



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA
CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES
DEPARTAMENTO DE GESTIÓN FORESTAL Y SU MEDIO
AMBIENTE

EVALUACIÓN DE MECANISMOS DE ADAPTACIÓN AL DÉFICIT
HÍDRICO EN TRES ESPECIES DE *Eucalyptus* SOMETIDAS A DOS
NIVELES DE DISPONIBILIDAD DE AGUA

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

PAULINA ALEJANDRA ROMERO LECOURT

Profesores Guías: Sr. Manuel Toral Ibáñez. Ingeniero Forestal, Doctor en Ciencias
Forestales y Recursos Naturales

Sr. Herman Silva Robledo, Profesor de Biología, Doctor en Ecofisiología
Vegetal

Santiago, Chile
2010

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA
CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES
DEPARTAMENTO DE GESTIÓN FORESTAL Y SU MEDIO
AMBIENTE

EVALUACIÓN DE MECANISMOS DE ADAPTACIÓN AL DÉFICIT
HÍDRICO EN TRES ESPECIES DE *Eucalyptus* SOMETIDAS A DOS
NIVELES DE DISPONIBILIDAD DE AGUA

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

PAULINA ALEJANDRA ROMERO LECOURT

Calificaciones:

Prof. Guía: Sr. Manuel Toral Ibáñez
Prof. Guía: Sr. Herman Silva Robledo
Prof. Consejero: Srta. Karen Peña Rojas
Prof. Consejero: Sr. Juan Caldentey Pont

Nota

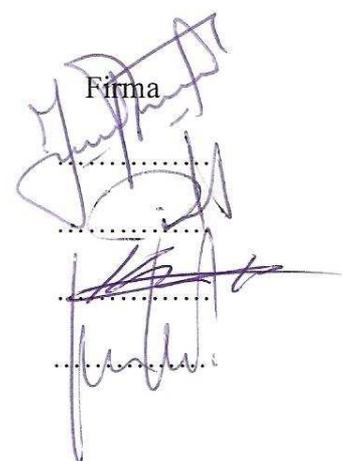
6,5

6,0

6,4

6,5

Firma

The image shows four handwritten signatures in blue ink, each positioned above a horizontal dotted line. The signatures are written in a cursive style. The first signature is at the top, followed by the second, then the third, and the fourth at the bottom. The dotted lines are evenly spaced and extend across the width of the signature area.

*A mi hijo Alonso, fuente de inspiración y de energía en mi vida,
A mis padres Cecilia y Pedro Pablo, por su esfuerzo, apoyo y amor infinito,
A mis hermanas Andrea y Cony,
A Mauricio.*

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer el financiamiento entregado por INNOVA CHILE, INFOR e INIA, sin el cual no habría sido posible realizar esta investigación. Además quiero manifestar mi más sincero agradecimiento a la Dra. María Teresa Pino Quezada y al Dr. Gabriel Selles Van Schouwen, de INIA-La Platina, por darme la oportunidad de formar parte del equipo de investigación del proyecto “Generación y producción de plantas de *Eucalyptus* tolerantes a la sequía” y entregarme su apoyo, conocimiento y buena disposición a la hora de realizar mi trabajo. Al Sr. Raúl Eguiluz Castillo por haberme facilitado las instalaciones de su laboratorio, por su colaboración para solucionar imprevistos propios de este tipo de trabajo y por su preocupación. Al Sr. Hugo Flores, por su ayuda y enseñanzas en el área de las estadísticas; y a funcionarios y auxiliares de INIA-La Platina, por su cooperación para transportar las plantas y por tomar con humor el hecho de tener que recoger, frecuentemente, gran cantidad de residuos.

A mis profesores guías Dr. Manuel Toral Ibáñez por su confianza, al pensar en mí para hacerme cargo de este trabajo, por sus acertados consejos, su constante impulso y aliento para llevar a delante y terminar con éxito el trabajo emprendido; y, al Dr. Herman Silva Robledo por su dedicación, paciencia, sabios consejos y su invaluable ayuda y guía a la hora de organizar, estructurar y analizar el presente trabajo. A la Dra. Karen Peña Rojas por su contribución aclarándome dudas y por sus críticas constructivas a mi trabajo escrito. A la Sra. Mónica Rallo, por facilitarme las instalaciones del laboratorio de anatomía de la madera de la Facultad.

Tengo que hacer una mención especial para aquellos destacados docentes, profesionales y amigos que influyeron fuertemente en mi formación profesional y personal. Saludo y agradezco cariñosamente al Sr. Iván Grez, Sra. Mila Arellano, Sra. Adelina Manríquez, Sr. Roberto Garfias y Sr. S. Vaswani. Tampoco puedo dejar de agradecer a mis amigos que de una u otra forma me ayudaron y fueron partícipes de este proceso: Cristina Latorre, Italo Pérez, René Ramírez, Nicolás Morales, Andrés Peñaloza, Hernán Retamales, Francisco Cisterna, Francisco Muñoz y Francisca Ruiz; a todos ustedes muchas gracias por sus consejos, ayuda en el laboratorio o simplemente por estar ahí siempre.

