



Aportes a la domesticación de *Aristotelia chilensis*

Identificación de patrones arquitecturales, asociados a variaciones endógenas y ambientales

Trabajo final para optar por el título de Licenciado en
Ciencias Biológicas

Martina Ainhoa Bramardi

Director: *Dr. Cristian Daniel Torres*

Codirectora: *Dra. Cecilia Soledad Roldán*

*Instituto de Investigaciones Forestales
y Agropecuarias Bariloche- IFAB
(INTA-CONICET) INTA EEA
Bariloche.*



1972

BARILOCHE

Resumen

El maqui (*Aristotelia chilensis*) es una especie leñosa de los bosques andino patagónicos, cuyas bayas púrpuras con alto contenido antioxidante despiertan el interés de las industrias regionales/internacionales, alimenticias y farmacéuticas. Mediante la aplicación de la arquitectura vegetal como método de análisis, reconociendo las variaciones morfológicas relacionadas al vigor, factores ambientales y endógenos, este trabajo busca generar un método de clasificación y contribuir al desarrollo de programas de domesticación. Se analizaron 18 clones de maqui procedentes de bosques de coihue y ciprés, creciendo en un ensayo factorial 2x2, con dos niveles de provisión hídrica y luminosidad. En una primera fase, se aplicó un análisis cualitativo para identificar morfotipos basados en el número de reiteraciones y la jerarquía de ejes, a la vez que se realizaron mediciones cuantitativas en diversas escalas de la planta (individuo, estaca, brote portador y brotes anuales). En una segunda instancia, se emplearon modelos mixtos para estudiar los efectos de los factores endógenos y ambientales en estas variables. Posteriormente, un análisis de componentes principales permitió reconocer las variables más correlacionadas con el vigor y, mediante un análisis de clúster, formar una nueva clasificación. Se identifican tres morfotipos generales consistentes y estables a lo largo de tres temporadas, respaldados por cuatro grupos provenientes del clúster. La evaluación entre ambos métodos de clasificación permitió discernir los efectos de los factores sobre la morfología de las plantas. Se encontró una asociación positiva entre una mayor radiación solar y el desarrollo de reiteraciones basales, así como un mayor vigor en las plantas de maqui, evidenciado en la altura, el área basal y la robustez de los brotes. Las variaciones arquitecturales encontradas a partir de este estudio, permitirán en un futuro comenzar a precisar prácticas de manejo como poda y conducción, y determinar aquellas arquitecturas más aptas con fines productivos.

Abstract

Maqui (*Aristotelia chilensis*) is a woody species of the Andean-Patagonian forests, whose purple berries with high antioxidant content arouse the interest of regional and international food and pharmaceutical industries. Applying concepts of the

Architectural Analysis, and recognizing variations of morphology and vigour related to environmental and endogenous factors, this work seeks to generate a method of classification so as to contribute to the development of domestication programs. Eighteen clones of maqui obtained from coihue (*N. dombeyi*) and ciprés (*A. chilensis*) forests were analyzed, growing in a 2x2 factorial trial, with two levels of water supply and solar radiation. Firstly, a qualitative analysis was applied in order to identify morphotypes based on the number of reiterations and axis hierarchy, whereas quantitative measurements were carried out at various scales of analysis within the plant (individual, stake, bearing shoot and annual shoot). Secondly, mixed models were used to study the effects of endogenous and environmental factors on those traits. Subsequently, a principal components analysis allowed us to recognize the variables more correlated with vigour and, through a hierarchical cluster analysis, form a new classification. Three consistent and stable general morphotypes were identified throughout three seasons, supported by four groups from the cluster analysis. The evaluation between both classification methods allowed us to discern the effects of the factors on the morphology of the plants. Plants that grew under greater solar radiation developed more basal reiterations, and were more vigorous (evidenced in the height, basal area and robustness of the shoots) than plants under shade. The architectural variations found in this study could be useful to specify management practices such as pruning, and determine architectures more suitable for fruit production.

Agradecimientos

Antes que nada, me gustaría agradecer a mis directores por ser guías pacientes, acompañarme sin importar el clima y enseñarme tanto a lo largo de estos años.

A las instituciones CRUB e INTA, por brindarme las herramientas y permitirme desarrollar mi formación académica y profesional.

A algunos docentes y personal de la universidad, quienes me enseñaron, guiaron y asistieron más allá de su deber. A Kun por iniciarme en la investigación, a La Bella por básicamente todo, a Reissig por su guía indispensable, a De la Rosa por su camaradería, a Satti por sus vastos conocimientos. Y a todos aquellos que me formaron con el mayor de los entusiasmos.

A mis padres, por su apoyo incondicional y por ser un ejemplo a seguir y referente en todo momento de mi vida.

A mi Tobías, en quien encontré un igual con quien compartir cada momento. Por ser un amigo, colega y compañero de vida.

A mi familia, tanto de sangre como política, por el mayor amor y cariño que me puede existir, ya sea desde lejos o cerca considerándome un integrante más de su núcleo familiar.

A mis amigos y compañeros, tanto los nuevos como los viejos, quienes invitan a la jovialidad y crean un ambiente constante de risas y juego.

¡Gracias a todos por su invaluable contribución a mi crecimiento personal y profesional!

Índice General

Resumen	1
Abstract	1
Agradecimientos	2
Índice General	3
Índice de Figuras	4
Índice de Tablas	5
Abreviaturas	6
1. Introducción	6
1.1. Una especie nativa de especial interés	7
1.2. Propiedades y usos del maqui	10
1.3. Arquitectura	13
1.4. Arquitectura conocida del maqui	17
2. Objetivos e hipótesis	18
3. Metodología	19
3.1. Sitio de estudio	19
3.2. Material vegetal	20
3.3. Diseño experimental	20
3.3.1. Tratamientos	22
3.3.2 Suelo	22
3.4. Variables medidas	22
3.5. Análisis estadístico	27
3.5.1. Modelo lineal mixto	27
3.5.2. Análisis multivariado	27
4. Resultados	28
4.1. Caracterización inicial	28
4.2. Morfotipos	33
4.2.1. Descripción general	33
4.2.2 Relación entre los morfotipos y los tratamientos	36
4.2.3 Variación en la expresión de los morfotipos entre rametos y entre clones	37
4.2.4. Estabilidad de los morfotipos	38
4.6. Modelo mixto para cada variable	39

4.6.1. Altura	40
4.6.2. Área Basal	40
4.6.3. Relación longitud/diámetro del brote dominante	41
4.6.5. Estaca	42
4.4. Análisis multivariado	43
4.4.1. Componentes principales	43
4.4.2. Clúster	45
4.4.3. Relación entre los grupos del clúster y los tratamientos	48
4.4.4. Relación entre los grupos del clúster y los clones	49
4.4.5. Comparación entre los grupos armados por el cluster y los morfotipos	50
5. Discusión	51
5.1. Caracterización general	51
5.2. Clasificación de la variación arquitectural	52
5.2.1. Agrupación cualitativa	52
5.2.2. Agrupación cuantitativa	53
5.2.3. Comparación entre clasificaciones	55
5.3. Efecto de factores endógenos y ambientales sobre los rasgos arquitecturales	57
5.3.1. Radiación Solar	57
5.3.2. Provisión hídrica y su interacción con la Radiación Solar	58
5.3.3. Clon y procedencia	59
5.4. Aportes al conocimiento y recomendaciones	61
5.5. Cumplimiento de objetivos y dificultades	62
6. Conclusiones	63
7. Bibliografía	65
8. Anexo	70

Índice de Figuras

Figura 1	10
Figura 2	14
Figura 3	16
Figura 4	17
Figura 5	21
Figura 6	25
Figura 7	30
Figura 8	31
Figura 9	31
Figura 10	33
Figura 11	34

Figura 12	36
Figura 13	37
Figura 14	38
Figura 15	49
Figura 16	40
Figura 17	40
Figura 18	41
Figura 19	42
Figura 20	44
Figura 21	45
Figura 22	46
Figura 23	47
Figura 24	48
Figura 25	49
Figura 26	50

Índice de Tablas

Tabla 1	24
Tabla 2	28
Tabla 3	38
Tabla 4	Anexo
Tabla 5	Anexo
Tabla 6	46
Tabla 7	Anexo
Tabla 8	Anexo
Tabla 9	Anexo

Abreviaturas

BE: Brote secuencial de la estaca, **BD:** Brote dominante, **BP:** Brote portador de 2 años, **LongBE:** Longitud del brote de la estaca, **DiamEstac:** Diámetro basal de la

estaca, **DistBE**: Distancia al suelo de la base del BE, **LongBD**: Longitud del brote dominante, **DiamBP**: Diámetro basal del brote portador, **N°BP**: N° de ramas distales del brote portador.

1. *Introducción*

La domesticación de especies vegetales y animales es un proceso que el ser humano ha realizado históricamente, ya sea de forma consciente o no, desde sus orígenes. Este proceso, que consta en la modificación del acervo genético de una población con el fin de mejorar características deseadas (Guillén, 2010; Salinas & Caballé, 2021), inició su auge con la agricultura, donde los humanos primitivos comenzaron a seleccionar de forma consciente los mejores granos para la siembra. Asimismo, en las especies frutales, las semillas predilectas para sembrar eran aquellas provenientes de los frutos más grandes, carnosos y sabrosos.

Cada especie vegetal expresa diversos fenotipos, producto de la variación genética intrínseca y de los diferentes ambientes asociados a su rango de distribución. Las variaciones ambientales inducen una respuesta plástica a corto plazo, además de procesos adaptativos generacionales (Gianoli, 2004). Distinguir entre ambos efectos es fundamental en el proceso de domesticación ya que permite seleccionar características deseadas determinadas por el genotipo y, por lo tanto, heredables. De esta manera es posible crear variedades capaces de crecer en ambientes diferentes a los imperantes en la zona de distribución natural. Por ejemplo, el manzano, *Malus domestica* Borkh, es originario de Asia Central (actualmente Kazajistán, Uzbekistán, Turkmenistán) (Robinson *et al.*, 2001), pero se cultiva en el Valle de Río Negro, ya que dicha zona posee características de fotoperiodo y horas de frío similares.

Sin embargo, el uso de especies nativas en la agricultura implica ventajas ambientales significativas frente a la introducción de especies productoras foráneas. En primer lugar, se reduce el impacto sobre la flora y fauna autóctona a la vez que se elimina el riesgo de la introducción de una especie exótica que podría resultar invasora. Del mismo modo, se reducen los impactos ambientales producto del uso intensivo de fertilizantes, herbicidas y pesticidas, aplicados con el fin de mejorar las aptitudes de una especie foránea a las condiciones ambientales y biológicas nuevas (Blandón, 2011). Dado que las especies nativas ya están adaptadas al clima y ambiente regional,

requieren un menor mantenimiento, lo que se traduce en un menor consumo de agua y recursos adicionales.

En otras palabras, la búsqueda y domesticación de especies nativas de interés económico representa tanto una oportunidad como una necesidad, a la vez que constituye una estrategia fundamental para garantizar la sostenibilidad ambiental y el impulso económico.

1.1. Una especie nativa de especial interés

Los Bosques Andino Patagónicos, tanto de Argentina como de Chile, presentan una amplia variedad de especies vegetales nativas de interés cultural y económico, que han sido utilizadas desde tiempos ancestrales por los pueblos originarios de la región (Hoffman *et al.*, 1992; Vogel *et al.*, 2005; Misle *et al.*, 2011; Ochoa *et al.*, 2019). Incluso, algunas de ellas presentan algún grado de domesticación, y podrían presentar un alto potencial para ser cultivables e incluirlas en programas de manejo (Ladio *et al.*, 2007; Molares & Ladio, 2015; Chamorro & Ladio, 2021). Hasta el momento, gran parte de los esfuerzos de domesticación en la región de los Bosques Andino Patagónicos se han dado en especies maderables, como las pertenecientes al género *Nothofagus* (Marchelli *et al.*, 2021). Mientras que las especies frutales han tomado más relevancia en la actualidad.

Entre estas especies frutales se encuentra el “maqui” (*Aristotelia chilensis* [Mol.] Stunz), un arbusto o árbol pequeño (de 4 o 5 m de alto), conocido por producir pequeñas bayas comestibles con una gran concentración de antioxidantes (Fredes *et al.*, 2012). Es una especie parcialmente dioica, lo que significa que existen ejemplares femeninos y masculinos, aunque estos últimos poseen un gineceo atrofiado que en ciertas ocasiones pueden producir frutos. Pertenecen a la familia Elaeocarpaceae, que consta de otros 11 géneros y alrededor de 350 especies. Puntualmente, el género *Aristotelia* está conformado por 5 especies con distribución gondwánica, al igual que el género *Nothofagus* (Nothofagaceae) con el que cohabita (Misle *et al.*, 2011).

El maqui se distribuye entre los paralelos 30°S - 45°S en Chile y entre los paralelos 38°S - 43°S en Argentina (Muñoz *et al.*, 2013; Yáñez *et al.*, 2021; Roldán *et al.*, 2021).

Su distribución atraviesa la cordillera de los Andes, por lo que se encuentra en un amplio gradiente altitudinal y pluvial por el efecto de bloqueo que provoca la cordillera, observándose ejemplares desde el nivel del mar y hasta los 2500 m s.n.m. en Chile (Misle *et al.*, 2011; Salinas & Caballé, 2021). En Argentina, el maqui se encuentra entre los 700 y los 1200 m s.n.m., en la angosta franja que forman los Bosques Andinos al oeste de la Patagonia. La heterogeneidad en su rango geográfico, sitúa al maqui ante una gran variedad de condiciones ambientales, desde climas mediterráneos semiáridos, hasta templados subhúmedos y húmedos (Misle *et al.*, 2011; Yáñez *et al.*, 2021).

Dentro de los Bosques Andino Patagónicos de Argentina, los ambientes en donde es posible encontrar poblaciones naturales de maqui, están dominados por dos especies principales: *Nothofagus dombeyi* (coihue) y *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera), los cuales crecen en la parte baja de las laderas (Damascos, 1996; Matteucci, 2012). El coihue y el ciprés pueden formar distintas asociaciones vegetales, sin embargo, hacia el oeste de la distribución se encuentran bosques puros de coihue (Villalba y Veblen, 1998) y hacia el Este, donde el nivel de precipitaciones crea condiciones más xéricas, sólo se encuentra presente el ciprés (Dezzotti y Sancholuz, 1991; Pastorino *et al.*, 2006). En el rango medio Este-Oeste, ambas especies son codominantes (Pastorino *et al.*, 2006), formando bosques mixtos de coihue-ciprés.

La mayor variación climática dentro del área de distribución natural del maqui en la Patagonia argentina corresponde al gradiente de precipitaciones, con una marcada disminución Oeste-Este, como resultado de la barrera geográfica que impone la Cordillera de los Andes (Viale *et al.*, 2019). Otra variable de importancia a la hora de caracterizar el ambiente de crecimiento es la transmisividad a la radiación solar, que depende del dosel de los árboles en ambos tipos de bosque (Roldán *et al.*, 2021). De esta manera, las plantas de maqui que crecen en bosque de ciprés lo hacen bajo déficit hídrico, y con una radiación solar elevada debido a la fragmentación y claros del bosque. En el lado opuesto, las plantas de maqui que crecen bajo bosque de coihue lo hacen en un ambiente con menor estrés hídrico, pero con una mayor limitación de la radiación solar, ya que en bosque denso de coihue la transmisibilidad lumínica del dosel es del 20% (Roldán *et al.*, 2021). La combinación de estos factores dentro de esta amplia distribución ambiental, determina notables diferencias entre las

plantas creciendo en ambos tipos de ambientes, lo que se aprecia en variaciones morfológicas, asociadas a la arquitectura de las plantas y el tamaño de las hojas.

La fenología del maqui se encuentra fuertemente ligada a la distribución geográfica, por lo que eventos como la floración y fructificación se dan desfasados de una región a la otra. En Argentina la floración comienza entre octubre y diciembre, dando lugar a la formación del fruto entre enero y marzo, mientras que en Chile la maduración del fruto inicia entre diciembre y enero (Misle *et al.*, 2011). El crecimiento suele darse en dos etapas: una durante la primavera y otra a finales del verano (Figura 1) (Vogel *et al.*, 2005). No obstante, en condiciones de vivero en Patagonia Norte, se ha observado que las mayores tasas de crecimiento ocurren entre los meses de octubre y diciembre, mientras que el crecimiento primario durante el verano es notablemente menor (Salgado *et al.*, 2020). En otoño, ocurre una primera defoliación parcial, que es sucedida por una segunda defoliación a principios de primavera. Sin embargo, las plantas conservan parte de su follaje hasta la próxima primavera, particularidad que cataloga al maqui como una especie semidecidua o semiperennifolia, con un término específico: *wintergreen* (“verde en invierno”) (Bell & Bliss, 1977; Damascos & Prado, 2001).

JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL
												
Receso vegetativo			Crecimiento vegetativo y Floración			Fructificación		Crecimiento vegetativo		Receso vegetativo		

FIGURA 1: Fenología del Maqui. Imagen tomada de Vogel *et al.*, 2005 y modificada para el maqui en Argentina. La caída de hojas se representa con los meses encuadrados en amarillo.

1.2. Propiedades y usos del maqui

Si bien el mayor interés del maqui está dado por sus frutos, las hojas también acumulan compuestos polifenólicos, por lo que toda la planta posee propiedades antioxidantes y medicinales (Céspedes *et al.*, 2008).

El uso medicinal del maqui se remonta a la historia precolombina, donde los nativos patagónicos transformaban en infusiones, polvos y cataplasmas sus hojas y frutos (Hoffman *et al.*, 1992; Misle *et al.*, 2011; Vogel *et al.*, 2014; Schmeda-Hirschmann *et al.*, 2019; Salinas & Caballé 2021; Rocha-Guzmán *et al.*, 2023). Como regla general, las infusiones se utilizaban para tratar principalmente problemas en el sistema digestivo como diarreas, hemorroides, disentería y tumores intestinales (Misle *et al.*, 2011; Schmeda-Hirschmann *et al.*, 2019), lo que actualmente se atribuye a la presencia de compuestos antidiarreicos y astringentes en sus frutos desecados (Hoffman *et al.*, 1992). A su vez, se trataban afecciones bucofaríngeas como úlceras orales, faringitis y amigdalitis. En cambio, las cataplasmas de hojas se utilizaban como antiinflamatorio y analgésico local, cicatrizante, febrífugo y para tratar dolores agudos como los cólicos renales y aliviar el parto (Misle *et al.*, 2011; Schmeda-Hirschmann *et al.*, 2019).

En la actualidad, sus pequeñas bayas, de color púrpura oscuro, se utilizan para manufacturar numerosos productos regionales como té, dulces, licores, chichas, kombuchas, helados y bebidas comerciales (Vogel *et al.*, 2005; Misle *et al.*, 2011; Schmeda-Hirschmann *et al.* 2019; Rocha-Guzmán *et al.*, 2023). Además, las propiedades nutracéuticas de sus frutos han impulsado el desarrollo de suplementos alimenticios, productos farmacéuticos, colorantes y cosméticos.

Gracias al reciente interés en los alimentos ricos en antioxidantes, el maqui ha aumentado su popularidad tanto en el ámbito académico como en el público general. En este sentido, las altas concentraciones de antioxidantes y fenoles del maqui (Suwalsky *et al.*, 2008; Fredes *et al.*, 2012; Fredes *et al.*, 2014; González-Villagra *et al.*, 2018; Fuentealba-sandoval *et al.*, 2021; Salinas & Caballé, 2021), han despertado un gran interés en la ciencia y dentro de la industria farmacéutica (Vogel *et al.*, 2014), realizando exhaustivos estudios sobre todos sus compuestos. Se han destacado los altos niveles de alcaloides y polifenoles de tipo taninos presentes en las hojas, los cuales son los responsables de sus propiedades antiinflamatorias, antiespasmódicas

y analgésicas (Misle *et al.*, 2011). Además, se ha encontrado que los compuestos fenólicos presentes en los frutos tienen efectos cardioprotectores contra infartos inducidos por miocarditis isquémicas debido a sus propiedades antioxidantes (Céspedes *et al.*, 2008). Estas son moléculas orgánicas que brindan importantes servicios a la salud, como la eliminación de las especies reactivas de oxígeno (radicales libres), que producen oxidación y envejecimiento en el organismo.

En este contexto, el maqui se presenta como un “superalimento”, triplicando las concentraciones de antioxidantes de frutos carnosos comerciales como las moras, frambuesas y arándanos (Fredes *et al.*, 2012). Las antocianinas constituyen un grupo especial de polifenoles, que se biosintetizan y acumulan tanto en los frutos como las hojas del maqui, otorgándoles su color característico entre rojo y azul púrpúreo. Por su naturaleza bioquímica, las antocianinas del maqui se encuentran entre las antocianinas más aprovechables para el ser humano, debido a su fácil asimilación, alta biodisponibilidad y bioactividad (Fredes *et al.*, 2014).

El creciente interés por las propiedades medicinales y nutricionales en nuevos mercados tanto locales como internacionales, ha aumentado la demanda del maqui a un ritmo alarmante. Al no existir una domesticación formal ni cultivos a gran escala, todo el producto de exportación se extrae directamente de plantas silvestres (Vogel *et al.*, 2014), lo que conlleva una multiplicidad de problemáticas, que pueden abarcar diferentes aspectos (Doll *et al.*, 2016; Salinas & Caballé, 2021). Por un lado, estas prácticas se tornan ineficientes, dado que para recolectar es necesario adentrarse en los bosques y localizar las plantas dispersas, generando disturbios en la flora y fauna local. A su vez, la falta de capacitación o conocimiento en el manejo y poda, provoca que durante la cosecha se dañen las ramas fructíferas perjudicando la producción del próximo año (Vogel *et al.*, 2014; Doll *et al.*, 2016). Todo esto podría traducirse en una pérdida de la diversidad genética en el futuro (Misle *et al.*, 2011). Al tratarse de plantas silvestres, el producto que se obtiene es heterogéneo, variando año a año en su calidad y cantidad. Esto ya ha traído repercusiones negativas en la exportación de pulpa seca, cuando la demanda bajó de 84 tn en 2017 a 2 tn en 2018 (Salinas & Caballé, 2021). Como regla general, los mercados europeos prefieren productos de calidad estandarizada y origen trazable.

Una paulatina transición desde la cosecha tradicional hacia cultivares de maqui, podría no solo evitar el deterioro de la diversidad genética dado por la erosión en el acervo genético, sino también aumentar la producción y calidad del producto. Siempre y cuando se lleve a cabo un proceso adecuado, es posible aprovechar la diversidad natural del maqui, pudiendo seleccionar los individuos con mejores cualidades de fruto, mayor resistencia o productividad, para insertarlos en programas de domesticación.

En la actualidad, Chile es el único productor mundial reconocido de maqui, si bien Argentina comenzó a posicionarse en el mercado en el último tiempo. Tanto la Universidad de Talca, como la empresa PLANGEN (ambas en Chile), se encuentran comprometidas en la creación de variedades estables de maqui, adaptadas específicamente a sus propios climas. Paralelamente, se está buscando automatizar el proceso de cosecha, lo cual está estrechamente relacionado con sistemas de producción más intensivos (Salinas & Caballé, 2021). Este proceso depende de diversos factores biológicos, entre los cuales destaca particularmente la **arquitectura de las plantas**.

1.3. Arquitectura

La arquitectura de una planta, asociada al origen, morfología, función y distribución espacial de sus ejes, resulta de la expresión del equilibrio entre los procesos de crecimiento determinados en forma endógena y las restricciones exógenas ejercidas por el medio ambiente (Hallé *et al.*, 1978). A partir del análisis arquitectural es posible reconocer y separar dichos procesos mediante un análisis morfológico, multinivel, integral y dinámico, considerando a la planta como un todo, desde la germinación hasta su muerte (Tourn *et al.*, 1999). Aplicable a cualquier tipo de planta, el análisis arquitectural ha demostrado ser uno de los medios más eficientes disponibles actualmente para el estudio de la organización de plantas arborescentes complejas. Investigaciones recientes en este campo han aumentado considerablemente nuestra comprensión sobre la estructura y el desarrollo de las plantas y han llevado al establecimiento de un marco conceptual y metodológico real para su análisis (Barthélémy & Caraglio, 2007).

