

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

ESTUDIO DEL ESTADO HÍDRICO Y EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA EN
CLONES DE *Eucalyptus grandis* E HÍBRIDOS INTERESPECÍFICOS

por

Pablo DELLACASSA LUQUE
Gonzalo FIGAROLA SOSA

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo

MONTEVIDEO
URUGUAY
2016

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. (MSc.) Luis Viega

Ing. Agr. (MSc.) Silvia Ross

Ing. Agr. (MSc.) José Gándara

Fecha:

4 de agosto de 2016

Autor:

Pablo Dellacassa Luque

Gonzalo Figarola Sosa

AGRADECIMIENTOS

A nuestras familias, amigos y compañeros de esta casa de estudios.

A nuestros tutores, Ing. Agr. (MSc.) Luis Viega, Ing. Agr. (MSc.) Silvia Ross e Ing. Agr. (MSc.) José M. Gándara por todo su apoyo brindado.

A la Empresa Forestal Weyerhaeuser Productos S.A por brindarnos la posibilidad de llevar a cabo este trabajo de investigación y especialmente a Luciana Ingaramo (Programa de Productividad y Sustentabilidad).

Con mucho afecto y gratitud, les dedicamos este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VI
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. <u>OBJETIVOS</u>	1
1.1.1. <u>Objetivo general</u>	1
1.1.2. <u>Objetivos específicos</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	2
2.1. <u>CARACTERÍSTICAS GENERALES DE <i>Eucalyptus spp.</i></u>	2
2.2. <u>CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA DE LA REGIÓN</u>	2
2.3. <u>ESTADO HÍDRICO DEL VEGETAL</u>	3
2.3.1. <u>Potencial hídrico</u>	3
2.3.2. <u>Conductancia estomática</u>	4
2.3.3. <u>Fotosíntesis y transpiración</u>	5
2.4. <u>EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA</u>	5
2.4.1. <u>Eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA)</u>	6
2.4.2. <u>Eficiencia integrada en el uso del agua (EUAI)</u>	6
2.5. <u>CRECIMIENTO DEL RODAL</u>	7
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	9
3.1. <u>CARACTERÍSTICAS DEL SITIO</u>	9
3.2. <u>METODOLOGÍA</u>	9
3.2.1. <u>Potencial hídrico</u>	9
3.2.2. <u>Conductancia estomática y fotosíntesis</u>	9
3.2.3. <u>Eficiencia en el uso del agua</u>	10
3.2.4. <u>Variables dasométricas</u>	10
3.2.5. <u>Información meteorológica</u>	10
3.2.6. <u>Análisis estadístico</u>	10
4. <u>RESULTADOS</u>	11
4.1. <u>INFORMACIÓN METEOROLÓGICA</u>	11
4.1.1. <u>Temperatura y precipitación</u>	11
4.2. <u>PARÁMETROS HÍDRICOS</u>	12
4.2.1. <u>Potencial hídrico base (Ψ_b)</u>	12
4.2.2. <u>Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md})</u>	13
4.2.3. <u>Gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$)</u>	14

4.3. PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS.....	17
4.3.1. <u>Tasa fotosintética (A) y conductancia estomática (gs)</u>	17
4.3.2. <u>Tasa transpiratoria instantánea (E)</u>	22
4.4. RELACIÓN ENTRE POTENCIAL HÍDRICO Y TRANSPIRACIÓN.....	25
4.5. EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA.....	26
4.5.1. <u>Eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA)</u>	26
4.5.2. <u>Eficiencia integrada en el uso del agua (EUAI)</u>	26
4.5.3. <u>Relación entre EUA y EUAI</u>	27
4.6. VARIABLES DASOMÉTRICAS.....	28
5. <u>DISCUSIÓN</u>	30
5.1. POTENCIAL HÍDRICO	30
5.1.1. <u>Efecto genotípico</u>	30
5.1.2. <u>Gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$)</u>	31
5.1.3. <u>Dinámica estacional del ($\Delta\Psi_w$)</u>	31
5.2. ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA Y TRANSPIRACIÓN.....	31
5.3. EFICIENCIA INSTANTÁNEA EN EL USO DEL AGUA (EUA).....	32
5.4. EFICIENCIA INTEGRADA EN EL USO DEL AGUA (EUAI).....	32
5.5. EFECTO SOBRE VARIABLES DASOMÉTRICAS	32
6. <u>CONCLUSIONES</u>	34
7. <u>RESUMEN</u>	35
8. <u>SUMMARY</u>	36
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	37

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Correlación (Pearson, r) entre fotosíntesis neta (A , $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y conductancia estomática (g_s , $\text{molH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) por clon.....	19
2. Correlación (Pearson, r) entre el potencial hídrico mediodía (Ψ_{md} , MPa) y la tasa transpiratoria (E , $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) por clon.....	25
3. Correlación (Pearson, r) entre el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$, MPa) y la tasa transpiratoria (E , $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) por clon...	25
4. Correlación (Pearson, r) entre la eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA, $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}^{-1}$) y la discriminación isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) por clon.....	27
 Figura No.	
1. Temperatura promedio mensual ($^{\circ}\text{C}$) de la Unidad Experimental “La Magnolia” INIA. GRAS (Tacuarembó, Uruguay) entre diciembre/2013 y mayo/2014.....	11
2. Precipitación acumulada (mm) entre /2013 y mayo/2014 en la Unidad Experimental “La Magnolia” de INIA (Tacuarembó, Uruguay).	12
3. Potencial hídrico base (Ψ_b) por clon particionado por fechas de medición.....	13
4. Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md}) por clon particionado por fechas de medición.....	14
5. Gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) por clon particionado por fechas de medición.....	15
6. Relación entre el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) y el potencial hídrico base (Ψ_b) para el conjunto de datos.....	16
7. Relación entre gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) y potencial hídrico mediodía (Ψ_{md}) para el conjunto de datos.....	16

8. Potencial hídrico foliar (Ψ_b y Ψ_{md}) y evapotranspiración potencial (ETP), promedio entre diciembre/2013 y mayo/2014 para el conjunto de datos	17
9. Tasa fotosintética (A) por clon, febrero/2014.....	18
10. Conductancia estomática (gs) por clon, febrero/2014.....	18
11. Fotosíntesis neta (A) en función de la conductancia estomática (gs) para el conjunto de datos.....	19
12. Relación entre fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (gs) para el clon G.....	20
13. Relación entre fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (gs) para el clon GC.....	20
14. Relación entre fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (gs) para el clon GT.....	21
15. Relación entre fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (gs) para el clon GU.....	21
16. Tasa transpiratoria instantánea (E) por clon.....	22
17. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (gs) para el conjunto de datos.....	23
18. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (gs) para el clon G.....	23
19. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (gs) para el clon GC.....	24
20. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (gs) para el clon GT.....	24
21. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (gs) para el clon GU.....	25
22. Eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA) por clon, febrero/2014.....	26

23. Discriminación isotópica del carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) por clon.....	27
24. Diámetro a la altura del pecho (Dap) por clon.....	28
25. Altura total (Ht) por clon.....	29
26. Volumen (Vol) por clon.....	29

1. INTRODUCCIÓN

El género *Eucalyptus* cuenta con 600 taxones específicos y subespecíficos, estando la gran mayoría confinados en territorio australiano, (Pryor, 1976, 1981). En Uruguay, las plantaciones comerciales ocupan una superficie que supera el millón de hectáreas que se destinan a pulpa (rollos, chips) y biomasa para la obtención de energía (MGAP. DGF, 2013). La mayor parte del área cultivada con *E. grandis* se ubica en la región noreste y su destino es la producción de madera.

En los últimos años, el progreso genético condujo a la utilización de clones híbridos que alcanzan mayor rendimiento y eficiencia en el uso de recursos (agua, nutrientes, etc.). Sin embargo, se desconoce cómo varían parámetros hídricos y fotosintéticos en plantaciones locales, así como tampoco se conoce la eficiencia en el uso del agua de los clones utilizados. Dicha información sería de gran utilidad para la evaluación de genotipos promisorios, especialmente si se consideran los eventos cada vez más frecuentes de déficit hídrico.

1.1. OBJETIVOS

1.1.1. Objetivos generales

Estudiar la eficiencia en el uso del agua en clones de *E. grandis* e híbridos interespecíficos y su relación con el estado hídrico y crecimiento durante el segundo año posplantación.

1.1.2. Objetivos específicos

- a) Analizar la variación estacional del potencial hídrico foliar (base, mediodía y su gradiente) en distintos clones de uso comercial.
- b) Caracterizar los diferentes clones a través de parámetros relacionados con la actividad fotosintética y transpiratoria.
- c) Estudiar la eficiencia en el uso del agua (EUA) en estos clones mediante dos metodologías: EUA instantánea y EUA integrada.
- d) Analizar la relación entre la EUA de los distintos clones y variables dasométricas (diámetro de referencia, altura de fuste y tasa de crecimiento relativo).

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE *Eucalyptus spp.*

El *Eucalyptus grandis* (eucalipto, rose gum, “flooded gum”) es originario del continente australiano, se localiza en el este y también de forma disyunta en la región norte y centro, como así también en regiones costeras. La especie crece desde el nivel del mar hasta los 1100 m y su hábitat natural está comprendido entre los 19° S y 33° S (Hall et al., 1963). El área de origen abarca zonas húmedas, templado-cálidas, con un rango de temperatura que va desde 3 a 32 °C (FAO, 1981). En Uruguay, es una especie de uso frecuente debido a su conformación y velocidad de crecimiento (MGAP. DGF, 2013).

Especies de menor importancia en el país son *Eucalyptus tereticornis* (eucalipto colorado, forest red gum) y *Eucalyptus camaldulensis* (eucalipto colorado, river red gum). La primera especie es natural de Papúa-Nueva Guinea y de las regiones norte, centro-este y sur de Australia (6°-38° S). Su crecimiento se da desde el nivel del mar hasta los 1000 m en Australia y 1800 m en Papua-Nueva Guinea, mientras que el rango de temperaturas promedio está comprendido entre 1 y 36 °C (Boland et al., 1980). *Eucalyptus camaldulensis* es la especie de mayor distribución en Australia (12° 30'-38° S), creciendo hasta 700 m de altura y cubriendo un rango de temperatura promedio entre 3 y 40 °C (Hall et al., 1963). Ambas especies tradicionalmente fueron utilizadas con fines madereros para construcciones pesadas, columnas, durmientes, tableros y mueblería.

Eucalyptus urophylla (eucalipto, anpupu, “timor mountain gum”), de escaso cultivo en el país, es uno de los dos únicos eucaliptos que no es originario de Australia. Forma masas boscosas en islas de Indonesia entre 8° 30'-10° S, en altitudes de 350 a casi 3000 m sobre el nivel del mar con un rango de temperatura desde los 17 a 29 °C (Turnbull et al., 1978). Su uso va desde la construcción general, carpintería, combustible y también celulosa.

2.2. CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA DE LA REGIÓN

En Uruguay la temperatura promedio es de 17,5 °C, con una isoterma de 18 °C para la región de estudio (Tacuarembó). La precipitación media anual oscila entre 1300 a 1400 mm y la humedad relativa media oscila entre 73 y 75%, siendo enero el mes más seco (65%) y julio el mes más húmedo (80%). En base diaria, los máximos se registran durante la madrugada (90%) y los mínimos luego del mediodía (45%) (MDN. DNM, s.f.). La radiación solar neta es el resultado del intercambio de radiación de onda larga y onda corta que recibe,

emite y refleja una superficie. En el norte del Uruguay está comprendida entre 4,4 y 4,6 kWh⁻¹ m⁻² (Abal, 2010).

La evapotranspiración comprende la pérdida de agua a través de los vegetales y la evaporación directa desde el suelo (Penman, 1948). Rivas (2004) define evapotranspiración potencial (ETP) como la máxima capacidad de agua que puede evaporarse desde el suelo cubierto de vegetación, con desarrollo óptimo y sin limitaciones hídricas. También define evapotranspiración real como la cantidad de agua perdida en función de las condiciones atmosféricas, contenido de agua del suelo y de las características de la vegetación. La ETP promedio en el departamento de Tacuarembó es de 1,06 mm durante el mes más frío (julio) y 5,24 mm en el mes más cálido (enero) (INIA. GRAS, 2016).

2.3. ESTADO HÍDRICO DEL VEGETAL

El agua es uno de los factores ambientales que afecta el crecimiento vegetal. Frecuentemente, se utiliza el potencial hídrico (Ψ_w) como indicador del estado hídrico de los tejidos, ya que está relacionado con la apertura estomática y por consiguiente, con la actividad transpiratoria (White et al., 2000). A pesar que los eucaliptos evolucionaron en un ambiente seco, los cambios en el estado hídrico afectan considerablemente su fisiología y capacidad de crecimiento (Batchelard 1986a, 1986b, Metcalfe et al. 1990, Whitehead y Beadle 2004).

2.3.1. Potencial hídrico (Ψ_w)

El potencial hídrico (Ψ_w) expresa el trabajo ejercido sobre una masa de agua para llevarla al estado energético del agua libre y se expresa en unidades de presión (MPa) (Azcón-Bieto y Talón, 2008). Una de las ventajas de su medición es que permite predecir la dirección del flujo entre distintos puntos del sistema suelo-planta-atmósfera (Taiz y Zeiger, 2010). Existen varios componentes del Ψ_w que definen su valor en los tejidos, siendo los más relevantes: potencial de presión (Ψ_p) y el potencial osmótico (Ψ_s). Los potenciales mátricos (Ψ_m) y gravitacional (Ψ_g) solo se consideran en situaciones particulares (Azcón-Bieto y Talón 2008, Taiz y Zeiger 2010).

El movimiento del agua en el suelo ocurre desde regiones más húmedas hacia otras más secas siguiendo un gradiente de potencial hídrico. Este movimiento puede darse por difusión (cortas distancias) o por flujo de masas (largas distancias). El agua ingresa a la planta siguiendo el $\Delta\Psi_w$ entre el suelo y la raíz para luego atravesar la corteza y endodermis (mayoría de las dicotiledóneas). Una vez en el xilema, el ascenso ocurre por la tensión que produce la transpiración. Este movimiento es explicado por la teoría tenso-coheso-transpiratoria (Zimmermann 1978, Zimmermann et al. 1995) y a medida

que la actividad transpiratoria se incrementa, el Ψ_w disminuye (Pallardy 2007, Taiz y Zeiger 2010).

El Ψ_w presenta una dinámica temporal en función de la demanda atmosférica. Durante la mañana, el aumento de tensión que genera la transpiración está regulado por células parenquimáticas del xilema y en estas condiciones el Ψ_w disminuye lentamente (Zimmermann et al. 1995, Larcher 2003). El descenso abrupto del potencial hídrico foliar (Ψ_{md}) próximo al mediodía promueve el cierre temporal de estomas. De esta forma, se reduce la actividad transpiratoria y los daños por cavitación y embolia en los conductos xilemáticos (Zimmermann et al. 1995, Larcher 2003). El Ψ_{md} constituye un parámetro relevante porque los árboles regulan su tasa transpiratoria en función del Ψ_w foliar (Ewers et al., 2000), el cual es un indicador del nivel de estrés (McCutchan y Schackel, 1992).

Por otro lado, el Ψ_w foliar medido antes del amanecer (Ψ_{base}) está correlacionado con el potencial hídrico del suelo, ya que durante la noche los estomas permanecen cerrados y los valores del Ψ_w interno de la planta tienden a igualarse (Begg y Turner, 1970). Frecuentemente, se utiliza el Ψ_{base} para estimar los cambios en los niveles de estrés hídrico, asociados al agua del suelo. En *Eucalyptus* se reportaron valores inferiores a -4 MPa (White et al., 2000) en situaciones particulares. No obstante, existen evidencias de movimientos de agua en el suelo (redistribución hidráulica) asociados al fenómeno denominado “transpiración nocturna” (Jackson et al. 2000, Larcher 2003, Domec et al. 2004).