Finalmente agradezco a mi familia, a mi madre, Cecilia Lecourt por haberme dado la vida, valores y enseñanzas, por postergar sus propios intereses por ayudarme en el cuidado de mi gran tesoro, mi hijo, para que pudiera terminar mis estudios universitarios. Sin duda, sin su apoyo, no habría podido obtener buenos resultados. A mi papá, Pedro Pablo Romero, gracias por tus sacrificios, por esas largas horas de trabajo que ahora tienen sus frutos, por darme la oportunidad de estudiar y por estar a mi lado siempre. A mis hermanas Andrea Romero y Constanza Romero por darme ese empujón que sólo una hermana sabe dar y ayudarme cada vez que necesité de ellas. A mi hijo Alonso Rojas Romero, si bien aun eres pequeño y no entiendes de estas cosas, has sido mi motor de superación y esfuerzo en estos últimos años, espero estés orgulloso de lo que ahora está logrando tu madre. A Mauricio González, por mostrarme que la vida si da nuevas oportunidades, por su paciencia, por estar conmigo en las buenas y en las malas, por apoyarme y darme ánimo para seguir adelante y alcanzar mis sueños. A cada uno de ustedes, pilares de mi vida, ¡Muchas Gracias!.

TABLA DE CONTENIDOS

RESÚMEN

ABSTRACT

1. INTRODUCCIÓN	1
2. MATERIAL Y MÉTODO.....	6
2.1 MATERIALES.....	6
2.2 MÉTODOS.....	6
2.2.1 Diseño estadístico.....	6
2.2.2 Curvas de presión versus déficit relativo de agua.....	8
2.2.3 Disponibilidad hídrica y conductividad hidráulica	10
2.2.4 Disponibilidad hídrica y anatomía de los vasos xilemáticos a nivel de tallo.....	12
3. RESULTADOS.....	15
3.1 RELACIONES HÍDRICAS A NIVEL FOLIAR.....	15
3.1.1 Contenido relativo de agua simplástica (CRA.S) y apoplástica (CRA.A) (%)..	15
3.1.2 Contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA0%) (%)	16
3.1.3 Potencial de solutos en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_s^0).	17
3.1.4 Potencial de solutos a turgor máximo (Ψ_{stm}).	17
3.1.5 Ajuste osmótico (A.O)	18
3.1.6 Módulo de elasticidad (ϵ).....	18
3.2 CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA (C.H) Y ANATOMÍA DE VASOS XILEMÁTICOS.....	19
4. DISCUSIÓN	21
5. CONCLUSIONES.....	28
6. RECOMENDACIONES.....	29
7. BIBLIOGRAFÍA.....	30

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Valor promedio de contenido relativo de agua simplástica, media \pm desviación estándar, con n=3.....	15
Cuadro 2. Valor promedio de contenido relativo de agua apoplástica, media \pm desviación estándar, con n=3.....	16
Cuadro 3. Valor promedio de contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia, media \pm desviación estándar, con n=3.....	16
Cuadro 4. Valor promedio del potencial de solutos en el punto de pérdida de turgencia, media \pm desviación estándar, con n=3.....	17
Cuadro 5. Valor promedio del potencial de solutos en el punto máxima de turgencia, media \pm desviación estándar, con n=3.....	17
Cuadro 6. Ajuste osmótico (A.O), observado a los 106 días.....	18
Cuadro 7. Módulo de elasticidad, media \pm desviación estándar, con n=3.....	18
Cuadro 8. Tratamientos v/s variables anatómicas y conductividad hidráulica específica, por especie, media \pm desviación estándar, con n=7.....	19

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de las plantas de <i>Eucalyptus</i> en el ensayo, dentro del invernadero....	7
Figura 2. De izquierda a derecha, ramilla de <i>E. globulus</i> , <i>E. cladocalyx</i> y <i>E. camaldulensis</i> , respectivamente (A). Doble cámara de presión (C), con tapas biperforadas (B)...	8
Figura 3. Curva teórica de presión–volumen.....	9
Figura 4. Esquema del sistema de medición de conductividad hidráulica absoluta.....	11
Figura 5. Sistema de medición de conductividad hidráulica (A y B). Circulación del agua a través del tejido xilemático de la estaca (C).....	11
Figura 6. Estacas descortezadas (A). Micrótomos de deslizamiento (B) y obtención de un corte transversal de tallo (C). Selección de muestras, a fresco (D).....	12
Figura 7. Batería de tinción (A). Muestras teñidas con Safranina (B). Proceso de secado (C y D).....	13
Figura 8. Esquema de distribución del tejido en las estacas y delimitación del campo de medición.....	13
Figura 9. Microfotografía de un corte transversal de tallo de <i>Eucalyptus globulus</i> (A y B), <i>E. camaldulensis</i> (C y D) y <i>E. cladocalyx</i> (E y F). A la izquierda, sin déficit y a la derecha, con déficit hídrico severo.....	20

RESÚMEN

El Instituto Forestal (INFOR) y el Instituto de Investigación Agropecuaria (INIA), han desarrollado proyectos de investigación que orientados al mejoramiento genético, de especies de *Eucalyptus*, buscan incentivar la forestación en zonas de pluviometría limitada con un material genético adecuado. El presente estudio forma parte de uno de estos proyectos, cuyo objetivo es evaluar mecanismos de tolerancia al déficit hídrico de *Eucalyptus globulus* Labill, *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh y *Eucalyptus cladocalyx* Muell.

El estudio se realizó en INIA- La Platina. Las plantas fueron ubicadas en un invernadero bajo condiciones semi-controladas de temperatura y riego. Se trabajó con 14 individuos por especie, de dos años, provenientes de semilla, y establecidas en maceta. Las plantas se sometieron a dos tratamientos hídricos, de acuerdo a un diseño de bloques al azar, con siete individuos sin déficit hídrico (T1) y siete individuos con déficit hídrico severo (T2), por especie. Para el estudio de las relaciones hídricas, a nivel de ramillas terminales, se trabajó en un laboratorio empleando una cámara de presión tipo Scholander. En cada medición se realizaron cuatro repeticiones por especie y tratamiento, para luego crear y analizar curvas de presión versus contenido relativo de agua.