Las plantas se caracterizan por ser organismos modulares, lo que significa que su complejidad y funcionalidad surgen de la repetición de estructuras más simples. En otras palabras, la estructura de una planta se construye a través de la repetición y sucesión de metámeros, cada uno compuesto por un entrenudo y un nudo, incluyendo las hojas y yemas que porta. Esta estructura es la unidad básica del cuerpo vegetal y constituye el nivel de organización fundamental (Barthélémy & Caraglio, 2007). A partir de dicho nivel de organización, se suceden otros más complejos y con propiedades emergentes, como ser la unidad de crecimiento, el brote anual, el eje ramificado, el complejo reiterado y el individuo completo (Figura 2-A) (Stecconi, 2005). En este marco, a partir de la ramificación, a lo largo de la ontogenia, en cada especie se desarrolla un número finito de categorías de ejes, que se diferencian según su topología, morfología y función.

Entre los aspectos básicos sobre los que se basa el Análisis Arquitectural se encuentra la descripción del crecimiento primario de los ejes. El crecimiento primario de una planta es el resultado de dos eventos morfogenéticos distintos y coordinados: organogénesis y alargamiento. Por un lado, la organogénesis es la diferenciación de las células meristemáticas para dar forma a las diversas estructuras de una planta, mientras que la extensión, consiste en el aumento de volumen de dichas células, y por ende de las estructuras que conforman (Tourn *et al.*, 1999). Principalmente en plantas tropicales, estos procesos se pueden dar de forma ininterrumpida en el tiempo, denominado crecimiento continuo, mientras que otras especies presentan alternancia de ciclos marcados por periodos de crecimiento y periodos de cese de la extensión (Barthélémy & Caraglio, 2007). La alternancia determinada en forma endógena de ciclos de crecimiento y latencia, se denomina crecimiento rítmico. La porción de un eje que se desarrolla durante un período continuo de extensión se denomina unidad de crecimiento, y el eje resultante del crecimiento en un solo año se conoce como brote anual, el cual puede estar compuesto por una o más unidades de crecimiento (Figura 2-B) (Tourn *et al.*, 1999; Sabatier *et al.*, 2003; Barthélémy & Caraglio, 2007).

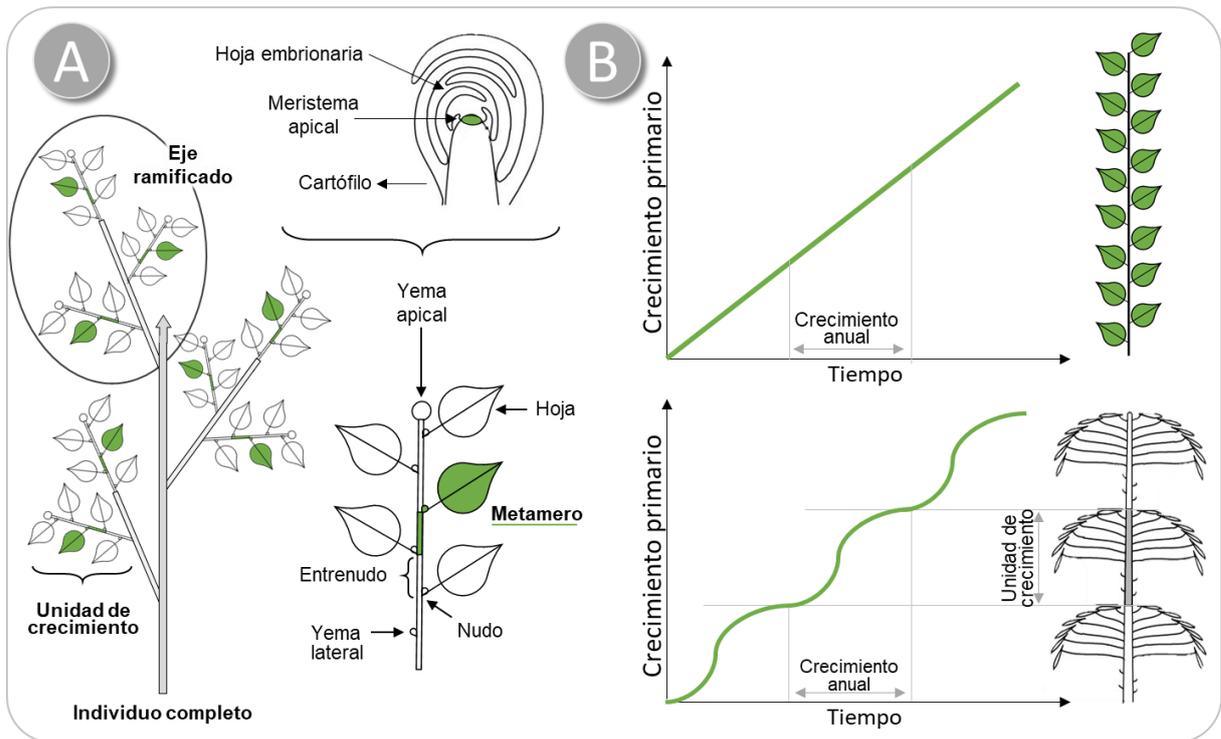


FIGURA 2: **A:** Distintos niveles de organización de una planta; **B:** Crecimiento primario acumulado para especies de crecimiento continuo (superior) y rítmico (inferior). Imagen tomada y modificada de Barthélémy & Caraglio, 2007.

Respecto a los patrones de ramificación, las ramificaciones pueden ser caracterizadas en base a: (1) su origen, (2) su posición dentro del eje del cual se desarrollan, (3) su momento de desarrollo y (4) el tipo de crecimiento del eje portador. Respecto al origen (1), una ramificación se considera terminal, cuando es producto de la división del meristema apical en dos o más ejes, mientras que una ramificación lateral consiste en la activación de las yemas axilares (Figura 3-A). Según la posición de la ramificación (2), si todos los meristemas axilares desarrollan ejes laterales, se denomina ramificación continua. Por el contrario, en el caso de que algunos meristemas axilares desarrollan ramas mientras que otros se mantienen latentes, se diferencian dos tipos de ramificación: la ramificación rítmica, si se desarrolla en un patrón regular de ramificación, y la ramificación difusa, en la que no hay un patrón definido. Asimismo, la ramificación se clasifica como acrótona, mesótona o basítona según las ramas se encuentren concentradas en las porciones distal, media o proximal del eje portador, respectivamente (Figura 3-B). Según el momento del desarrollo (3), las ramificaciones laterales pueden desarrollarse inmediatamente después de la formación del meristema (ramificación inmediata) o permanecer latentes durante un periodo de tiempo que abarca desde semanas a años (ramificación diferida) (Barthélémy &

Caraglio, 2007). En el caso de la ramificación inmediata, las ramas se desarrollan simultáneamente con el alargamiento del brote portador. Por último, en el caso del crecimiento del brote portador (4), si el eje que se ramifica presenta crecimiento indeterminado (es decir, el meristema apical mantiene su potencial de crecimiento de manera indefinida), la ramificación se denomina monopodial. Ésta se diferencia de la ramificación simpodial, en que el meristema apical muere al final del crecimiento del eje portador (Tourn *et al.*, 1999). Así, un sistema ramificado es considerado un monopodio cuando el eje principal se construye únicamente por la actividad del meristema apical (*i.e.*, muchas especies de coníferas) (Figura 3-C). No obstante, ciertas arquitecturas pueden presentar un eje principal bien diferenciado de las ramas, a pesar de presentar principalmente ramificación simpodial. En dichos casos, después de la muerte del meristema apical del brote, una rama distal se reorienta y continúa el sentido de crecimiento del eje, dando lugar a una secuencia lineal de brotes simpodiales, que se conoce como pseudo-monopodio (Barthélémy & Caraglio, 2007)

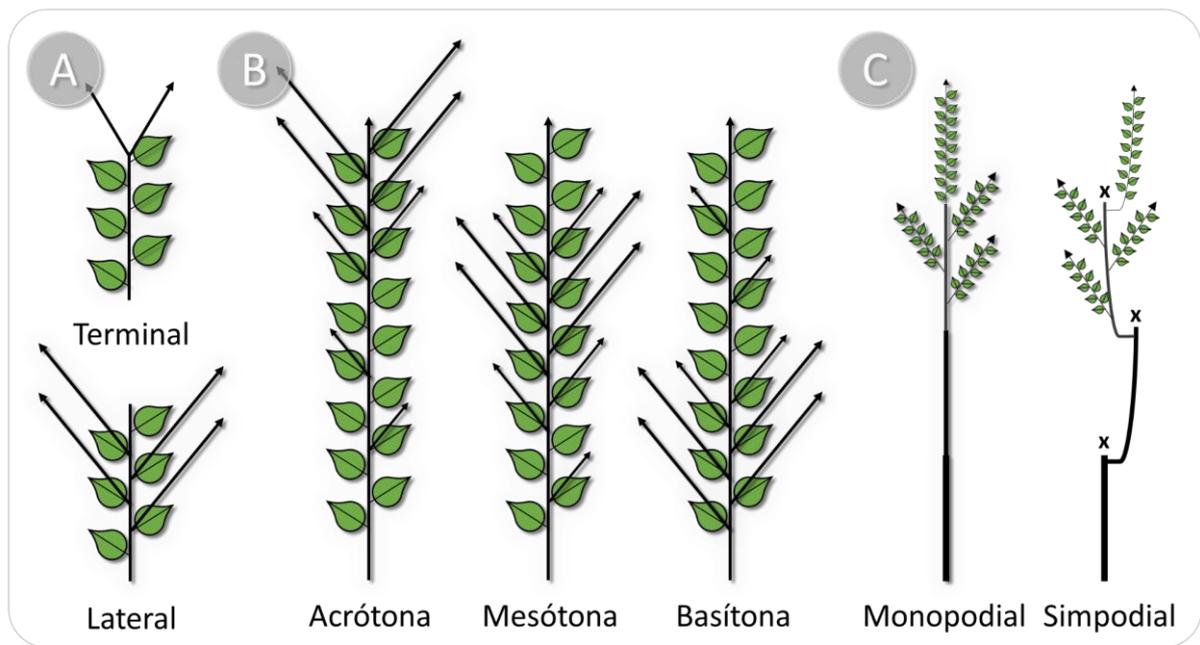


FIGURA 3: Caracterización de los patrones de ramificación según **A:** El meristema del cual se originan; **B:** La posición dentro del eje portador; **C:** El tipo de crecimiento del eje portador.

En etapas ontogenéticas avanzadas y/o como respuesta a alguna condición particular, las plantas pueden repetir parcial o totalmente su unidad arquitectural mediante el proceso de reiteración (Lauri *et al.*, 2019). Se entiende por unidad arquitectural, a la estructura que representa la estrategia básica de crecimiento de una planta. Un individuo de una especie determinada ha alcanzado su unidad arquitectural cuando,

en él, pueden diferenciarse todas las categorías de eje definidas para dicha especie (Tourn *et al.*, 1999; Puntieri *et al.*, 2003). Estas categorías de eje se desarrollan a lo largo de la ontogenia y están definidas por aspectos morfológicos, topológicos y funcionales de los ejes. Es decir, la reiteración consiste en la duplicación parcial o total de la arquitectura elemental de una planta, en cualquiera de sus niveles de organización (Barthélémy & Caraglio, 2007). El desarrollo de una reiteración puede estar relacionado con eventos puntuales en la historia individual de cada árbol (reiteración oportunista) o ser un componente intrínseco de la secuencia de desarrollo (reiteración secuencial) (Figura 4). La reiteración oportunista representa un retroceso en la secuencia de desarrollo de una planta, donde se reexpresa el patrón de crecimiento juvenil a través de un proceso de desdiferenciación. Este tipo de reiteración puede surgir en respuesta a un aumento en los niveles de recursos (reiteración adaptativa) o como reacción ante un daño y pérdida importante de biomasa (reiteración traumática). En contraposición, se considera reiteración secuencial a aquella que ocurre como resultado de un proceso inherente al desarrollo de una planta, luego de que ésta ha alcanzado cierta etapa ontogenética. Este es el mecanismo que subyace en la formación de la copa en la mayoría de los árboles forestales y que ocurre luego de superar un umbral definido de diferenciación (Barthélémy & Caraglio, 2007).

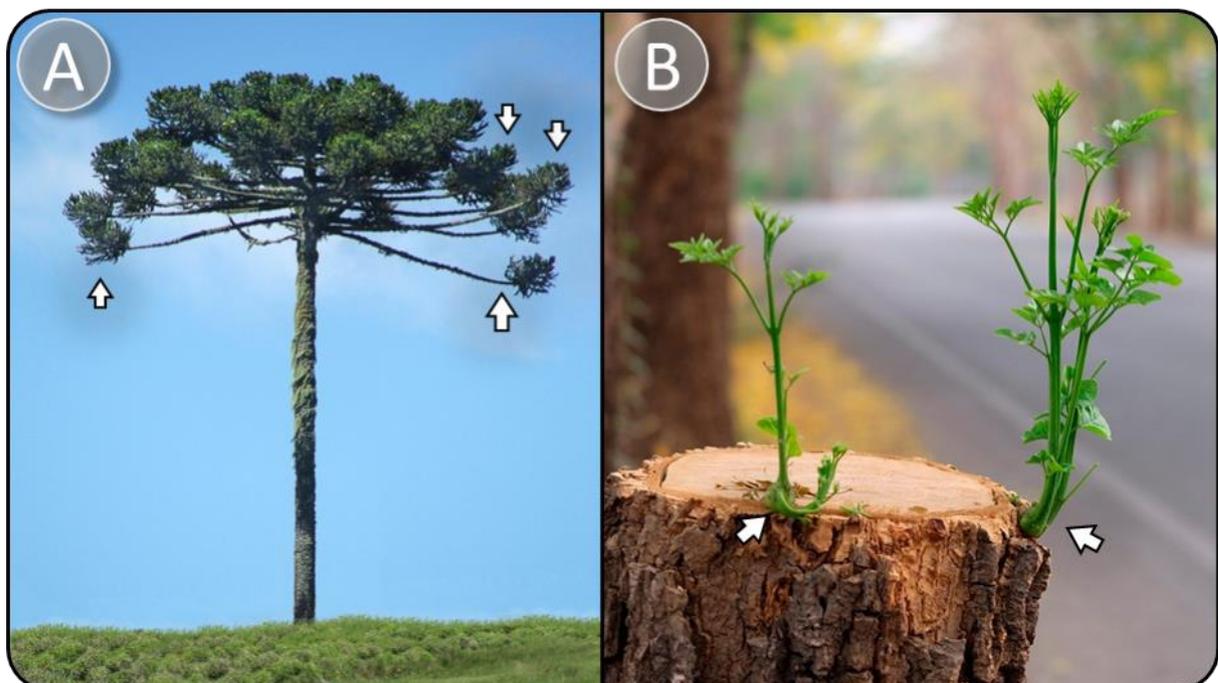


FIGURA 4: Tipos de reiteraciones en especies leñosas. **A:** Reiteración secuencial producto de la ontogenia en etapas avanzadas de *Araucaria araucana*. **B:** Reiteración oportunista consecuente del trauma ocasionado por el corte del eje principal. Las flechas blancas señalan algunas de las reiteraciones.

1.4. Arquitectura conocida del maqui

El maqui es una especie con una gran plasticidad, por lo que, dependiendo de las condiciones ambientales en las que se encuentre, pueden expresarse grandes variaciones morfológicas y arquitecturales (Misle *et al.*, 2011; Vogel *et al.*, 2014; Salgado *et al.*, 2020; Roldán *et al.*, 2021; Salinas & Caballé, 2021). En las poblaciones naturales de maqui de Argentina, se ha observado que en bosques abiertos de *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera), los individuos de esta especie tienden a ser de altura media a baja (aproximadamente 3 m) y presentan múltiples ejes codominantes de crecimiento vertical (*i.e.* morfología de tipo arbustiva). Dicha morfología contrasta con la documentada en sotobosques densos de *Nothofagus dombeyi* (coihue), donde el maqui adopta una forma arbórea de mayor altura (aproximadamente 5 m), con un eje principal bien definido y poco ramificado (Roldán *et al.*, 2021). En individuos juveniles estudiados en condiciones de vivero en Patagonia, se ha registrado un patrón de crecimiento primario rítmico y monocíclico (Salgado *et al.*, 2020). Por otra parte, otros estudios han registrado dos pulsos definidos de brotación por temporada, uno en primavera y otro en otoño (Vogel *et al.*, 2005; Misle *et al.*, 2011). Sin embargo, no existe registro sobre análisis arquitecturales más detallados, en los que se describa la estructura general de la especie. Desde el punto de vista de la domesticación, la identificación de tipos arquitecturales sería útil para la selección y el establecimiento de pautas de manejo diferenciales que permitirán lograr un equilibrio vegetativo/reproductivo, a fin de obtener una producción de bayas estable año a año en cuanto a cantidad y calidad.

2. *Objetivos e hipótesis*

Con el fin último de aportar herramientas para la selección de individuos/poblaciones en programas de domesticación de *Aristotelia chilensis*, en individuos obtenidos por propagación vegetativa se propone analizar las variaciones arquitecturales, asociadas a efectos endógenos, ambientales y a su interacción. En este contexto se establecen los siguientes objetivos específicos:

Objetivo Específico 1: Caracterizar la variación arquitectural mediante la definición de **morfotipos** concretos.

Objetivo Específico 2: Estudiar variaciones en rasgos morfológicos y arquitecturales de diferentes clones en condiciones ambientales semi-controladas de jardín común, de modo de evaluar la **plasticidad** y distinguir características **endógenas**.

Objetivo Específico 3: Analizar qué rasgos arquitecturales se relacionan más estrechamente con el **vigor** de las plantas, e inferir sobre su utilidad como herramienta de selección.

Dada la considerable plasticidad de la especie, en la que se encuentran morfologías tanto arbóreas como arbustivas, se postula la siguiente hipótesis general:

HG: Individuos de distintas procedencias creciendo en condiciones contrastantes de luz y disponibilidad hídrica manifestarán diferencias suficientes como para poder **clasificarlos en diferentes morfotipos**, los cuales estarán asociados a las **condiciones ambientales, genotipo** y características seleccionables referidas al **vigor**”

Bajo esta hipótesis general se plantean las siguientes hipótesis específicas:

H1: La variación arquitectural de *Aristotelia chilensis* está dada por la co-variación de diferentes rasgos morfo-arquitecturales, lo que permitiría la identificación de morfotipos concretos. Bajo esta hipótesis, se espera que la presencia o ausencia de reiteraciones y ejes dominantes en etapas tempranas del crecimiento de individuos obtenidos de estacas, permita definir morfotipos discretos, estables a través del tiempo.

H2: Las respuestas plásticas de *Aristotelia chilensis* dependen mayormente de rasgos cuantitativos de la arquitectura y el crecimiento, mientras que aspectos cualitativos presentan mayor grado de determinación endógena. Bajo esta hipótesis, se espera que las variaciones en rasgos cuantitativos se encuentren mayormente asociadas a las condiciones ambientales, mientras que los rasgos cualitativos presentarán más variaciones entre orígenes genéticos (clon, procedencia).

3. Metodología

3.1. Sitio de estudio

El estudio arquitectural de *Aristotelia chilensis* se realizó sobre un huerto clonal ubicado en la Estación Experimental Agropecuaria de INTA "Dr. Grenville Morris" en San Carlos de Bariloche (41°07' 20" S, 71°14' 58" O, 790 m s.n.m). Se registraron datos morfológicos durante 2 temporadas de crecimiento, en tres momentos diferentes: diciembre 2021, de mayo a junio de 2022 y febrero 2023.

3.2. Material vegetal

Para el análisis arquitectural se utilizaron plantas de maqui de tres años, instaladas en un ensayo de jardín común, con individuos representantes de 18 clones (15 femeninos y 3 masculinos). Los clones fueron obtenidos a través de propagación vegetativa de estacas de dos años seleccionadas principalmente en base a las características bioquímicas de los frutos de la planta madre en bosque nativo. La colección de los mismos se realizó en el año 2019 en bosque de coihue (bosques sombríos) o ciprés (bosques claros), abarcando gran parte del área de distribución natural de la especie en Argentina, que incluye las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut. Este trabajo previo fue realizado en el marco de la Tesis Doctoral "Selección de maqui (*Aristotelia chilensis*) en los bosques andino-patagónicos, y su respuesta al estrés abiótico para identificar clones con aptitudes para cultivo intensivo" (Roldán, 2023).

3.3. Diseño experimental

El ensayo de clones utilizado está instalado en una parcela experimental al aire libre, de aproximadamente 15 m de ancho por 35 m de largo, en la EEA de INTA Bariloche. Sobre el terreno se construyeron 12 bordos, a 1 m de distancia entre sí, y se los cubrió con *mulching* plástico negro para controlar el crecimiento de malezas. Las plantas de maqui terminadas se trasplantaron sobre los bordos, a una distancia de 0,5 m entre plantas. En cada combinación de tratamientos se colocó 1 individuo por cada clon femenino, y 3 individuos masculinos, haciendo un total de 300 plantas femeninas y 60 masculinas. Los clones masculinos fueron colocados en una proporción inferior al 20% con el objetivo de polinizar la plantación en futuros experimentos de fructificación (Figura 5-B), valor tomado de referencia de los realizados en Chile (Dra. Úrsula Doll, Universidad de Talca, Chile, comunicación personal).

El experimento constó de 10 parcelas cada una con 2 individuos (rametos) de cada clon distribuidos al azar, a excepción del primer individuo de cada fila, donde se seleccionaron clones masculinos para favorecer la polinización. Sin embargo, debido a problemas de mantenimiento ocasionados durante la pandemia de COVID19, que llevaron a una alta mortalidad por intrusión de malezas en un sector de ensayo, solo se utilizaron 6 de las parcelas (Figura 5-A).