2.3.2. Conductancia estomática (gs)

La apertura estomática es el principal control que ejercen las plantas sobre la pérdida de agua (Schulze et al., 1994) ya que determina la capacidad de intercambio gaseoso. Su valor se expresa mediante la conductancia estomática (gs) y depende directamente de la concentración de CO_2 , del déficit de presión de vapor del aire (Dpv) y de la irradiancia. Además, el proceso de apertura estomática regula el Ψ_w foliar (Tyree y Sperry 1988, Jones y Sutherland 1991) y esto permite mantener la homeostasis hídrica de los tejidos (Azcón-Bieto y Talón, 2008). Por lo tanto, la regulación de la apertura estomática es fundamental para evitar la transpiración excesiva y un descenso abrupto del Ψ_w foliar (Franks et al., 2007).

La irradiancia (PAR), el déficit de presión de vapor (Dpv) y el estado hídrico de las hojas (Landsberg y Gower, 1997) son los principales factores del ambiente que actúan sobre gs. Además del cierre estomático (opera a

corto plazo), los vegetales desarrollan respuestas adaptativas en función de la variación de estos factores. Por ejemplo, en condiciones de estrés hídrico existe una reducción del número y diámetro de vasos de xilema. Estas modificaciones permiten reducir g_s a mediano plazo (semanas), evitando así la transpiración excesiva (Eamus et al., 2000).

La respuesta combinada de g_s a los cambios en D_{pv} y al Ψ_w foliar antes del amanecer puede ser utilizada para distinguir si una especie de *Eucalyptus* evita o tolera la sequía. Se reportaron valores de g_s entre 0,2 y 0,98 molH₂O m⁻² s⁻¹ en *Eucalyptus*. Promedialmente en condiciones hídricas no limitantes, se reportan 0,44 molH₂O m⁻² s⁻¹ en *E. grandis*, 0,50 molH₂O m⁻² s⁻¹ en *E. camaldulensis* y 0,74 molH₂O m⁻² s⁻¹ en *E. tereticornis* (Whitehead y Beadle, 2004).

2.3.3. Fotosíntesis (A) y actividad transpiratoria (E)

La fotosíntesis (A) es el proceso más importante y definitorio de todas las plantas verdes (Cowan, 1977). Los vegetales ceden agua a la atmósfera para lograr el ingreso de CO₂, fijando solamente 1 mol de CO₂ por cada 200 a 400 moles de H₂O transpirada. Por lo tanto, existe un compromiso entre ganancia de carbono y transpiración que limita A y que determina la eficiencia en el uso del agua. Existe una relación directa entre A y g_s (Medlyn et al. 2001, Lewis et al. 2002, Kreuzwieser y Gessler 2010).

Lewis et al. (2011) observaron que la respuesta de A frente a cambios de g_s fue similar en varios eucaliptus: *E. argophloia*, *E. dunnii*, *E. globulus* (especies asociadas a hábitats de humedad moderada), *E. sideroxylon* y *E. tereticornis* (ambientes áridos). Sin embargo, *E. camaldulensis* (ambientes húmedos) presentó menor A que el resto pero con valores de g_s similares. Además, existieron diferencias inter-específicas en el patrón diario de g_s las cuales explicarían en gran medida (hasta el 93%) la variación de A. Los autores señalaron que g_s juega un papel importante en el balance de carbono, aún si la demanda atmosférica es baja.

La actividad transpiratoria (E) es explicada por la teoría tenso-coheso-transpiratoria, la cual define el transporte del agua a grandes distancias en los tejidos (Tyree et al. 1994, Zimmermann et al. 1995, Sperry et al. 1996, Cochard et al. 2000). En un bosque homogéneo y poco denso, la E individual es responsable de más del 90% de la pérdida por evapotranspiración del cultivo (Kaufmann y Kelliher, 1991). E depende en gran medida del D_{pv} y de g_s , los cuales son parámetros importantes para estudiar la eficiencia en el uso de agua (Leuning et al. 1991, Roberts y Rosier 1993). Sin embargo, incrementos de D_{pv}

y E no se traducen necesariamente en aumentos de A, ya que existen factores de la planta que actúan sobre los tres parámetros (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

2.4. EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA

La eficiencia en el uso del agua (EUA) es una medida de la efectividad de los estomas en maximizar la fotosíntesis, reduciendo al mismo tiempo la pérdida de agua por transpiración. EUA es un parámetro que puede definirse a distintos niveles, desde una hoja hasta una comunidad o cultivo (Azcon-Bieto y Talón, 2008). La medida de la EUA a escala foliar tiene un enorme valor experimental. Uno de los principales motivos es que brinda información sobre la EUA a nivel de planta entera de un modo relativamente sencillo. Se definen la EUA instantánea y la EUA integrada. La primera se obtiene a partir de mediciones instantáneas de intercambio gaseoso a nivel foliar. La segunda se obtiene mediante análisis de isótopos estables de carbono y permite conocer el comportamiento de gs en una escala temporal mayor (Medrano et al., 2007).

2.4.1. EUA instantánea (EUA)

La EUA instantánea a escala foliar es el cociente A/E. Farquhar et al. (1989) estudiaron esta relación y resaltaron la importancia de la EUA para describir la relación entre fotosíntesis y transpiración, que se define como la proporción molar del carbono asimilado sobre el agua transpirada. Whitehead y Beadle (2004) observaron que los factores que permiten una capacidad fotosintética más alta por unidad de área foliar pueden aumentar la EUA. En términos del cultivo, la productividad y la evapotranspiración también dependen de la vegetación natural presente en el tapiz (Ehleringer y Mooney 1983, Jarvis y McNaughton 1986, Stanhill 1986, Baldocchi et al. 1987, Stephenson 1990).

La EUA depende de factores de planta (ej. genotipo) y de ambiente (Dpv). Por este motivo, un mismo grado de apertura estomática puede traducirse en tasas fotosintética y transpiratoria muy diferentes. Esta forma de cuantificar la EUA presenta como principal limitación el hecho de ser una medida puntual que corresponde a un periodo breve de tiempo y por ello, altamente variable (Bacon, 2004). Se mide mediante el análisis de gases por infrarrojo (IRGA, por su sigla en inglés).

2.4.2. EUA integrada (EUA_i)

Durante la difusión gaseosa y la fotosíntesis ocurre discriminación de isótopos del carbono. La RubisCO (principal enzima fijadora de CO₂) discrimina fuertemente el isótopo pesado (¹³CO₂) frente al isótopo liviano, (¹²CO₂). Por otra parte, durante la difusión existe discriminación pero es más débil que la

realizada por las enzimas. Cuando los estomas están abiertos y las resistencias a difusión son bajas, existe mayor discriminación en contra del $^{13}\text{CO}_2$ ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$). Por lo tanto, los períodos con mayor abundancia relativa del isótopo pesado están relacionados con valores menores de gs y viceversa. Debido a esto, la EUA_i es útil para analizar diferencias genotípicas, ya que integra la fijación de carbono durante toda la vida de la hoja (Azcon-Bieto y Talón, 2008).

Existe una relación lineal entre el grado de discriminación ($\Delta^{13}\text{C}$) y la concentración interna del CO_2 (Hubick et al., 1988). Puesto que la EUA se relaciona con la concentración de CO_2 interna, existe una relación lineal inversa entre $\Delta^{13}\text{C}$ y EUA (Le Roux et al., 1996). Por lo tanto, $\Delta^{13}\text{C}$ puede proporcionar una medida indirecta de la variación de EUA (Farquhar et al. 1982a, Farquhar y Richards 1984). Además, el valor de $\Delta^{13}\text{C}$ se corresponde con una estimación de la relación entre el carbono intercelular y atmosférico (C_i/C_a), integrada durante la vida de la hoja (Squeo y Ehleringer, 2004).

Por otra parte, la $\Delta^{13}\text{C}$ foliar en especies C3 está relacionada con EUA de la planta y por lo tanto, con la acumulación de materia seca (Farquhar et al. 1982a, Farquhar y Richards 1984, Hubick et al. 1986, Martin y Thorstenson 1988, Vos y Groenwold 1989). En *Eucalyptus*, el conocimiento de las bases genéticas en las diferencias de $\Delta^{13}\text{C}$ puede ser útil para seleccionar materiales (clones/especies) con mayor resistencia a condiciones adversas, principalmente sequías estacionales (Le Roux et al., 1996).

Le Roux et al. (1996) estudiaron la EUA integrada en clones de *E. grandis*, *E. grandis x camaldulensis*, y *E. grandis x nitens*. Los autores reportaron que la variación clonal de $\Delta^{13}\text{C}$ está asociada con la variación de EUA, independientemente de la disponibilidad de agua del suelo. Además, señalaron que la $\Delta^{13}\text{C}$ a partir de extractos de fibras foliares permite calcular la EUA en los diferentes clones.

La EUA también puede obtenerse a partir del análisis de discriminación de carbono en madera. MacFarlane y Adams (1998) midieron la $\Delta^{13}\text{C}$ en los anillos de crecimiento de *Eucalyptus globulus* de 6 años en sitios contrastantes. Los resultados arrojaron diferencias en $\Delta^{13}\text{C}$ entre sitios con distinta disponibilidad de agua, los que a su vez se correlacionaron con la EUA estimada en cada caso.

2.5. CRECIMIENTO DEL RODAL

La actividad forestal en Uruguay está basada en especies de rápido crecimiento con predominancia del género *Eucalyptus* (70% de la superficie) sobre el resto de las especies (Bennadji, 2007). *Eucalyptus grandis* presenta

una elevada capacidad de crecimiento y los usos de su madera son variados, por lo cual constituye una de las principales especies cultivada (25% de superficie forestada). La superficie cultivada también está compuesta por rodales de *E. camaldulensis*, *E. tereticornis* y *E. urophylla* (MGAP. DGF, 2013).

E. grandis es una especie de rápido crecimiento que se cosecha generalmente a edades tempranas con fines celulósicos, aunque también es utilizado con rotaciones largas para madera de calidad (Böthig et al., 2008). Doldán (2008) relevó plantaciones comerciales en diferentes regiones del país y obtuvo valores de incremento medio anual (IMA) en torno a 28 m³/ha/año. Esto representa un crecimiento anual mayor que *E. dunnii* o *E. globulus* “Jeeralang”. Frecuentemente, las plantaciones son sometidas a podas y raleos sistemáticos que repercuten en el crecimiento y en la calidad de la madera.

En Brasil, Stape (2002) señaló que el máximo valor de crecimiento en plantaciones clonales de *E. grandis* de seis años, (20 ton/ha/año, expresado en incremento medio anual) es la tasa más alta registrada en leñosas en ese lugar. Esto confirma el elevado potencial productivo de estos materiales. Asimismo, este potencial es consistente con los altos valores de área foliar, apertura estomática y actividad fotosintética obtenidos.

La relación entre EUA y tasa de crecimiento en clones de dieciséis meses de este tipo ha sido estudiada exhaustivamente por Le Roux et al. (1996). Los autores observaron que la acumulación de biomasa se correlaciona negativamente con la marca isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$) y por lo tanto, con el valor de discriminación (Δ) de los clones evaluados (1,49 kg, -24,8 ‰ y 1,6 kg, -25,7 ‰ de acumulación de materia seca y $\delta^{13}\text{C}$ respectivamente).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. CARACTERÍSTICAS DEL SITIO

El trabajo se realizó en un predio perteneciente a Weyerhaeuser Uruguay (31°38'6.98"S, 55°54'17.60"W). La zona presenta suelos moderadamente profundos, de textura franco arenosa, de color pardo oscuro, baja fertilidad y buen drenaje (MGAP. RENARE, s.f.). Los mismos corresponden al grupo CO.N.E.A.T. 7.2., que está representado por areniscas de Tacuarembó (Molfino, 2002). En diciembre de 2013 se confirmó un perfil típico de la unidad Tacuarembó, tratándose de un Luvisol (suelo desaturado lixiviado), con horizonte Ap (perturbado) de 20 cm, seguido de un horizonte A de 15 cm. Ambos horizontes presentaron buen drenaje debido a su textura franco arenosa y estructura de bloques angulares.

3.2. METODOLOGÍA

En agosto de 2012 se instaló un ensayo para la evaluación de 4 clones: *E. grandis* (G), *E. grandis x camaldulensis* (GC), *E. grandis x tereticornis* (GT) y *E. grandis x urophylla* (GU) que se plantaron en 5 bloques completamente al azar. En el presente estudio se consideraron solamente 3 bloques. Los clones (genotipos) se consideraron como parcelas, aleatoriamente distribuidas y con 10 árboles cada una. En cada parcela se seleccionaron 2 árboles al azar para la medición de potencial hídrico, variables dasométricas y parámetros fotosintéticos.

3.2.1. Potencial hídrico

Se seleccionaron hojas del sector medio de la copa, plenamente iluminadas. El potencial hídrico se midió en hojas de un año utilizando cámara de presión (PMS Instrument Corp®, Corvallis, OR, USA) (Schölander et al., 1965). El Ψ_w hídrico base (Ψ_b) (MPa) se midió próximo al alba. Esta medida, dependiendo el momento del año, se tomó entre las 03:30 y las 05:30 hs. Se obtuvo el promedio por árbol a partir de 3 mediciones en cada uno. El Ψ_w mediodía (Ψ_{md}) (MPa) se midió de la misma forma que Ψ_b , entre las 10:30 y 15:00 hs. Se calculó el promedio por árbol y el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w = \Psi_b - \Psi_{md}$). Las mediciones se efectuaron con frecuencia bimestral en las siguientes fechas: 05/12/2013, 27/02/2014, 27/03/2014, y 31/05/2014.

3.2.2. Conductancia estomática y fotosíntesis

Se midió conductancia estomática foliar (gs) ($\text{molH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiración instantánea ($\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y fotosíntesis ($\mu\text{molCO}_2 \text{m}^2 \text{s}^{-1}$)

mediante análisis de gases por infrarrojo (LI-6400 LI-COR[®], Lincoln, NE). Las mediciones se realizaron en horas próximas al mediodía el 26/02/2014. Con la información obtenida se calculó la eficiencia instantánea en el uso de agua (EUA) de cada genotipo.

3.2.3. Eficiencia integrada en el uso del agua

En mayo de 2014 se colectaron muestras de hojas del año (3 por árbol) en los mismos árboles en que se midió el potencial hídrico. Las mismas fueron molidas con molino de cuchillas fijas y móviles (MA580 Marconi[®]) y luego un molino rotatorio (200 Vial Rotator Sampletek[®]). Cada muestra fue pesada en cápsulas de estaño e introducida en un analizador elemental (1112 FlashEA[®]), acoplado a un espectrómetro de masa (DELTAplus Thermo Finningan[®]) en el cual se determinó la abundancia natural de ¹³C. La precisión (desviación estándar) de la determinación fue de 0,3 partes por mil (‰), la relación isotópica se expresó en notación delta (δ^{13}) en ‰ respecto al estándar Pee Dee Belemnite (PDB) (Berriol et al., 2014). La información se utilizó para calcular el valor de discriminación isotópica de carbono (Δ , ‰) como $\Delta = (\delta^{13} C_a - \delta^{13} C_{hoja}) / (1 + \delta^{13} C_{hoja} / 1000)$ (Farquar et al., 1982).

3.2.4. Variables dasométricas

La información ligada al crecimiento del rodal en el ensayo fue suministrada por Weyerhaeuser S.A. Las medidas utilizadas correspondieron a diámetro de referencia (Dap) (m) y altura total del fuste (Ht) (m) para cada árbol seleccionado y todas ellas fueron tomadas en los mismos meses en que se midió potencial hídrico. A partir de estos datos se pudo calcular el volumen por árbol (Vol) (m³) y la tasa de crecimiento relativo (TCR) (%) de los árboles. A su vez, se midieron todos los árboles de las parcelas en la última fecha.

3.2.5. Información meteorológica

Se obtuvieron los datos de la temperatura promedio del aire (°C), precipitaciones efectivas (mm), y evapotranspiración (kPa) (FAO, 1998) de la estación meteorológica de INIA ubicada en la Unidad Experimental "La Magnolia" (31°42'00.0"S, 55°49'00.0"W) (INIA. GRAS, 2016).

3.2.6. Análisis estadístico

La información fue procesada con el paquete InfoStat[®] versión 2009 (Universidad Nacional de Córdoba, Argentina). Se efectuaron ANAVA y la comparación de medias fue hecha mediante tests de Tukey ($p < 0,05$).