Para evaluar la conductividad hidráulica xilemática, medida una vez finalizado el período experimental, se utilizaron 3 estacas por árbol y por tratamiento. Se efectuaron siete repeticiones por especie, en cada tratamiento. Empleando este mismo material vegetal, se elaboraron preparaciones histológicas de corte transversal de tallo, para evaluar el efecto del déficit hídrico en la anatomía de los vasos xilemáticos.

Las especies de *Eucalyptus* aparentemente poseen dos mecanismos para evitar el déficit hídrico: el ajuste osmótico y la modificación de la elasticidad de las paredes celulares. Los resultados muestran que, las tres especies de *Eucalyptus*, tienen la capacidad de realizar ajuste osmótico. En las plantas sometidas a déficit hídrico, se observó una disminución del módulo de elasticidad, es decir, existió una fuerte plasticidad anatómica de las tres especies frente a condiciones de restricción hídrica.

Hubo efecto del tratamiento en la conductividad hidráulica, siendo menor en las plantas sin riego, alcanzando $1,4 \text{ Kg*s}^{-1}\text{*MPa}^{-1}\text{*m}^{-1}$ en promedio. Entre las especies, en los individuos regados, existió homogeneidad de la conductividad hidráulica. Existió efecto del tratamiento en las respuestas de tipo morfo-anatómicas y aquellos individuos sometidos a déficit hídrico, presentaron menores diámetros en los vasos xilemáticos, así como también, mayor engrosamiento a nivel de las paredes celulares.

Palabras claves: Adaptación morfo-fisiológica, conductividad hidráulica, *Eucalyptus globulus* Labill, *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh y *Eucalyptus cladocalyx* Muell.

ABSTRACT

The Forest Institute (INFOR) and the Institute of Agribusiness Research (INIA), have developed investigation projects aimed to the genetic improvement, of *Eucalyptus* species, looking for to stimulate the forestation in zones of limited pluviometry with an adapted genetic matter. The present study comprises of one of these projects, whose objective is to evaluate mechanisms of adaptation to the hydric deficit of *Eucalyptus globulus* Labill, *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh and *Eucalyptus cladocalyx* Muell.

The study was realized in INIA- La Platina Experimental Center. The plants were located in a greenhouse under semi-controlled conditions of temperature and irrigation. One worked with 14 individuals by species, the two years, originated by seed, and established in flowerpot. The plants were put under two hydric treatments, according to a design of random blocks, with seven individuals without hydric deficit (T1) and seven individuals with severe hydric deficit (T2), to each species. For the study of the hydric relations, concerning terminal small branches, a Scholander type pressure chamber was used in a laboratory. In each measurement was performed four repetitions by species and treatment, soon to create and to analyze curves of pressure versus relative water content.

In order to evaluate the xylematic hydraulic conductivity, 3 stakes by tree and treatment were used, once finalized the experimental period. Seven repetitions by species in each treatment took place. In addition, using this same vegetal material, were elaborated histological preparations of cross section of stem, to assess the effect of water deficit in the anatomy of the xylem vessels.

The species of *Eucalyptus* apparently own two mechanisms to avoid the hydric deficit: the osmotic adjustment and the modification of the elasticity of the cell walls. The results show that, the three species of *Eucalyptus*, have the capacity to perform an osmotic adjustment. In the plants submissive hydric deficit, a diminution of the modulus of elasticity was observed, that is to say, existed a strong anatomical plasticity of the three species against conditions of drying.

There was effect of treatment in the hydraulic conductivity, being smaller in the plants without irrigation, reaching $1,4 \text{ Kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ on overage. Among the species, scattered individuals, there was homogeneity of hydraulic conductivity. Effect of treatment in the anatomical answers of type morfo existed and those individuals submissive hydric deficit, present/display minors diameters in the xylematic glasses, as well as, higher thickening at the level of the cell walls.

KEY WORDS: Morfo-physiological adaptation, conductivity hydraulics, *Eucalyptus globulus* Labill, *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh and *Eucalyptus cladocalyx* Muell.

1. INTRODUCCIÓN

El secano interior de Chile, comprendido entre la VI Región del Libertador General Bernardo O'Higgins y la VIII Región del Bío Bío, conforma un territorio de más de 1,8 millones de hectáreas caracterizado por poseer suelos con distintos grados de erosión. En esta zona se han establecido especies forestales de rápido crecimiento y de importancia económica a nivel nacional, como las pertenecientes al género *Eucalyptus*. Sin embargo, estas especies muestran severas limitaciones para desarrollarse, principalmente en zonas con una precipitación anual inferior a 500 mm (INFOR, 2008). Bajo estas condiciones medioambientales, a diferencia de *Pinus radiata* la cual es la especie forestal de mayor importancia económica a nivel nacional, se ha demostrado que *E. globulus* Labill es una especie fisiológicamente más eficiente, ya que emplea anualmente menos metros cúbicos de agua por hectárea en relación al incremento volumétrico de madera, es decir, mayor eficiencia en el uso del agua (INFOR, 2007).

El INFOR y el INIA han iniciado proyectos de investigación orientados a la selección de genotipos de Eucaliptos capaces de exhibir altos rendimientos productivos bajo condiciones limitantes de disponibilidad de agua, e incentivar la forestación de zonas del secano erosionadas y con déficit hídrico, con un material genético idóneo. El presente estudio forma parte de uno de estos proyectos, cuyo objetivo es evaluar los mecanismos de tolerancia al déficit hídrico de *E. globulus* Labill, *E. camaldulensis* Dehnh y *E. cladocalyx* Muell, sometidas a dos niveles de disponibilidad de agua.