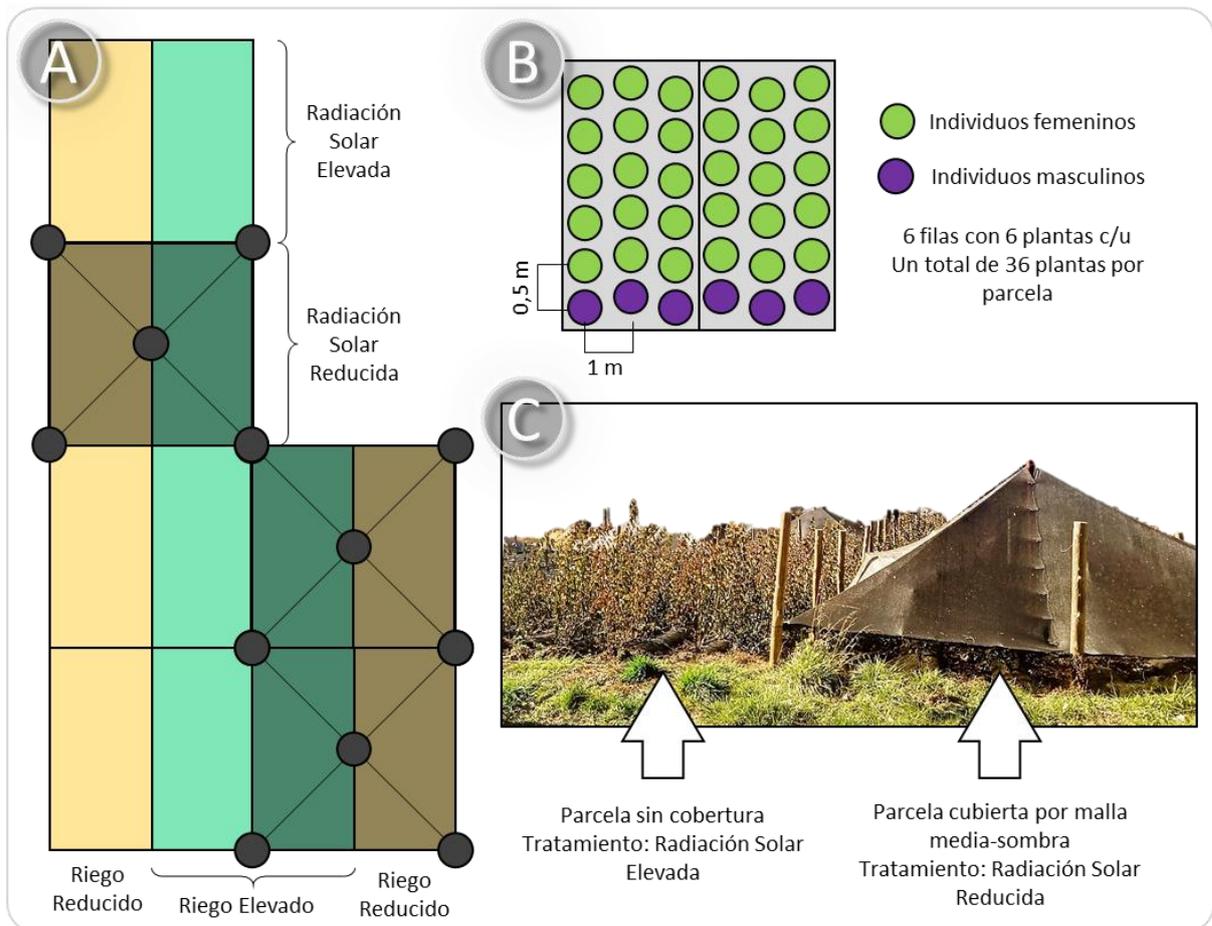


FIGURA 5: **A:** Disposición de las parcelas y los tratamientos derivados de la combinación de los factores Radiación Solar (RS) y Provisión Hídrica (PH). Se observan las estructuras de sombreo para el nivel RS Reducida, y las parcelas al aire libre para el nivel RS Reducido.; Los colores celeste y amarillo representan los niveles PH Elevado y PH Reducido, respectivamente. **B:** Detalle de una parcela con la disposición de los individuos. **C:** Vista lateral de una de las parcelas donde se puede observar la estructura de sombreo con malla media-sombra.

3.3.1. Tratamientos

El diseño del ensayo fue de tipo factorial 2x2, con dos factores: Radiación Solar (Luz) y Provisión Hídrica (Riego). Para los niveles de Luz, se construyeron 5 carpas piramidales, de aproximadamente 6 m de lado, por 3 m de alto. La estructura consistió en postes de madera sulfatados en el perímetro y poste central de fibra de vidrio, y malla media-sombra suspendida sobre tendido de líneas de alambre tensado (Figura 5-C). La forma piramidal buscó evitar el sombreado sobre otras parcelas y la acumulación de nieve. La malla poseía una transmisividad del 20%, para representar el ambiente lumínico del bosque de coihue en cuanto a radiación solar (Radiación Solar Reducida/Sombra). Se dejaron, a su vez, 5 parcelas experimentales sin cubrir

(Radiación Solar Elevada) para representar el ambiente lumínico de bosque de ciprés, con plena incidencia de la radiación solar. Para el factor Provisión Hídrica, se instalaron líneas de riego por goteo automatizado, con dos niveles: Provisión Hídrica Elevada, con 2 riegos diarios de 30 minutos cada uno, y Provisión Hídrica Reducida, con 2 riegos semanales de 30 minutos cada uno. El caudal de los goteros fue de 4 L/h.

3.3.2 Suelo

En suelo presente en la parcela mostró una textura franco arenosa, con contenidos relativos de cada fracción de 9,0 % de arena, 28,4% de limo y 62,7% de arcilla. El valor de Capacidad de Campo (CC) fue del 29% de humedad en peso base seca y el de Punto de Marchitez Permanente (PMP) del 15% de humedad en peso base seca (Laboratorio de Suelos, EEA INTA Bariloche).

3.4. Variables medidas

La metodología aplicada se llevó a cabo en 3 etapas. Primero se realizó un reconocimiento cualitativo observacional, para calcular la supervivencia general y clasificar a las plantas en un número reducido de morfotipos según Beltrán-Rodríguez *et al.* (2017). Para la caracterización de morfotipos se consideró (1) la presencia y número de reiteraciones y (2) la presencia y origen de un eje principal claramente diferenciado de los demás, que mantuviera su dominancia al momento de medición de las plantas (jerarquía de ejes). Para ello fue necesario crear un sistema de identificación, basado en la coloración y el registro de las temporadas de crecimiento, donde se pudiera diferenciar fácilmente las reiteraciones basales del eje principal. Las estacas originales tienden a poseer una coloración grisácea plomiza, con una textura rugosa y por lo menos 4 temporadas de crecimiento, mientras que las reiteraciones jóvenes tienden a poseer una corteza verde y lisa.

En la segunda etapa se realizó una caracterización cuantitativa de los individuos, midiendo longitud, diámetro y realizando conteos en las diferentes escalas de la planta (Tabla 1), mediante la utilización de un calibre digital de 0,01 mm de precisión, una

cinta métrica y una pértiga telescópica para la altura. Las escalas de medición y análisis que consideraron fueron:

Estaca: definida como el eje principal derivado de la estaca original, proveniente de la planta madre. Este se midió desde el suelo hasta el sitio en el que se observó la pérdida de jerarquía del eje principal, delimitada por el desarrollo de múltiples ejes codominantes, es decir, con vigor y sentido de crecimiento similares, luego de la muerte del meristema apical (desde ahora *candelabro*) (Figura 6). En el caso de no existir un candelabro, la estaca fue considerada desde el suelo hasta la porción distal del último brote del eje principal. Las variables medidas en la estaca fueron: longitud (cm), diámetro basal (mm) e inclinación ($^{\circ}$) respecto al suelo (siendo 90° cuando se encuentra perpendicular al suelo). También se registró la existencia o no de la misma y su relación de dominancia con otros ejes. Se consideró que la estaca estaba ausente cuando la porción medio-distal de la estaca original junto con la estructura derivada de la ramificación diferida de la misma se abortó completamente, estando toda la estructura aérea de la planta derivada de las reiteraciones basales.

Brotos anuales: En cada individuo se identificaron 2 brotes anuales sobre los cuales se hicieron mediciones morfológicas. En primer lugar, se identificó (1) el brote dominante (BD), definido como aquél más vigoroso de toda la planta (en una relación entre longitud y diámetro basal) y (2) el brote de la estaca (BE), es decir, el brote más distal del eje principal derivado de la estaca, en caso de estar ésta presente. En ocasiones, el BE fue, a su vez, el más vigoroso de la planta, coincidiendo entonces el BE y el BD. Para ambos brotes anuales se midió la longitud total, el diámetro basal y la distancia al suelo desde el inicio del mismo.

Individuo: A esta escala se midió el área basal total (mm^2), la altura (m) y el número de reiteraciones basales. Se midieron, además, variables cualitativas focalizadas principalmente en las relaciones de dominancia entre el BE y el BD, teniendo en cuenta su origen (secuencial o reiterado) y posición dentro de la planta. A su vez, se tomaron anotaciones generales sobre la filotaxis y las diferencias visuales entre las reiteraciones y el resto de la planta.

Brote portador (BP): En cada planta, del eje dominante o de un eje codominante, se tomó el brote anual de dos años (en adelante, brote portador), para analizar el patrón de ramificación. Para determinar dicha porción se identificaron marcadores

morfológicos que determinan límites entre brotes anuales en esta especie, como las cicatrices de catafilos y la presencia de entrenudos cortos (Salgado, 2018). Este brote se dividió en tres segmentos de igual longitud (proximal, medio y distal), en cada uno de los cuales se contabilizó el número de ramas laterales. A su vez, se midió el diámetro basal (mm) del BP. Debido a que es común que un brote vigoroso presente variaciones en la filotaxis (opuesta, y en verticilos de 3), no se pudo contabilizar el número de brotes por nudo, por lo que se optó por contar los conjuntos de yemas activos. Se consideró conjunto a la yema axilar más las 2 yemas derivadas de los perfiles, siendo activo cuando al menos una de sus yemas se desarrolla.

Escala	Variables medidas
Individuo	Altura (cm)
	N° de Reiteraciones
	Área Basal (mm ²)
Estaca	Diámetro (mm)
	Longitud (cm)
	Inclinación (°)
Brote portador de 2 años (BP)	Diámetro (mm)
	N° ejes proximales
	N° ejes medios
	N° ejes distales
Brotos Anuales (BD y BE)	Diámetro (mm)
	Longitud (cm)
	Distancia al suelo (cm)

TABLA 1: Resumen de las variables medidas dentro de cada escala de análisis.

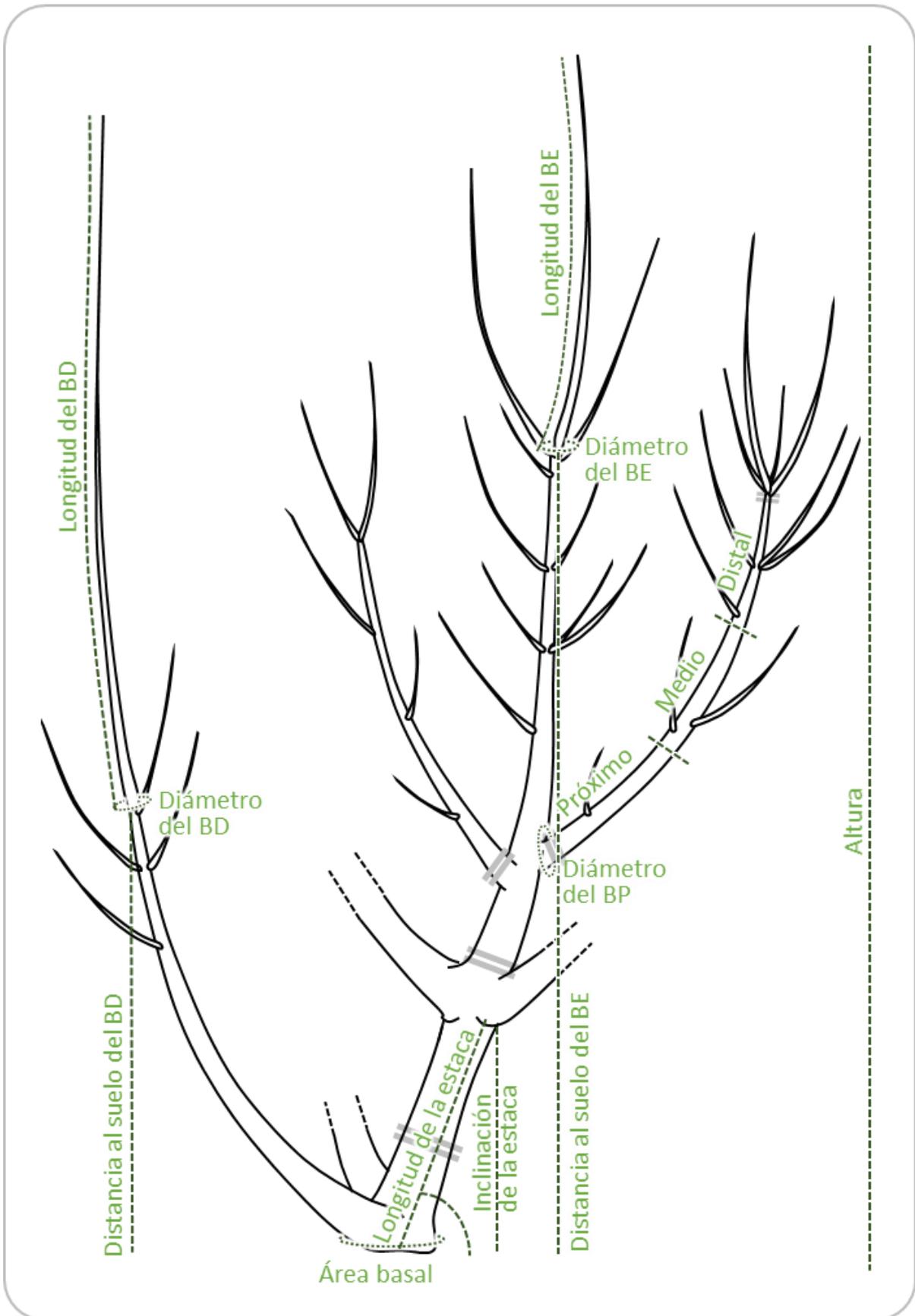


FIGURA 6: Estructura morfológica de *Aristotelia chilensis*, donde se señalan todas las mediciones detalladas en la metodología. Las líneas doble gris representan los límites entre brotes anuales.

3.5. Análisis estadístico

Para evaluar la interacción de los tratamientos con la clasificación de morfotipos se realizaron pruebas de chi-cuadrado. Del mismo modo, se realizaron test de correlación entre las variables Longitud y Diámetro de los brotes anuales (*BD* y *BE*).

3.5.1. Modelo lineal mixto

Con el objetivo de analizar variaciones morfo-arquitecturales asociadas a efectos ambientales (tratamientos de radiación solar y provisión hídrica) y genéticos (clon), se plantearon modelos lineales mixtos para las variables: Altura, Área basal, Longitud/Diámetro e Inclinación de la Estaca, Ramosidad (sumatoria de ramas distales/diámetro basal del BP) y Longitud/Diámetro del BD. Considerando el diseño del experimento, que no incluye bloques completos aleatorizados (los tratamientos de Radiación Solar se aplicaron a escala de bloque, debido a la dificultad logística de aplicarlos a escala de cada individuo), para cada variable se aplicó un modelo mixto, considerando Luz, Riego y Clon como factores fijos (incluyendo interacción Luz x Riego), y bloque como factor aleatorio. Para estos modelos se utilizó la función *lmer* del paquete *lme4* y para los gráficos el paquete *phia* en el software RStudio 4.3.0 (Bates et al. 2015). Se comprobaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas mediante gráficos quantil-quantil, histograma de residuos y residuales estandarizados vs valores predichos. Para cada modelo se aplicaron análisis de varianza (ANOVA) a fin de analizar el efecto de los factores fijos, asumiendo un nivel de significancia del 5%.

3.5.2. Análisis multivariado

Se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP), con el fin de agrupar a los individuos y las diferentes variables. Posteriormente, se realizó un análisis de agrupación jerárquica, en base al ACP, con el objetivo de clasificar a los individuos en grupos basados en sus características cuantitativas. El análisis de clúster se realizó por el método McQuitty (WPGMA) con distancia euclidiana. Estos análisis se realizaron con software libre R Studio 4.3.0.

Para la realización del ACP sólo se utilizaron las variables que más aportaron a las dos primeras componentes, delimitando una cota del 70% (estricto) del valor de la variable que más aporta a ese componente. A la vez que, se buscó evitar la repetición de información, por lo que en los casos de que dos o más variables presentasen un alto grado de correlación, se utilizó aquella cuyo método de medición fuera más confiable. Un ejemplo a ello fue, la utilización de la longitud por sobre la medición del diámetro en los brotes anuales ($R^2 = 77$), ya que esta última presentó la complicación por la forma cónica de la base de los brotes, dificultando una colocación homogénea del calibre entre plantas.

4. Resultados

4.1. Caracterización inicial

En la Tabla 2 se resumen las características generales por clon, respecto a supervivencia y crecimiento a distintas escalas. En líneas generales, las plantas de maqui alcanzaron una altura promedio de $156,88 \pm 42,02$ cm una vez finalizada su tercera temporada de crecimiento. El área basal promedio fue de $17,04 \pm 14,34$ mm² y estuvo conformada por el área de la estaca (en caso de prevalecer) y el área conjunta de las reiteraciones basales (en los casos de individuos reiterados). Se registraron reiteraciones mayoritariamente secuenciales y basales, presentando un promedio general de $2,98 \pm 3,4$ reiteraciones por planta. Las reiteraciones se diferenciaron de la estaca original, por su coloración verde brillante y textura lisa. Las estacas tendieron a presentar una corteza grisácea plomiza con una textura rugosa. Esta diferencia se mantuvo a lo largo de las diferentes temporadas de crecimiento, lo que facilitó su reconocimiento y seguimiento (Figuras 7-B y 10).

Clon	Individuo			Brote portador de 2 años (BP)				Estaca			Brote Dominante (BD)			Brote de la Estaca (BE)			
	Altura (cm)	N° de Reiteraciones	Área Basal (mm ²)	Diámetro (mm)	N° ejes proximales	N° ejes medios	N° ejes distales	Diámetro (mm)	Longitud (cm)	Inclinación (°)	Diámetro (mm)	Longitud (cm)	Distancia al suelo (cm)	Diámetro (mm)	Longitud (cm)	Distancia al suelo (cm)	
Ciprés	16-11	142.22 ± 35.07	0.44 ± 1.33	10.13 ± 4.36	16.96 ± 4.21	2.56 ± 1.51	1.89 ± 1.45	7.44 ± 2.35	33.91 ± 8.15	31.67 ± 28.5	58.79 ± 33.59	9.39 ± 1.67	100.22 ± 34.87	32 ± 28.75	7.21 ± 2.64	67.89 ± 30.7	53 ± 30.82
	16-8	115.75 ± 45.62	1.13 ± 3.18	9.71 ± 8.03	16.31 ± 9.45	2.63 ± 2.5	3.38 ± 3.66	8.75 ± 6.23	29.65 ± 17.26	29.38 ± 31.4	38.78 ± 21.54	7.89 ± 1.32	79.25 ± 33.67	31.25 ± 16.52	4.56 ± 2.88	38.81 ± 27.71	48.63 ± 30.52
	18-18	194.56 ± 57.36	3.11 ± 2.85	28.08 ± 20.01	27.59 ± 9.59	1.22 ± 1.39	4.89 ± 2.8	16.33 ± 8.22	30.21 ± 17.22	44.89 ± 57.08	59.89 ± 29.22	13.76 ± 3.24	145.56 ± 57.15	46.11 ± 56.3	5.78 ± 3.71	54 ± 37.1	80.22 ± 57.91
	22-17	155 ± 28.13	2.9 ± 3.14	11.03 ± 7.49	17.85 ± 4.48	1.1 ± 1.29	2.8 ± 1.4	7.7 ± 2.06	22.01 ± 11.41	33 ± 38.17	55.04 ± 25.74	8.57 ± 1.49	89.9 ± 26.29	57.2 ± 35.69	5.68 ± 2.47	52.3 ± 27.01	56.7 ± 31.5
	22-4	162.22 ± 22.77	0.78 ± 1.39	12.55 ± 6.22	20.24 ± 4.47	1.78 ± 0.97	5.56 ± 2.24	11.22 ± 2.82	33.61 ± 11.29	72.22 ± 59.1	56.85 ± 15.06	9.97 ± 2.2	127.44 ± 30.28	20 ± 26.01	5.1 ± 1.35	43.56 ± 17.19	82.44 ± 34.79
	22-A	156.5 ± 39.43	2.5 ± 1.58	9.23 ± 6.39	19.87 ± 6.89	3.7 ± 3.09	5.2 ± 3.01	13.7 ± 7.63	19.53 ± 11.65	32.8 ± 40.72	37.55 ± 36.08	8.53 ± 1.52	79.2 ± 22.7	58.9 ± 40.18	4.02 ± 3.06	34.7 ± 29.63	52.3 ± 43.49
	2-7	150.8 ± 38.8	2.7 ± 4.6	13.92 ± 12.04	17.74 ± 6.15	2.6 ± 2.17	3.7 ± 2.31	12.1 ± 10.22	28.42 ± 7.14	37.5 ± 31.2	55.56 ± 15.87	10.09 ± 3.69	112.6 ± 48.05	13.5 ± 28.13	6.06 ± 2.62	45.7 ± 24.64	73.1 ± 22.42
	22-15	125.31 ± 40.27	1.71 ± 2.75	11.12 ± 9.68	14.66 ± 9.42	1.14 ± 1.21	1.71 ± 1.7	8 ± 5.77	25 ± 12.11	70.57 ± 62.89	57.02 ± 19.51	8.07 ± 2.23	68.57 ± 22.11	44 ± 35.92	6.86 ± 1.99	55.43 ± 22.89	56.29 ± 17.49
	2-m	138.88 ± 39.01	2.5 ± 3.34	14.22 ± 12.75	18.31 ± 5.3	3.88 ± 2.03	4.25 ± 2.12	10.63 ± 6.37	27.03 ± 9.49	36.63 ± 25.54	59.89 ± 29.62	10.53 ± 3.52	96.5 ± 47.81	30.38 ± 30.4	6.78 ± 0.94	46.88 ± 4.97	70.13 ± 23.21
	Ciprés	150.35 ± 42.49	2.01 ± 2.89	13.35 ± 11.48	18.97 ± 7.36	2.3 ± 2.09	3.76 ± 2.63	10.76 ± 6.72	27.59 ± 12.41	42.43 ± 43.69	53.12 ± 26.33	9.67 ± 2.98	100.03 ± 43.01	37.25 ± 36.55	5.74 ± 2.64	48.62 ± 26.78	63.83 ± 35.32
Coihue	15-2	172.82 ± 45.62	2.55 ± 3.14	18.11 ± 6.78	20.57 ± 5.18	0.82 ± 1.25	4.73 ± 2.53	9.55 ± 6.06	34.88 ± 13.79	33.36 ± 45.6	68.17 ± 22.55	10.33 ± 2.83	112.27 ± 45.32	60.45 ± 51.45	6.19 ± 1.61	58.18 ± 20.57	92.82 ± 34.8
	3-A	163.92 ± 48.03	3.25 ± 2.63	20.51 ± 17.45	24.37 ± 9.15	2.58 ± 1.93	5.25 ± 4.79	14.08 ± 6.26	25.68 ± 15.83	51.58 ± 50.74	61.79 ± 22.5	11.53 ± 3.74	107.08 ± 40.04	40.75 ± 46.95	6.72 ± 5.03	49.33 ± 34.61	66.83 ± 46.79
	23-2	164.8 ± 37.45	2.9 ± 3.14	17.59 ± 12.97	19.39 ± 5.28	2.6 ± 2.32	4.9 ± 2.96	11.9 ± 4.79	27.1 ± 18.43	15.2 ± 15.98	50.72 ± 37.62	10.86 ± 3.26	107.22 ± 57.46	36.6 ± 42.07	3.79 ± 3.05	41.2 ± 37.85	55.7 ± 46.22
	15-10	161.55 ± 35	3.36 ± 4.32	18.2 ± 16.7	20.42 ± 6.64	1.82 ± 1.54	4 ± 3.38	14.09 ± 6.24	24.9 ± 15.22	24.36 ± 24	50.98 ± 33.97	9.66 ± 2.15	113.18 ± 37.75	26.91 ± 31.95	4.09 ± 2.45	38.91 ± 28.34	56.91 ± 35.48
	23-4	169.7 ± 38.92	4.9 ± 3.14	27.3 ± 19.67	23.71 ± 6.34	1.4 ± 1.43	4.8 ± 1.4	16.3 ± 5.08	23.27 ± 22.97	26.2 ± 31.87	28.26 ± 24.21	11.03 ± 2.05	117.7 ± 29.09	26.1 ± 24.17	3.74 ± 3.06	32.3 ± 28.86	39.5 ± 32.99
	13-1	142.89 ± 17.31	5.17 ± 4.71	15.31 ± 12.14	16.37 ± 5.96	1.83 ± 1.89	3.5 ± 2.07	10.67 ± 3.39	30.37 ± 24.43	32.33 ± 29.01	50.43 ± 33.87	9.28 ± 1.83	94.67 ± 30.84	43 ± 40.84	4.36 ± 1.66	35.17 ± 18.56	61.17 ± 31.67
	13-8	146.9 ± 18.3	3.9 ± 4.43	16 ± 8.02	22.41 ± 5.05	3.6 ± 2.27	5.7 ± 3.62	13.5 ± 4.93	26.79 ± 16.84	25.6 ± 20.61	50.88 ± 30.24	10.86 ± 1.99	102 ± 22.36	38.9 ± 34.67	5.21 ± 3.32	54.4 ± 46.48	61 ± 47.19
	CF	186.3 ± 63.19	5.1 ± 2.88	32.64 ± 21.37	26.31 ± 12.13	1 ± 1.56	5.6 ± 3.81	14.3 ± 7.39	38.64 ± 11.02	35.9 ± 29.3	50.72 ± 23.11	10.34 ± 3.56	122.5 ± 54.68	44.2 ± 48.93	6.15 ± 1.88	62.5 ± 25	100.4 ± 41.93
	13-9	146.2 ± 32.29	4.2 ± 4.37	15.57 ± 16.71	22.17 ± 5.77	3.7 ± 2.58	3.9 ± 2.38	11.7 ± 6.77	15.5 ± 11.84	21.2 ± 19.1	46.67 ± 33.98	13.46 ± 4.19	131.1 ± 38.62	10.5 ± 13.59	5.11 ± 3.52	36 ± 26.79	38 ± 23.13
	Coihue	162.68 ± 40.97	3.83 ± 3.59	20.31 ± 15.82	22.02 ± 7.39	2.16 ± 2.07	4.77 ± 3.16	13 ± 5.95	27.35 ± 17.19	29.88 ± 32.69	51.42 ± 29.86	10.88 ± 3.09	113.83 ± 39.88	36.34 ± 39.77	5.11 ± 3.17	45.94 ± 31.56	64.02 ± 42.41
General	156.88 ± 42.02	2.98 ± 3.4	17.04 ± 14.34	20.58 ± 7.51	2.22 ± 2.07	4.29 ± 2.96	11.95 ± 6.41	27.46 ± 15.09	35.78 ± 38.66	52.22 ± 28.18	10.31 ± 3.09	106.7 ± 42.07	36.77 ± 38.18	5.41 ± 2.94	47.2 ± 29.35	63.93 ± 39.12	

TABLA 2: Resumen de las variables medidas dentro de cada escala de análisis discriminado por clon y procedencia. Entre paréntesis se detalla el desvío estándar. Las casillas en verde son las que representan el valor más alto y las amarillas las que se encuentran por encima de la media general.