4. RESULTADOS

4.1. INFORMACIÓN METEOROLÓGICA

4.1.1. Temperatura y precipitación

La temperatura mostró una evolución similar al promedio histórico (20,6 °C, MDN. DNM, s.f.) para las fechas de medición (Figura 1). La precipitación acumulada durante el verano de 2014 fue 551,4 mm, alcanzando un máximo en febrero con 254,1 mm (Figura 2). Este último mes presentó un aumento de 15,3% respecto al promedio histórico. A su vez, la precipitación de 2014 fue 22,2% mayor al promedio anual (1400 mm) (MDN. DNM, s.f.).

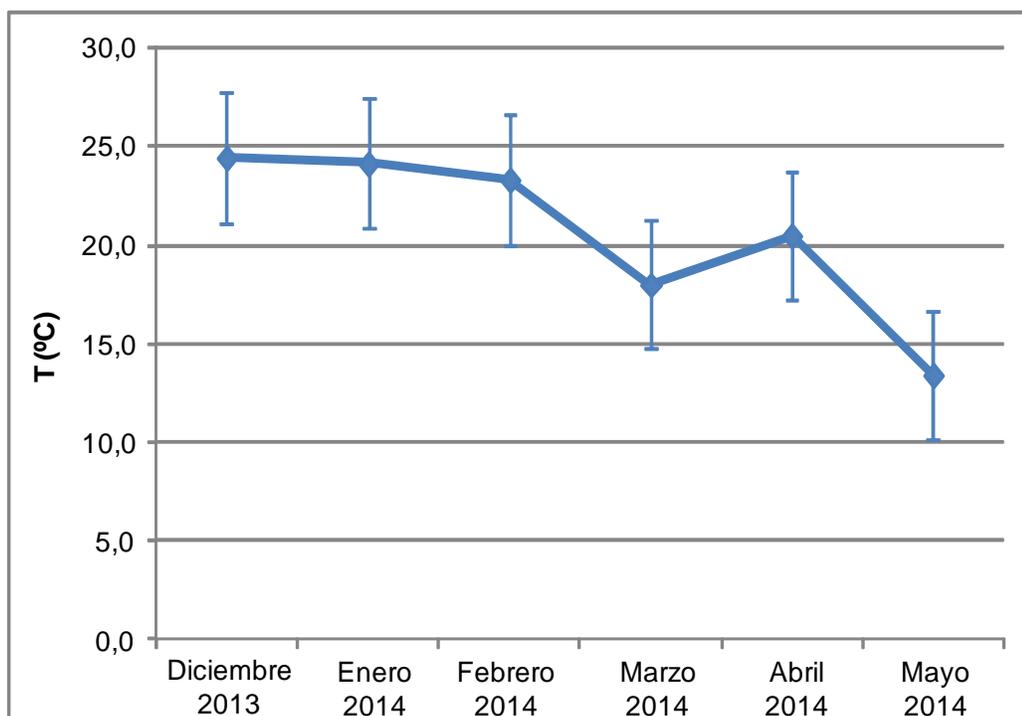


Figura 1. Temperatura promedio mensual (T, °C) registrada en la Unidad Experimental “La Magnolia” INIA. GRAS (Tacuarembó, Uruguay) entre diciembre/2013 y mayo/2014

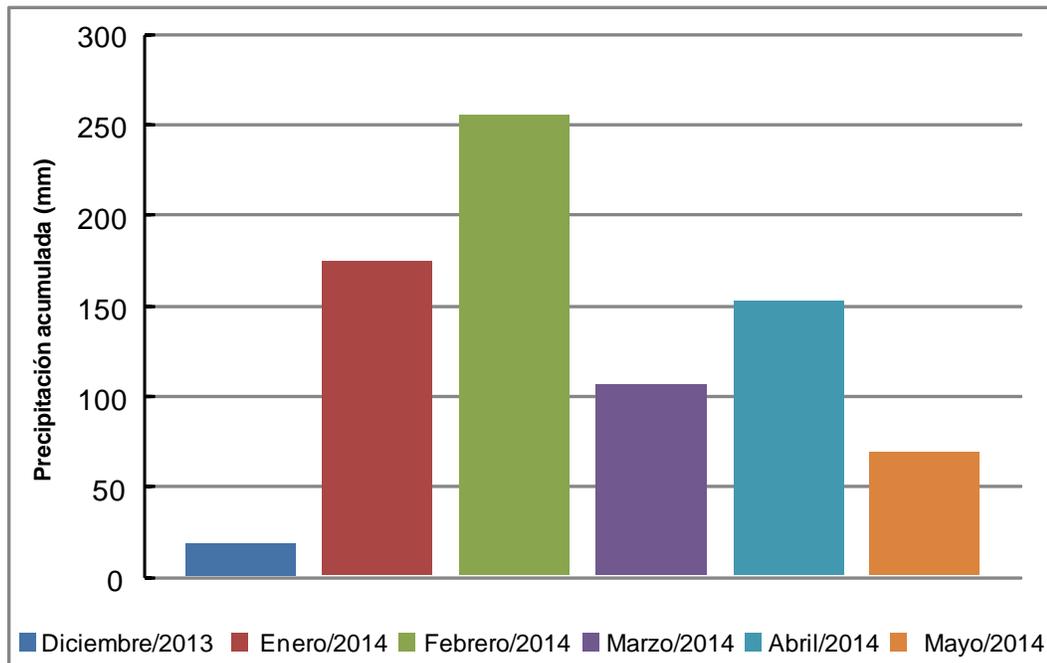


Figura 2. Precipitación acumulada (mm) entre diciembre/2013 y mayo/2014 en la Unidad Experimental “La Magnolia” de INIA (Tacuarembó, Uruguay)

4.2. PARÁMETROS HÍDRICOS

4.2.1. Potencial hídrico base (Ψ_b)

El potencial hídrico base (Ψ_b) presentó diferencias significativas entre fechas ($p < 0,0001$) y clones ($p < 0,0018$), además hubo interacción clon*fecha ($p < 0,0001$). El clon G presentó los valores más bajos, que fueron observados en febrero y en mayo/2014 (Figura 3).

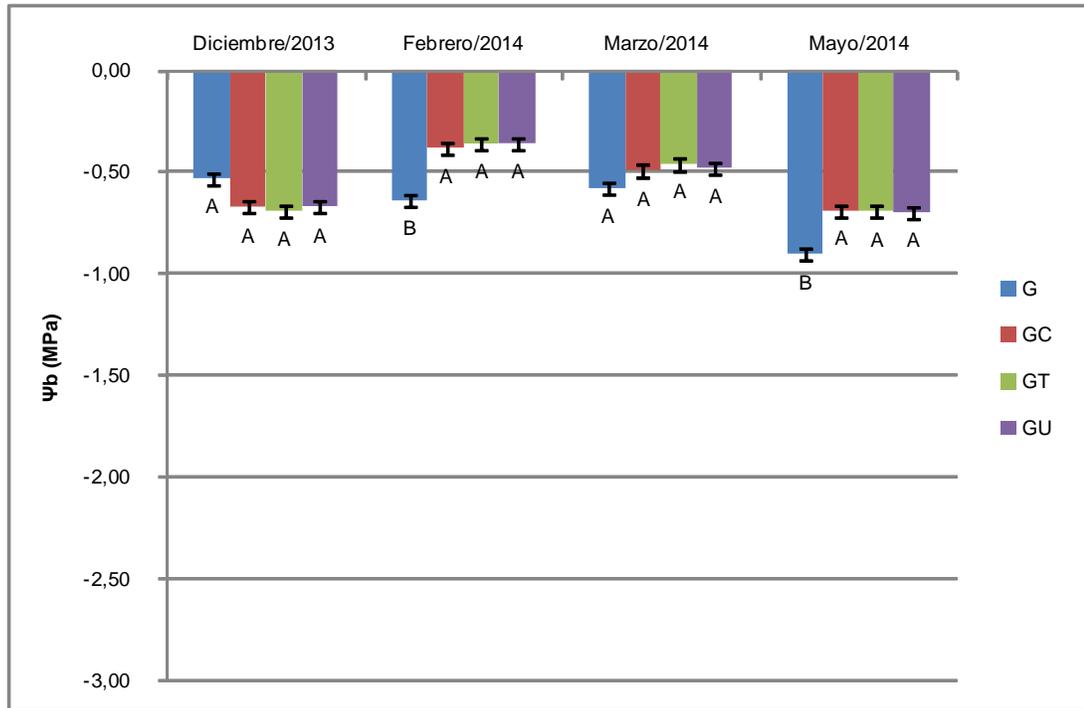


Figura 3. Potencial hídrico base (Ψ_b) por clon y fechas; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

4.2.2. Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md})

El potencial hídrico mediodía (Ψ_{md}) también mostró diferencias significativas entre clones ($p < 0,0001$) y entre fechas ($p < 0,0001$), además hubo interacción clon*fecha ($p < 0,0001$). Las variaciones observadas para el conjunto de datos fueron de mayor magnitud que las registradas en el Ψ_b . El mayor Ψ_{md} fue observado en los clones G ($-1,55 \pm 0,008$ MPa) y GU ($-1,52 \pm 0,008$ MPa) y el menor lo presentó GT ($-1,96 \pm 0,008$) (Figura 4).

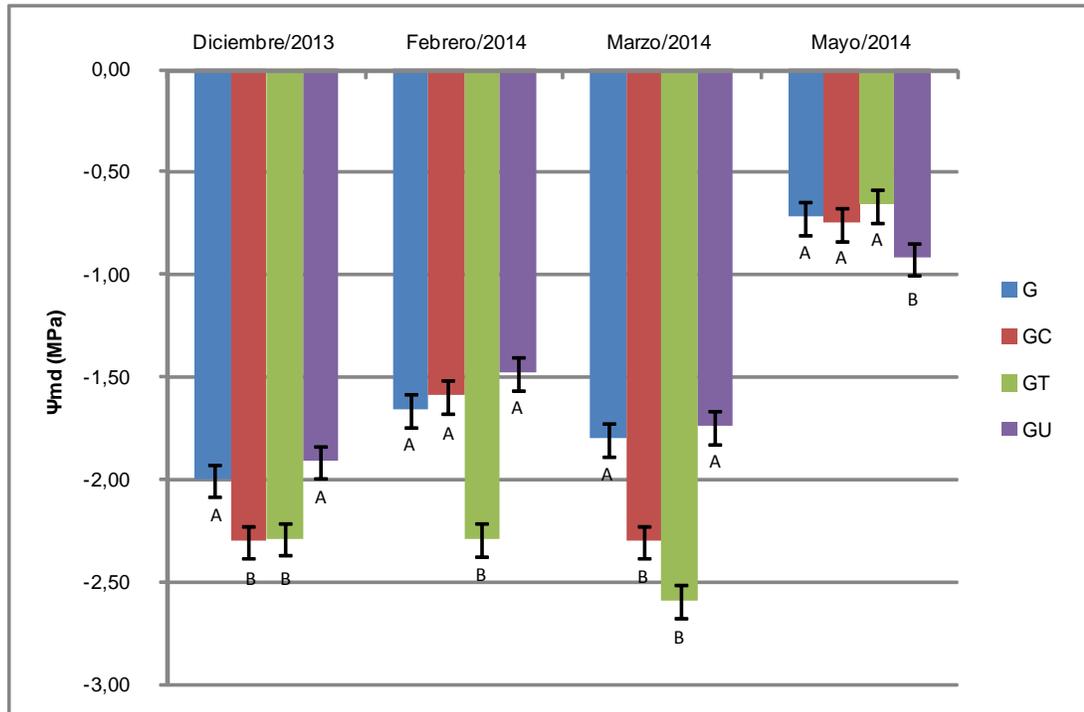


Figura 4. Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md}) por clon y fecha; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

4.2.3. Gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$)

El gradiente de potencial hídrico varió en términos estacionales, con máximos durante el verano (diciembre/2013) y mínimos en otoño (mayo/2014). Los valores variaron en función del clon ($p < 0,0001$) y fecha ($p < 0,0001$), además hubo interacción clon*fecha ($p < 0,0001$). Los clones G y GU mostraron valores inferiores al resto. Por otro lado, GT fue el genotipo con mayor $\Delta\Psi_w$ durante todo el período de estudio. De todas formas, existió variación entre fechas (Figura 5).

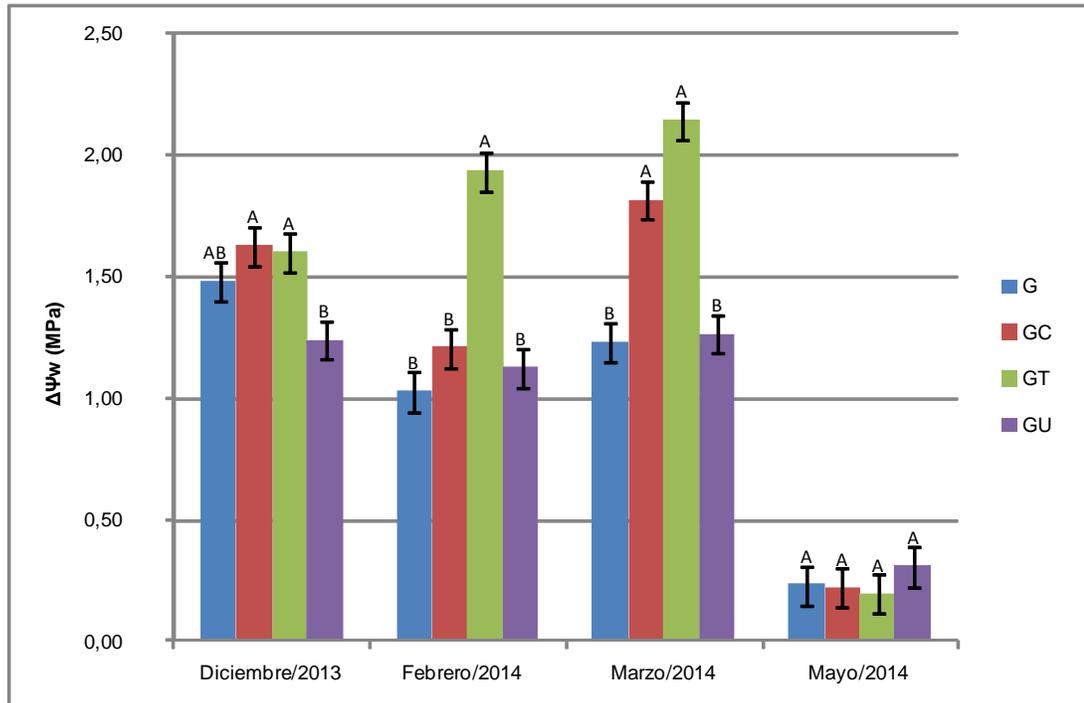


Figura 5. Gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) por clon y fecha; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

El gradiente de potencial hídrico se relacionó de diferente modo con Ψ_b y Ψ_{md} . Existió una relación lineal directa entre $\Delta\Psi_w$ y Ψ_{md} ($r=0,91$), mientras que la asociación entre $\Delta\Psi_w$ y Ψ_b fue significativamente menor ($r=0,46$). En las Figuras 6 y 7 se representan los modelos ajustados para cada una de ellas.

