	0,46	0,17	0,34	0,14	0,26	0,41	0,51
Inicial	N. nitida	0,94	0,47	1,34	0,67	1,77	0,68	1,82
		0,87	0,43	0,73	0,33	1,2	0,38	1,14
		1,50	0,73	0,82	0,39	2,53	0,88	2
		3,89	1,95	5,14	2,48	6,81	2,15	6,58
	Prom.	1,80	0,89	2,00	0,96	3,07	1,02	2,88
	Desv. st.	0,71	0,35	1,05	0,51	1,27	0,39	1,24

Cuadro 5. Follaje perdido por individuo (g) para las tres especies en los tratamientos control (C), aclimatado al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT).

Espece	Tratamiento	Masa perdida (g)	Promedio (g ± desv.st.)
N betuloides	Control	1,13 0,6 0,09 0,01	0,46 ± 0,23
	AA	0,48 0,39 0,66 1,73	0,82 ± 0,31
	AT	1,04 1,17 0,96 1,25	1,11 ± 0,07
<i>N. dombeyi</i>	Control	0,04 0,06 0,05 0,03	0,05 ± 0,01
	AA	0,37 0,21 0,21 0,1	0,22 ± 0,06
	AT	0,28 1,12 0,27 0,32	0,50 ± 0,021
<i>N. nitida</i>	Control	0,01 0,01 0 0,01	0,01 ± 0,01
	AA	0,14 0,01 0,28 0,11	0,13 ± 0,06
	AT	0,04 0,45 0,09 0,32	0,23 ± 0,10

Cuadro 6. Fv/Fm promedio por semana para *N. dombeyi*, *N. nítida* y *N. betuloides* en los tratamientos control (C), aclimatación al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT)

Especie	Tratamiento	I	desv st.	II	desv st.	III	desv st.	IV	desv st.
<i>N. betuloides</i>	Control	0,848	0,006	0,8288	0,008	0,8284	0,006	0,8438	0,005
	AA	0,846	0,007	0,8258	0,006	0,8508	0,006	0,8258	0,011
	AT	0,855	0,004	0,793	0,031	0,774	0,04	0,825	0,012
<i>N. dombeyi</i>	Control	0,825	0,012	0,7955	0,008	0,81633	0,017	0,8033	0,009
	AA	0,833	0,008	0,8111	0,01	0,8065	0,023	0,8045	0,012
	AT	0,839	0,008	0,8032	0,02	0,8254	0,007	0,8086	0,01
<i>N. nítida</i>	Control	0,793	0,021	0,681	0,036	0,74833	0,029	0,7636	0,026
	AA	0,801	0,008	0,7742	0,009	0,7876	0,016	0,7633	0,011
	AT	0,828	0,005	0,806	0,011	0,824	0,011	0,805	0,016

V	desv st.	VI	desv st.	VII	Desv st.	VIII	desv st.	IX	desv.st
0,852	0,006	0,83	0,012	0,859	0,006	0,84	0,004	0,846	0,009
0,8325	0,011	0,819	0,004	0,846	0,007	0,831	0,008	0,823	0,008
0,79	0,055	0,71	0,076	0,811	0,021	0,766	0,076	0,664	0,158
0,8218	0,012	0,83	0,013	0,839	0,005	0,796	0,012	0,795	0,014
0,8267	0,01	0,827	0,006	0,838	0,008	0,778	0,014	0,781	0,019
0,8062	0,007	0,812	0,013	0,837	0,005	0,765	0,058	0,767	0,032
0,8002	0,018	0,781	0,034	0,829	0,016	0,807	0,026	0,768	0,043
0,7722	0,022	0,785	0,011	0,775	0,025	0,731	0,034	0,625	0,119
0,8215	0,007	0,804	0,009	0,807	0,014	0,78	0,014	0,737	0,044

Cuadro 7. Azúcares solubles totales (mg/gr) en hojas, tallos y raíces en *N. dombeyi*, *N. nítida* y *N. betuloides* (inicial, control, aclimatación al anegamiento (AA) y anegamiento total (AT))

Especie	Tratamiento	Hojas (mg/gr)	Tallo (mg/gr)	Raíz (mg/gr)	Total planta
N. betuloides	Inicial	99,14	63,62	45,76	208,52
		82,94	90	49,08	222,02
		91,45	97,89	38,90	228,25
		66,53	66,74	39,73	173
	Control	66,83	581,29	31,31	679,43
		196,47	1133,84	261,31	1591,61
		257,92	181,97	38,08	477,97
		264,64	428,06	39,39	732,09
	AA	51,73	219,96	83,13	354,82
		161,38	162,785	26,76	350,93
		32,56	162,79	43,27	238,61
		36,56	105,609	30,00	172,17
	AT	45,04	504,31	164,64	713,99
		79,30	489,53	107,47	676,30
		57,18	341,22	51,47	449,87
		17,90	74,23	33,968	126,10
N. dombeyi	Inicial	94,36	83,77	37,03	215,16
		108,07	73,38	34,54	215,99
		124,07	64,87	30,39	219,32
		114,51	69,644	29,35	213,50
	Control	61,82	36,22	20,59	118,63
		259,99	234,08	48,03	542,10
		209,35	132,33	55,26	396,94
		177,05	134,21	41,29	352,55
	AA	81,62	42,59	120,77	244,98
		4,910	20,30	20,64	45,85
		13,85	63,26	5,06	82,17
		9,61	33,35	64,77	107,73
	AT	43,20	14,96	177,32	235,47
		18,48	29,91	1,19	49,58
		5,02	86,57	18,27	109,85
		22,23	43,81	65,59	131,63
N. nitida	Inicial	108,49	101,63	44,30	254,42
		110,36	72,97	30,59	213,92
		91,66	89,38	40,77	221,81
		103,50	88,754	39,32	231,57
	Control	93,66	24,389	17,05	135,09
		163,54	137,000	89,60	390,13
		91,36	26,401	22,68	140,44
		324,72	169,206	78,844	572,77
	AA	102,53	46,22	35,61	184,35
		385,87	61,64	124,23	571,74
		57,50	18,86	17,64	94,00
		143,77	157,95	26,37	328,09
	AT	42,87	117,93	80,85	241,65
		74,36	52,90	40,23	167,48
		87,32	33,34	121,57	242,22
		11,10	7,42	10,39	28,90