La ramificación axilar fue principalmente diferida, entendiendo que las yemas se activaron después del periodo de latencia. La disposición de las ramas fue de forma acrótona, y se vio reflejada en un mayor número de ramas en la región distal ($12 \pm 6,40$) del eje portador, en comparación con las porciones medias ($4 \pm 2,96$) y proximal ($2 \pm 2,07$). Solo de forma excepcional se observaron ramas inmediatas en los brotes más vigorosos. Además, se observaron complejos de yemas secundarias, donde la activación fue preferencial por las yemas laterales de segundo orden (Figura 7-C). La filotaxis fue mayoritariamente opuesta, sin embargo en los brotes más vigorosos está fue variable, presentando un patrón opuesto en la base, alterno en la parte media y en verticilos trímeros en la distal (Figura 7-A).

El eje principal exhibió un patrón de ramificación mayormente simpodial, caracterizado por la constante supresión del meristema apical y reemplazo por uno o más ejes laterales. De forma recurrente surgió una estructura denominada “candelabro” donde 3 o más ejes laterales generaron un engrosamiento y reemplazo del crecimiento apical (Figura 7-B). La “Estaca” (porción del eje principal que abarca desde la base hasta el candelabro), en caso de prevalecer, presentó un diámetro basal de 20,58 mm ($\pm 7,51$) y alcanzó, en promedio, una longitud de 27,46 cm ($\pm 15,09$) antes de perder dominancia.

Los brotes anuales de la estaca y dominante (BE y BD), presentaron una alta correlación entre su longitud y diámetro ($R^2=0,77$; $R^2=0,68$ respectivamente). El brote de la estaca presentó una longitud promedio de 47,2 cm ($\pm 29,35$), mientras que el brote dominante de 106,7 cm ($\pm 42,07$). Sin embargo, en algunas ocasiones el brote de la estaca, fue a su vez el brote dominante.



Figura 7: **A:** Filotaxis variable según los sectores del eje: basal (opuesta), medio (alterna) y distal (tríplica); **B:** Diferencias entre la coloración de ejes secuenciales (izquierda) y reiterados (derecha); **C:** Complejos de yemas secundarias ya activos: todas las yemas activas (izquierda), patrón de activación más común (derecha).

Las características medidas evidenciaron variaciones entre Clones y entre Procedencias, lo que se vio reflejado en los valores por encima de la media en variables de las escalas de Individuo y BD en plantas procedentes de bosques de coihue. Al mismo tiempo, las características vinculadas a la estaca y el BE revelaron valores superiores en las plantas provenientes de cipresales Tabla 2.

Los ejemplares provenientes de bosques de coihue mostraron un porcentaje de supervivencia significativamente mayor a los provenientes de bosques de ciprés (p -valor = 0,0373) (Figura 8-A). La mayor supervivencia se vio reflejada en los clones 3-A (100%), 15-2 (92%) y 15-10 (92%) y la menor en el clon 13-1 (Figura 8-B).

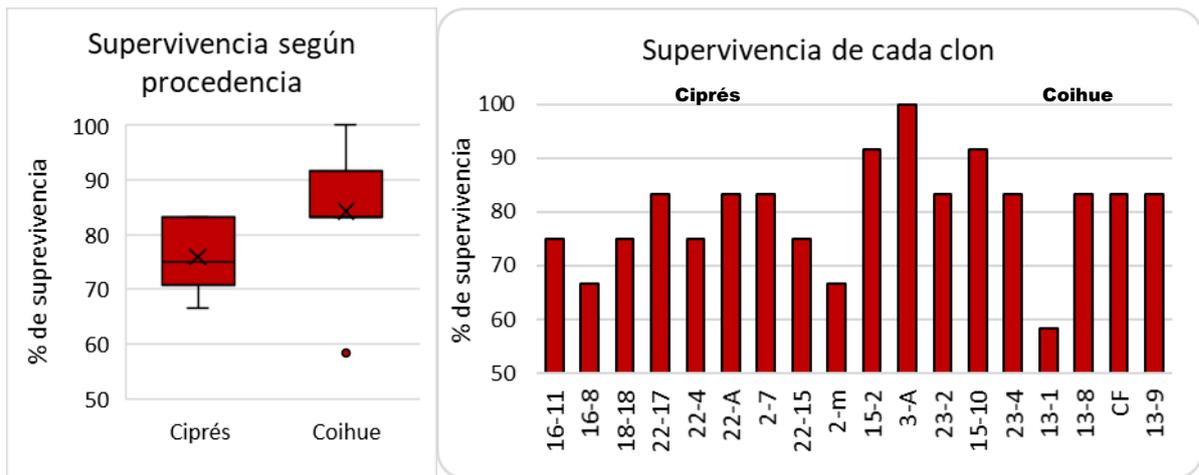


FIGURA 8: A: Supervivencia media para individuos procedentes de bosque de coihue ($84\% \pm 11,36$) y bosque de ciprés ($76\% \pm 6,51$), p -valor = 0,0373; **B:** Porcentaje de supervivencia discriminado según clon.

A su vez, la supervivencia se vio afectada por los tratamientos, siendo la combinación de Luz Reducida y Riego Elevado la que presentó mayor supervivencia, mientras que la menor supervivencia se observó para el tratamiento de Luz Reducida y Riego Reducido (Figura 9).

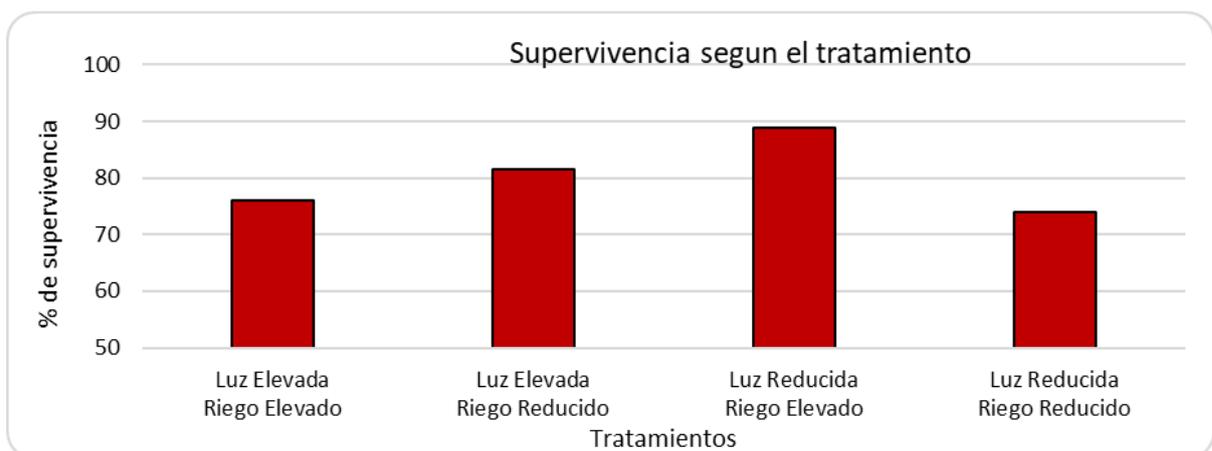


FIGURA 9: Porcentaje de supervivencia discriminado según tratamiento: Radiación Solar Elevada 78,70%, Radiación Solar Reducida 81,48%, Provisión Hídrica Elevada 82,41% Provisión Hídrica Reducida 77,78%.

4.2. Morfotipos

4.2.1. Descripción general

En base a las características cualitativas, las plantas pudieron clasificarse en tres morfotipos generales (1, 2 y 3), que se diferenciaron por la presencia y número de reiteraciones basales (Figura 10). Asimismo, dentro de cada morfotipo se identificaron subcategorías asociadas al desarrollo jerárquico de los ejes, es decir, según el origen de uno o pocos ejes dominantes, de vigor claramente mayor con respecto a los demás ejes de la planta. Se distinguió si dicho eje provenía de la estructura no reiterada derivada de la estaca, es decir si la dominancia recaía en la estaca (E), o si correspondía a una reiteración (R). El tercer sub-grupo consistió en los casos donde no se distinguió un brote claramente dominante (S) (Figura 11).

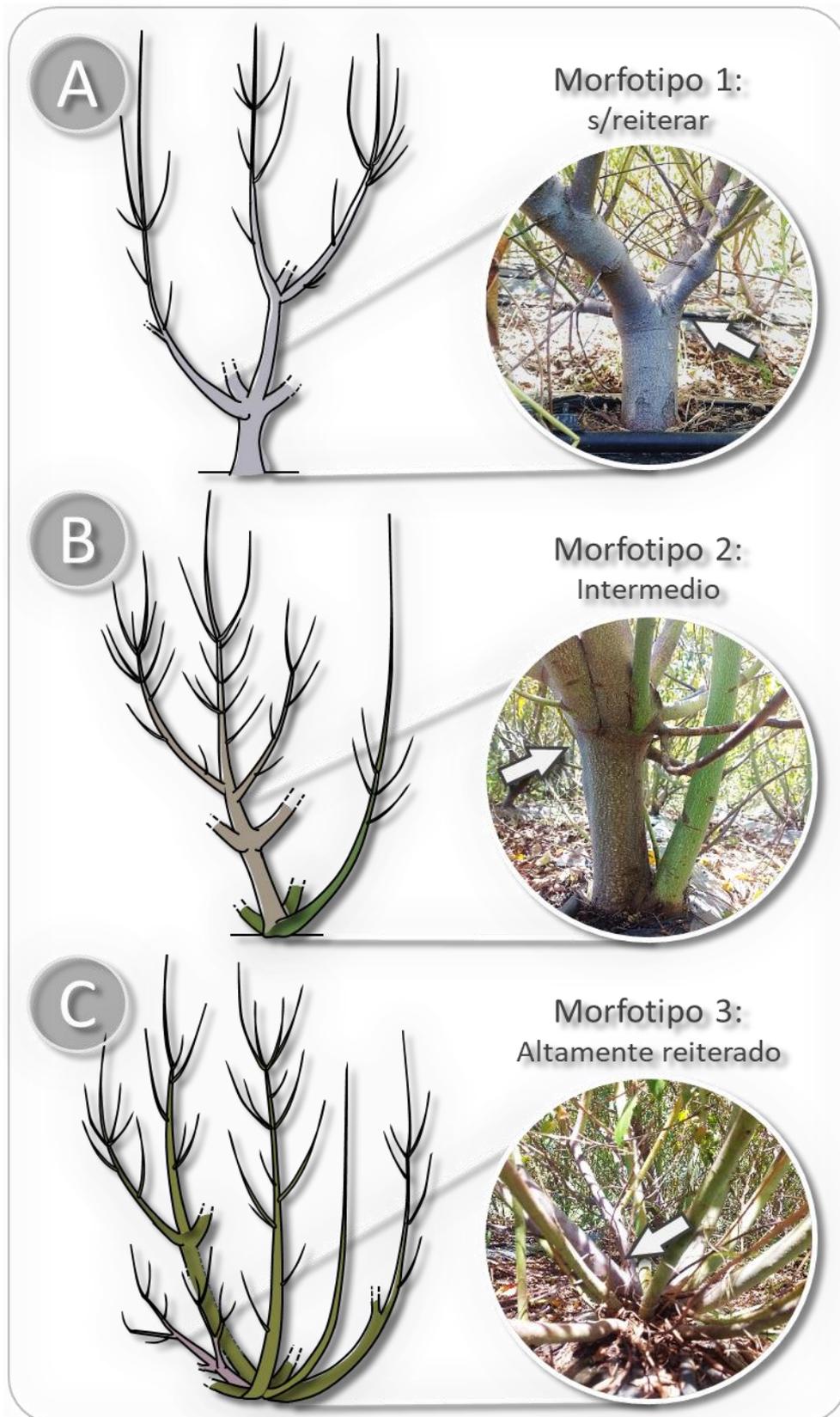


FIGURA 10: Morfotipos observados según el número de ejes (1, 2 y 3), acompañados de fotografías de las bases de los ejes principales (las flechas blancas indican el candelabro de la estaca). **A:** Morfotipo 1; **B:** Morfotipo 2; **C:** Morfotipo 3. En el esquema, los ejes provenientes de la estaca se representan coloreados de gris y los reiterados en verde.

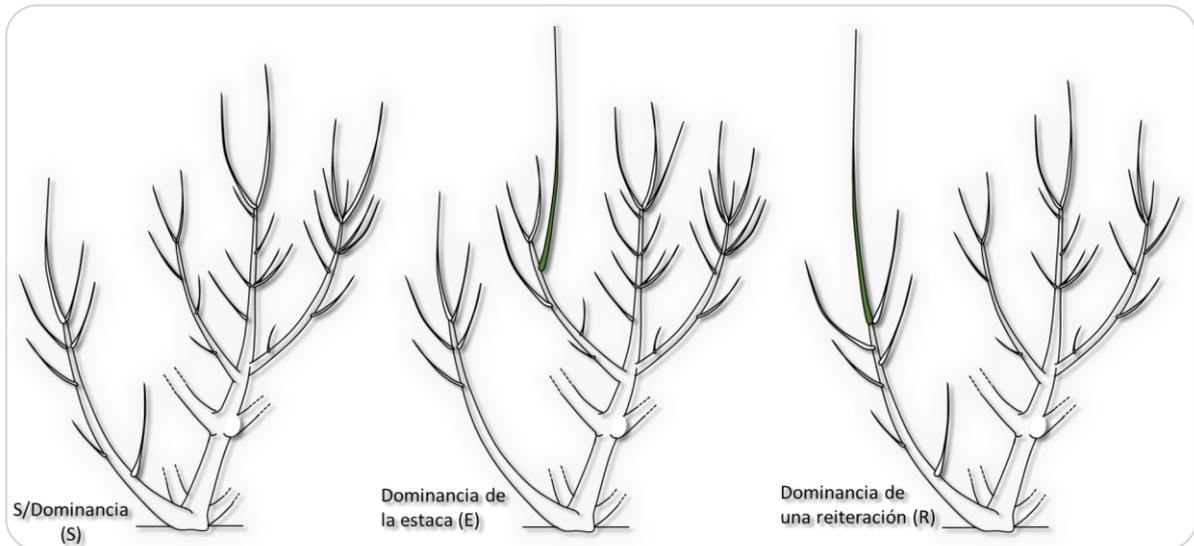


FIGURA 11: Morfotipo 2 donde se detallan los distintos tipos de dominancia observados (S, E y R).

Los ejemplares Morfotipo 1 se caracterizaron por no presentar reiteraciones basales (Figura 10-A). Entre las plantas con este morfotipo, se diferenciaron aquellas en las que **el tronco mantenía la dominancia** al momento de la medición (es decir que, entre los brotes desarrollados en la última estación de crecimiento, aquel derivado del tronco presentaba mayor vigor que los demás), de otras en las que **no se diferenciaba**, en la porción media-superior de la planta, un eje claramente dominante.

Al final del crecimiento, los brotes generalmente presentan muerte de la yema apical y la continuación del crecimiento del eje en sentido longitudinal se da mediante un brote derivado de una yema sup-apical. En ocasiones, luego de la muerte de la yema apical, se desarrolla la estructura de candelabro que se repite a lo largo de la arquitectura de toda la planta. Los candelabros son una estructura robusta conformada por entre 3 y 5 brotes laterales distales semejantes, que se dan en reemplazo al eje principal único (Figura 10-B).

Según el grado de desarrollo jerárquico de los ejes, las plantas del morfotipo general 1 se sub-categorizaron en dos grupos:

- **1S:** Desarrollo no jerárquico, con pérdida de dominancia, donde no se aprecia claramente brotes que dominan por sobre otros.
- **1E:** Desarrollo jerárquico, representado por uno o dos brotes que dominan por sobre los demás.

Se consideraron Morfotipo 2, a aquellos individuos con el desarrollo de un bajo número de reiteraciones basales (hasta 3 reiteraciones basales) (Figura 10-B). Estos ejemplares pueden mantener su dominancia en la estaca original o incluso llegar a abortarla, por lo que son el grupo más heterogéneo en cuanto a dominancia (Figura 11). Los tres subtipos que se pudieron observar fueron:

- **2S:** Plantas levemente reiteradas no jerárquicas, es decir, sin la presencia de un eje dominante evidente, donde ni la estaca ni las reiteraciones destacan por su vigor en relación a los demás ejes.
- **2E:** Plantas levemente reiteradas, con un tronco principal dominante, derivado de la estructura no reiterada de la estaca.
- **2R:** Plantas con el desarrollo de una reiteración de gran vigor, que domina por sobre los otros ejes y en raras ocasiones presentan pérdida de la estaca.

Por último, se consideraron Morfotipo 3 a aquellas plantas que presentaron numerosas reiteraciones basales (Figura 10-C) y que, de forma habitual, presentaron pérdida de la estaca. En este caso no se observó ningún ejemplar en que la estaca presente un eje dominante, por lo que los dos únicos subtipos visibles según el grado de jerarquía fueron:

- **3S:** Planta multitronco, poco jerárquica, sin el desarrollo de un eje dominante evidente.
- **3R:** Planta multitronco, con presencia de un eje dominante de origen reiterado, que supera en vigor a los demás.

4.2.2 Relación entre los morfotipos y los tratamientos

Las frecuencias de los morfotipos se vieron significativamente influenciadas por la Radiación Solar (p -valor $< 0,001$), a la vez que el riego no mostró efectos significativos (p -valor $< 0,99$) según los análisis de chi-cuadrado. Se observó que la mayor parte de ejemplares tipo 3 se encontraban bajo el tratamiento de Luz Elevada, con el 82% de los ejemplares 3R y el 67% de los 3S en esta condición. Por su parte, el 88% de los individuos tipo 1E estaba presente en las parcelas cubiertas por la media-sombra (Figura 12) (Tabla 4 del anexo). Las frecuencias de los morfotipos tipo 2, no se vieron alteradas por ninguno de los tratamientos.

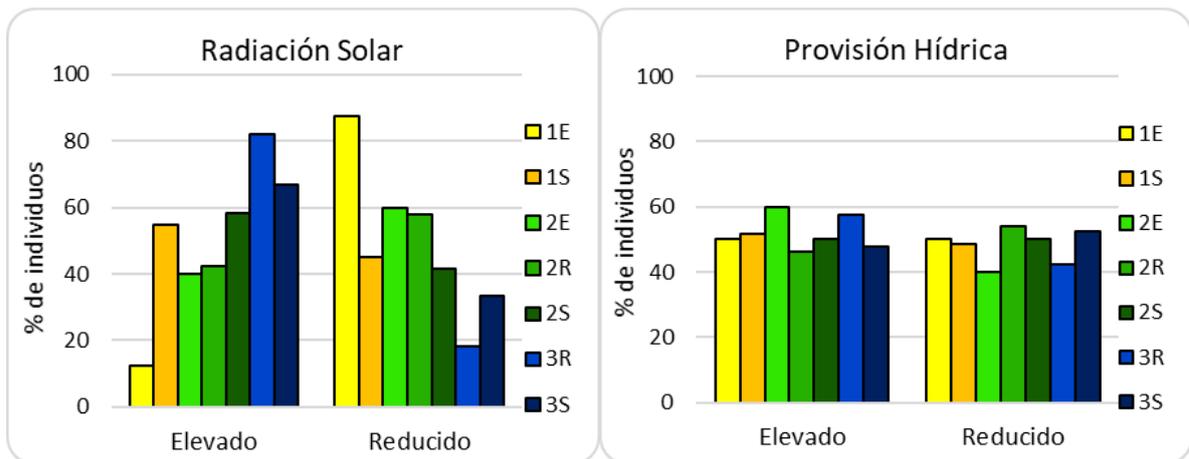
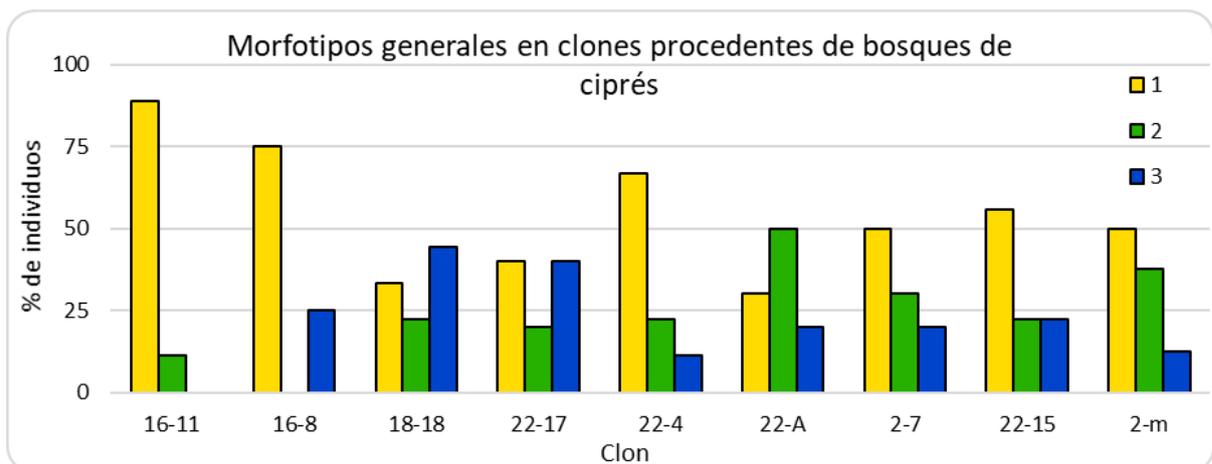


FIGURA 12: Morfotipos presentes según cada tratamiento. **A:** Variaciones entre los factores del tratamiento Radiación Solar p-valor < 0,001. **B:** Variaciones entre los factores del tratamiento Provisión Hídrica p-valor < 0,99 (chi cuadrado).

4.2.3 Variación en la expresión de los morfotipos entre rametos y entre clones

Para cada clon, se analizó el porcentaje de individuos de cada morfotipo. En este caso, luego de un análisis preliminar, se decidió no considerar a los subgrupos (aspectos de dominancia), considerando sólo la frecuencia de cada grupo definido por la relevancia de la reiteración en la construcción de la estructura completa de las plantas (grupos 1, 2 y 3) (Figura 13) (Tabla 5 del anexo).