Especies en estudio

Las tres especies tienen su origen en Australia, *E. globulus* en su distribución natural se encuentra confinado a la costa sureste de Tasmania. En Chile la mayor concentración se encuentra entre la V Región de Valparaíso y la X Región de Los Lagos (Mora *et al.*, 2005), en el litoral y zonas bajas hasta los 300 m de altitud (Menéndez, 2008). A pesar de su gran adaptabilidad climática, las introducciones más exitosas han ocurrido en lugares con clima templado y moderado. Crece bien en una gran variedad de suelos. Requiere de un buen drenaje, baja salinidad y de un suelo con una profundidad de aproximadamente 0,6 m o más (Skolmen y Ledig, 1990). Se recomienda para zonas costeras con más de 600 mm de precipitación y libre de heladas severas. No soporta temperaturas del aire inferiores a -4°C. Es la especie más usada en forestación y empleada tradicionalmente en la agricultura para postes de cercos y viñas, y también en la fabricación de parquet, chapas, pulpa y papel. Además es una especie con características mielíferas (Parra y González, 1998).

E. camaldulensis, fue introducida a Chile a fines del siglo XIX y cultivada de forma más amplia a partir de los años 60 (Benedetti y González, 1999). Se puede encontrar en la depresión intermedia y zona costera de la IV Región de Coquimbo y el límite norte de la IX Región de la Araucanía (INFOR, 2006). Se desarrolla muy bien en climas de condiciones tropicales y sub-tropicales (Neyra, 2000). Crece desde el nivel del mar hasta los 600 m.s.n.m (Benedetti y González, 1999). Resistente a suelos pobres o degradados, con fertilidad media a baja, tolera los suelos salinos y no soporta los suelos calcáreos. Posee un gran sistema radicular, estableciéndose con éxito en suelos que se secan rápidamente (Benedetti y González, 1999). Ha demostrado buena adaptación a condiciones de déficit

hídrico. Sobrevive bajo condiciones de precipitación anual cercana a 250 mm, alcanzando su mejor desarrollo entre 700-1.250 mm (FAO, 2007). Puede crecer con temperaturas mínimas del aire cercanas a los 6°C y una temperatura media anual de 10 a 26°C. La madera es muy dura, densa (en estado verde es de 1,08g/cm³ y 0,8g/cm³ en estado seco), de difícil pudrición y de alto poder calorífico. Estas características la hacen apta para: leña y carbón de alta calidad, durmientes, vigas, pilares, tablones para puentes y construcción de embarcaciones, tableros de aglomerados, fibra y partículas. (Benedetti y González, 1999).

E. cladocalyx se distribuye en el valle central de Chile, y la costa de la zona sur de la IV Región de Coquimbo (INFOR, 2000). El clima predominante en la zona natural de distribución es de tipo mediterráneo y su distribución altitudinal va desde los 0 a los 600 m.s.n.m (Perret *et al.*, 2003 a). Los suelos en los cuales se encuentra son de textura liviana a media, arenosos y gravosos, poco profundos y bien drenados, con una amplia gama de pH y baja fertilidad. Tolerancia a salinidad leve, inundaciones temporales y es notablemente tolerante a suelos alcalinos. La especie es altamente resistente a la sequía y a un medio adverso, ya que es tolerante a suelos infértiles y áridos, soportando temperaturas mínimas de 2 a 3°C bajo cero y precipitaciones entre 200-300 mm por año (Perret *et al.*, 2003 b). La madera es utilizada como leña, en la fabricación de postes, polines, madera aserrada, cortinas cortavientos y contribuye a la protección de suelos degradados. La madera se caracteriza por su dureza y fortaleza, siendo altamente durable de acuerdo a la clasificación de Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO). La densidad de la madera es alta (1.200 Kg/m³), comparada con la de *E. globulus* (720 Kg/m³) (Perret *et al.*, 2003 b).

Déficit hídrico y crecimiento

El crecimiento y desarrollo de las plantas, está estrechamente relacionado con su medio ambiente, por ejemplo, la radiación solar es un factor que participa directamente en la fotosíntesis, al igual que el agua, minerales, CO₂, O₂ y temperatura (Acevedo *et al.*, 1971). A su vez, todos estos factores afectan el crecimiento, el transporte de nutrientes, la fotosíntesis, la respiración y la transpiración, los cuales están involucrados en la producción de biomasa. Para poder alcanzar un crecimiento adecuado, cada uno de estos factores deben encontrarse en un nivel óptimo, ya que la falta o exceso provocaría algún nivel de estrés interfiriendo en su desarrollo. El crecimiento está controlado por la división y expansión de las células, lo cual requiere de un nivel de turgencia. Así el alargamiento del tallo y de las hojas, es muy sensible al déficit hídrico (Acevedo *et al.*, 1971). Olave (1988), señala que el crecimiento vegetativo es dependiente del estado hídrico de las plantas, las que en condiciones de estrés pierden el turgor, provocando la detención del proceso de elongación celular, lo que finalmente se traduce en plantas de menor tamaño.

Landis *et al.* (1989) y Barceló *et al.* (1995), coinciden en que el agua es el principal factor limitante del crecimiento en los ecosistemas naturales. En los tejidos activos de las plantas, el agua alcanza valores entre el 80 y el 90% del peso fresco, influyendo en los procesos fisiológicos que afectan el crecimiento y desarrollo (Barceló *et al.*, 1995).