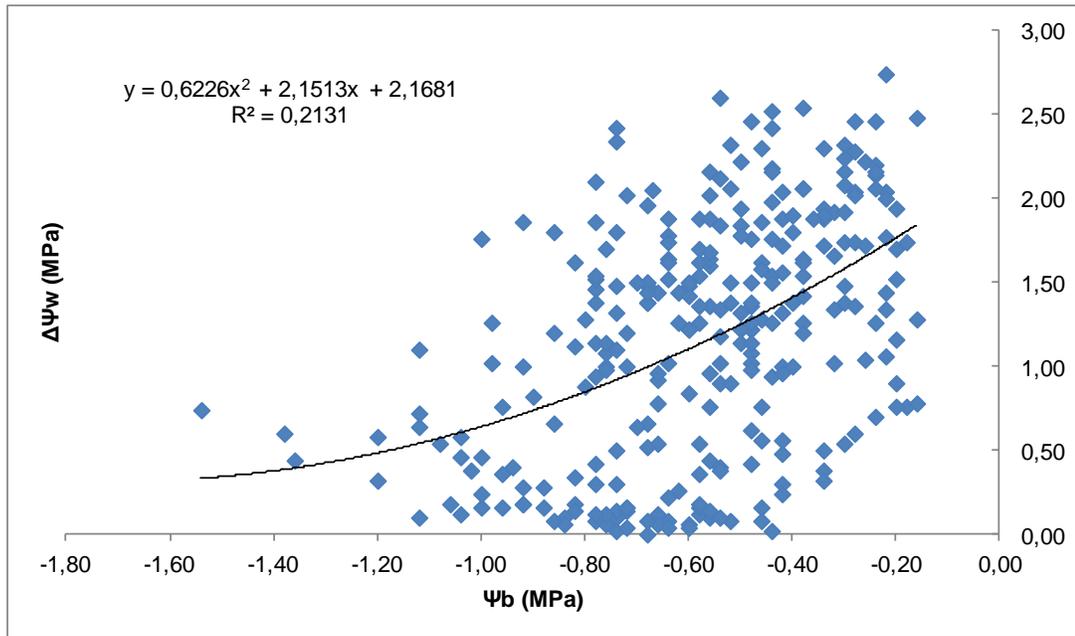


Figura 6. Relación entre el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) y el potencial hídrico base (Ψ_b) para el conjunto de datos

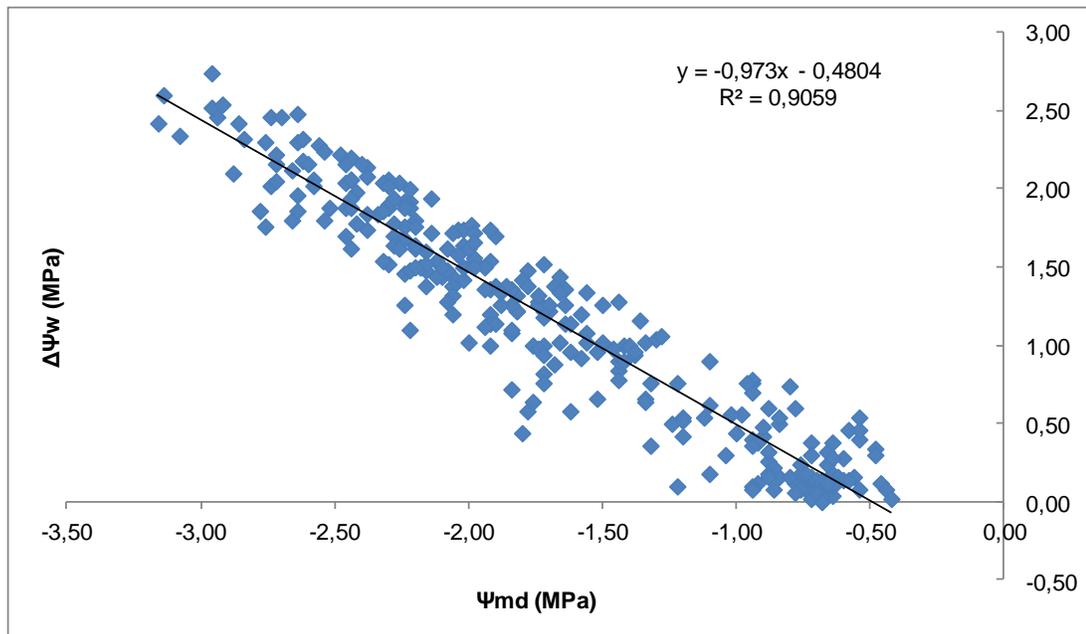


Figura 7. Relación entre gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) y potencial hídrico mediodía (Ψ_{md}) para el conjunto de datos

También se calculó la evapotranspiración potencial (promedio para la Estación Experimental “La Magnolia” de INIA) y se relacionó con el potencial hídrico y con el $\Delta\Psi_w$. La ETP presentó un curso estacional con máximos a finales de primavera (diciembre/2013) y mínimos en otoño (mayo/2014). Estos máximos se correspondieron con el período de menor Ψ_{md} y con la mayor diferencia entre Ψ_b y Ψ_{md} (Figura 8).

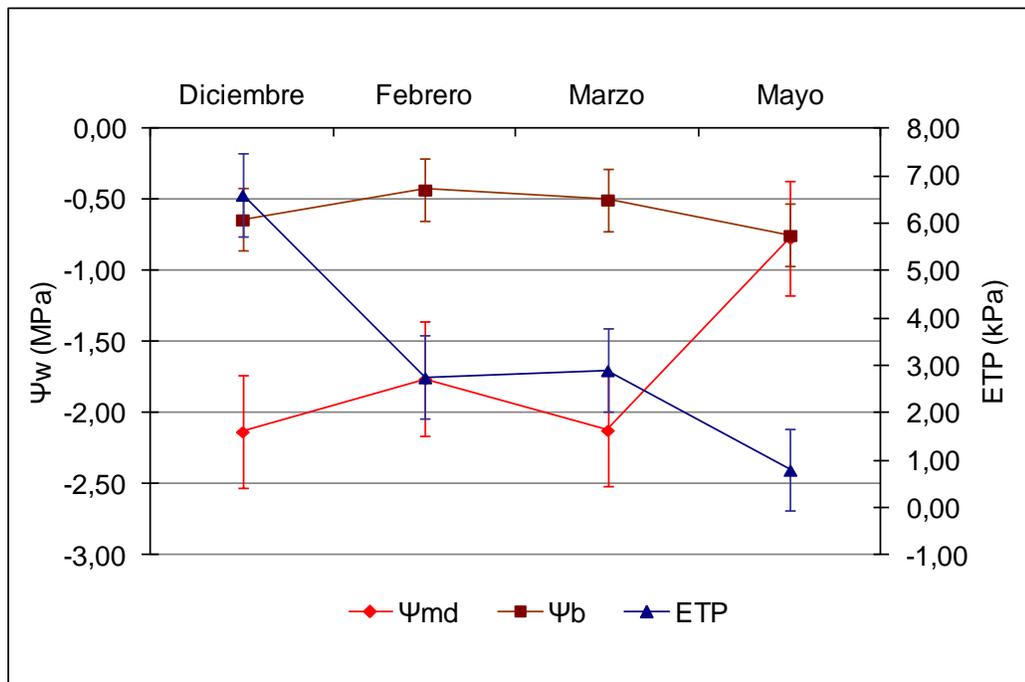


Figura 8. Potencial hídrico foliar (Ψ_b y Ψ_{md}) y evapotranspiración potencial (ETP), promedio entre diciembre/2013 y mayo/2014 para el conjunto de datos

4.3. PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS

4.3.1. Tasa fotosintética (A) y conductancia estomática (gs)

La tasa fotosintética (febrero/2014) varió entre clones ($p=0,0068$). Los genotipos GT y G presentaron los mayores valores, mientras que GU presentó el promedio más bajo (Figura 9). La conductancia estomática para la misma fecha también varió en función del clon ($p<0,0001$), siendo los genotipos GC y GT los de mayores valores mientras que G y GU mostraron valores menores pero sin diferencias entre ellos (Figura 10).

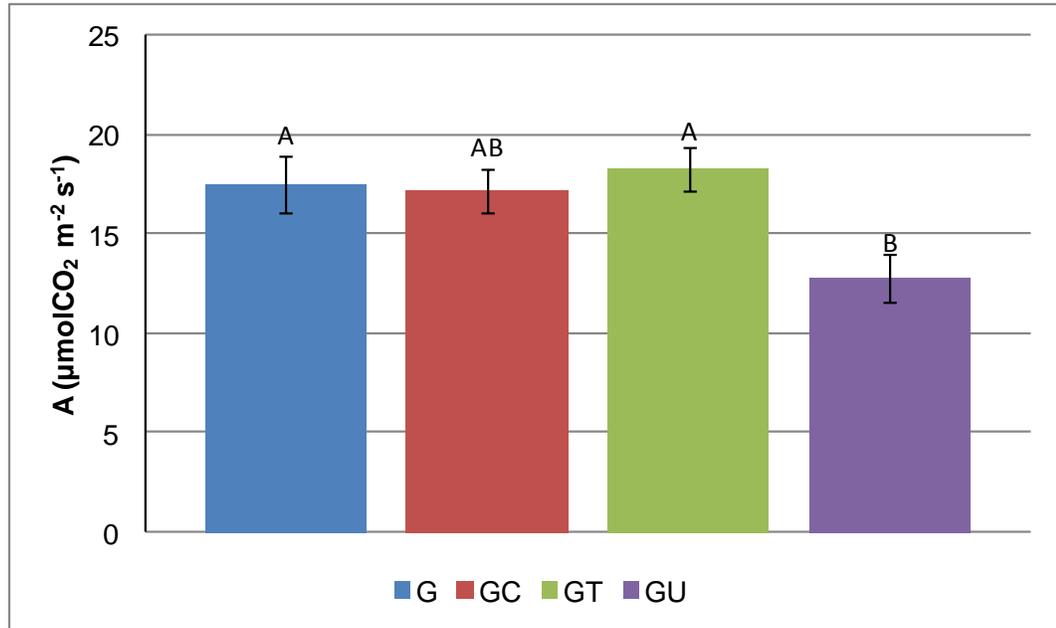


Figura 9. Tasa fotosintética (A) por clon, febrero/2014; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

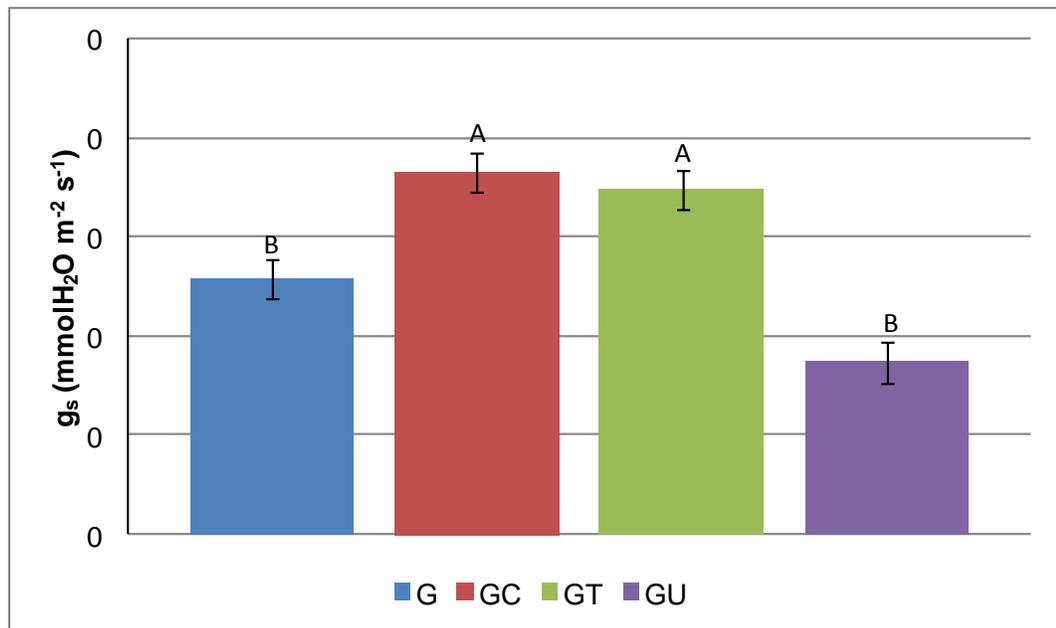


Figura 10. Conductancia estomática (g_s) por clon, febrero/2014; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

Por otro lado, se observó una elevada correlación ($r=0,76$) entre la fotosíntesis neta (A) y la conductancia estomática (gs) en todos los materiales. El modelo con mayor grado de ajuste se representa en la Figura 11. No obstante, existieron diferencias entre genotipos. Los clones G y GU presentaron mayor grado de asociación entre A y gs, mientras que para GT y GC dicha relación fue menor (Cuadro 1). Los modelos ajustados para cada clon se muestran en las Figuras 12-15.

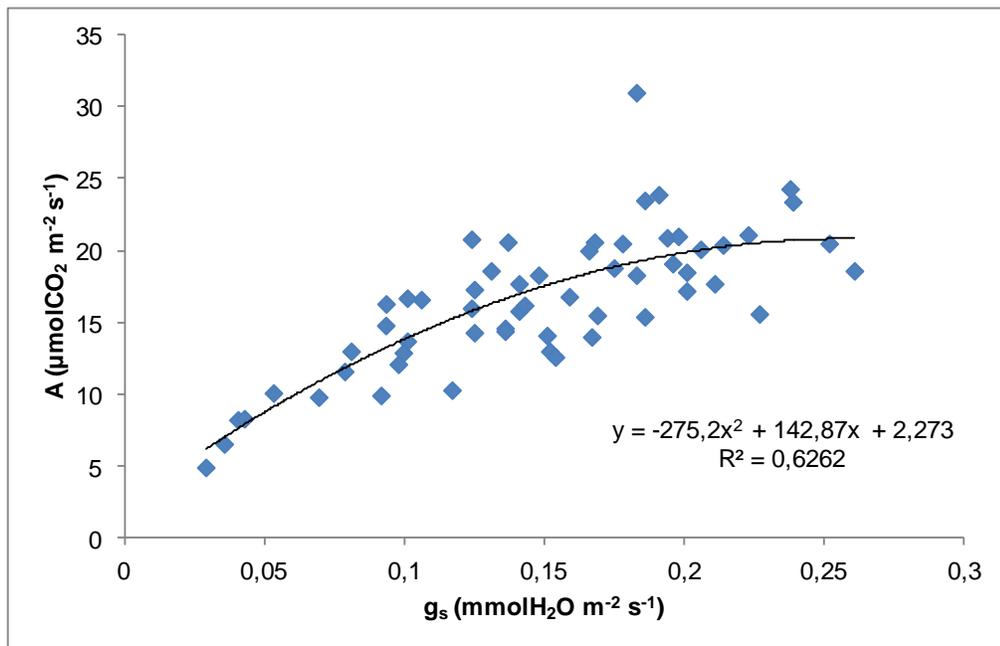


Figura 11. Fotosíntesis neta (A) en función de la conductancia estomática (gs) para el conjunto de datos

Cuadro 1. Correlación (Pearson, r) entre fotosíntesis neta (A, µmolCO₂ m⁻² s⁻¹) y conductancia estomática (gs, molH₂O m⁻² s⁻¹) por clon

	G	GC	GT	GU
Correlación entre A y gs	0,76	0,41	0,50	0,84

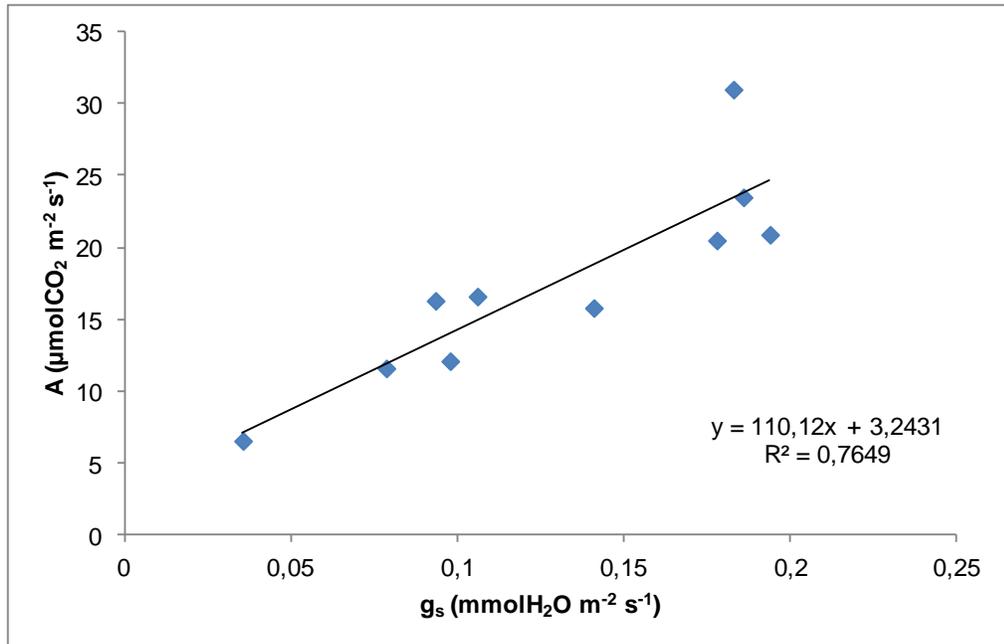


Figura 12. Relación entre fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (gs) para el clon G