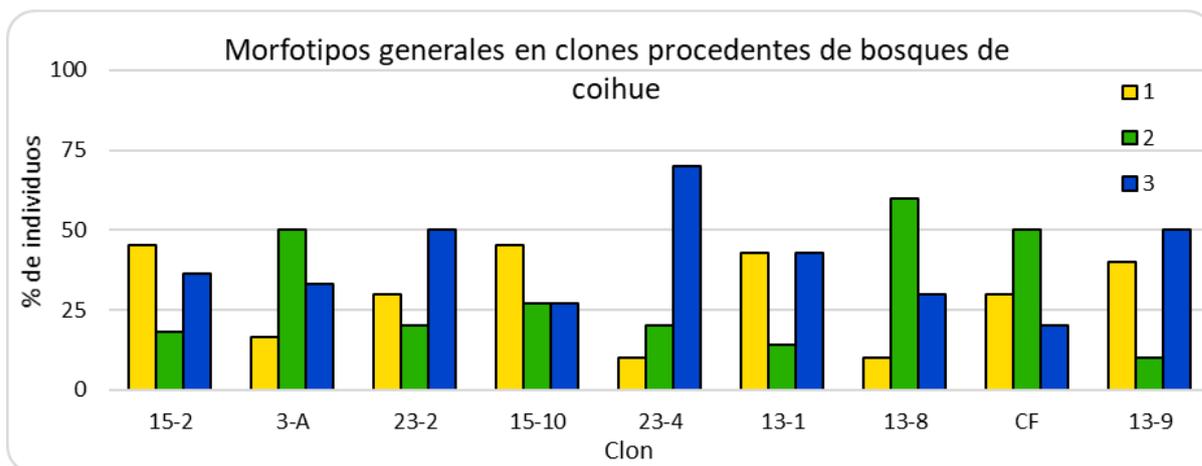


FIGURA 13: Morfortipos discriminados por clon y procedencia.

Más del 60% de los clones (11 de 18) exhibieron una predominancia de alguno de los morfortipos, asociado a la procedencia. Entre el 50% y 90%, de los individuos de los clones 16-11, 16-8, 22-4, 22-15, 2-7 y 2-m manifestaron un Morfortipo 1, todos ellos provenientes de bosque de ciprés. Por su parte, los Morfortipos 2 y 3, solo exhibieron una predominancia entre los clones provenientes de bosques de coihue, 23-4, 13-9, 13-8 y 3-A (los dos primeros Morfortipo 3 y los segundos Morfortipo 2 respectivamente).

En consecuencia, se evidencia una marcada diferencia en la distribución de morfortipos entre las diferentes procedencias. En términos generales, los clones originados en bosques de ciprés mostraron una prevalencia del Morfortipo 1, mientras que los clones provenientes de bosques de coihue presentaron una mayor frecuencia del Morfortipos 3.

4.2.4. Estabilidad de los morfortipos

Transcurridas 2 temporadas de crecimiento el 83,72% de los individuos mantuvieron su morfortipo general, sin embargo, el 48,84% cambió de tipo de dominancia (Figura 14-A). El 34,10% de los individuos manifestaron una pérdida de dominancia, ya sea de estaca (E->S 15,03%) o reiteración (R->19,08%). Mientras que solo el 6,94% y 2,31%, cambiaron su dominancia hacia la reiteración o la estaca, respectivamente (Figura 14-B).

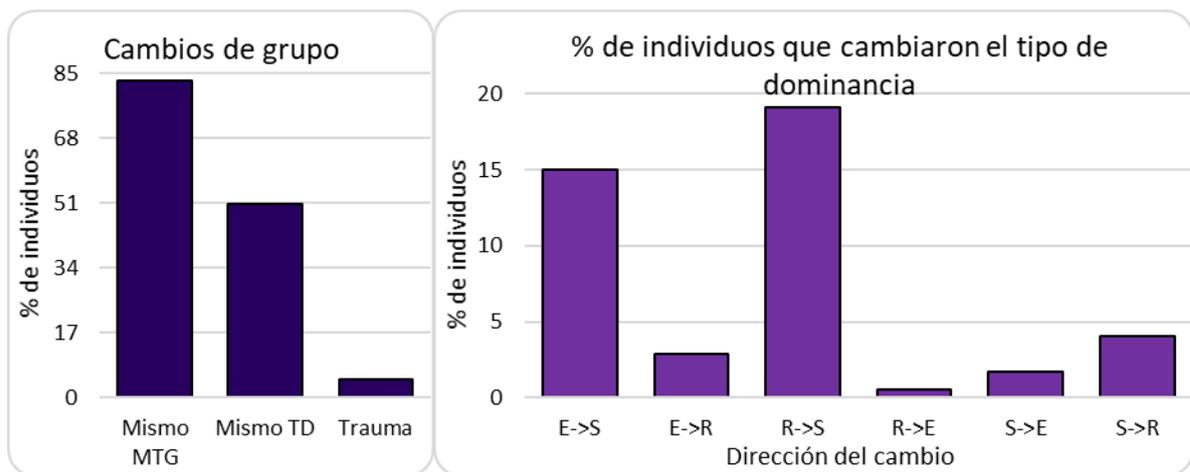


FIGURA 14: Estabilidad en el tiempo de cada morfotipo. **A:** Porcentaje de individuos que mantienen morfotipo general o tipo de dominancia. **B:** Cambios en el tipo de dominancia, discriminados según su orientación.

Abreviaturas: MTG: Morfotipo General; TD: Tipo de dominancia; E: Dominancia de la estaca; R: Dominancia de un eje reiterado; S: Sin dominancia.

4.6. Modelo mixto para cada variable

Los resultados de los modelos mixtos aplicados para reconocer los efectos de los tratamientos y las variaciones entre clones, de los rasgos considerados sobre las diferentes escalas de la planta, se muestran en la Tabla 3.

		Altura	Area Basal	Long/Diam Estaca	Inclinación de la Estaca	Ramosidad	Long/Diam del BD
Intensidad lumínica	chiq	3,82	28,22	0,92	0,01	2,23	15,60
	p-valor	0,050	1,08e-7	0,338	0,911	0,135	7,81e-5
Provisión Hidrica	chiq	1,72	2,70	0,32	0,02	0,01	5,74
	p-valor	0,189	0,100	0,569	0,874	0,949	0,016
Interacción IL x PH	chiq	8,31	8,91	3,53	1,93	0,82	0,26
	p-valor	3,94e-3	2,84e-3	0,060	0,164	0,366	0,608
Clon	chiq	68,55	94,42	27,81	23,05	38,50	94,29
	p-valor	3,82e-8	9,49e-13	4,71e-2	0,147	2,10e-3	1,01e-12

TABLA 3: Significancia del efecto de los factores sobre las variables Altura, Área Basal, Long/Diam de la Estaca, Inclinación de la estaca, Ramosidad y Long/Diam del BD.

4.6.1. Altura

Respecto a la altura de las plantas, se observaron variaciones altamente significativas entre clones, lo que indica que las diferentes variedades genéticas tienen un impacto

significativo en el crecimiento vertical de las plantas. A su vez, se encontró una interacción significativa entre la Luz y el Riego. En este sentido, se observó que las plantas tendieron a presentar mayor altura ante Radiación Solar Elevada, y que esta diferencia se acentuó en las parcelas de Riego Reducido, lo que explicaría la significancia de interacción Luz*Riego (Figura 15).

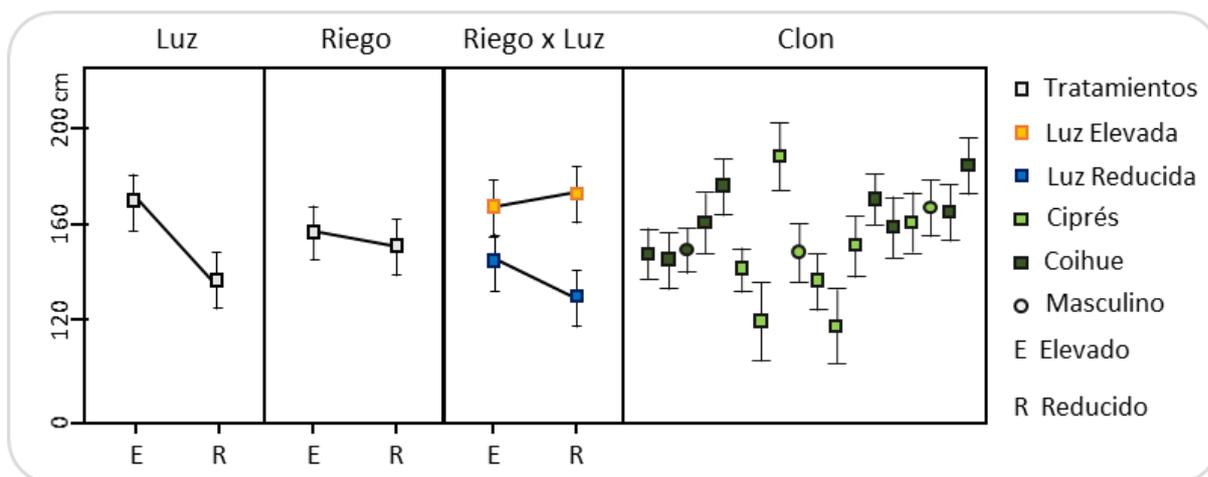


FIGURA 15: Altura de las plantas según cada uno de los factores Radiación solar, Provisión Hídrica, interacción Provisión Hídrica x Radiación Solar y Clones. Donde el eje Y corresponde a la altura en cm y el eje X al nivel de tratamiento (Elevado o Reducido) para los factores Luz, Riego e Interacción; y el nombre de los clones ordenados alfabéticamente para el factor Clon.

4.6.2. Área Basal

En el caso del Área Basal, los resultados indican que tanto el factor Clon como el factor Luz tienen un impacto significativo. Las plantas que crecieron ante Radiación Solar Elevada presentaron mayor área basal que las que lo hicieron ante Radiación Solar Reducida. La interacción Luz * Riego expresó una influencia significativa que se tradujo como un incremento del área basal dado por una Provisión Hídrica Elevada, sólo entre las plantas que crecían a la Sombra (Figura 16).

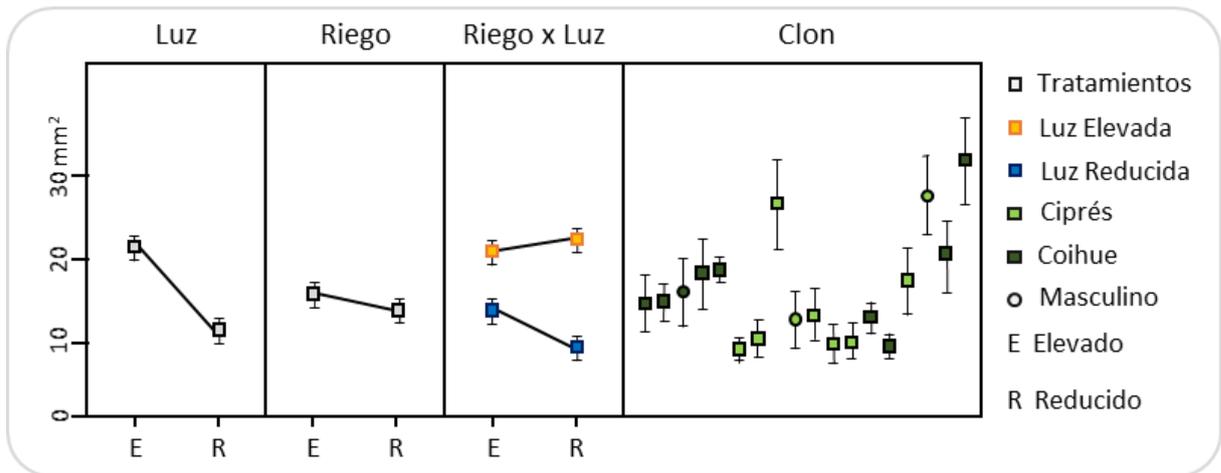


FIGURA 16: Área Basal según cada uno de los factores Radiación solar, Provisión Hídrica, interacción Provisión Hídrica x Radiación Solar y Clones. Donde el eje Y corresponde al área basal en mm² y el eje X al nivel de tratamiento (Elevado o Reducido) para los factores Luz, Riego e Interacción; y el nombre de los clones ordenados alfabéticamente para el factor Clon.

4.6.3. Relación longitud/diámetro del brote dominante

En este caso, el análisis expuso efectos significativos del Riego, la luz y el Clon, mientras que no se confirmó interacción significativa entre Luz y Riego. En este sentido, las plantas que crecieron bajo la malla media-sombra presentaron el BD más esbelto (i.e., mayor relación longitud/diámetro) que las plantas que crecieron ante Radiación Solar Elevada. Asimismo, las plantas creciendo bajo Provisión Hídrica Elevada presentaron brotes más esbeltos, que las plantas bajo disponibilidad Hídrica Reducida (Figura 17).

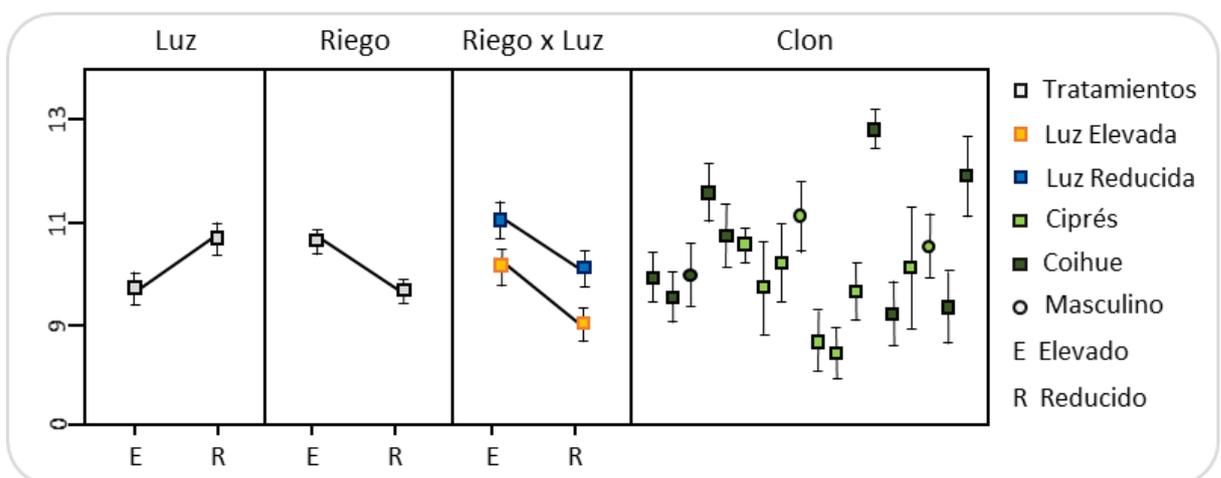


FIGURA 17: Relación longitud/diámetro del brote dominante de las plantas según los factores Radiación solar, Provisión Hídrica, interacción Provisión Hídrica x Radiación Solar y Clones. Donde el eje Y corresponde a la relación longitud/diámetro y el eje X al nivel de tratamiento (Elevado o Reducido)

para los factores Luz, Riego e Interacción; y el nombre de los clones ordenados alfabéticamente para el factor Clon. 4.6.4. Ramosidad

Referido al número de ramas distales en relación al diámetro basal del brote que las porta, solo el factor clon indicó una influencia significativa. Por lo que esta característica se corresponde exclusivamente con factores endógenos. Los factores Luz, Agua y la interacción entre los mismos, no presentaron influencia significativa (Figura 18).

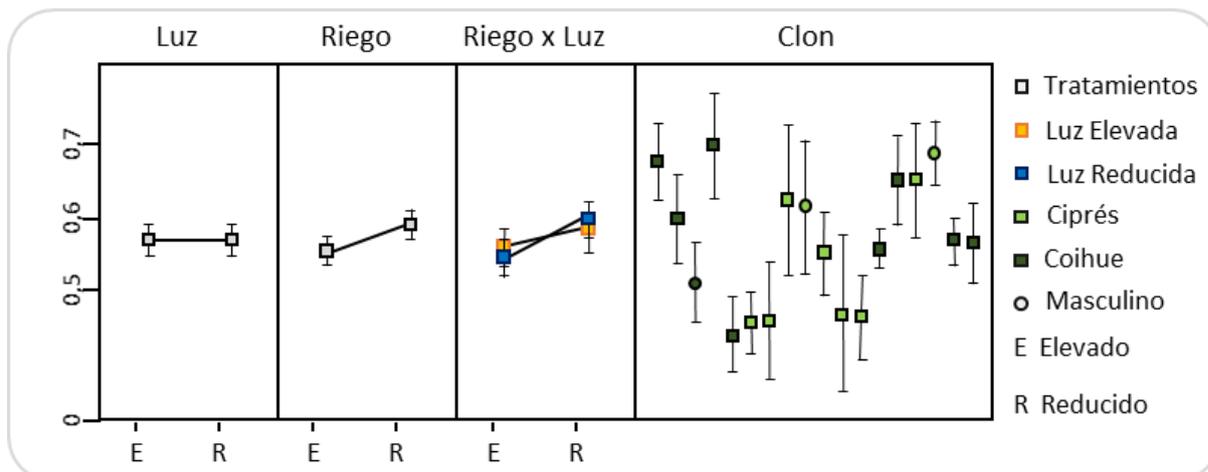


FIGURA 18: Ramosidad de las plantas según los factores Radiación solar, Provisión Hídrica, interacción Provisión Hídrica x Radiación Solar y Clones. Donde el eje Y corresponde a la ramosidad y el eje X al nivel de tratamiento (Elevado o Reducido) para los factores Luz, Riego e Interacción; y el nombre de los clones ordenados alfabéticamente para el factor Clon.

4.6.5. Estaca

A nivel de estaca se realizaron 2 modelos mixtos diferentes. El primero referido a la inclinación de la estaca, el cual no evidenció efectos significativos por parte de ninguno de los factores ni su interacción. Hubo un efecto significativo por parte del Clon en la relación Longitud/Diámetro de la estaca (Figura 19).

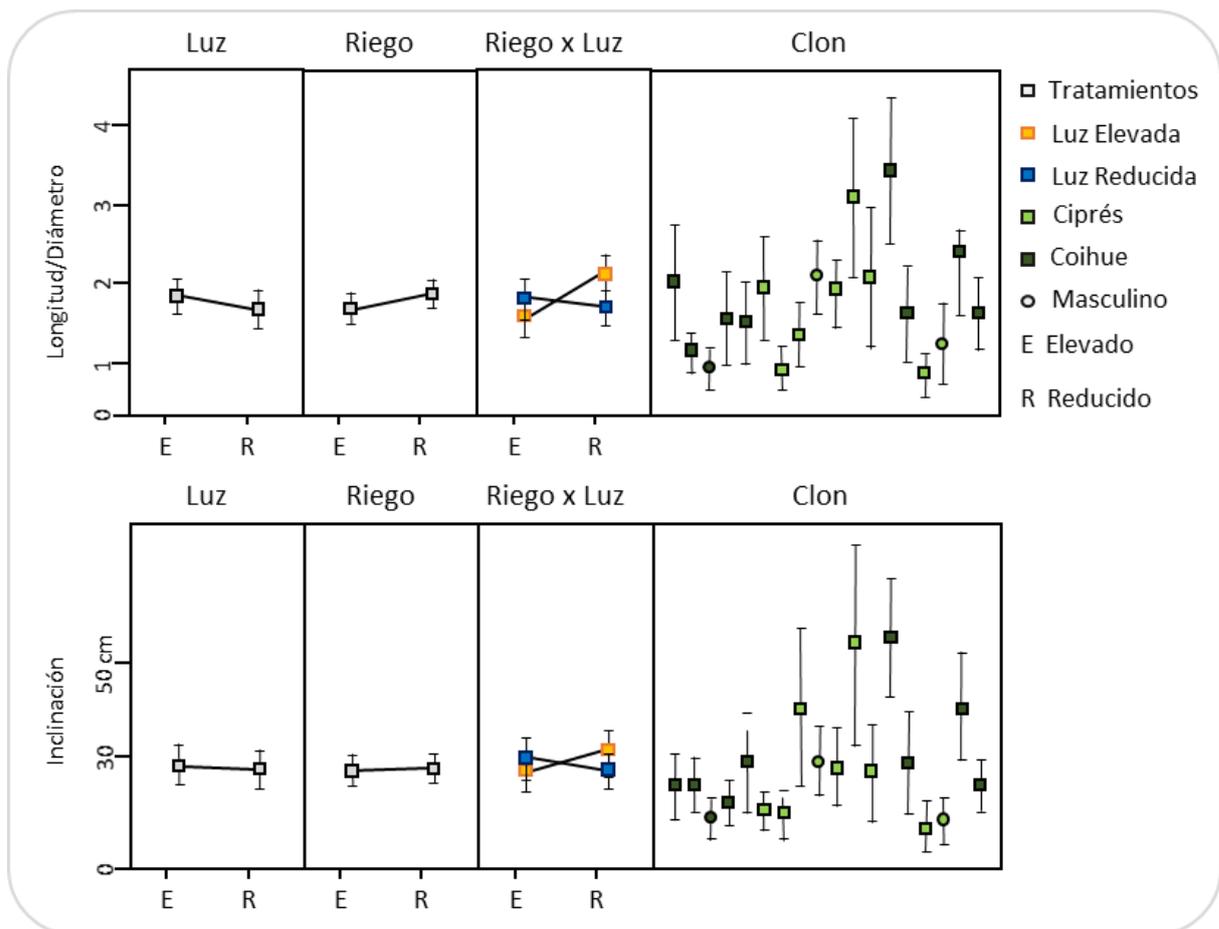


FIGURA 19: Variables asociadas a la estaca de las plantas según los factores según los factores Radiación solar, Provisión Hídrica, interacción Provisión Hídrica x Radiación Solar y Clones. **A:** Relación longitud/diámetro de la estaca; **B:** Inclinación de la estaca. Donde los ejes X corresponden al nivel de tratamiento (Elevado o Reducido) para los factores Luz, Riego e Interacción; y el nombre de los clones ordenados alfabéticamente para el factor Clon. Mientras que los ejes Y corresponden a la relación longitud/diámetro y la inclinación en grados respectivamente.

4.4. Análisis multivariado

4.4.1. Componentes principales

Para complementar el análisis cualitativo de identificación de morfotipos, se realizó un análisis de componentes principales, con el fin de agrupar a los diferentes individuos en base a sus características cuantitativas. En este análisis solo se utilizaron las variables que más aportaron a las dos primeras componentes, las que explicaron en conjunto el 68,17% de la varianza total. Dado que las componentes resultaron ser

jerárquicas, la primera componente (47,90%) agrupó a los individuos en grupos mientras que la segunda (20,27%) los hizo en subgrupos.

Las variables que más aportaron a la primera dimensión fueron la Altura (0,896), el Área Basal (0,873), el Diámetro basal del Brote Portador (DiamBP) (0,845), el número de ramas laterales del BP (N°BP) (0,680) y la Longitud del Brote Dominante (LongBD) (0,684). Por su parte las variables que más aportaron a la segunda dimensión fueron la longitud del Brote de la Estaca (LongBE) (0,711), el número de Reiteraciones Basales (N°Reit) (-0,625) y la distancia al suelo del BE (DistBE) (0,552). En otras palabras, se podría señalar que la primera componente agrupa a las variables relacionadas con el tamaño y vigor de las plantas, mientras que la segunda lo hace con las relacionadas al nivel de jerarquía.

Se graficó un biplot con todos los individuos vivos y las variables utilizadas para facilitar la presentación de los resultados (Figura 20). En líneas generales, el eje X del gráfico (primera componente) discrimina a los individuos en base a su tamaño, situando a aquellos más pequeños a la izquierda y a los de más vigorosos a la derecha. Dado que no se registró ninguna variable que midiera características detrimentales de las plantas, todas las flechas se encuentran sobre la mitad derecha del gráfico. A su vez, el eje Y (segunda componente) agrupó a los ejemplares según el nivel de dominancia de la estaca, colocando a los individuos mayoritariamente reiterados y cuyas estacas se perdieron en la base del gráfico y a aquellos con estacas altamente desarrolladas en la parte superior.