Según Salisbury y Ross (1994), cuando una planta se somete, por primera vez, a un factor de estrés el organismo crea una reacción de alarma, por lo cual algunas de sus funciones

metabólicas se alteran, provocando una respuesta. Posteriormente se desarrolla una fase de tolerancia, en la que la planta se aclimata al factor estresante, retornando la función a la normalidad. Si este factor de estrés continúa por un largo tiempo la planta llega a un estado de agotamiento, en el cual su función puede modificarse nuevamente o producir la muerte de la planta en el caso que el factor estresante se mantenga. Se puede definir como ambiente estresante a aquél en el que el potencial ambiental difiere del potencial del organismo, provocando una transferencia de energía o materia hacia o desde el organismo (factor de estrés), lo que produce la activación de una función metabólica que genera una respuesta (Salisbury y Ross, 1994).

Según De la Torre (1997), la producción de biomasa es proporcional al abastecimiento y uso del agua, en consecuencia, la condición hídrica de la planta junto con la condición hídrica del suelo son una parte importante en la producción de biomasa y para maximizar los rendimientos con riego. Por lo tanto, el contenido de agua en la planta dependerá del abastecimiento que exista de ella en la interfase suelo-raíz (De la Torre, 1997).

Lopushinsky (1990), plantea que las relaciones hídricas de las plantas tienen una base física sólida en el sentido de que el estado hídrico se puede describir cuantitativa y adecuadamente mediante el potencial hídrico, ya que es una medida del potencial químico o energía libre del agua que se relaciona directamente a los procesos fisiológicos de la planta, controlando el movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera.

El desarrollo y supervivencia, de una planta, bajo estrés severo debido a sequía son mejores cuanto más tiempo pueda ser retrasada una disminución peligrosa del contenido relativo de agua del protoplasma (evitando la desecación) y cuanto más sea posible desecar este protoplasma sin resultar dañado (tolerancia a la sequía). Las plantas, que no poseen un ciclo anual, pueden presentar algunos mecanismos para prevenir la sequía como un inicio del ciclo vegetativo previo al de la época de sequía, así como fechas de floración y fructificación tempranas (Sánchez y Aguirreola, 2008).

Los mecanismos de tolerancia son aquellos que permiten a la planta seguir siendo funcional aunque exista déficit hídrico, por ejemplo, el incremento de la elasticidad de las paredes celulares, permite el mantenimiento de la turgencia a bajos contenidos relativos de agua (Herralde, 2000).

Según Silva (2008), los principales mecanismos que utiliza una planta para retrasar la deshidratación frente a déficit hídrico son, a nivel fisiológico el ajuste osmótico o bien a nivel morfofuncional, la modificación del módulo de elasticidad de las paredes celulares que permite mantener la turgencia celular.

El ajuste osmótico consiste en la acumulación de solutos y la disminución del potencial hídrico de hojas, tallos y raíces, en respuesta al déficit hídrico. Como resultado, las plantas pueden absorber agua y mantener la actividad fisiológica, así se mantiene el turgor celular, factor importante para el crecimiento o sobrevivencia durante déficit hídrico (Silva *et al.*, 2007).

El módulo de elasticidad describe los cambios del potencial de turgencia en función de las variaciones del volumen celular (Herralde, 2000). La elasticidad de las paredes celulares a nivel de una hoja viene condicionada por diversos factores: el tamaño celular, la composición química de las paredes (reflejado en la proporción de los diferentes componentes), la pérdida de agua apoplástica, la edad de la hoja y el potencial de turgencia. Los componentes de la pared celular y el grado de especialización de los mismos son los que determinan la elasticidad o rigidez del tejido (Herralde, 2000).

En el estudio realizado por Guarnaschelli *et al.* (2000), donde se investiga el efecto de la procedencia, la sequía y efectos estacionales, en plantas de *E. globulus*, los resultados muestran que los individuos estresados desarrollan ajuste osmótico mediante la acumulación activa de solutos, acompañado de un menor potencial osmótico, lo cual se asocia con una disminución en el crecimiento de las plantas y cambios ontogénicos en las células, mediada por las bajas temperaturas de invierno y el fotoperiodo. El módulo de elasticidad también fue modificado, siendo mayor en la medición efectuada en invierno (19,4 MPa) y la mayor elasticidad se presenta en verano (17,3 MPa).

El movimiento de agua en el sistema suelo-planta-atmósfera está determinado por diferencias de potencial hídrico ($\Delta\Psi$), desplazándose de mayor a menor potencial. Se produce el equilibrio cuando $\Delta\Psi=0$, es decir, cuando el potencial es igual en todas las partes del sistema vegetal y por lo tanto no existe movimiento de agua. El potencial hídrico está conformado por el potencial de gravedad (Ψ_g), el potencial de presión (Ψ_p), el potencial mátrico (Ψ_m) y el potencial osmótico (Ψ_s), siendo el potencial mátrico y el de gravedad despreciable en el caso de los vegetales (Silva, 2008).

La permeabilidad de las membranas celulares, propiedad conocida como conductividad hidráulica (C.H), determina la velocidad del movimiento del agua dentro de los tejidos. En general, aquellos que carecen de membranas celulares, como el xilema, presentan mayores volúmenes de conductividad hidráulica comparada con otros tejidos vegetales. El flujo de agua es proporcional a la cuarta potencia del radio (ecuación de Hagen-Poiseuille), lo cual se debe a que la velocidad de éste, en toda la sección del conducto, no es uniforme. La velocidad de las moléculas situadas próximas a las paredes se reduce por fricción, debido a las fuerzas de adhesión entre el agua y la pared del conducto. Las moléculas que se mueven más rápidamente, en el centro, constituyen la mayor proporción del conjunto, aumentando así la velocidad total del flujo. Por tanto, los elementos xilemáticos con lumen amplio poseen un caudal muy superior (Sánchez y Aguirreola, 2008). Carmona *et al.* (2004), indica que las tres especies presentan una porosidad difusa¹ y poros solitarios² con disposición oblicua, la placa de perforación es simple. Y que *E. globulus* es la que tiene mayor contenido de lignina, con 25,6%. Le sigue *E. cladocalyx* con 25,7% y *E. camaldulensis* con 22,8%.