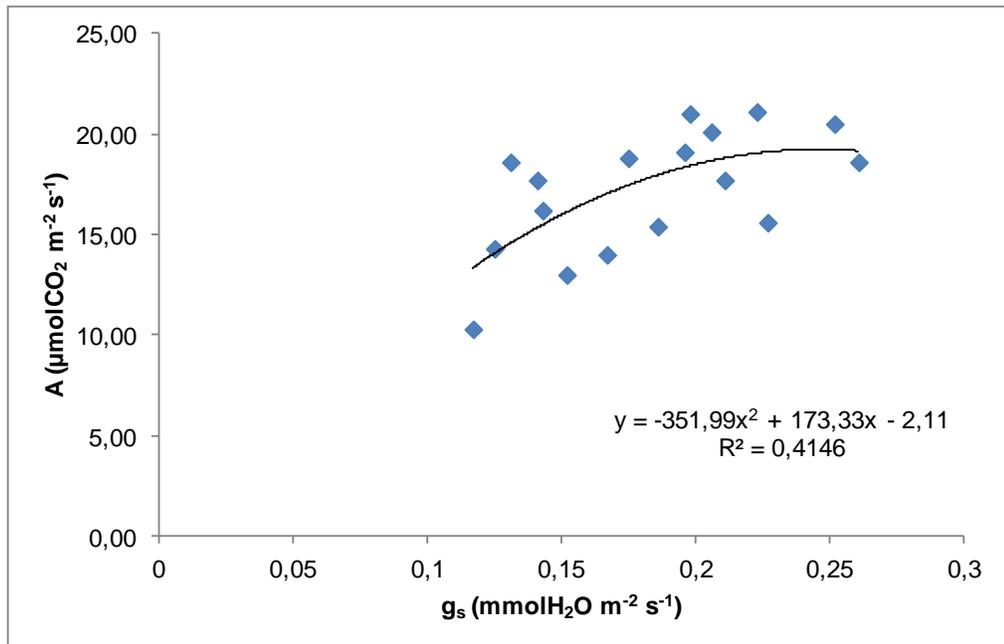


Figura 13. Relación entre fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (gs) para el clon GC

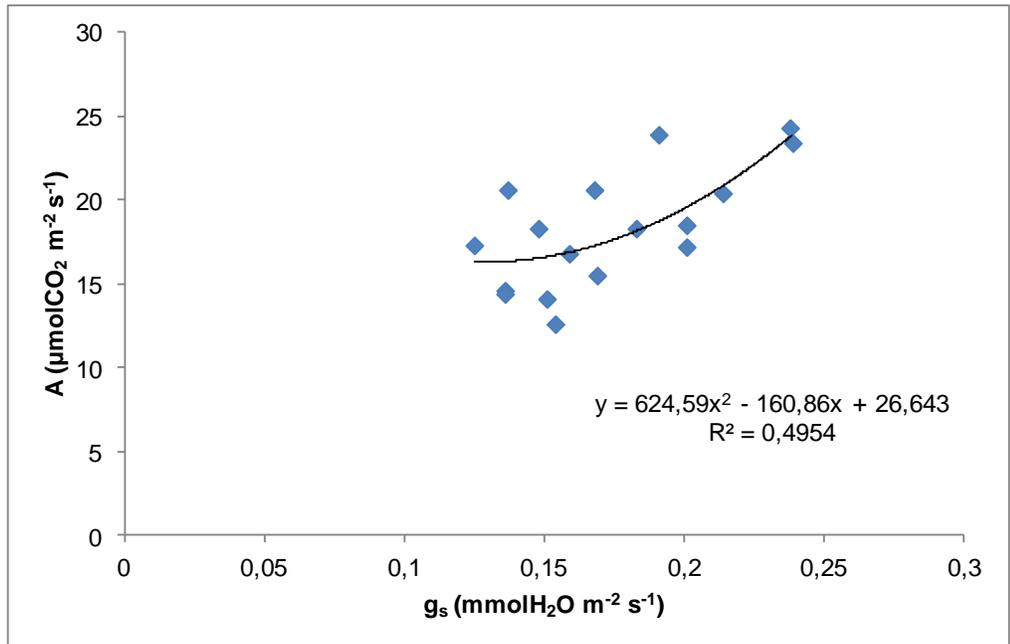


Figura 14. Relación entre fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (gs) para el clon GT

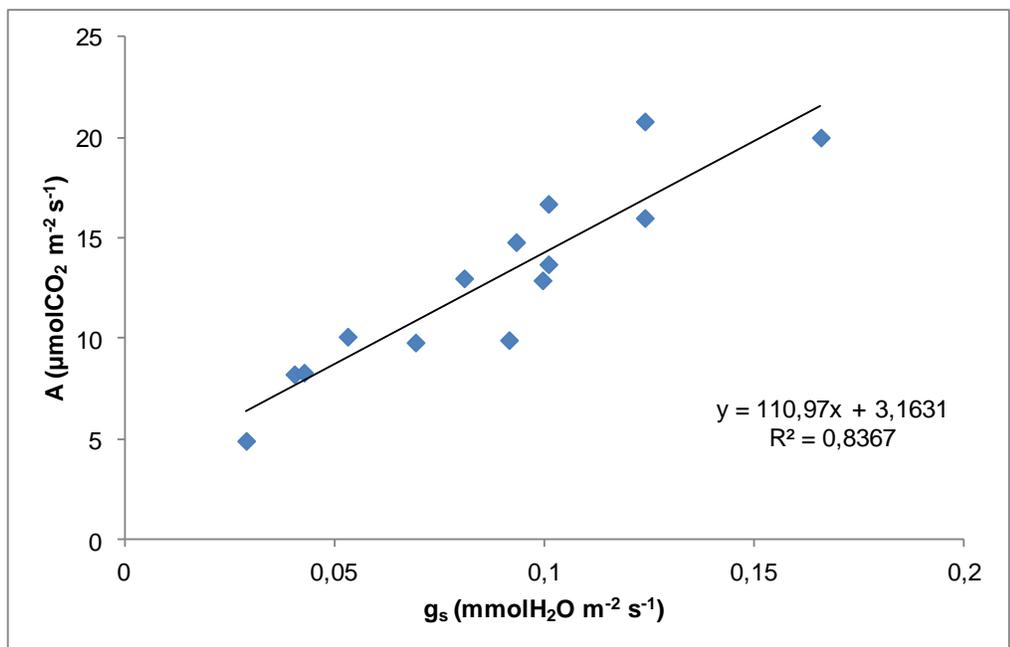


Figura 15. Relación entre fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (gs) para el clon GU

4.3.2. Tasa transpiratoria instantánea (E)

La tasa transpiratoria instantánea (febrero/2014) varió entre clones. Los genotipos GC y GT presentaron los valores mayores, mientras que GU presentó el promedio más bajo (Figura 16).

De acuerdo al ANAVA, E varió entre clones ($p < 0,0001$), los valores de E fueron mayores en el clon GT ($4,67 \pm 0,23 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Por el contrario, el clon GU mostró el promedio más bajo ($2,84 \pm 0,23 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Además, la relación entre E y g_s fue elevada ($r=0,77$) y similar a la observada entre A y g_s (Figura 17). Sin embargo, los clones G y GU fueron los que mostraron mayor grado de asociación entre dichos parámetros ($r=0,84$ y $0,87$, respectivamente). Los modelos ajustados por genotipo se indican en las Figuras 18-21.

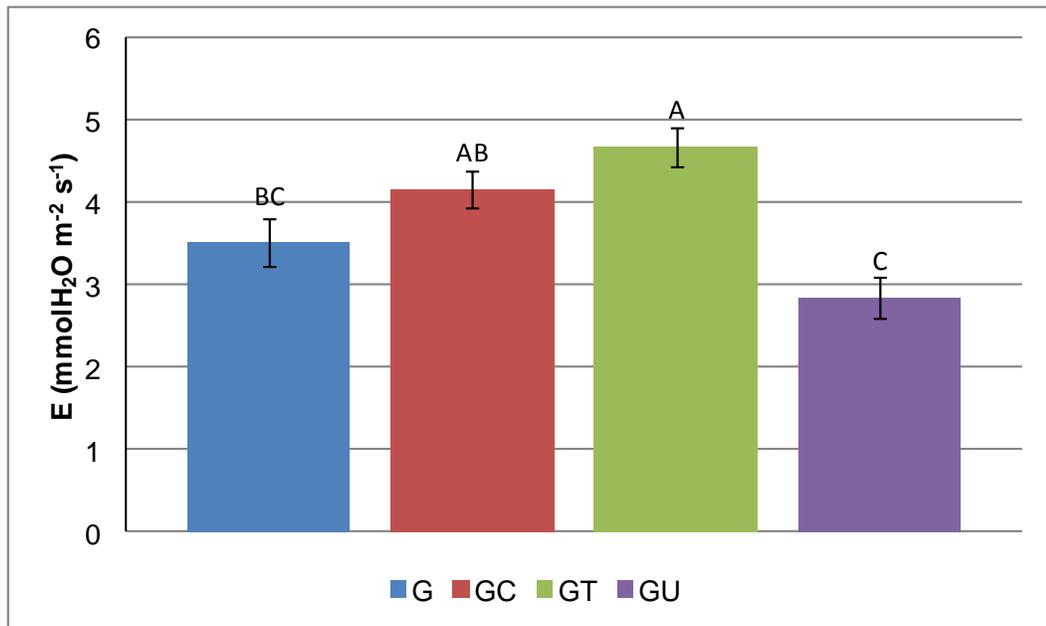


Figura 16. Tasa transpiratoria instantánea (E) por clon, febrero/2014; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

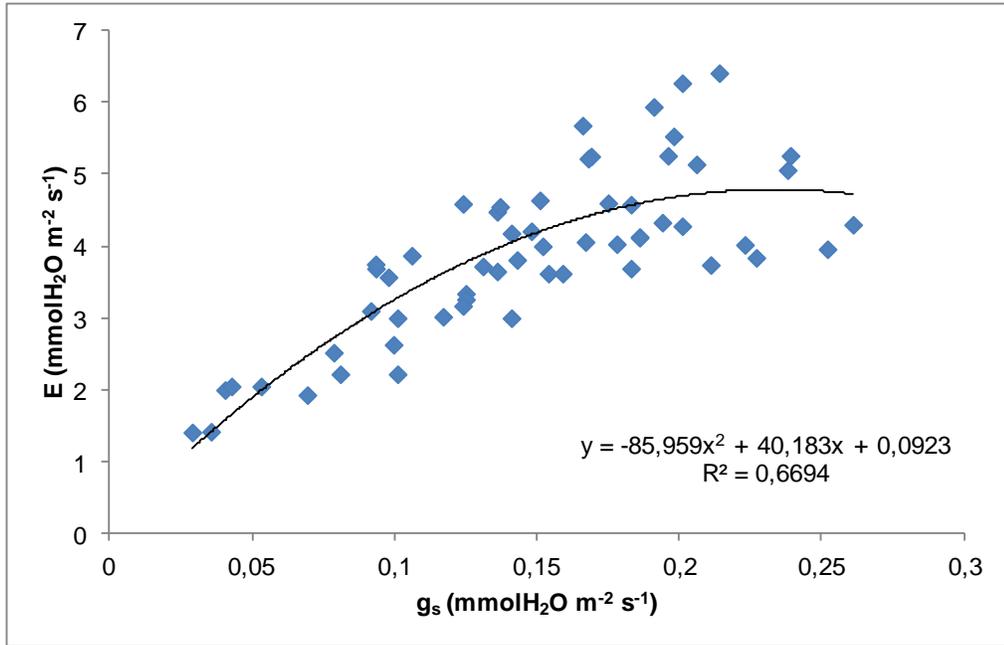


Figura 17. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (g_s) para el conjunto de datos

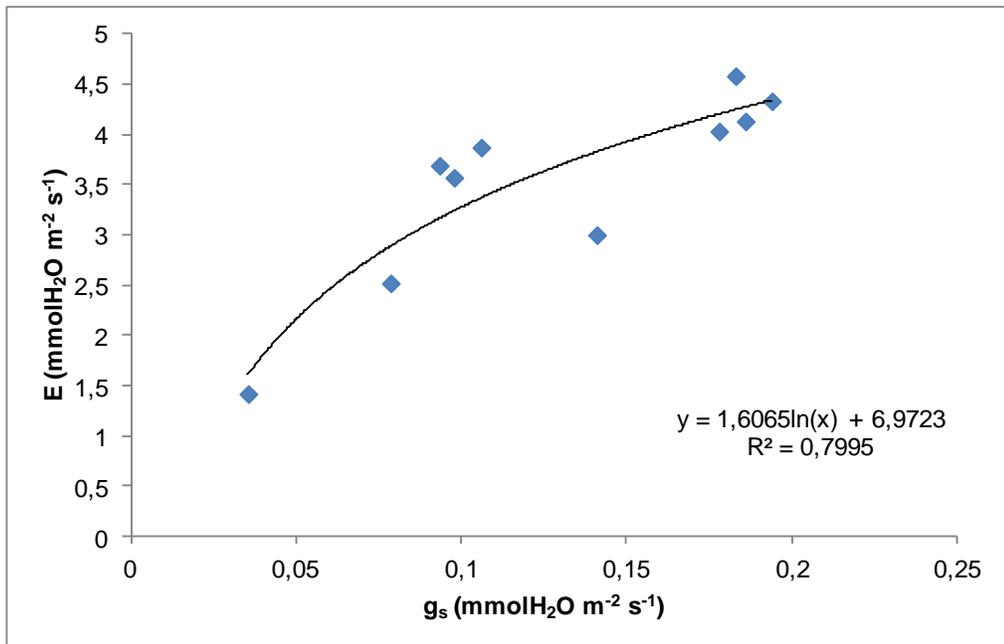


Figura 18. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (g_s) para el clon G

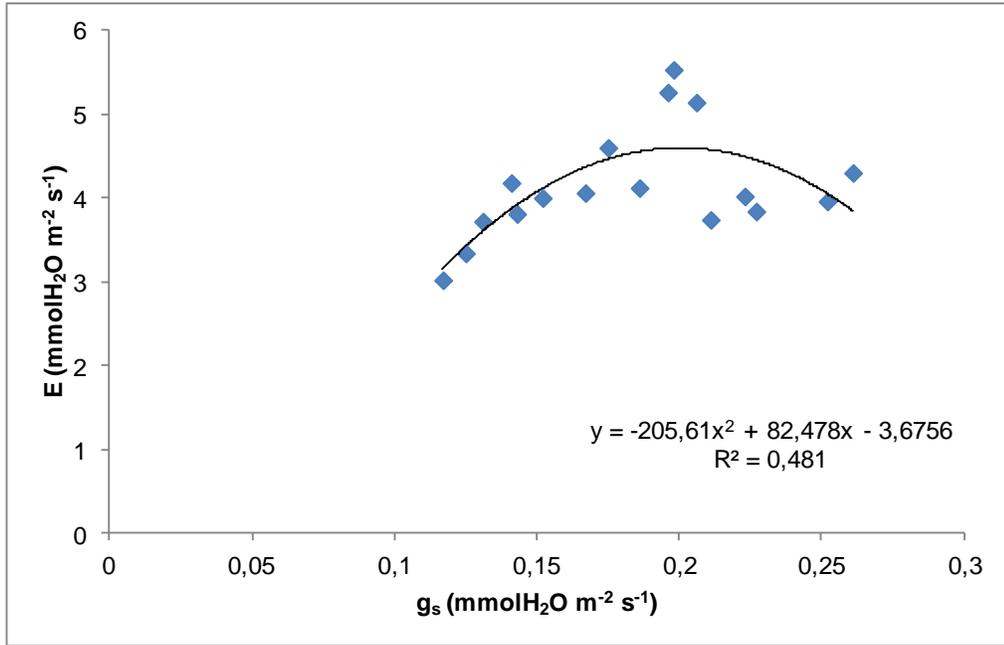


Figura 19. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (g_s) para el clon GC