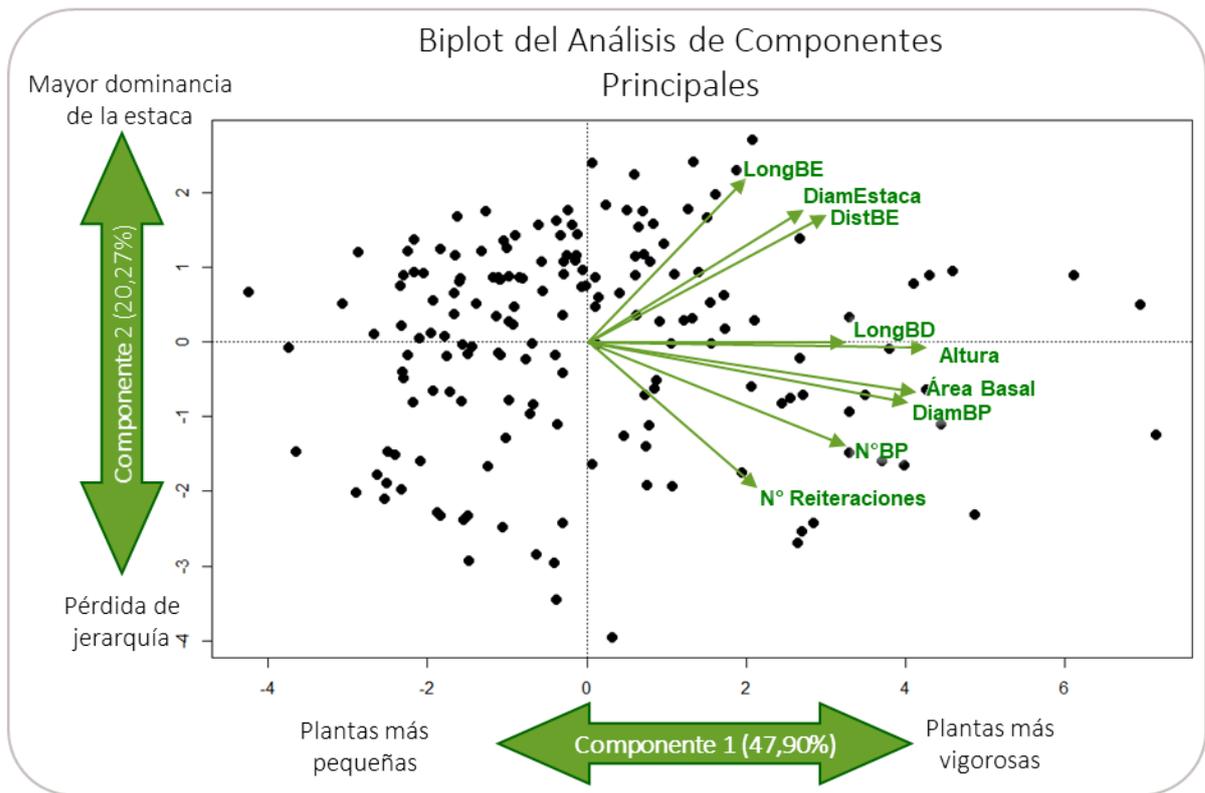


FIGURA 20: Análisis de Componentes Principales, donde se observan las relaciones entre variables (flechas verdes) y la distribución de los individuos (puntos negros).

Abreviaturas de las variables: *LongBE*: Longitud del brote de la estaca, *DiamEstac*: Diámetro basal de la estaca, *DistBE*: Distancia al suelo de la base del *BE*, *LongBD*: Longitud del brote dominante, *DiamBP*: Diámetro basal del brote portador, *N°BP*: N° de ramas distales del brote portador.

En el gráfico se puede observar un gradiente de densidad de puntos, encontrando la mayor parte de estos en el cuadrante superior izquierdo, cercanos al centro. Es decir, la mayor parte de las plantas tiende a conservar una estaca desarrollada y a acumular poca biomasa. Los demás puntos tienden a dispersarse heterogéneamente, hacia abajo y principalmente a la derecha. En ambos extremos del eje X existen 3 puntos que se separan de los demás, estos corresponden a las plantas más pequeñas (izquierda) y las más vigorosas (derecha) de todo el huerto clonal.

4.4.2. Clúster

En base a los resultados de los componentes principales, se realizó un análisis de agrupación jerárquica (clúster), con el objetivo de formar grupos definidos y conocer las relaciones entre los individuos. Si observamos nuevamente el biplot (Figura 21).

podremos notar la disposición de los 4 grupos. Observando solo la primera componente, el grupo Amarillo se encuentra a la izquierda, el Verde a la derecha y en el centro los grupos celeste y rosa. Estos últimos son distinguibles entre sí, cuando agregamos la segunda componente, donde el grupo Celeste ocupa la parte superior y el Rosa la inferior del gráfico.

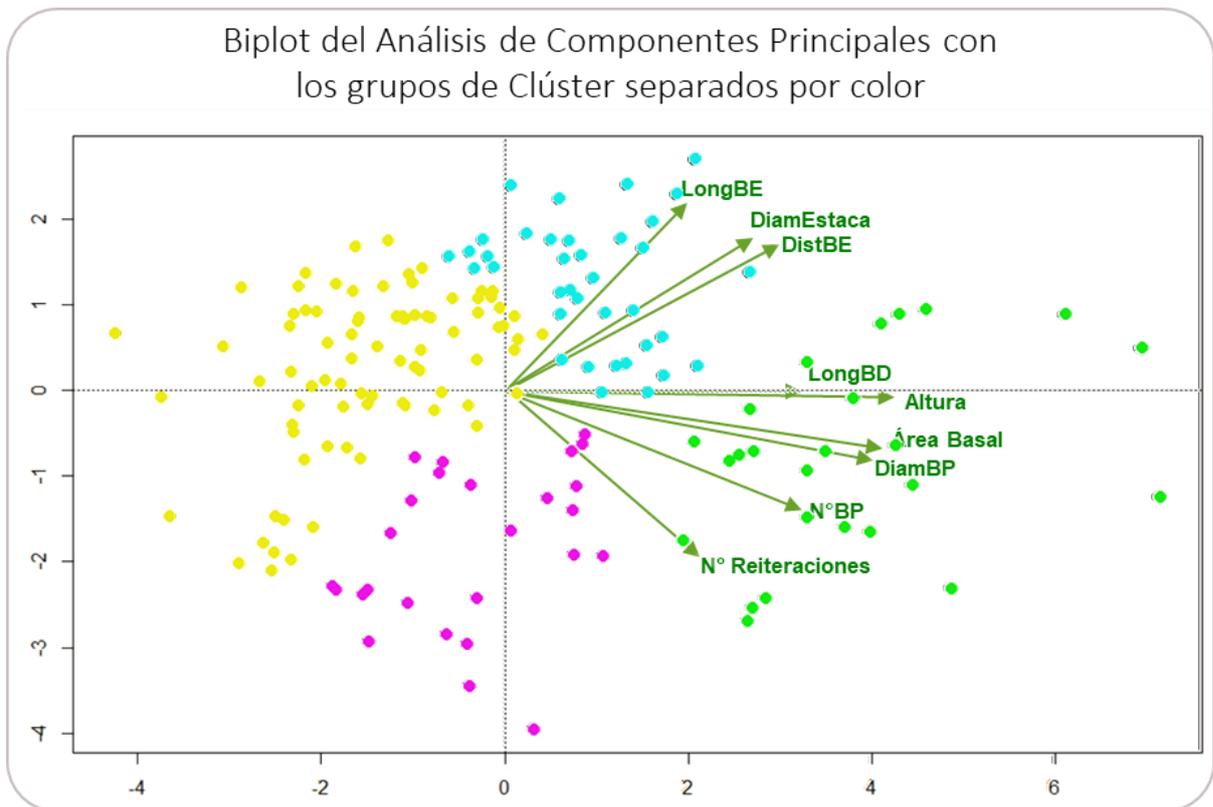


FIGURA 21: Análisis de componentes principales, donde los colores de los puntos indican a qué grupo formado por el clúster pertenecen. **Análisis de clúster** realizado por el método McQuitty (WPGMA) con distancia euclidiana.

Para poder ver la relación entre los grupos y poder describirlos apropiadamente, se graficó un dendrograma (Figura 22) donde se delimitaron los grupos, a la vez que se construyó una tabla con las características cuantitativas de los mismos Tabla 6. En el dendrograma se observa que el primer grupo en separarse fue el verde, seguido del celeste y por último los dos grupos hermanos amarillo y rosa. Si observamos con detalle la tabla es posible apreciar que el grupo verde presenta los mayores valores en las variables asociadas a la primera componente, lo que se podría traducir como el grupo más vigoroso de los 4. A su vez, el grupo celeste presenta los valores más

altos para las variables asociadas a la segunda componente, por lo que este grupo estaría conformado por las plantas con mayor dominio de la estaca.

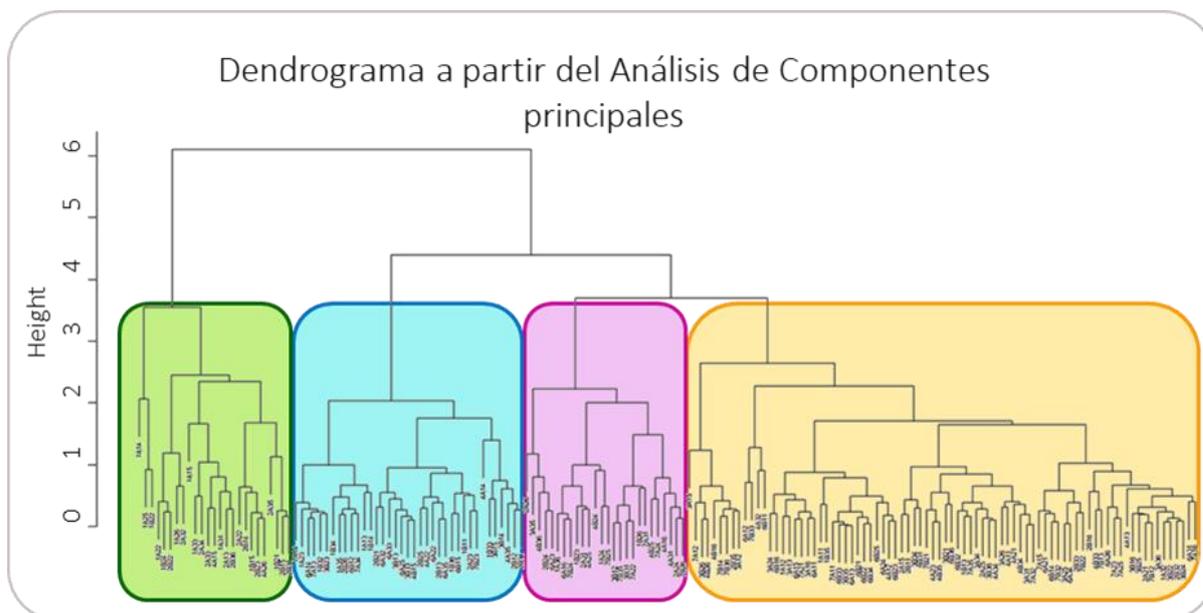


FIGURA 22: Gráfico de clúster construido a partir del Análisis de Componentes Principales. Los colores se añadieron posteriormente para que coincidieran con los de los grupos del biplot.

Variables	Altura Total (cm)	Área Basal (mm ²)	Diámetro de la Estaca (mm)	N° de Reiteraciones	Diámetro del BP (mm)	N° ramas distales del BP	Longitud del BD (cm)	Longitud del BE (cm)	Distancia al suelo del BE (cm)
1	128	8,35	22,73	1,5	15,74	8,4	86,58	42,93	52,00
2	175	17,87	39,64	1,6	22,20	11,8	116,54	69,97	98,10
3	224	44,80	38,28	7	32,73	32,7	159,00	58,76	91,16
4	155	16,57	14,66	5,8	21,86	21,8	107,31	17,19	26,73

TABLA 6: Resumen de las medias de los grupos para cada variable. Los colores representan a los grupos homónimos.

De forma resumida podría caracterizarse a los grupos de la siguiente forma:

Verde: Son las plantas más vigorosas, presentando las mayores dimensiones en las escalas: individuo, BP y BD. A la vez que poseen estacas definidas y mantienen un buen desarrollo del BE.

Celeste: Son las plantas con el mayor desarrollo de la Estaca, presentando el mayor diámetro de la misma y los BE más largos y distantes al suelo. A su vez, se caracterizan por ser plantas de vigor intermedio, altas, con un BD largo y un área basal importante a pesar de poseer pocas o nulas reiteraciones. Presentan un buen desarrollo del BP.

Rosa: Son plantas de vigor medio al igual que las del grupo celeste, con una altura, área basal, diámetro del BP y BD similares. Se diferencia del grupo celeste, por encontrarse altamente reiteradas y con una notable pérdida en la jerarquía de la estaca. A su vez, presentan un número de ramas en el BP superior.

Amarillo: Son el grupo más abundante, conformado principalmente por plantas pequeñas caracterizadas por presentar las menores dimensiones en las escalas de individuo, BP y BD. La estaca y su BE presentan un desarrollo intermedio.

4.4.3. Relación entre los grupos del clúster y los tratamientos

A diferencia de lo sucedido con el análisis de morfotipos, tanto la Provisión Hídrica como de Radiación Solar ejercieron efectos significativos sobre los grupos generados por el clúster. Se observó que todos los ejemplares del grupo Verde se encontraban bajo Radiación Solar Elevada, con el 100% de sus individuos en esta condición. A la vez que, el 69,51% de los individuos del grupo Amarillo se encontraban en parcelas cubiertas por la media-sombra (Figura 23). Las frecuencias de los grupos Celeste y Rosa no se vieron alteradas por este tratamiento. Del mismo modo, el 60% de los individuos del grupo verde se encontraban con Riego Reducido, mientras que el 72,97% de los individuos del grupo Celeste se encontraban ante condiciones de Riego Elevado. Por su parte, el grupo Rosa solo presentó variaciones entre las combinaciones de tratamientos Riego Reducido x Luz Elevada (30,77%) y Riego Reducido x Luz Reducida (19,23%) (Tabla 7 del anexo), producto de la interacción, por lo que no es apreciable en los gráficos de Luz y Riego.

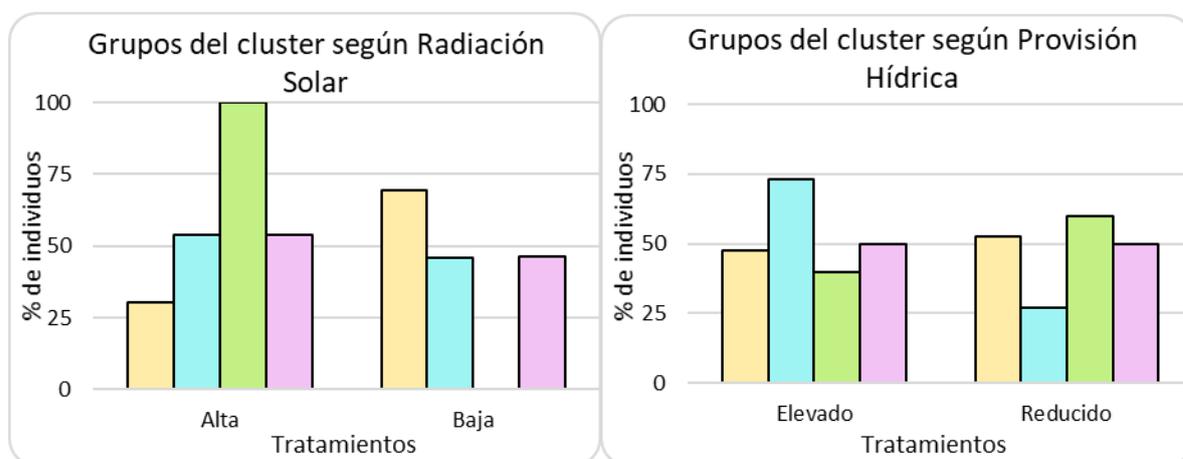


FIGURA 23: Porcentajes de los grupos del clúster presentes en cada tratamiento. Los colores representan el nombre de su grupo homónimo.

4.4.4. Relación entre los grupos del clúster y los clones

Para cada clon, se analizó el porcentaje de individuos que integraron cada uno de los grupos del clúster, discriminándolos según si provenían de bosques de ciprés o coihue (Tabla 8 del anexo) (Figura 24). Más de la mitad de los individuos conformaron parte del grupo Amarillo, a la vez que 10 de los 18 clones presentaron entre el 50% y 90%, de sus individuos dentro de este grupo. Dichos clones son: 16-11, 16-8, 22-17, 22-A, 2-7, 22-15 y 2-m pertenecientes a cipresales y 23-2, 15-10 y 13-1 procedentes de bosques de coihue. El clon 18-18 fue el que menos individuos dentro de este grupo presentó, con solo un 11%. Los grupos Celeste y Rosa se vieron conformados principalmente por los clones 16-11, 22-17, 22-4, 15-2 y 13-8; así como, 23-4 y 13-9, respectivamente.

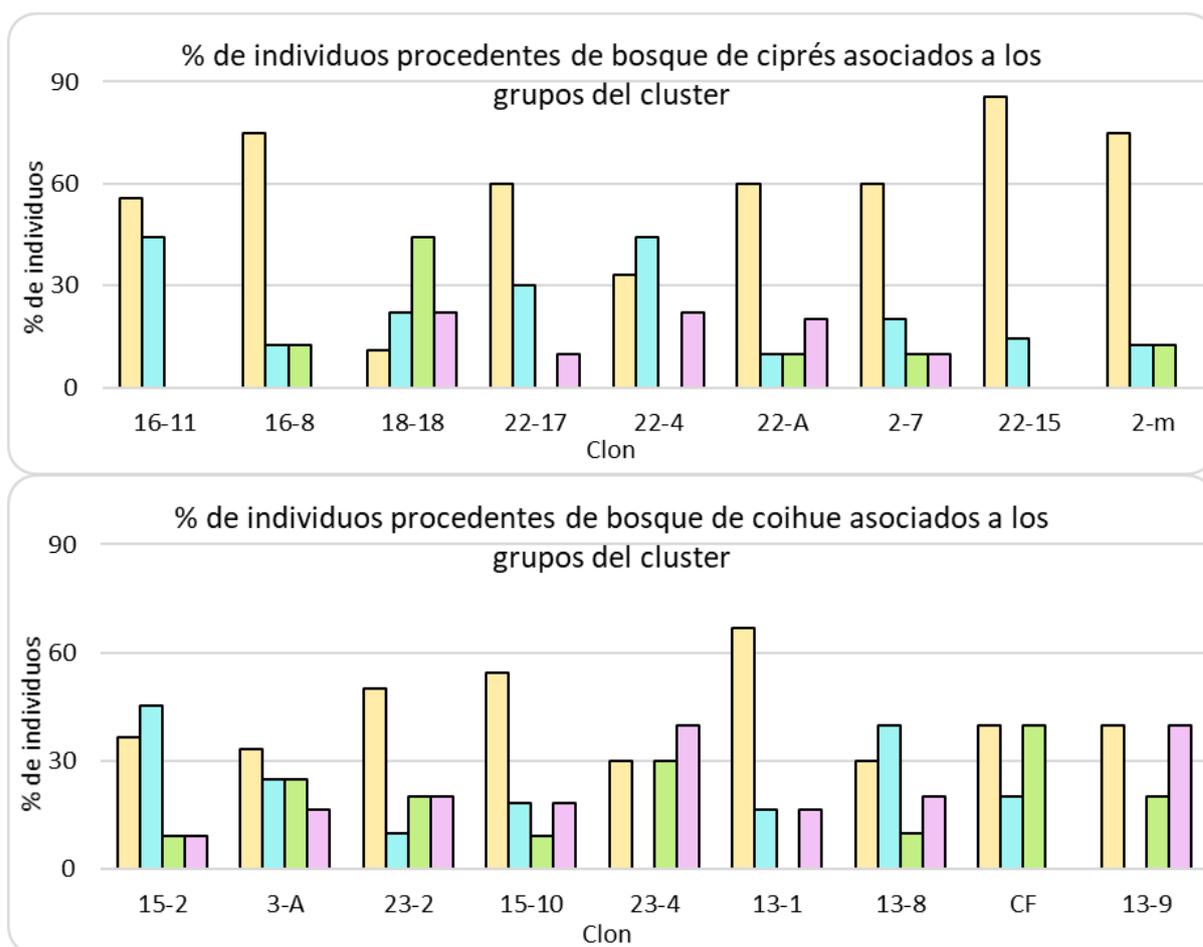


FIGURA 24: Frecuencias de los grupos del clúster discriminados por clon y procedencia. Los colores representan el nombre de su grupo homónimo.

Entre el 30% y 44% de los individuos de los clones 18-18, 23-4 y CF formaron parte del grupo Verde. Sin embargo, si se observa a la inversa, se puede apreciar cómo el 56% de los individuos de este grupo corresponden a los clones 18-18, CF, 3-A y 23-4 (Figura 25).

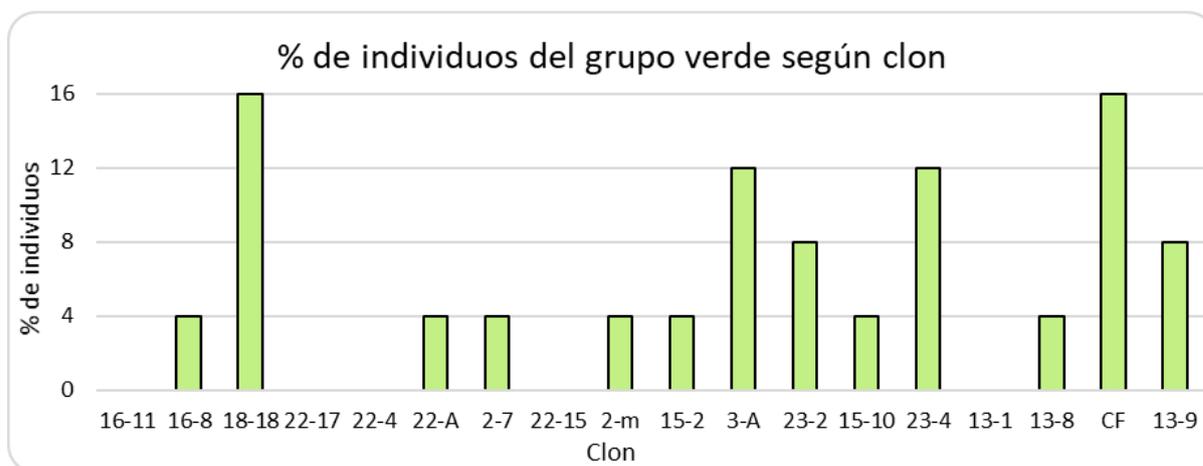


FIGURA 25: Frecuencias del grupo verde discriminado por clon.

4.4.5. Comparación entre los grupos armados por el cluster y los morfotipos

El 72% de los individuos del grupo Verde y el 69% del grupo Rosa, correspondieron con el Morfotipo general 3, mientras que el 54,88% y 56,76% de los individuos de los grupos Amarillo y Celeste, lo hicieron con el Morfotipo 1. El Morfotipo 2 se asoció de forma semejante a los 4 grupos formados por el clúster (Figura 26) (Tabla 9 del anexo).