¹ Porosidad difusa: Los poros o vasos xilemáticos, de tamaño similar, se hallan distribuidos uniformemente en el anillo de crecimiento (Cristiani, 1962)

² Poros solitarios: Poros o vasos xilemáticos aislados o separados de otros y rodeados por otro tipo de células (Cristiani, 1962)

Sobre la base de los antecedentes entregados, el objetivo general de este estudio fue evaluar posibles mecanismos de tolerancia al déficit hídrico en *Eucalyptus globulus* Labill, *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh y *Eucalyptus cladocalyx* Muell, sometidas a dos niveles de disponibilidad de agua. Siendo los objetivos específicos:

- ✓ Estudiar las relaciones hídricas a nivel de órganos (hojas y/o ramillas), en tres especies de *Eucalyptus*, sometidas a dos niveles de disponibilidad de agua.
- ✓ Determinar el efecto de la disponibilidad de agua en la conductividad hidráulica de los vasos xilemáticos a nivel de tallo, en tres especies de *Eucalyptus*, sometidas a dos niveles de disponibilidad de agua.
- ✓ Evaluar el efecto de la disponibilidad de agua en la anatomía de los vasos conductores a nivel de tallo, en tres especies de *Eucalyptus*, sometidas a dos niveles de disponibilidad de agua.

2. MATERIAL Y MÉTODO

2.1 Materiales

Se emplearon 42 plantas, es decir, 14 individuos de: *Eucalyptus globulus* Labill, *Eucalyptus camaldulensis* Deni y *Eucalyptus cladocalyx* Muell, de dos años de edad, dos metros de altura, en promedio, y 1 cm de diámetro fustal. Fueron producidas en El Instituto Forestal (INFOR), Concepción, por semillas. Al momento de desarrollar este estudio, comprendido entre marzo y julio del año 2009, se encontraban en condiciones de invernadero en El Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Platina, en la Región Metropolitana de Santiago de Chile, a una temperatura promedio de 25°C, en bolsas de polietileno de 60 cm x 60 cm, llenas de turba Sunshine Sungro, mezcla Mix #6-Premix, la cual contiene: 70ppm de N, 30ppm de P y 130ppm de K. En diciembre del año 2008 se les aplicó fertilizante, utilizando una solución del producto comercial Nitromag con formulación de 27% de Nitrógeno, 5% de MgO, 7% de CaO, 20% de CalDolomita, en una dosis de 9 gr/planta.

2.2 Métodos

2.2.1 Diseño estadístico

Los individuos utilizados fueron seleccionados de una población de 90 plantas, con 30 ejemplares por especie. El criterio para seleccionar las 14 plantas por especie utilizadas, fue homogeneidad en cuanto a: diámetro a nivel del cuello, forma fustal y altura total. De estas 14 plantas, 7 fueron sometidas a al tratamiento 1 (T1) y 7 al tratamiento 2 (T2), donde:

- T1, testigo sin déficit: Riego diario con 3 litros de agua, definido en base a pruebas de riego donde se evaluó el consumo de agua de algunas plantas mediante una balanza electrónica Pesamatic Tscale (Taiwán) modelo AHW-30, con capacidad de 30 Kg. Con esta cantidad de agua, se asegura un buen drenaje por el fondo de la bolsa y manteniendo un potencial hídrico al medio día igual o superior a -1MPa.
- T2, déficit severo: No se aplicó ningún tipo de riego, hasta que las plantas presentaron un potencial hídrico al medio día inferior a -2MPa.

La población se dispuso en el invernadero de acuerdo a un diseño estadístico de bloques al azar. Se buscó con ello reducir y controlar la varianza del error experimental para tener mayor precisión al estratificar las unidades experimentales (cada árbol), en grupos homogéneos (Canavos, 1992).

Se dispusieron cinco bloques, en cada uno de los cuales se ubicaron dos individuos por especie para cada tratamiento aplicado. Se originaron seis tratamientos, al combinar las tres especies y los dos niveles de disponibilidad de agua. Las 42 plantas que fueron utilizadas en el estudio se encuentran destacadas con letra negrita en la figura 1.

Bloque 1			Bloque 2			Bloque 3			Bloque 4			Bloque 5		
Ca 10	G 3	Cl 2	G 1	Ca 8	Cl 1	Ca 1	G 14	Cl 14	Ca 13	Cl 8	G 13	Ca 7	Cl 11	G 7
Ca 25	G 18	Cl 17	G 16	Ca 23	Cl 29	Ca 16	G 29	Cl 29	Ca 28	Cl 23	G 28	Ca 22	Cl 26	G 22
Ca 11	Cl 7	G 12	Cl 16	Ca 14	G 8	Cl 12	Ca 15	G 2	Cl 19	Ca 4	G 9	Cl 4	G 5	Ca 12
Ca 26	Cl 22	G 27	Cl 21	Ca 29	G 23	Cl 27	Ca 30	G 17	Cl 24	Ca 19	G 24	Cl 19	G 20	Ca 27
Ca 3	G 10	Cl 15	G 11	Cl 10	Ca 6	Cl 3	Ca 5	G 15	Ca 9	Cl 13	G 6	Ca 22	Cl 15	G 4
Ca 18	G 25	Cl 30	G 26	Cl 25	Ca 21	Cl 18	Ca 20	G 30	Ca 24	Cl 28	G 21	Ca 17	Cl 20	G 19

G x: Ejemplar número x de la especie *Eucalyptus globulus* Labill, con x de 1 a 30.