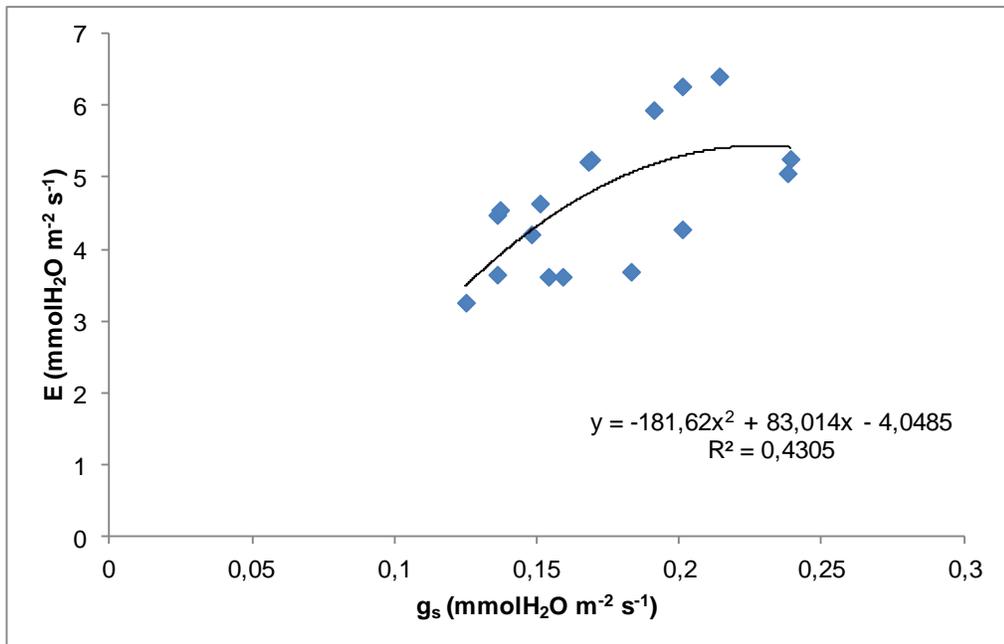


Figura 20. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (g_s) para el clon GT

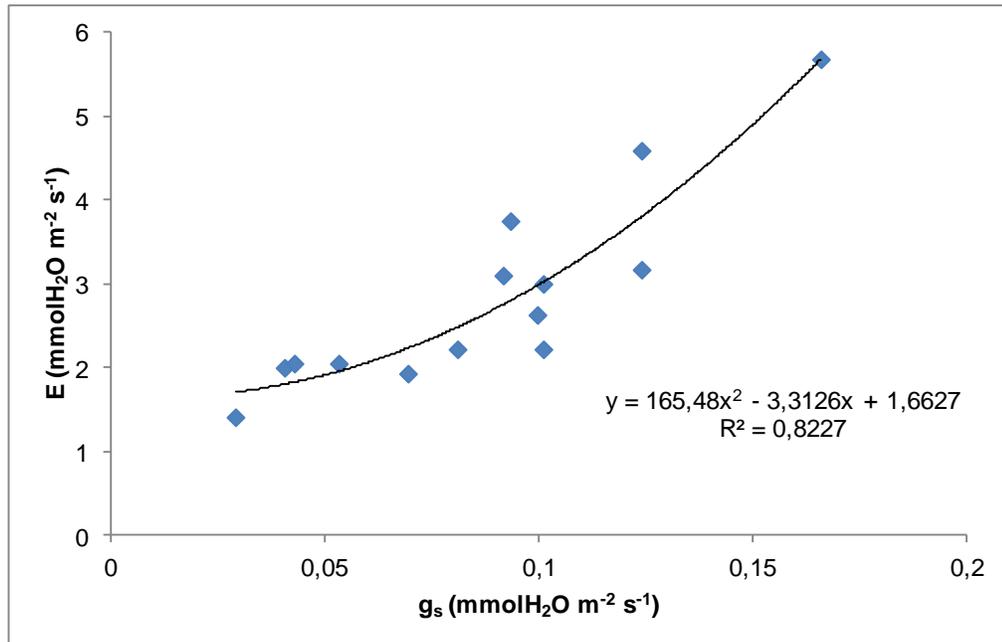


Figura 21. Relación entre tasa transpiratoria (E) y conductancia estomática (gs) para el clon GU

4.4. RELACIÓN ENTRE POTENCIAL HÍDRICO Y TRANSPIRACIÓN

La correlación entre Ψ_{md} y E fue baja ($r=0,13$ a $0,21$), excepto para el clon GU ($r=0,83$) (Cuadro 2). Sin embargo, la correlación entre $\Delta\Psi_w$ y E fue baja en todos los casos, inclusive en el clon GU ($r=0,21$) (Cuadro 3).

Cuadro 2. Correlación (Pearson, r) entre el potencial hídrico mediodía (Ψ_{md} , MPa) y la tasa transpiratoria (E, mmolH₂O m⁻² s⁻¹) por clon

	G	GC	GT	GU
Correlación entre Ψ_{md} y E	0,21	0,14	0,13	0,83

Cuadro 3. Correlación (Pearson, r) entre el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$, MPa) y la tasa transpiratoria (E, mmolH₂O m⁻² s⁻¹) por clon

	G	GC	GT	GU
Correlación entre $\Delta\Psi_w$ y E	-0,39	0,27	0,31	0,23

4.5. EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA

4.5.1. Eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA)

De acuerdo al ANAVA la EUA varió entre clones ($p=0,0181$). La comparación de medias reveló que el clon de *E. grandis* (G) fue el más eficiente en EUA ($4,90 \pm 0,25 \mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$), mientras que GT fue el menos eficiente ($3,99 \pm 0,25 \mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$) (Figura 22).

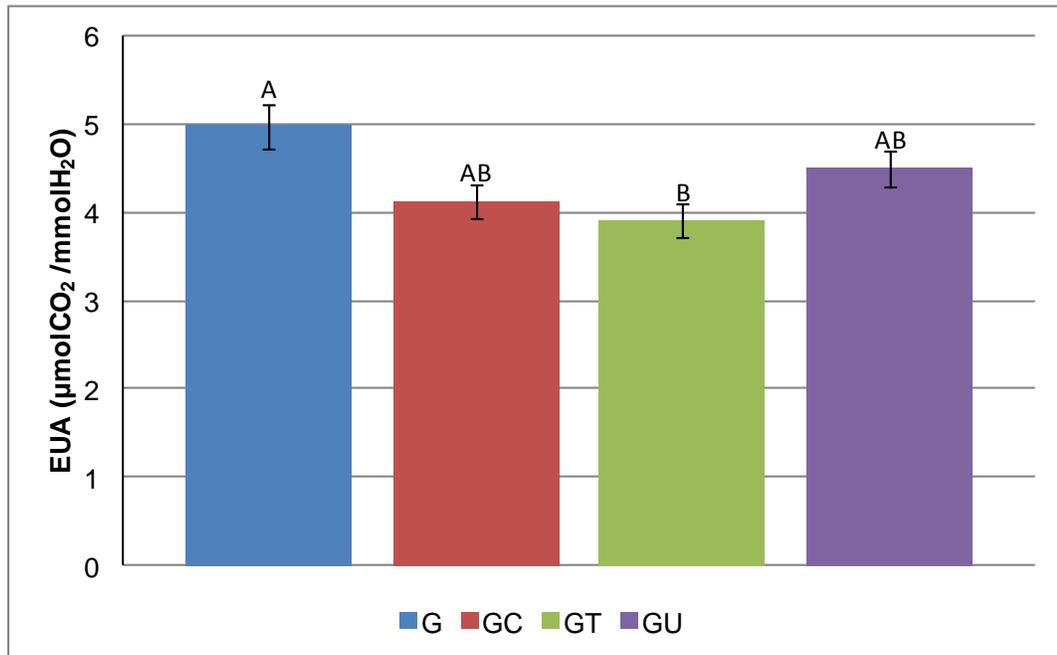


Figura 22. Eficiencia instantanea en el uso del agua (EUA) por clon, febrero/2014; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

4.5.2. Eficiencia integrada en el uso del agua (EUAi)

El ANAVA indica que la discriminación isotópica del carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) vario entre clones ($p < 0,0001$). Cabe recordar que el valor de $\Delta^{13}\text{C}$ se relaciona de una forma inversa con la EUAi. En tal sentido, existieron diferencias en $\Delta^{13}\text{C}$ entre clones. Los resultados indican que los clones GT y GC fueron los menos eficientes en uso del agua (mayor valor de $\Delta^{13}\text{C}$). A su vez, el clon GU fue el de mayor EUAi (menor $\Delta^{13}\text{C}$), seguido por G (Figura 23).

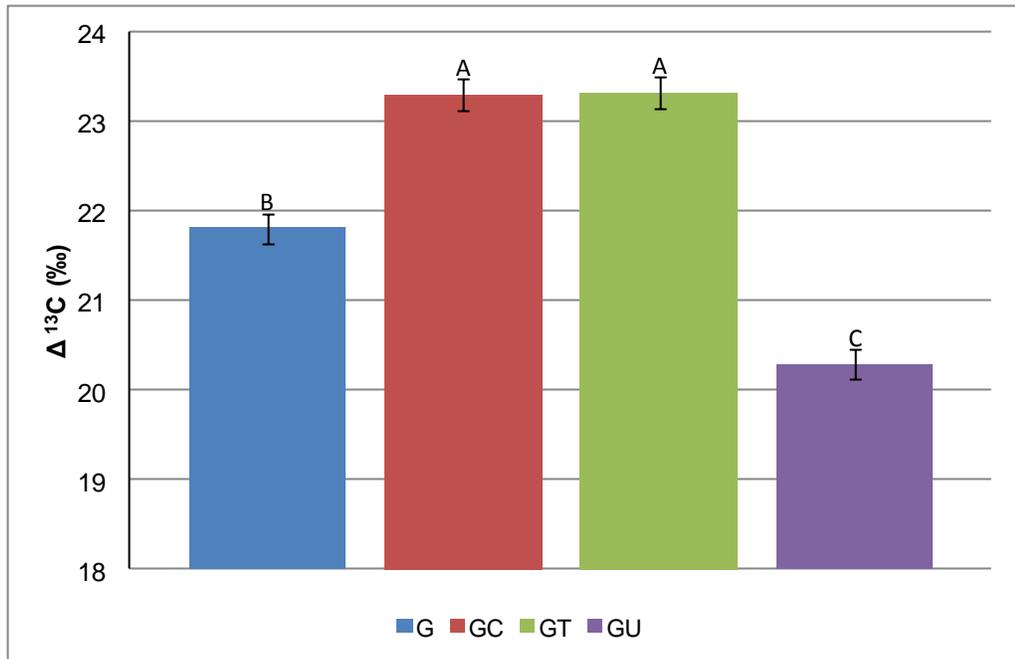


Figura 23. Discriminación isotópica del carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) por clon; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

4.5.3. Relación entre EUA y EUAi

Los mayores valores de correlación entre EUA y EUAi se obtuvieron con los clones G y GU (Cuadro 4).

Cuadro 4. Correlación (Pearson, r) entre la eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA, $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$) y la discriminación isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) por clon

	G	GC	GT	GU
Correlación entre EUA y $\Delta^{13}\text{C}$	0,6	0,09	0,19	0,56

4.6. VARIABLES DASOMÉTRICAS

Para el análisis de estas variables se midieron todos los árboles de cada parcela, ya que el estudio realizado por fecha no arrojó diferencias entre clones. Además, tampoco hubo diferencias significativas en la tasa de crecimiento relativo entre clones. Sin embargo, en la última medición (mayo/2014) los clones G y GC presentaron mayor D_{ap} promedio y GT registró los valores más bajos ($p=0,0001$) (Figura 24). La altura de fuste también varió en función del genotipo, siendo G el clon más alto ($p=0,0001$) mientras que GC y GU fueron

los más bajos (Figura 25), de esta forma el mayor volumen fustal promedio se observó en G ($p=0,0001$) (Figura 26).

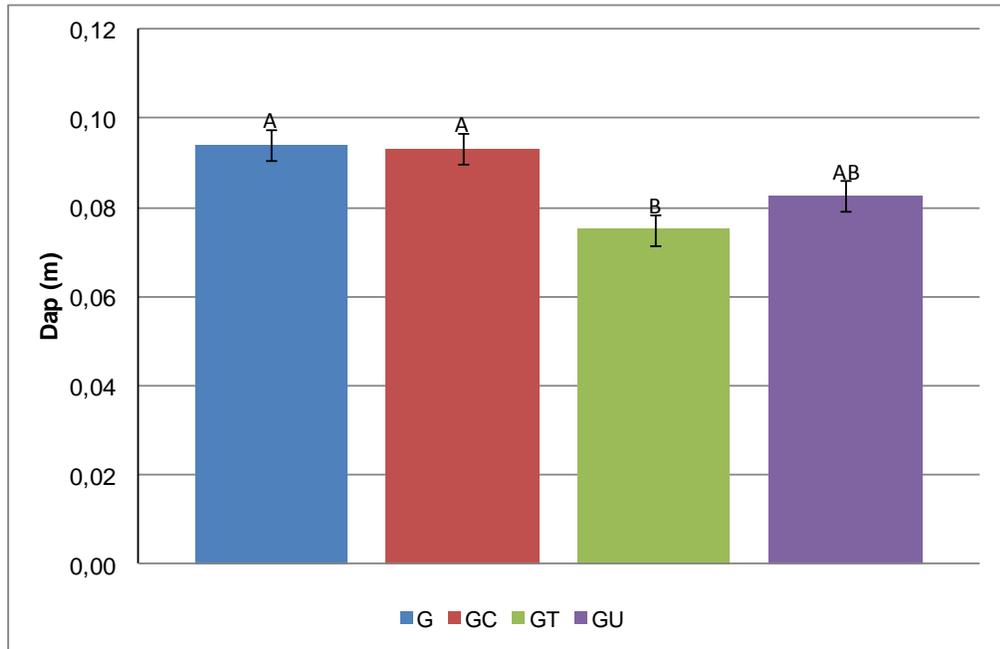


Figura 24. Diámetro a la altura del pecho (Dap) por clon; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

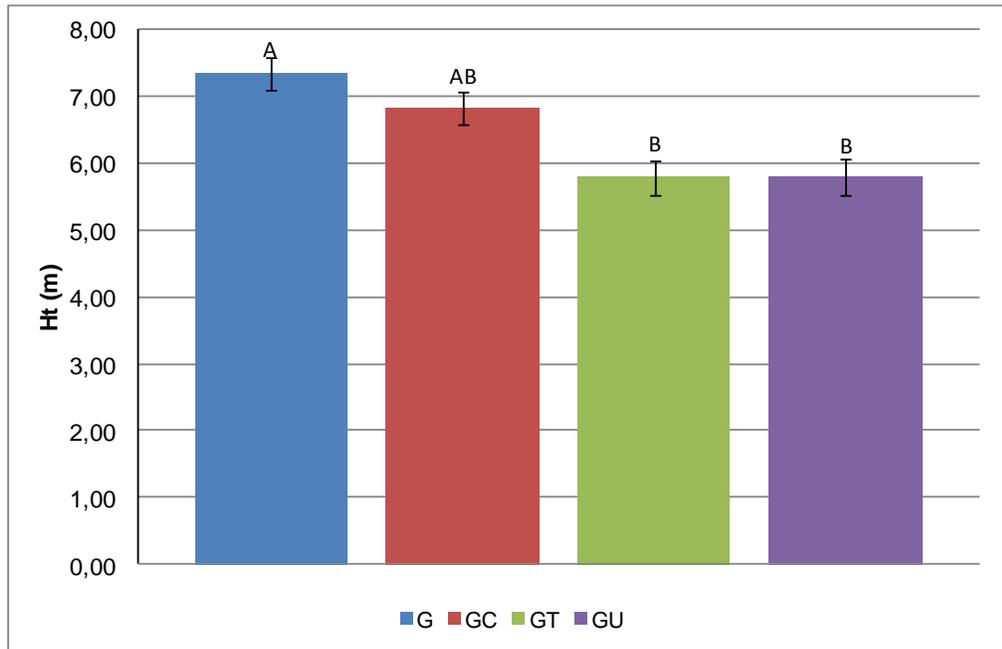


Figura 25. Altura total (Ht) por clon; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