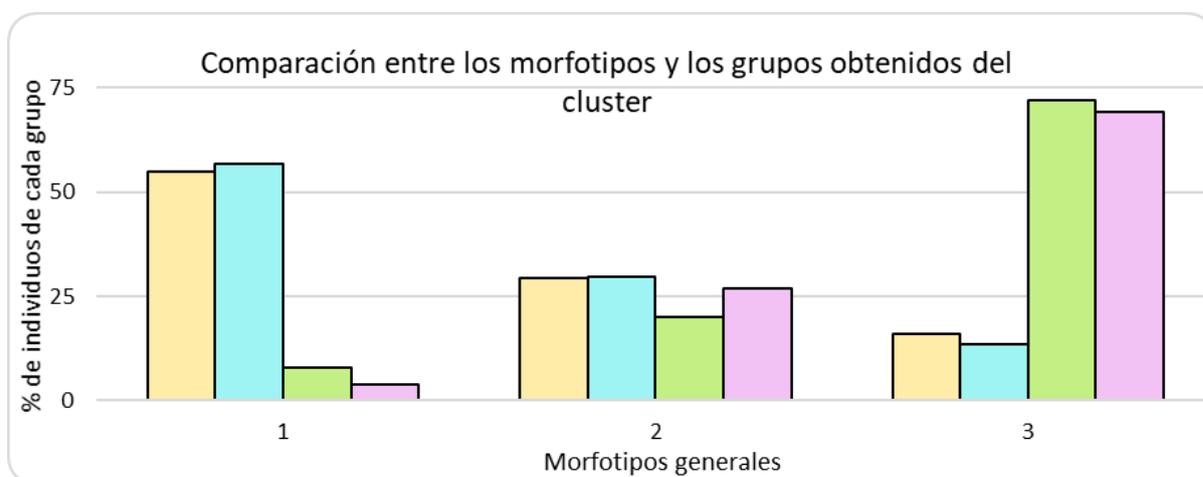


FIGURA 26: Grupos del clúster comparándolos con los Morfotipos generales observados. Los colores representan el nombre de su grupo homónimo y los números los Morfotipos 1, 2 y 3 respectivamente.

5. *Discusión*

5.1. *Caracterización general*

La caracterización arquitectural fue el primer paso para definir morfotipos concretos y discernir entre los efectos de las condiciones ambientales y el genotipo. En base a ello se pudo observar que las plantas procedentes de bosque de coihue fueron más vigorosas que las procedentes de bosque de ciprés. Estas variaciones estarían explicadas por factores endógenos, ya sean genéticos u ontogenéticos, debido a su origen por propagación vegetativa. Se podría realizar este mismo ensayo con plantas provenientes de semillas, para comparar los resultados y distinguir de qué tipo de factor endógeno se trata. Las características genéticas son heredables y recombinables, lo que las hace más deseable para una segunda selección.

La supervivencia también se vio fuertemente asociada tanto a la procedencia como a los tratamientos evaluados. Los clones procedentes del bosque de coihue presentaron mayor porcentaje de supervivencia. Del mismo modo, los tratamientos con menores tasas de mortalidad, fueron aquellos que emularon las condiciones ambientales del bosque de coihue y ciprés, es decir, los tratamientos Luz Reducida x Riego Elevado y Luz Elevada x Riego Reducido respectivamente. Probablemente esto se deba a que las plantas se encuentran adaptadas a dichos patrones de disponibilidad hídrica y lumínica, por lo que, en éstos, su desempeño es mayor. Otros estudios realizados en plantas silvestres de maqui, han mostrado una asociación directa entre las tasas de supervivencia y la intensidad lumínica (Lusk & Del Pozo, 2002; Muñoz *et al.*, 2013). Sin embargo, en este trabajo se observan efectos significativos de la interacción entre la Luz y el Riego. No obstante, es importante destacar que, en líneas generales, los porcentajes de supervivencia se mantuvieron elevados (>70%), lo que podría atribuirse a la marcada plasticidad morfológica y fisiológica de la especie, que le permite tolerar exitosamente condiciones climáticas contrastantes (Fuentealba-Sandoval *et al.*, 2021).

5.2. Clasificación de la variación arquitectural

5.2.1. Agrupación cualitativa

El desarrollo de reiteraciones basales sobre la estaca fue determinante en la expresión de diferentes tipos arquitecturales (morfortipos) en las plantas de maqui estudiadas, producidas a partir de esquejes. La variación en la presencia y número de reiteraciones permitió establecer una clasificación sencilla, estable y robusta a fin de generalizar y sintetizar la variación arquitectural observada. La clasificación propuesta, permitió identificar distintas tendencias en el desarrollo arquitectural de las plantas, abarcando desde plantas no reiteradas, cuya arquitectura depende exclusivamente de ejes ramificados en forma diferida (Morfortipo 1), hasta plantas cuya arquitectura está mayormente compuesta por reiteraciones basales, en las que el eje original está reducido o ausente (Morfortipo 3). Si bien existe un continuo de variación entre ambos patrones recién mencionados, se planteó una línea de corte para la separación de los Morfortipos 2 y 3. Ésta, se realizó de forma arbitraria en 3 reiteraciones basales, debido al gran número de individuos que presentaban esta cantidad, a la vez, que continuaba siendo un número bajo de reiteraciones.

La persistencia del morfortipo general en la mayoría de los individuos después de dos temporadas de crecimiento podría sugerir que la expresión de un morfortipo específico se mantiene estable a lo largo de la vida de la planta, aunque sería necesaria una evaluación a mediano/largo plazo para confirmar este resultado. Inferir sobre la morfología que adoptarán las plantas en su etapa adulta desde las primeras etapas de desarrollo resultaría de gran utilidad a la hora de seleccionar fenotipos y diseñar estrategias de poda. En especial, teniendo en cuenta que esta especie requiere de un manejo enfocado a la morfología de cada individuo en particular (Doll *et al.*, 2016). En cambio, la clasificación por Tipos de dominancia permitió observar detalladamente los procesos de construcción de la copa y las dinámicas de pérdida de dominancia de los meristemas apicales (E o R -> S). Pero, contrario a lo esperado, no resultó ser una característica estable en el tiempo.

Dentro de los ejemplares que experimentaron cambios en el morfortipo, el 27,6% estuvieron asociados a eventos traumáticos, los cuales no fueron excluidos del estudio, dado el buen estado general de las plantas. Algunos ejemplos de estos eventos incluyen quemaduras por heladas, aplastamiento por nieve y daños de los

ápices al tocar la malla media-sombra. En todos los casos, estos eventos se tradujeron en un aumento del número de reiteraciones basales, lo que podría estar asociado a reiteraciones adaptativas en respuesta al trauma. La gran tolerancia y respuesta plástica de las plantas de maqui ante grandes pérdidas de biomasa, ya sea por podas agresivas u otros eventos traumáticos se encuentra altamente documentada (Muñoz *et al.*, 2013; Doll *et al.*, 2016; Salinas & Caballé 2021; Fuentealba-Sandoval *et al.*, 2021).

5.2.2. Agrupación cuantitativa

La clasificación realizada por el análisis de clúster, se basó en la agrupación de las variables del ACP, donde, la primera componente agrupó a las variables con una mayor relación al vigor general de los individuos. Esto permite, no solo identificar las variables intuitivamente relacionadas, sino también aquellas cuya relación con el vigor podría no ser tan evidente (como la Longitud del BD). La segunda componente agrupó variables relacionadas a la dominancia de la estaca. Es interesante que la jerarquía de la estaca retoma relevancia en el análisis cuantitativo, ya que, en el análisis morfológico se observó, cómo los grupos formados por la dominancia de la estaca carecieron de estabilidad.

En este marco, se obtuvieron 4 grupos: El grupo Verde, conformado por los individuos de mayor tamaño, es el que más se diferencia de los demás, siendo el primero en separarse en el clúster. Las magnitudes de las variables asociadas al vigor de este grupo fueron muy superiores a las de los otros grupos e, incluso, a la de las medias individuales de los clones. Dentro del grupo Verde, existe un subgrupo conformado por los 3 individuos más vigorosos de todo el experimento, integrado por dos clones CF de bosque de coihue y uno de bosque de ciprés (18-18). Los individuos de este subgrupo pueden observarse como los puntos en el extremo derecho del gráfico biplot, o como el quinto grupo del clúster si la línea de corte se realiza en 3. Sin embargo, no se consideraron como un grupo independiente debido a su pequeño número y similitud con el grupo Verde del cual derivan y comparten todas sus características.

Este grupo sería óptimo para la cosecha de hojas, ya que exhibe el máximo vigor y la mayor cantidad de ejes (reiteraciones basales y ramas distales), lo que se traduce

directamente en una mayor densidad foliar. El incremento en el número de ramas distales implica un aumento en el número de nudos y, por ende, de hojas. Este efecto se ve potenciado por la predilección de la filotaxis en verticilos trímeros (sobre la alterna) en plantas vigorosas. Un alto desarrollo de reiteraciones sugiere un mayor rejuvenecimiento de los ejes (Barthélemy & Caraglio, 2007; Ishii *et al.*, 2007), favoreciendo el crecimiento vegetativo. Con prácticas de poda adecuadas, este grupo se erige como la elección más favorable para una producción de hojas abundante y sostenida en el tiempo. No obstante, el rejuvenecimiento inducido por las reiteraciones podría presentar un retraso en la producción de bayas, ya que la producción de flores en los ejes se relaciona con su grado de diferenciación, es decir, con su edad fisiológica (Suzuki, 2000; Kawamura & Takeda, 2006). Sin embargo, existen registros donde, mediante un manejo adecuado de poda, se utilizan plantas silvestres altamente reiteradas para la producción de bayas (Doll *et al.*, 2016).

Los grupos de vigor intermedio (Celeste y Rosa) se diferenciaron principalmente por sus características en relación a la dominancia de la estaca, es decir, la segunda componente. En primer lugar, el grupo Rosa puede considerarse como un equivalente del grupo Verde, pero de menor vigor y con una reducción máxima de la estaca. En cambio, el grupo Celeste también es un grupo de vigor intermedio, pero poco reiterado y con el mayor desarrollo de la estaca. Este grupo, podría ser un buen candidato para la producción de frutos, ya que mantiene buen vigor, forma una copa madura de buen tamaño y no genera múltiples reiteraciones (rejuvenecimiento).

Por último, el grupo Amarillo abarca aproximadamente a la mitad del total de los individuos analizados, lo que podría explicarse por su posición en el origen de ambos ejes cartesianos (componentes). En líneas generales, este grupo está conformado por las plantas más pequeñas y de menor vigor, es decir, los individuos con el menor diámetro basal, altura y número de ejes (reiteraciones basales y ejes distales). Es probable que, dadas estas características, estas plantas no sean deseables para programas de selección orientados a la producción de hojas o frutos.

5.2.3. Comparación entre clasificaciones

Existe una marcada tendencia entre la caracterización de morfotipos y los grupos formados por el ACP. El Morfotipo 3 abarcó casi exclusivamente individuos de los

grupos Verde y Rosa, mientras que el Morfotipo 1 lo hizo con individuos de los grupos Amarillo y Celeste. Sin embargo, el Morfotipo 2, parecería ser un grupo de transición, que presenta cantidades semejantes de los 4 grupos formados por el clúster. Según el clúster los grupos Rosa y Amarillo son grupos hermanos, relación no apreciada con el sistema de morfotipos, debido a que este, se basa principalmente en el número de reiteraciones.

La evaluación entre ambos métodos de clasificación resulta de interés ya que el número de reiteraciones basales, esencial en la identificación de morfotipos, no figura entre las variables más influyentes del ACP. Esto sugiere que, aunque las reiteraciones basales poseen una estabilidad temporal considerable, no son una característica que, por sí sola, alcance para resumir la variación morfológica de las plantas de maqui. Por lo tanto, se podría mejorar la clasificación de morfotipos reemplazando la subclasificación de dominancia por observaciones cualitativas de variables estrechamente relacionadas con el vigor, como la Altura, ya que, según el ACP, esta primera componente (asociada al vigor) es la que más explica la variabilidad de las plantas. Sería beneficioso realizar estudios adicionales para corroborar si las plantas Tipo 2 y 3 de mayor altura se asemejan a las del grupo Verde del clúster, y si las plantas Tipo 1 y 2 de menor altura lo hacen con el grupo Amarillo. En todo caso, podría concluirse a partir de estos análisis que (1) el desarrollo de muchas reiteraciones (>3) se asocia a vigores medios o altos, (2) el no desarrollo de reiteraciones se asocia a vigores bajos o intermedios y (3) el desarrollo de pocas reiteraciones se asocia principalmente a un vigor intermedio.

En especies leñosas que presentan grandes variaciones morfológicas y arquitecturales en condiciones naturales, resulta de utilidad identificar rasgos que determinan la expresión de distintos morfotipos. Esto permite inferir sobre aspectos ecológicos asociados a dichas variaciones y, en especies de interés productivo, brinda herramientas de selección y manejo. La clasificación y generalización de la variabilidad arquitectural en especies leñosas con potencial productivo como el maqui, es de gran utilidad para analizar en detalle las condiciones fisiológicas que permitirían optimizar la producción, la calidad de la fruta, y asegurar el retorno de la floración (Lauri *et al.*, 2019). Este tipo de análisis ha demostrado su utilidad en otras especies como el manzano, en el cual, mediante estudios morfológicos, se han identificado características heredables relacionadas con la eficiencia hídrica (López *et al.*, 2015).

Por otro lado, la arquitectura vegetal también es utilizada en especies no frutícolas, como en el álamo, en el que el análisis arquitectural se ha utilizado para definir morfotipos maderables, y quimiotipos asociados a la morfología, lo que abre nuevas perspectivas en el área de producción (Buell *et al.* 2023). En lenga (*Nothofagus pumilio*), se ha aplicado la identificación de morfotipos a fin de caracterizar variaciones morfológicas y su relación con la altitud y la herencia genética (Soliani & Aparicio 2020). Para maqui, los morfotipos aquí identificados podrían ser de utilidad para la selección temprana de ejemplares con diversos propósitos, brindando la posibilidad de comparar distintas arquitecturas, respecto a la producción de hojas, flores y frutos, a la respuesta a distintos tratamientos de poda, entre otras aplicaciones.

5.3. Efecto de factores endógenos y ambientales sobre los rasgos arquitecturales

5.3.1. Radiación Solar

La Radiación Solar exhibió una asociación positiva con características vinculadas al vigor de las plantas, tales como el Área Basal, robustez del Brote Dominante y un mayor número de reiteraciones basales. Es posible hipotetizar que, ante una mayor disponibilidad lumínica, la fijación de carbono supere cierto umbral, desencadenando el desarrollo de nuevos ejes por reiteración basal (Mathieu *et al.*, 2009), e incrementando la robustez general de los mismos. Esto se condice con la descripción del maqui como poco tolerante a la sombra, caracterizado por su naturaleza pionera (Muñoz *et al.*, 2013; González-Villagra *et al.*, 2018). En Chile, se ha observado que esta especie presenta diferencias en las tasas de crecimiento entre zonas sombrías y claras: ante una alta disponibilidad lumínica, el maqui alcanza tasas de crecimiento cercanas a los 100 cm/año, mientras que bajo dosel ronda los 40 cm/año (Muñoz *et al.*, 2013). Asimismo, presenta un aumento en la producción de frutos ante mayores exposiciones lumínicas (Fuentealba- Sandoval 2021).

La relación del número de reiteraciones basales con la Radiación Solar determinó que el Morfotipo 3 predomine en las parcelas con una mayor exposición lumínica, mientras que el Morfotipo 1 fue el más frecuente en las parcelas con Radiación Solar Reducida.

Estos hallazgos coinciden con observaciones realizadas en ambientes naturales, donde los individuos que habitan en bosques cerrados de coihue, tienden a presentar una morfología arbórea (con pocos ejes dominantes) (Salinas & Caballé 2021; Roldán *et al.* 2022). La Radiación Solar Reducida, también tiene efectos sobre la subclasificación por dominancia de ejes. En este sentido, los ejemplares del Morfotipo 1 presentan una mayor dominancia de la estaca en dicha condición. Es probable que la Radiación Solar Reducida induzca a las plantas a asignar gran parte de sus recursos en la exploración, haciendo que el eje principal se elongue en búsqueda de luz (Givinish, 1988). En este contexto, es entendible que el grupo Verde del clúster, comprendido por las plantas más vigorosas y reiteradas, solo se haya expresado en condiciones de Radiación Solar Elevada, a la vez que, el grupo Amarillo lo haya hecho en mayor medida a la Sombra. Los grupos de vigor intermedio (Rosa y Celeste) no vieron sus proporciones afectadas por la Radiación Solar.

5.3.2. *Provisión hídrica y su interacción con la Radiación Solar*

La Provisión Hídrica por sí misma sólo influyó en la relación Longitud/Diámetro del BD, donde un Riego Elevado se asoció a brotes más esbeltos. Este resultado podría tener relación con el desarrollo de órganos neoformados, los cuales, luego del alargamiento de los órganos preformados en las yemas de reposo, se diferencian y alargan simultáneamente (Guédon *et al.* 2006). La producción de órganos neoformados está asociada a brotes vigorosos y, en climas templados, a la ocurrencia de condiciones ambientales favorables al final de la estación de crecimiento (Souza *et al.* 2000). En el sitio de estudio, el agua es el factor más limitante durante el verano, y las plantas con irrigación alta tendrían mejores condiciones para el desarrollo de órganos neoformados que las plantas de irrigación menor. Sin embargo, el desarrollo de órganos adicionales a los preformados en las yemas, ya sea por neoformación, dobles pulsos o relevos distales, implica un aumento en la longitud y el número de nudos de los brotes que puede no estar acompañado por un aumento proporcional del área basal (Torres *et al.* 2018). Esto podría explicar los resultados observados, y da evidencia de que la provisión hídrica puede afectar aspectos estructurales de los brotes. En este sentido, brotes más robustos, como los desarrollados con un Riego Reducido, podrían ser deseables por su mayor resistencia mecánica y, posiblemente, por presentar una mayor superficie de conducción en proporción al número de nudos.

Por el contrario, las diferencias en la irrigación no ejercieron efectos notables sobre los Morfotipos generales, aunque sí influyeron en las proporciones de los grupos del clúster. En este caso, la Provisión Hídrica Elevada aumentó la proporción de individuos del grupo Celeste, mientras que disminuyó la del grupo Verde. En otras palabras, los grupos con un mayor desarrollo de la estaca son los que presentan una mayor respuesta ante los cambios en la disponibilidad hídrica. Por lo que, ante un Riego Elevado, existe una tendencia de estos individuos a priorizar el crecimiento de la estaca (incremento de la proporción Celeste), mientras que, con una menor disponibilidad hídrica, se da preferencia al desarrollo de reiteraciones basales (incremento de la proporción Verde). El desarrollo de reiteraciones basales es inverso a la provisión hídrica. Es interesante que, en ninguno de los casos las plantas aparentan experimentar estrés hídrico, y aún así, adoptan formas diferentes. Según estos resultados, la adición de riego en etapas tempranas podría ser una herramienta extra para orientar la morfología de las plantas. Es probable que los efectos de los niveles de riego se deban a que el maqui presenta una amplia distribución natural, que abarca precipitaciones anuales desde los 200 mm/año en zonas áridas hasta 1500 mm/año en áreas más lluviosas (Yáñez *et al.* 2021), y que evidenciaría la plasticidad fenotípica de esta especie frente a este factor.

La interacción entre la Radiación Solar y la Provisión Hídrica influyó las variables asociadas a la escala individuo (Altura y Área Basal). El Riego tuvo efectos contrastantes dependiendo de la disponibilidad lumínica. En este sentido, una mayor Provisión Hídrica presentó un efecto positivo sobre la Altura y el Área Basal de las plantas bajo Radiación Solar Reducida y un efecto marginalmente negativo bajo Radiación Solar Elevada. En otras palabras, las plantas más altas y con mayor área basal se encontraron en las condiciones que emulan al bosque de ciprés (tratamiento Luz Elevada x Riego Reducido). Este hallazgo sugiere que, ante condiciones limitantes para el maqui (sombra), una mayor disponibilidad hídrica aumentaría la capacidad de las plantas para competir por la luz, ya que las plantas mejor irrigadas tienden a desarrollar una mayor altura y diámetro basal.

5.3.3. *Clon y procedencia*

Los morfotipos Generales se encontraron fuertemente ligados a la procedencia, lo que confirma parcialmente la hipótesis 2, ya que, si bien los efectos endógenos sobre los

rasgos cualitativos fueron evidentes, también lo fueron los ambientales. Por lo tanto, los Morfotipos generales parecerían ser el resultado de las interacciones entre los procesos endógenos y las condiciones ambientales. A su vez, se observó un amplio gradiente de respuestas ante los tratamientos, donde el grado de plasticidad indicaría ser propio de cada clon. Algunos clones no modificaron su Morfotipo general independientemente del tratamiento en el que se encontrasen, lo que podría indicar que, en estos casos, el Morfotipo se encuentra determinado casi exclusivamente por factores endógenos. El mejor ejemplo de ello es el clon 16-11, que expresó el Morfotipo 1 en el 89% de sus individuos, bajo toda la variedad de tratamientos ensayados.

Por el contrario, otros clones revelaron una amplia respuesta plástica frente a los tratamientos, adoptando el Morfotipo 3 ante condiciones de Luz Elevada y manteniendo un Morfotipo 1 ante Radiación Solar Reducida. Este comportamiento se corresponde con los registros en ambientes naturales, donde las plantas de maqui adoptan una morfología de árbol bajo dosel denso (como el de bosque de coihue) y de arbusto en bosques fragmentados como los de ciprés (Salinas & Caballé 2021; Roldán *et al.* 2021). En líneas generales, las plantas procedentes de bosques de coihue presentaron una mayor plasticidad y una mayor proporción de morfotipos reiterados (Morfotipo 3) que las de bosques de ciprés, lo cual podría deberse a diferentes factores que caracterizan los distintos tipos de bosque. Por ejemplo, el bosque de coihue representa un ambiente con luz escasa, donde predominan los eventos traumáticos (caída de ramas y nieve), por lo que una adaptación plausible, sería una mayor respuesta plástica, que permita sortear las complicaciones de este entorno. Del mismo modo, la diferencia en el grado de plasticidad, podría deberse a que las estacas obtenidas de plantas procedentes de bosques de coihue, podrían presentar una edad fisiológica inferior a la de las plantas procedentes de bosque de ciprés. Es decir, las condiciones sombrías producirían un continuo rejuvenecimiento debido a las reiteraciones traumáticas característicos de este bosque, además del uso de material vegetal de menor edad debido al mayor largo de los entrenudos; todo esto se reflejaría en una edad fisiológica inferior en los ejes de las plantas generadas a partir de estacas provenientes de bosque de coihue (Puntieri *et al.*, 2013).

Los grupos del clúster también se encontraron asociados a la procedencia, lo cual se evidencia en una mayor parte de los individuos del grupo Amarillo procedentes de

bosque de ciprés, y una gran parte de los individuos del grupo Verde procedentes de bosque de coihue. Los clones 18-18 y CF fueron los que más individuos del grupo Verde presentaron, seguidos por los clones 3-A y 23-4, todos ellos procedentes de bosque de coihue, con excepción del clon 18-18. Este último fue, a su vez, el clon que menos individuos del grupo Amarillo presentó. Por el contrario, el clon 22-15 fue el único cuyas medias de las variables fueron inferiores a los del grupo Amarillo, lo que, sumado a su alta mortalidad, lo convierte en un clon poco deseable para una segunda selección.

5.4. Aportes al conocimiento y recomendaciones

La variabilidad morfológica y arquitectural, junto con la plasticidad del maqui, generan una gran oportunidad en términos de la selección de genotipos/fenotipos con fines productivos. En este contexto, la generación de herramientas de selección, tales como la definición de morfotipos, es altamente deseable, ya que permite la comparación de las aptitudes de distintos fenotipos ante distintas condiciones ambientales y ante distintas estrategias de manejo. Los clones utilizados en este trabajo son producto de una primera selección de esquejes en base a las características físico-químicas de los frutos de sus plantas progenitoras procedentes de bosque nativo. Como aporte para una segunda selección, en este estudio se pudo reconocer qué Clones presentaban las mejores características en cuanto el vigor, adaptabilidad y resiliencia. En líneas generales, todos los clones provenientes de bosque de coihue (excepto el 13-1, debido a su alta mortalidad y reducido vigor) y los clones 18-18, 22-17, 22-a, 2-7 y 22-4 de bosque de ciprés son aptos para pensar en una segunda selección. Resaltando que los mejores entre ellos son los clones **18-18, 3-A, 23-4 y CF**. Del mismo modo, se recomienda seleccionar al clon masculino 13-9, y descartar los clones 16-8, 2-m y 13-1, ambos con las tasas de mortalidad más altas y caracterizado por plantas débiles.