Ca x: Ejemplar número x de la especie *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh, con x de 1 a 30.

Cl x: Ejemplar número x de la especie *Eucalyptus cladocalyx* Muell, con x de 1 a 30.

	Tratamiento 1 (T1), testigo sin estrés
	Tratamiento 2 (T2), estrés severo
	Plantas no incluidas en el estudio

Fuente: Milla (2010) y forma parte del proyecto Innova mencionado

Figura 1. Distribución de las plantas de *Eucalyptus* en el ensayo, dentro del invernadero.

El modelo estadístico utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + \xi_j + \theta_k + (\xi * \theta)_{jk} + \varepsilon_{ijk} \quad (1)$$

Donde:

Y_{ijk} : observación i-ésima, j-ésima, k-ésima del experimento.

μ : efecto del promedio de todos los datos.

β_i : efecto del bloque i.

ξ_j : efecto de la especie j.

θ_k : efecto del tratamiento hídrico k.

$(\xi * \theta)_{jk}$: efecto de la interacción de la especie j y el tratamiento hídrico k.

ε_{ijk} : error aleatorio.

El análisis estadístico se realizó utilizando el software Statistical Analysis Software (SAS), versión 9.2.

En función de los tratamientos de disponibilidad hídrica, se definieron tres ciclos de desecamiento:

- Primer ciclo: tuvo una duración de 35 días, comprendidos entre el 2 de marzo hasta el 5 de abril del 2009, durante los cuales se aplicaron los tratamientos 1 (T1) y tratamiento 2 (T2). Luego se realizó una etapa de recuperación por una semana, desde el 6 hasta el 12 de abril, donde todas las plantas fueron regadas una vez al día con 3 litros de agua.
- Segundo ciclo: con una duración de 28 días, desde el 13 de abril hasta el 17 de mayo, durante los cuales se aplicaron T1 y T2. Al finalizar se efectuó una semana de recuperación similar a la explicada anteriormente, comprendida desde el 18 hasta el 24 de mayo del 2009.

- Tercer ciclo: se sometieron a los tratamientos T1 y T2, durante 63 días, desde el 25 de mayo hasta el 24 de julio del 2009.

Las mediciones se efectuaron durante la última semana del segundo y tercer ciclo de desecamiento, y en la segunda semana de recuperación.

2.2.2 Curvas de presión-volumen

Para conocer el potencial hídrico de las plantas, se empleó una doble cámara de presión tipo Scholander *et al.* (1965) (Figura 2), obteniendo de forma simultánea cuatro repeticiones. Se siguió el procedimiento definido por De la Torre (1997): el primer paso fue determinar el peso fresco y potencial inicial de las ramillas (se usaron ramillas debido a que *E. globulus* tiene hojas sésiles), para luego ser saturadas. Se determinó experimentalmente el tiempo de saturación para cada especie, empleándose 60 minutos para *E. globulus* y *E. camaldulensis*, y 80 para *E. cladocalyx*. Una vez saturadas se obtuvo el potencial hídrico a plena turgencia y el peso a máxima saturación (Silva, 2008). Luego siguiendo el procedimiento clásico desarrollado por Tyree y Hammel (1972), la rama fue colocada en la cámara de presión (Figura 2), donde se sometió a presiones crecientes de 0,4MPa, por un intervalo de 6 minutos dentro de un rango de medición de 0,2 a 3MPa, hasta generar ocho puntos de medición. En cada uno de éstos se obtuvo el valor del peso fresco de cada ramilla (Silva y Acevedo, 1993). Terminado el proceso de medición, las ramas fueron secadas en una estufa de aire forzado, a 70°C o hasta obtener peso constante, para determinar su peso seco (Silva, 2008).

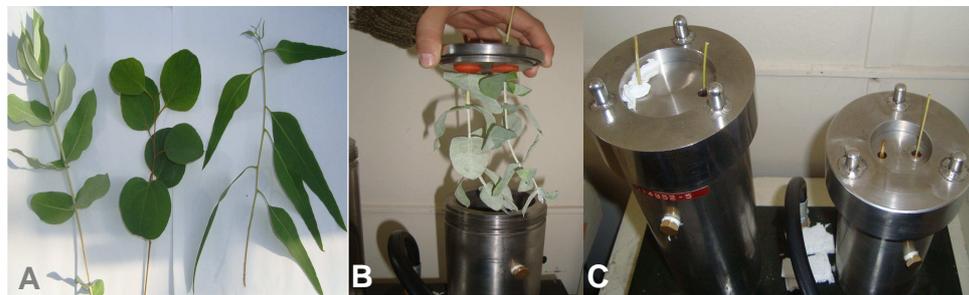


Figura 2. De izquierda a derecha, ramilla de *E. globulus*, *E. cladocalyx* y *E. camaldulensis*, respectivamente (A). Doble cámara de presión (C), con tapas biperforadas (B).