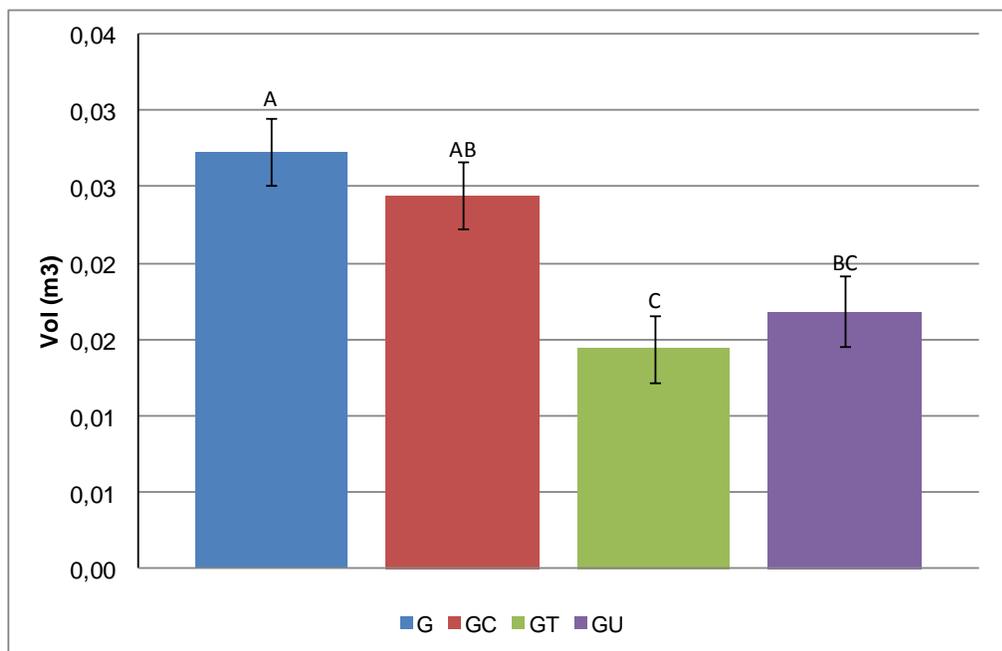


Figura 26. Volumen (Vol) por clon; letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$)

5. DISCUSIÓN

5.1. POTENCIAL HÍDRICO

Los valores máximos de potencial hídrico foliar se registraron antes del amanecer (Ψ_b) y los mínimos próximos al mediodía (Ψ_{md}). El Ψ_w foliar presentó una dinámica estacional de acuerdo a lo esperado, es decir, los mínimos se dieron en primavera-verano y los máximos en otoño (Figuras 3 y 4). La información obtenida es consistente con reportes que indican que Ψ_b es similar al Ψ_w del suelo (Franks et al., 2007) mientras que el Ψ_{md} refleja el contenido hídrico en los momentos de mayor pérdida de agua (Azcon-Bieto y Talón 2008, Taiz y Zeiger 2010).

El Dpv afecta la tasa transpiratoria y promueve el cierre estomático en condiciones de transpiración intensa y de bajo contenido de agua del suelo (Sperry et al., 2002). En el presente estudio, el curso estacional del Ψ_w foliar se correspondió con la evolución de la ETP, la que a su vez depende del Dpv (Figura 8). Es decir, cuando el Dpv fue elevado, el Ψ_{md} se redujo y esto reflejaría las elevadas tasas transpiratorias durante ese período. En la última fecha (mayo/2014) el Dpv fue mínimo (1,0 kPa) y los valores de Ψ_b y Ψ_{md} se igualaron (Figura 8). Esto indicaría un bajo consumo de agua, es decir, valores de Ψ_{md} y Ψ_b elevados.

5.1.1. Efecto genotípico

Ambos parámetros (Ψ_b y Ψ_{md}) variaron entre clones. Sin embargo, en el caso del Ψ_b las diferencias estuvieron muy próximas al valor de apreciación del instrumento (0,20 MPa) y no representarían diferencia en términos fisiológicos. Podría afirmarse que el Ψ_b no varió entre clones y por lo tanto, tampoco el Ψ_w del suelo. Por otro lado, varios autores reportaron el fenómeno de “transpiración nocturna” en diversas leñosas que ocurre en noches con alto Dpv y retrasaría la recuperación del Ψ_w en la planta (Snyder et al. 2003, Bucci et al. 2004, Daley y Phillips 2006, Kavanagh et al. 2007). Esto explicaría los bajos valores de Ψ_b que se observaron.

El Ψ_{md} también varió entre genotipos. Los clones G y GU presentaron valores mayores que los híbridos de *E. grandis* con eucaliptos colorados (GC y GT). Estos últimos registraron Ψ_{md} menores al resto, salvo en la última fecha (mayo/2014), momento en el que todos los genotipos presentaron valores de Ψ_{md} similares. Si bien GT y GC mostraron un comportamiento similar, hubo diferencias durante la segunda fecha (febrero/2014), en ese momento GC

presentó mayor Ψ_{md} . Es probable que GC presente mayor control estomático en condiciones de elevada demanda atmosférica (Whitehead y Beadle, 2004).

5.1.2. Gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$)

El curso del $\Delta\Psi_w$ se infirió a partir del curso del potencial hídrico foliar (base y mediodía) y fue consistente con la dinámica de la demanda atmosférica (D_{pv}) (Taiz y Zeiger, 2010, Figura 8). Es decir, el $\Delta\Psi_w$ aumentó en función del D_{pv} y los mínimos se observaron hacia el final de la estación de crecimiento (mayo/2014), momento en el cual la actividad transpiratoria probablemente fue mínima (Figura 5). El $\Delta\Psi_w$ se relacionó de forma lineal con el Ψ_{md} aunque no existió asociación con el Ψ_b (Figuras 6 y 7). Probablemente, la reducción del Ψ_{md} afectó en mayor medida a este gradiente, ya que las pérdidas de agua del suelo (inferida por Ψ_b) durante el período de estudio fueron bajas (Figuras 6 y 7).

5.1.3. Dinámica estacional del $\Delta\Psi_w$

El $\Delta\Psi_w$ es consecuencia de la evaporación en las hojas y al mismo tiempo explica el ascenso del agua en el árbol. El clon GT presentó mayor $\Delta\Psi_w$, probablemente por un menor control estomático y una mayor tasa transpiratoria. Por otro lado, G y GU fueron los clones con valores más bajos, quizás por una mayor regulación de su actividad transpiratoria (Figuras 5). La situación de GC fue intermedia, aunque la información obtenida por discriminación isotópica (EUA_i) permitió agruparlo con GT.

La variación del $\Delta\Psi_w$ fue similar a la reportada por Franks et al. (2007) en *Eucalyptus gomphocephala*, quienes definieron este patrón como "isohidrodinámico". El mismo consiste en regular la apertura estomática para mantener la tasa transpiratoria en función del $\Delta\Psi_w$ interno y es una variante del patrón anisohídrico observado por ejemplo en *E. camaldulensis*. Los clones G y GU tuvieron menores variaciones respecto a GT y GC, con excepción de la segunda fecha de medición (febrero/2014) (Figura 5). Entre enero y febrero/2014 se registraron precipitaciones abundantes (150 mm aprox.) que habrían incrementado el contenido hídrico del suelo, favoreciendo la actividad transpiratoria. Esta situación fue más evidente en el clon GT.

5.2. ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA Y TRANSPIRACIÓN

Los parámetros fotosintéticos variaron entre clones ya que el clon GU presentó valores significativamente menores al resto (Figura 9). Se observó una elevada correlación entre E y g_s ($r = 0,67$) y entre A y g_s ($r = 0,62$) en todos los clones. Es decir, los aumentos de conductancia generaron incrementos en la

fijación de CO₂ y en la tasa transpiratoria de acuerdo a lo esperado (Meinzer et al., 2001). Sin embargo, los modelos de asociación entre A y g_s presentaron mayor grado de ajuste y pendiente en los clones G y GU. Esto indicaría un mayor control de la apertura estomática, inferido por los bajos $\Delta\Psi_w$ y la mayor EUA. Si bien GC y GT presentaron alta tasa fotosintética, las elevadas tasas transpiratorias redujeron la EUA en ambos casos. Esta información es consistente con lo reportado por Whitehead y Beadle (2004) en eucaliptos colorados (*E. grandis* y *E. camaldulensis*).

5.3. EFICIENCIA INSTANTÁNEA EN EL USO DEL AGUA (EUA)

Los resultados indican que G fue el clon con mayor EUA, probablemente por una elevada actividad fotosintética y una baja tasa transpiratoria. Por otro lado, GT presentó valores de A similares a los de G pero con mayor E (Figura 16). Es posible que G haya regulado en mayor medida la apertura estomática, y al mismo tiempo haya sido más eficiente en la fijación de carbono. GU y GC presentaron valores de EUA intermedios y GU tuvo menor tasa transpiratoria (Figura 22). De todas formas, la EUA es una medida puntual y altamente variable (depende de hoja, posición, irradiancia, etc.) que fue medida solamente en una fecha y no arrojaría información concluyente.

5.4. EFICIENCIA INTEGRADA EN EL USO DEL AGUA (EUA_i)

La EUA_i representa la EUA integrada durante la vida de la hoja. En tal sentido, los clones G y GU presentaron menor $\Delta^{13}\text{C}$ (menor discriminación de C¹³) y por lo tanto mayor EUA_i (Farquar et al., 1982). Esto significa que con menor apertura estomática (y transpiración) registraron la misma tasa fotosintética que los otros híbridos. Además, esta metodología permitió diferenciar G de GU, siendo GU el más eficiente en el uso del agua. Por otra parte, GT y GC fueron los híbridos con mayor discriminación isotópica del carbono y menor EUA_i (Figura 23). De los datos se desprende que GU fue el clon más eficiente en el uso del agua debido fundamentalmente a su menor actividad transpiratoria, mientras que los híbridos con eucalipto colorado (GC y GT) fueron los menos eficientes. La información observada es consistente con la elevada correlación entre Ψ_{md} y E del clon GU (Cuadro 2). El comportamiento del clon de *E. grandis* puro (G) fue intermedia ya que presentó altas tasas fotosintéticas y baja transpiración.

5.5. VARIABLES DASOMÉTRICAS Y EUA

No se observaron diferencias significativas en la variación del Dap y del volumen fustal entre fechas. No obstante, la medición de todos los árboles en la última fecha (mayo/2014) reveló diferencias de volumen entre genotipos, que a

su vez estarían explicadas por las variaciones de altura. Entre las causas estarían la etapa temprana de desarrollo en que se encontraba el ensayo (2 años de edad) y la duración del período de estudio (5 meses). Si se hubiese medido durante un período mayor de tiempo es probable que surgieran diferencias en las tasas de crecimiento relativo, tanto en Dap como en altura y en volumen.

Los clones GC y GT presentaron menor EUA (instantánea e integrada) y altos valores de A y E. Estos genotipos fueron los de menor volumen fustal y altura (Figuras 25 y 26). Los resultados indicarían que la elevada fijación de carbono y pérdida de agua no se tradujeron necesariamente en incremento en biomasa. La información es consistente con lo reportado por Bond y Stock (1990) quienes observaron que $\Delta^{13}\text{C}$ está negativamente correlacionada con la acumulación de biomasa en *E. grandis* y *E. grandis* x *camaldulensis*. Por otra parte, en el presente trabajo no está clara la relación entre el estado hídrico y el crecimiento, a diferencia de lo reportado por Le Roux et al. (1996) para clones similares.

6. CONCLUSIONES

- Los clones G y GU presentaron potenciales hídricos mayores que GC y GT, posiblemente por una menor actividad transpiratoria. Este comportamiento fue consistente con el curso del gradiente de potencial hídrico (base y mediodía).
- GT y GC registraron mayor actividad fotosintética y transpiratorias, aunque G y GU presentaron mayor asociación entre estos parámetros, sugiriendo una mayor eficiencia instantánea en el uso de agua.
- Los híbridos con eucaliptus colorado (GC y GT) fueron menos eficientes en el uso de agua, tanto a nivel instantáneo como integrado (isótopos de carbono). Estos clones regularon en menor medida la apertura estomática y alcanzaron altas tasas de intercambio gaseoso, probablemente asociadas a una mayor conductividad hidráulica.
- No hubo diferencias en las tasas de crecimiento en volumen. Sin embargo, al final del estudio se observaron diferencias en altura de fuste, diámetro y volumen pero no se encontró relación con los parámetros hídricos analizados.

7. RESUMEN

En Uruguay las plantaciones del género *Eucalyptus* ocupan más de un millón de hectáreas y la mayor parte del área cultivada con *E. grandis* se ubica en la región noreste. El progreso genético condujo a la utilización de clones híbridos que alcanzan mayor rendimiento y eficiencia en el uso de recursos. Sin embargo, se desconoce cómo varían el estado hídrico y la eficiencia en el uso del agua de los árboles. El objetivo del estudio fue evaluar el estado hídrico, eficiencia en el uso del agua y crecimiento en clones de *E. grandis* e híbridos durante el segundo año de plantación en Uruguay (31°38'6.98"S, 55°54'17.60"W). En 2012 se instaló un ensayo para la evaluación de 4 clones: *E. grandis* (G), *E. grandis* x *camaldulensis* (GC), *E. grandis* x *tereticornis* (GT) y *E. grandis* x *urophylla* (GU), distribuidos en bloques completos al azar con 10 árboles en hilera por clon. En primavera de 2013 se seleccionaron dos árboles por parcela con el fin de medir el potencial hídrico de las hojas, los parámetros fotosintéticos y las variables dasométricas. También se estudió la eficiencia instantánea e integrada en el uso del agua (EUA). El potencial hídrico y las variables dasométricas se registraron cada 45 días desde diciembre/2013 a mayo/2014. La tasa fotosintética (A), la conductancia estomática (gs) y la tasa de transpiración (E) se midieron en febrero / 2014. El potencial hídrico al mediodía varió entre las fechas y los clones, siendo los valores GC y GT los más bajos. Estos clones también presentaron el mayor gradiente de potencial hídrico en las hojas y la eficiencia instantánea en el uso del agua más baja. Por otra parte, estos fueron los clones con menos eficiencia en el uso del agua según se infirió de la discriminación isotópica de carbono a nivel de la hoja ($\Delta^{13}\text{C}$). Estos resultados sugieren que GC y GT presentaron mayor conductancia estomática lo cual incrementó la actividad transpiratoria y disminuyó la EUA. GU fue el clon más eficiente en el uso del agua debido a mayor control de estomas y fijación de carbono. Altura, diámetro y volumen de fuste variaron entre los clones pero las tasas de crecimiento relativas fueron similares, siendo poco clara la relación entre parámetros fisiológicos y dasométricos.

Palabras clave: *Eucalyptus*; Potencial hídrico; Tasa transpiración; Crecimiento.