Para potenciar las características positivas de los clones seleccionados y de esta forma favorecer un mayor crecimiento y vigor en las plantas de maqui, se recomienda utilizar parcelas luminosas, sin especificaciones sobre el riego. Podría considerarse la opción de no adicionar riego en las plantaciones de maqui, debido a la ausencia de

efectos positivos e incluso desfavorables (ejes esbeltos propensos a doblarse), sumados a los costos adicionales que su implementación. Sin embargo, otros estudios realizados en plantas silvestres en Chile, reportaron un alto requerimiento hídrico del maqui (Muñoz et al., 2013), y relacionan las precipitaciones abundantes durante el otoño con una mayor fructificación durante la siguiente temporada (Doll et al., 2016). Es probable que, dadas las menores precipitaciones del lado este de la cordillera de los Andes, existan diferencias adaptativas, que permitan a las poblaciones argentinas una mayor eficiencia en el uso del agua, o aprovechar mejor los períodos favorables del año. Por lo que, en base a lo anteriormente mencionado y lo reportado en el presente trabajo, se recomienda utilizar riego durante las primeras etapas de desarrollo, sólo si se busca obtener plantas poco reiteradas, y evitar el riego si se buscan plantas de mayor tamaño, altamente reiteradas y con ejes robustos resistentes a romperse/doblarse. Se recalca la importancia de realizar más estudios sobre el riego en las plantas de maqui provenientes de poblaciones naturales argentinas, para comprender sus efectos sobre el crecimiento, la fructificación y la concentración de antioxidantes.

Finalmente, se propone una mejora en la clasificación de Morfotipos, en la que se reemplaza la subclasificación por jerarquía de ejes, por la variable Altura. Esta variable destaca por su práctica medición y vinculación directa con otras variables clave, como el Área Basal y la Longitud del BD, todas estrechamente relacionadas con el vigor de las plantas. La incorporación de la Altura como un criterio adicional junto con el Número de Reiteraciones (que permite clasificar a los individuos de forma estable desde las etapas más tempranas del desarrollo) contribuiría a crear una clasificación más precisa y utilitaria de las variaciones morfológicas de las plantas de maqui. A su vez, se sugiere profundizar en el estudio de otras variables que también resultan de interés, como la ramosidad, que fue la que mostró la mayor determinación endógena, convirtiéndola en una variable útil desde el punto de vista de la selección. También se sugiere incorporar variables relacionadas a la floración y fructificación, no analizadas en este estudio debido a que las plantas seleccionadas no entraron en producción durante el desarrollo de este trabajo.

5.5. Cumplimiento de objetivos y dificultades

Debido a que las plantas no alcanzaron su madurez sexual, este estudio se centró principalmente en la morfología, crecimiento y vigor, logrando cumplir los objetivos propuestos. No obstante, se desconocen características fundamentales sobre la producción y su relación con los factores ambientales y endógenos. Por lo tanto, será crucial continuar con observaciones sobre la fructificación para enriquecer y contrastar los hallazgos presentes en este trabajo.

El estudio de Morfotipos fue el primer paso en el cumplimiento del Objetivo Específico 1, planteando las bases de una clasificación inicial, del mismo modo que lo hicieron los análisis multivariados, generando una nueva clasificación de la morfología. A la vez que, el ACP, contribuyó al cumplimiento del Objetivo Específico 3 permitiendo distinguir qué variables se encuentran más relacionadas al vigor.

Ambos enfoques de análisis, en conjunto con el experimento factorial y el análisis de modelos mixtos, desempeñaron un rol fundamental a la hora de cumplir con el Objetivo Específico 2, distinguiendo qué variables están asociadas, en mayor o menor medida, a los factores endógenos y/o ambientales, en las diferentes escalas de la planta. A su vez, permitieron reconocer la importancia de la determinación genética en todas las escalas analizadas. Se necesitan más estudios para reconocer cuál podría ser el mejor grupo desde el punto de vista cuali y cuantitativo de la producción. Por lo tanto, se recomienda continuar los estudios sobre fructificación en las plantas del experimento cuando alcancen la madurez sexual.

Del mismo modo, el experimento factorial presenta limitaciones considerables. Ya que, en condiciones naturales, la combinación de otros factores ambientales (como la temperatura o la altitud) podría modificar la expresión de la arquitectura del maqui, no coincidiendo con la clasificación de morfotipos propuesta. Por lo que estudiar estos factores podría resultar de gran interés. Por ejemplo, las plantas de maqui en zonas altas de cordillera, adoptan una forma arbustiva con ramas tendidas al suelo y hojas marcadamente aserradas, mientras que en zonas bajas pueden presentarse hojas con márgenes menos marcados y características tanto arbóreas como de arbusto erguido (Muñoz *et al.*, 2013).

6. Conclusiones

El maqui, siendo una planta de gran relevancia tanto desde el punto de vista económico como natural, destaca por sus propiedades nutracéuticas y medicinales. Esto impulsa el desarrollo de estudios tendientes a avanzar sobre prácticas de producción y/o explotación sostenible en entornos naturales. Esta complejidad exige un enfoque integral que abarque múltiples aspectos, desde la producción hasta los factores ecológicos. Dadas las variaciones que presenta esta especie en ambientes naturales, este trabajo se enfocó en el estudio de la arquitectura, crecimiento y vigor de las plantas de maqui de distintos orígenes y creciendo en distintas condiciones ambientales, a fin de realizar un aporte en futuros programas de selección y domesticación de esta especie. En este contexto, este trabajo aportó herramientas que permitieron resumir variaciones arquitecturales del maqui vinculadas a factores endógenos y ambientales. Se identificaron tres morfotipos generales consistentes y estables a lo largo de tres temporadas, respaldados por cuatro grupos cuantitativos. La expresión de los morfotipos estuvo asociada a aspectos endógenos y ambientales. De esta manera, algunos clones presentaron poca variación en el tipo de morfotipo expresado, mientras que otros tuvieron mayor respuesta a las condiciones ambientales. En cuanto al segundo punto, se destacó una asociación positiva entre la radiación solar y el desarrollo de reiteraciones basales, así como un mayor vigor, evidenciado en la altura, área basal y robustez de los brotes. En el material estudiado, se pudieron reconocer los clones con las mejores características en términos de vigor, adaptabilidad y resiliencia, para pensar en una segunda selección. A la vez que, entre las condiciones estudiadas, se pudieron encontrar las condiciones ambientales que potencian estas características positivas, mejorando la eficiencia en el uso de recursos. No obstante, no pudo concluirse sobre variaciones en la producción de flores y frutos asociadas a las condiciones probadas. Es fundamental subrayar la necesidad continua de investigar, plantas maduras de maqui para comprender los efectos de los factores en la calidad y producción de frutos y complementar la información obtenida en este trabajo para, en un futuro, alcanzar una gestión sostenible y la preservación del recurso nativo de los bosques a través del tiempo.

7. Bibliografía

- Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of botany*, 99(3), 375-407
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. 2015. lme4: linear mixed-effects models using eigen and S4. R package versión, 1, 1-10. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bell K. L., Bliss L. C. 1977. Overwinter phenology of plants in a polar semi-desert. *Arctic*, 30(2), 118-121.
- Beltrán-Rodríguez L., Romero-Manzanares A., Luna-Cavazos M., García-Moya E. 2017. Variación arquitectónica y morfológica de *Hintonia latiflora* (Rubiaceae) en relación a la cosecha de corteza y factores ambientales. *Revista de Biología Tropical*, 65(3), 900-916.
- Blandón, M. M. 2011. Variedades nativas de arroz utilizadas en el Chocó biogeográfico y sus ventajas desde el punto de vista ecológico: un análisis desde la soberanía alimentaria. *Revista Bioetnia*, 8(1), 84-93.
- Buell C. R., Dardick C., Parrott W., Schmitz R. J., Shih P. M., Tsai, C. J., Urbanowicz B. 2023. Ingeniería de morfotipos y quimiotipos personalizados de *Populus* para la producción sostenible de biocombustibles, bioproductos y biomateriales. *Fronteras en la ciencia vegetal*, 14.
- Céspedes C. L., El-Hafidi M., Pavon N., Alarcon J. 2008. Antioxidant and cardioprotective activities of phenolic extracts from fruits of Chilean blackberry *Aristotelia chilensis* (Elaeocarpaceae), Maqui. *Food Chemistry*, 107(2), 820-829.
- Chamorro, M. F., & Ladio, A. H. 2021. Management of native and exotic plant species with edible fruits in a rural community in a protected area of NW Patagonia. *Ethnobiology and Conservation*, 10.
- Damascos M. A. 1996. Patrones morfológicos y florísticos en los bosques andino-patagónicos de Argentina. *Ecología Austral*, 6, 94-100.
- Damascos M. A., Prado C. H. B. A. 2001. Leaf phenology and its associated traits in the wintergreen species *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Elaeocarpaceae). *Revista chilena de historia natural*, 74, 805-815. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2001000400008>

- Dezzotti A., Sancholuz L. 1991. Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. [*Austrocedrus chilensis* forest in Argentina: distribution, structure and stand growth]. Bosque, 12 (2), 43-52.
- Doll U., Mosqueira D., Mosqueira J., González B., Vogel H. 2016. Pruning maqui (*Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz) to optimize fruit production. Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2016.12.001>.
- Fredes C., Montenegro G., Zoffoli J. P., Gómez M., Robert P. 2012. Polyphenol content and antioxidant activity of maqui (*Aristotelia chilensis* [Molina] Stuntz) during fruit development and maturation in Central Chile. Chilean journal of agricultural research, 72, 582-589.
- Fredes C., Montenegro G., Zoffoli J. P., Santander F., Robert P. 2014. Comparison of the total phenolic content, total anthocyanin content and antioxidant activity of polyphenol-rich fruits grown in Chile. Ciencia e investigación agraria, 41(1), 49-60. 2014. DOI: 10.4067/S0718-16202014000100005.
- Fredes C., Yousef G., Robert P., Grace M., Lila M. A., Gómez M., Gebauer M., Montenegro G. 2014. Anthocyanin profiling of wild maqui berries (*Aristotelia chilensis* [Mol.] Stuntz) from different geographical regions in Chile. Journal of the Science of Food and Agriculture, 94, 2639-2648.
- Fuentealba-Sandobal V., Fischera S., Pinto A. A., Peña-Roja K. 2021. Maqui (*Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz), hacia el manejo sustentable del dosel: una revisión. Elsevier BV. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.113735>
- Gianoli E. (2004). Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. Fisiología Ecológica en plantas. Mecanismos y Respuestas al estrés en los ecosistemas, 13-25.
- González-Villagra J., Rodríguez-Salvador A., Nunes-Nesi A., Cohen J.D., Reyes-Díaz M. M. 2018. Age-related mechanism and its relationship with secondary metabolism and abscisic acid in *Aristotelia chilensis* plants subjected to drought stress. Plant Physiology and Biochemistry 124, 136–145.
- Guédon Y., Puntieri J. G., Sabatier S., Barthélémy S. 2006. Relative extents of preformation and neoformation in tree shoots: analysis by a deconvolution method. Ann. Bot. 98, 835-844. doi: [10.1093/aob/mcl164](https://doi.org/10.1093/aob/mcl164)
- Guillén F. D. (2010). El proceso de domesticación en las plantas. Casa del tiempo, 28, 66-70.
- Hallé F. (2001). Branching in plants. En V. Fleury, J. Gouyet, M. Léonetti (Eds.), Branching in nature: Dynamics and morphogenesis of branching structures,

from cell to river networks. Berlin Springer, 23-40. doi: 10.1007/978-3-662-06162-6_2.

- Hoffmann A., Farga C., Lastra J., Veghazi E. 1992. Medicinal Plants in Common Use in Chile. Claudio Gay Foundation, Santiago, Chile, 1992.
- Ishii H. T., Ford E. D., Kennedy M. C. 2007. Physiological and ecological implications of adaptive reiteration as a mechanism for crown maintenance and longevity. *Tree Physiol*, 27(3), 455-62. doi: 10.1093/treephys/27.3.455. PMID: 17241987.
- Kawamura K., y Takeda H. 2006. Cost and probability of flowering at the shoot level in relation to variability in shoot size within the crown of *Vaccinium hirtum* (Ericaceae). *New Phytol*, 171(1), 69-80. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01737.x. PMID: 16771983
- Lauri P. E. 2021. Tree architecture and functioning facing multispecies environments: We have gone only halfway in fruit-trees. *On the nature of things: essays New Ideas and Directions in Botany. American Journal of Botany*, 108(1), 3-7.
- Lauri P. E. 2019. Apple tree architecture and cultivation - a tree in a system. *Acta Hortic.* 1261. ISHS 2019. DOI 10.17660/ActaHortic.2019.1261.27.
- López G., Pallas B., Martínez S., Lauri P. E., Regnard J. L., Durel C. E., Costes E. 2015. Variación genética de rasgos morfológicos y transpiración en una colección de núcleos de manzana en condiciones de buen riego: hacia la identificación de morfotipos con alta eficiencia en el uso del agua. *PLoS One*, 10(12), e0145540.
- Lusk C. H., Del Pozo A. 2002. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology*, 27 173-182.
- Marchelli P., Pastorino M. J., Gallo L. A. 2021. Temperate Subantarctic Forests: A Huge Natural Laboratory. En: Pastorino, M.J., Marchelli, P. (eds) *Low Intensity Breeding of Native Forest Trees in Argentina*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-56462-9_2
- Mathieu A., Cournède P. H., Letort V., Barthélémy D., de Reffye P. 2009. Dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Annals of botany*, 103(8), 1173-1186.
- Matteucci S. D. 2012. Ecorregión bosques patagónicos. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora, 489-547.

- Misle E., Garrido E., Contardo H., González W. 2011. Maqui [*Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz]-the Amazing Chilean Tree: A Review. *Journal of agricultural science and agrotechnology B* 1, 473–482.
- Morales S., Ladio A. H. 2015. Complejos vegetales comestibles y medicinales en la Patagonia Argentina: sus componentes y posibles procesos asociados. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*. Lugar: Santiago; Año: 2015 vol. 14 p. 237 - 250
- Muñoz A., González M. E. 2013. *Aristotelia chilensis* (Mol) Stuntz, Maqui, Koelon, Clon, Maquei, Queldron. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: Autoecología 2º ed. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones, 166-172.
- Ochoa J. J., Moncunill E. L., Puntieri J. G., Guenuleo B. S., Stefe S. E., Cardozo M. L., Naon S. 2019. Saberes locales y frutos comestibles de plantas nativas en la Comarca Andina del Paralelo 42°(Patagonia, Argentina).
- Pastorino M. J., Fariña M. M., Bran D., Gallo, L. A. 2006. Extremos geográficos de la distribución natural de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 41(3-4), 307-311.
- Puntieri J., Torres C. D., Ghirardi S. 2013. Crecimiento y ramificación de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* (Nothofagaceae) bajo diferentes condiciones lumínicas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 48(2), 277-293.
- Robinson J., Harris S., Juniper B. 2001. Taxonomy of the genus *Malus* Mill. (Rosaceae) with emphasis on the cultivated apple, *Malus domestica* Borkh. *Plant systematics and evolution*, 226, 35–58. <https://doi.org/10.1007/s006060170072>.
- Rocha-Guzmán N. E., González-Laredo R. F., Moreno-Jiménez M. R., Gallegos-Infante J. A., Mancera-Rodríguez J., Rosales-Villarreal M. C. 2023. Kombucha analogs from maqui juice: Consortium age and sugar concentration effects on anthocyanin stability and its relationship with antioxidant activity and digestive enzyme inhibition. *Food Chemistry*, 421, 136158. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2023.136158>
- Roldán C. S., Caballé G., Fontana A., Viale M., Berli F. 2021. Maqui berry (*Aristotelia chilensis*) in natural populations of Argentinian Patagonia: morphological and biochemical traits by different forests (Coihue or Cypress) and latitudes. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 25, 100341.
- RStudio Team. 2022. RStudio: Integrated Development for R (Version 4.3.0). RStudio, PBC. Boston, MA. URL: <https://www.rstudio.com/>

- Sabatier S., Barthélémy D., Ducouso I. 2003. Periods of organogenesis in mono- and bicyclic annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Annals of Botany*, 92(2), 231-238.
- Salgado M. 2018. Dinámica de crecimiento primario de brotes anuales de las especies nativas leñosas *Aristotelia chilensis*, *Maytenus boaria*, *Schinus patagonicus* y *Diostea juncea* en condiciones de vivero. Trabajo Final de Licenciatura en Ciencias Biológicas, U. N. del Comahue. 78 pp.
- Salgado M., Torres C. D., Magnin A., Gereá M., Grosfeld J. E., Puntieri J. G., Stecconi M. 2020. Dinámica del crecimiento primario de especies leñosas en bosques lluviosos y de transición de la Patagonia Norte, Argentina. *Bosque* 41(2), 183-192, 2020 DOI: 10.4067/S0717-92002020000200183.
- Salinas J., Caballé G. 2021. MAQUI, El fruto silvestre de mayor importancia en Chile. Instituto Forestal Chile. Sucre 2397 - Ñuñoa. Santiago.
- Schmeda-Hirschmann G., Jiménez-Aspee F., Theoduloz C., Ladio A. 2019. Patagonian berries as native food and medicine. *Journal of Ethnopharmacology*, 241, 1-27.
- Soliani C., Aparicio A. G. 2020. Evidencia de determinación genética en el hábito de crecimiento de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser en los extremos de un gradiente de elevación. *Revista escandinava de investigación forestal*, 35 (5-6), 211-220.
- Souza M. S., Puntieri J. G., Barthélémy D., Brion C. 2000. Bud content and its relation to shoot size and structure in *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae). *Annals of Botany*, 85, 547-555. doi:10.1006/anbo.1999.1097
- Stecconi M., Quevedo L., Magnin A., Torres C., Lediuk K., Svriz M., Grosfeld J. 2017. Desarrollo de especies leñosas nativas y exóticas en cipresales patagónicas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 52, 507-522.
- Suzuki A. 2000. Patterns of vegetative growth and reproduction in relation to branch orders: the plant as a spatially structured population. *Trees (Berl.)*, 14(6), 329-333. doi:10.1007/s004680050226.
- Suwalsky M., Vargas P., Avello M., Villena F., Sotomayor C. P. 2008. Human erythrocytes are affected in vitro by flavonoids of *Aristotelia chilensis* (Maqui) leaves. *International Journal of Pharmaceutics*, 363, 85-90.
- Torres C. D., Magnin A., Varela S. A., Stecconi M., Grosfeld J. E., Puntieri J. G. 2018. Morpho-physiological responses of *Nothofagus obliqua* to light intensity and water status, with focus on primary growth dynamics. *Trees Struct. Funct.* 32, 1301-1314. doi: 10.1007/s00468-018-1712-1

- Tourn G. M., Barthélémy D., Grosfeld J. 1999. Una aproximación a la arquitectura vegetal: conceptos, objetivos y metodología. Boletín de la sociedad argentina de Botánica, 34(1-2), 85-99.
- Viale M., Bianchi E., Cara L., Ruiz L.E., Villalba R., Pitte P., Masiokas M., Rivera J., Zalazar L. 2019. Contrasting climates at both sides of the Andes in Argentina and Chile. *Frontiers in Environmental Science*, 7(5), 1-15.
- Villalba R., Veblen T. T. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in Northern Patagonia. *Ecology*, 79(8), 2624-2640. <https://doi.org/10.2307/176506>.
- Vogel H. I., Peñailillo P., Doll U., Contreras G., Catenacci G., González B. 2014. Maqui (*Aristotelia chilensis*): Morpho-phenological characterization to design high-yielding cultivation techniques. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 1(4), 123-133. <https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2014.09.001>.
- Vogel H., Razmilic I., San Martín J., Doll Ú., González B. 2005. Plantas medicinales chilenas: experiencias de domesticación y cultivo de Boldo, Matico, Bailahuén, Canelo, Peumo y Maqui.
- Yáñez M., Urzua J., Espinoza S., Peña V. 2021. Limited phenotypic variation in vulnerability to cavitation and stomatal sensitivity to vapor pressure deficit among clones of *aristotelia chilensis* from different climatic origins. *Plants*, 10(9), 1777.

8. Anexo

Luz	Alto	Bajo	Riego	Alto	Bajo
1E	12.50	87.50	1E	50.00	50.00
1S	54.84	45.16	1S	51.61	48.39
2E	40.00	60.00	2E	60.00	40.00
2R	42.31	57.69	2R	46.15	53.85
2S	58.33	41.67	2S	50.00	50.00
3R	81.82	18.18	3R	57.58	42.42
3S	66.67	33.33	3S	47.62	52.38

TABLA 4: Porcentajes de morfotipos para cada tratamiento.

	Clon	MT 1	MT 2	MT 3
Ciprés	16-11	88.89	11.11	0.00
	16-8	75.00	0.00	25.00
	18-18	33.33	22.22	44.44
	22-17	40.00	20.00	40.00
	22-4	66.67	22.22	11.11
	22-A	30.00	50.00	20.00
	2-7	50.00	30.00	20.00
	22-15	55.56	22.22	22.22
	2-m	50.00	37.50	12.50
Coihue	15-2	45.45	18.18	36.36
	3-A	16.67	50.00	33.33
	23-2	30.00	20.00	50.00
	15-10	45.45	27.27	27.27
	23-4	10.00	20.00	70.00
	13-1	42.86	14.29	42.86
	13-8	10.00	60.00	30.00
	CF	30.00	50.00	20.00
	13-9	40.00	10.00	50.00

TABLA 5: Porcentajes de Morfotipos para cada clon, discriminados por procedencia. Los clones masculinos se indican con violeta.

Luz	Alta	Baja	Riego	Elevado	Reducido
Amarillo	30	70	Amarillo	48	52
Celeste	54	46	Celeste	73	27
Verde	100	0	Verde	40	60
Rosa	54	46	Rosa	50	50

Clon	Amarillo	Celeste	Verde	Rosa
RALA	15	35	40	23
RBLA	16	19	60	31
RALB	33	38	0	27
RBLB	37	8	0	19

TABLA 7: Porcentajes de individuos de los grupos del cluster para cada tratamiento.

	Clon	Amarillo	Celeste	Verde	Rosa
Ciprés	16-11	55.56	44.44	0.00	0.00
	16-8	75.00	12.50	12.50	0.00
	18-18	11.11	22.22	44.44	22.22
	22-17	60.00	30.00	0.00	10.00
	22-4	33.33	44.44	0.00	22.22
	22-A	60.00	10.00	10.00	20.00
	2-7	60.00	20.00	10.00	10.00
	22-15	85.71	14.29	0.00	0.00
	2-m	75.00	12.50	12.50	0.00
Coihue	15-2	36.36	45.45	9.09	9.09
	3-A	33.33	25.00	25.00	16.67
	23-2	50.00	10.00	20.00	20.00
	15-10	54.55	18.18	9.09	18.18
	23-4	30.00	0.00	30.00	40.00
	13-1	66.67	16.67	0.00	16.67
	13-8	30.00	40.00	10.00	20.00
	CF	40.00	20.00	40.00	0.00
	13-9	40.00	0.00	20.00	40.00

TABLA 8: Porcentajes de individuos de cada grupo del cluster para cada clon, discriminados por procedencia. Los clones masculinos se indican con violeta.

Morfotipo	MT 1	MT 2	MT 3
Amarillo	54.88	29.27	15.85
Celeste	56.76	29.73	13.51
Verde	8.00	20.00	72.00
Rosa	3.85	26.92	69.23

TABLA 9: Porcentajes de individuos de cada grupo del cluster para cada Morfotipo.