8. SUMMARY

Eucalyptus plantations in Uruguay occupy more than one million ha and most of the area cultivated with *E. grandis* is located in the northeast region. Genetic progress has led to the use of hybrid clones which achieve higher yields and a more efficient use of resources. However, tree water status and water use efficiency remain largely unknown. The aim of the study was to evaluate tree water status, water use efficiency and growth of *E. grandis* and *E. grandis* hybrids in a 2-year-old stand in Uruguay (31°38'6.98"S, 55°54'17.60"W). A trial was installed in 2012 for evaluating four prominent clones: *E. grandis* (G), *E. grandis* x *camaldulensis* (GC), *E. grandis* x *tereticornis* (GT) and *E. grandis* x *urophylla* (GU), distributed in a randomized-complete block design with 10 row-planted trees per clone. In spring 2013 two trees per plot were selected in order to measure leaf water potential, photosynthetic parameters and dasometric variables. Instantaneous and integrated water use efficiency (WUE) was also studied. Water potential and dasometric variables were recorded every 45 days from December/2013 to May/2014. Photosynthetic rate (A), stomatal conductance (gs) and transpiration rate (E) were measured in February/2014. Midday leaf water potential varied among dates and clones, with GC and GT showing the lowest values. These clones also presented the highest leaf water potential gradient and the lowest instantaneous water use efficiency. Moreover, they were the least efficient clones in water use, as inferred from leaf carbon isotope discrimination ($\Delta^{13}\text{C}$). These results suggest that GC and GT had higher stomatal conductance which increased transpiration activity and diminished WUE. GU was the most efficient clon in water use due to higher stomatal control and carbon fixation. Height, diameter and stem volume varied among clones but relative growth rates did not, remaining unclear the relationship between physiological and dasometric parameters.

Key words: *Eucalyptus*; Water potential; Transpiration rate; Growth.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Abal, G. 2010. Estimación de la irradiancia solar diaria promedio en Uruguay. Montevideo, Facultad de Ingeniería. 4 p.
2. Azcón-Bieto, J.; Talón, M. 2008. Fundamentos de fisiología vegetal. 2a. ed. Madrid, McGraw-Hill. pp. 25-77.
3. Bacon, M. A. 2004. Water use efficiency in plant biology. Oxford, Blackwell. 327 p.
4. Baldocchi, D. D.; Verma, S. B.; Anderson, D. E. 1987. Canopy photosynthesis and water-use efficiency in a deciduous forest. *Journal of Applied Ecology*. 24 (1): 251-260.
5. Batchelard, E. P. 1986a. Effects of soil moisture stress on the growth of seedlings of three eucalypt species. II. Growth effects. *Australian Forest Research*. 16 (1): 51-61.
6. _____. 1986b. Effects of soil moisture stress on the growth of seedlings of three eucalypt species. III. Tissue-water relations. *Australian Forest Research*. 16 (2): 155-163.
7. Bennadji, Z. 2007. Proyectos de investigación INIA. Programa nacional de investigación en producción forestal. *Revista INIA*. no. 12: 34-36.
8. Berriel, V.; Mori, C.; Perdomo, C. 2014. Estatus hídrico y discriminación isotópica de ^{13}C de dos pasturas convencionales de Uruguay. *Agrociencia* (Montevideo). 18 (2): 1-13.
9. Boland, J. A.; Brooker, M. I. H.; Turnbull, J. W. 1980. *Eucalyptus* seed. Canberra, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation. 191 p.
10. Bond, W. J.; Stock, W. D. 1990. Preliminary assessment of the grading of eucalyptus clones using carbon isotope discrimination. *South African Forestry Journal*. 154 (1): 251-260.
11. Böthig, S.; Sánchez, A.; Doldán, J. 2008. Durabilidad natural de madera de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden de plantaciones de rápido crecimiento. *Revista Anual del Laboratorio Tecnológico del Uruguay*. 3: 7-16.

12. Campos, G. V.; Vargas, J. J.; Trejo, C.; López, J.; Velázquez, J. 2005. Variación estacional del potencial hídrico, tasa de fotosíntesis y conductancia estomática en el árbol de tule. *Terra Latinoamericana*. 25 (4): 515-522.
13. Cochard, H.; Bodet, C.; Ameglio, T.; Cruiziat, P. 2000. Cryo-scanning electron microscopy observations of vessel content during transpiration in walnut petioles, facts or artifacts?. *Plant Physiology*. 124 (3): 1191-1202.
14. Cowan, I. R. 1977. Stomatal behavior and environment. *Advances in Botanical Research*. 4 (1): 117-228.
15. Daley, M. J.; Phillips, N. G. 2006. Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiology*. 26 (4): 411-419.
16. Doldan, J.; Fariña, I.; Tarigo, F. 2008 Utilización de *Eucalyptus* spp. Alternativas de plantaciones uruguayas para pulpa kraft. *Revista Anual del Laboratorio Tecnológico del Uruguay*. 3: 30-34.
17. Eamus, D.; O'Grady, A. P.; Hutley, L. 2000. Dry season conditions determine wet season water use in the wet-dry tropical savannas of northern Australia. *Tree Physiology*. 20 (18):1219-1226.
18. Ehleringer, J. R.; Mooney, H. A. 1983. Photosynthesis and productivity of desert and mediterranean climate plants. In: Ingestad, T. ed. *Encyclopedia of plant physiology*. New York, Springer-Verlag. v.12D, pp. 205-231.
19. Ewers, B.; Oren, R.; Sperry, J. 2000. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*. *Plant Cell and Environment*. 23 (10): 1055-1066.
20. FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, IT). 1981. El eucalipto en la repoblación forestal. (en línea). Roma. 723 p. Consultado 19 ene. 2016. Disponible en <http://www.fao.org/docrep/018/ac459s/ac459s.pdf>
21. _____. 1998. Crop evapotranspiration; guidelines for computing crop water requirements. (en línea). Roma. 300 p. Consultado 3 ene. 2016. Disponible en <http://www.fao.org/docrep/X0490E/X0490E00.htm>
22. Farquhar, G. D.; O'Leary, M. H.; Berry, J. A. 1982a. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon

- dioxide concentration in leaves. Australian Journal of Plant Physiology. 9 (2): 121-137.
23. _____; Sharkey, T. D. 1982b. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology. 33: 317-345.
 24. _____; Richards, R. A. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. Australian Journal of Plant Physiology. 11 (6): 539-552.
 25. _____; Ehleringer, J. R.; Hubick, K. T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 40: 503-537.
 26. Franks, P. J.; Drake, P. L.; Froend, R. H. 2007. Anisohydric but isohydrodynamic; seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. Plant, Cell and Environment. 30 (1): 19-30.
 27. Hall, N.; Johnson, R. D.; Marryatt, R. 1963. The natural occurrence of the eucalypts. 2nd. ed. Canberra, Forestry and Timber Bureau. Forest Research Institute. 122 p. (Leaflet no. 65).
 28. Hubick, K. T.; Shorter, R.; Farquhar, G. D. 1988. Heritability and genotype x environment interactions of carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in peanut (*Arachis hypogaea* L.). Australian Journal of Plant Physiology. 15 (6): 799-813.
 29. INIA.GRAS (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. Unidad de Agroclima y Sistemas de Información, UY). s.f. Estaciones agroclimáticas. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado 3 ene. 2016. Disponible en <http://www.inia.uy/Paginas/estaciones-on-line.aspx>
 30. Jarvis, P. G.; Mcnaughton, K. G. 1986. Stomatal control of transpiration; scaling up from leaf to region. Advances in Ecological Research. 15: 1-48.
 31. Jones, H. G.; Sutherland, R. 1991. Stomatal control of xylem embolism. Plant, Cell and Environment. 14 (6): 607-612.
 32. Kaufmann, M. R.; Kelliher, F. M. 1991. Estimating tree transpiration rates in forest stands. In: Lassoie, J. P.; Hinckley, T. M. eds. Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. Boca Raton, CRC. pp. 117-140.

33. Kavanagh, K.; Pangle, R.; Schotzk, A. D. 2007. Nocturnal transpiration causing disequilibrium between soil and stem predawn water potential in mixed conifer forests of Idaho. *Tree Physiology*. 27 (4): 621-629.
34. Kreuzwieser, J.; Gessler, A. 2010. Global climate change and tree nutrition; influence of water availability. *Tree Physiology*. 30 (9):1221-1234.
35. Landsberg, J. J.; Gower, S. T. 1997. Applications of physiological ecology to forest management. San Diego, Academic Press. 354 p.
36. Le Roux, D.; Stock, W. D.; Bond, W. J.; Maphanga, D. 1996. Dry mass allocation, water use efficiency and $\delta^{13}\text{C}$ in clones of *Eucalyptus grandis*, *E. grandis* x *camaldulensis* and *E. grandis* x *nitens* grown under two irrigation regimes. *Tree Physiology*. 16: 497-502.
37. Leuning, R.; Kriedemann, P. E.; McMurtrie, R. E. 1991. Simulation of evapotranspiration by trees. *Agricultural Water Management*. 19 (3): 205-221.
38. Lewis, J. D.; Lucash, M.; Olszyk, D. M.; Tingey, D. T. 2002. Stomatal responses of Douglas-fir seedlings to elevated carbon dioxide and temperature during the third and fourth years of exposure. *Plant, Cell and Environment*. 25 (11): 1411-1421.
39. _____; Phillips, N. G.; Logan, B. A.; Hricko, C. R.; Tissue, D. T. 2011. Leaf photosynthesis, respiration and stomatal conductance in six *Eucalyptus* species native to mesic and xeric environments growing in a common garden. *Tree Physiology*. 31 (9): 997-1006.
40. McCulloh, K. A.; Sperry, J. S. 2005. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology*. 25 (3): 257-267.
41. McCutchan, H.; Shackel, K. A. 1992. Stem-water potential as a sensitive indicator of water stress in prune trees (*Prunus domestica* L. cv. French). *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 117(4): 607-611.
42. MacFarlane, C.; Adams, M. A. 1998. $\delta^{13}\text{C}$ of wood in growth-rings indicates cambial activity of drought-stressed trees of *Eucalyptus globulus*. *Functional Ecology*. 12 (4): 655-664.
43. Martin, B.; Thorstenson, Y. R. 1988. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), water use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon*

esculentum, *Lycopersicon pennellii*, and the F₁ hybrid. Plant Physiology. 88 (1): 213-217.

44. Meinzer, F. C.; Clearwater, M. J.; Goldstein, G. 2001. Water transport in trees; current perspectives, new insights and some controversies. Environmental and Experimental Botany. 45 (3): 239-262.
45. MDN. DNM (Ministerio de Defensa Nacional. Dirección Nacional de Meteorología, UY). s.f. Mapas climáticos. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado 30 ene. 2016. Disponible en <https://meteorologia.gub.uy/index.php/mapas-climaticos>
46. _____. _____. (Ministerio de Defensa Nacional. Dirección Nacional de Meteorología, UY). s.f. Tablas estadísticas. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado 2 ene. 2016. Disponible en <http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/tablasEstadisticas>
47. Medlyn, B. E.; Barton, C. V. M; Broadmeadow, M. S. J.; Ceulemans, R.; De Angelis, P.; Forstreuter, M.; Freeman, M.; Jackson, S. B.; Kellomäki, S.; Laitat, E.; Rey, A.; Roberntz, P.; Sigurdsson, B. D.; Strassemeier, J.; Wang, K.; Curtis, P. S.; Jarvis, P. G. 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. New Phytologist. 149 (2): 247-264.
48. Medrano, H.; Bota, J.; Jaume, J. C.; Ribas-Carbó, M.; Guilas, J. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. Investigaciones Geográficas. 43: 63-84.
49. Metcalfe, J. C.; Davies, W. J.; Pereira, J. S. 1990. Leaf growth of *Eucalyptus globulus* seedlings under soil water deficit. Tree Physiology. 6 (2): 221-227.
50. MGAP. DGF (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección General Forestal, UY). 2013. *Eucalyptus grandis* superficie forestada bajo proyecto. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado 2 ene 2016. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,dgf,dgf-recurso-forestal,O,es,0,MNU;E;134;2;MNU;>
51. _____. RENARE (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección General de Recursos Naturales Renovables, UY). s.f. Descripción de grupos de suelos CO.N.E.A.T. (en línea). Montevideo. 62 p. Consultado 2 ene. 2016. Disponible en <http://www.cebra.com.uy/renare/media/Descripci%C3%B3n-de-Grupos-de-Suelos-CONEAT-1.pdf>

52. Molfino, J. 2002. Carta de suelos del departamento de Tacuarembó. Montevideo, Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. Departamento Estudios Básicos Suelos. Escala 1:100.000. Color.
53. Pallardy, S. 2007. Physiology of woody plants. San Diego, Academic Press. 454 p.
54. Penman, H. L. 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. The Royal Society. 193 (1032): 120-145.
55. Perry, M. A.; Mitchell, R. J.; Zutter, B. R.; Glover, G. R.; Gjerstad, D. H. 1994. Seasonal variation in competitive effect on water stress and pine responses. Canadian Journal of Forest Research. 27 (7): 1440-1449.
56. Pryor, L. D. 1976. Biology of eucalypts. London, Arnold. 82 p. (Studies in Biology no. 61).
57. _____. 1981. Australian endangered species; eucalypts. Canberra, Australian National Parks and Wildlife Service. 139 p. (Special publication no. 5).
58. Rivas, R. 2004. Propuesta de un modelo operativo para la estimación de la evapotranspiración. Tesis PhD. Valencia, España. Universitat de Valencia. Facultad de Física. pp. 29-32.
59. Roberts, J.; Rosier, P. T. W. 1993. Physiological studies in young *Eucalyptus* stands in southern India and derived estimates of forest transpiration. Agricultural Water Management. 24 (2): 103-118.
60. Schölander, P.; Hammel, H.; Bradstreet, E.; Hemmingsen, E. 1965. Sap pressure in vascular plants, negative hydrostatic pressure can be measured in plants. Science. 148 (3668): 339-346.
61. Schulze, E. D.; Kelliher, F. M.; Körner, C.; Lloyd, J.; Leuning, R. 1994. Relationship among maximum stomatal conductance ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate and plant nitrogen nutrition; a global ecology scaling exercise. Annual Review of Ecology and Systematics. 25 (1): 629-660.
62. Snyder, K. A.; Richards, J. H.; Donovan, L. A. 2003. Night-time conductance in C3 and C4 species; do plants lose water at night? Journal of Experimental Botany. 54 (383): 861-865.
63. Sperry, J. S.; Saliendra, N. Z.; Pockman, W. T.; Cochard, H.; Cruiziat, P.; Davis, S. D.; Ewers, F. W.; Tyree, M. T. 1996. New evidence for large

negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant, Cell and Environment*. 19 (4): 427-436.

64. _____; Hacke, U. G.; Oren, R.; Comstock, J. P. 2002. Water deficit and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*. 25 (2): 251-263.
65. Squeo, F. A.; Ehleringer, J. R. 2004. Isótopos estables; una herramienta común para la ecofisiología vegetal y animal. In: Marino, H. ed. *Fisiología ecológica en las plantas; mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Valparaíso, Universidad Católica de Valparaíso. pp. 59-80.
66. Stanhill, G. 1986. Water use efficiency. *Advances in Agronomy*. 39: 53-85.
67. Stape, J. L.; 2002. Production ecology of clonal Eucalyptus plantations in northeastern Brazil. PhD. dissertation. Colorado, USA. Colorado State University. 213 p.
68. Stephenson, N. L. 1990. Climatic control of vegetation distribution - the role of the water balance. *American Naturalist*. 135 (5): 649-670.
69. Taiz, L.; Zeiger, E. 2010. *Plant physiology*. 5th. ed. Sunderland, Sinauer Associates. 690 p.
70. Turnbull, J.; Brooker, M. I. H. 1978. Timor Mountain Gum *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake. Melbourne, CSIRO. s.p. (Forest Tree Leaflet no. 214).
71. Tyree, M. T.; Sperry, J. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiology*. 88 (3): 574-580.
72. _____; Davis, S. D.; Cochard, H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution; is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction?. *International Association of Wood Anatomists Journal*. 15 (4): 335-360.
73. Vos, J.; Groenwold, J. 1989. Genetic differences in water-use efficiency, stomatal conductance and carbon isotope fractionation in potato. *Potato Research*. 32 (2): 113-121.
74. White, D. A.; Turner, N. C.; Galbraith, J. H. 2000. Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric Eucalyptus species planted in

mediterranean southwestern Australia. *Tree Physiology*. 20 (17): 1157-1165.

75. Whitehead, D.; Beadle, C. L. 2004. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*; a review. *Forest Ecology and Management*. 193 (1): 113-140.
76. Zimmermann, M. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany*. 56 (18): 2286-2295.
77. Zimmermann, U.; Meinzer, F.; Bentrup, F. 1995. How does water ascend in tall trees and other vascular plants?. *Annals of Botany*. 76 (6): 545-551.