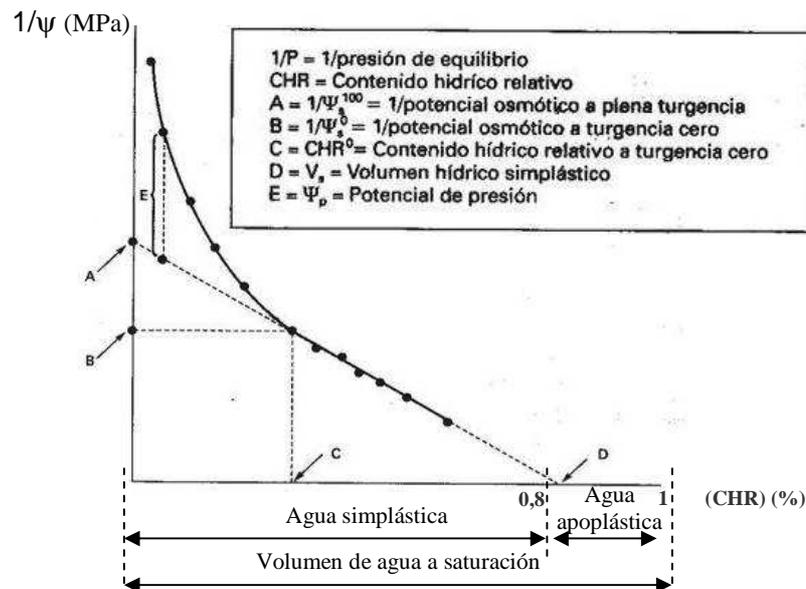
Durante el período experimental se efectuaron las siguientes mediciones a nivel foliar:

- Primera medición: Se llevó a cabo al término de la décima semana de desecamiento, es decir, a los 71 días desde el inicio de la aplicación de los tratamientos. Medido entre el 11 al 15 de mayo del año 2009, durante el segundo ciclo de desecamiento.
- Segunda medición: Se efectúa en la etapa de recuperación del segundo ciclo de desecamiento, es decir, a los 80 días desde el inicio de la aplicación de los tratamientos. Medido entre el 20 al 22 de mayo del año 2009.

- Tercera medición: al finalizar la semana número dieciocho, es decir, a los 106 días desde el inicio de la aplicación de los tratamientos. Medido entre el 15 al 19 de junio del año 2009, mientras se efectúa el tercer ciclo de desecamiento.
- Cuarta medición: al finalizar la semana número diecinueve, es decir, a los 120 días desde el inicio de la aplicación de los tratamientos. Medido entre el 29 de junio y el 3 de julio del año 2009, durante el tercer ciclo de desecamiento.

En cada medición se efectuaron cuatro repeticiones por especie y tratamiento, empleándose un total de 24 ramillas³. Éstas fueron obtenidas dentro de los primeros 25cm desde el ápice, con una longitud de 20cm, con 5 a 6 hojas completamente sanas (Corcuera, 2003).

Con el uso de esta cámara fue posible generar los valores necesarios para construir las denominadas curvas de presión-volumen (Figura 3), a partir de la cual se obtuvo los valores de: volumen apoplástico⁴, volumen simplástico⁵, contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia, módulo de elasticidad⁶, ajuste osmótico, potencial de solutos a turgor máximo y potencial de solutos en el punto de pérdida de turgencia. El análisis de estas curvas y la posterior obtención de los valores de estos parámetros, se efectuaron a base de una planilla Excel programada y empleada en el estudio de Herralde (2000).



Fuente: Sánchez y Aguirreolea, 2008

Figura 3. Curva teórica de presión-volumen

³ (4 ramillas bajo T1 + 4 ramillas bajo T2)* 3 especies = 24 ramillas por medición.

⁴ Agua apoplástica: agua que se encuentra presente en las paredes celulares y elementos del xilema (Tyree y Jarvis, 1982).

⁵ Agua simplástica: agua presente en el protoplasto, fundamentalmente en la vacuola (Tyree y Jarvis, 1982).

⁶ Módulo de elasticidad: describe la proporción en que un pequeño cambio de volumen produce un cambio de presión en una célula de volumen determinado (Steudle *et al.*, 1977).

El análisis de la curva se realizó de acuerdo a lo descrito por Schulte y Hinckley (1986), donde este modelo supone que el potencial de presión (P) y osmótico pueden ser descritos en función del contenido relativo de agua (CRA), cuyo valor se obtuvo mediante la relación:

$$CRA = \frac{P_f - P_s}{P_t - P_s} \quad (2)$$

El ajuste osmótico (A.O), se obtuvo para cada especie a partir de la diferencia (Corcuera, 2003):

$$A.O = \Psi_{sT1} - \Psi_{sT2} \quad (3)$$

Donde:

Ψ_{sT1} : potencial osmótico a turgor máximo de la planta sometida a T1, testigo sin déficit.

Ψ_{sT2} : potencial osmótico a turgor máximo de la planta sometida a T2, déficit severo.

El módulo de elasticidad (ϵ) fue calculado como (Corcuera, 2003):

$$\epsilon = \frac{\Delta P}{\Delta CRA} \quad (4)$$

Donde:

ΔP : diferencia de potenciales de presión

ΔCRA : diferencia del contenido relativo de agua.

El volumen total de agua simplástica correspondió al valor de la abscisa que se genera al proyectar la zona recta de la curva. El volumen total de agua apoplástica, se obtiene de la diferencia entre el volumen de agua a saturación de la hoja o ramilla y el volumen de agua simplástica. El punto de plasmólisis se registró en el punto de inflexión de la curva y el valor de potencial de solutos a turgor máximo, se obtuvo al proyectar la región lineal en el eje de las ordenadas (Figura 3) (Corcuera, 2003).

Para el análisis estadístico de los resultados, se realizó un análisis de comparación de medias, mediante el test de Duncan, con un nivel de significación del 95%.

2.2.3 Disponibilidad hídrica y conductividad hidráulica

Para evaluar la conductividad hidráulica absoluta en tallo se siguió la metodología propuesta por Pire *et al.* (2007), la cual fue medida al finalizar el período experimental. Un estanque de 25 litros de capacidad fue instalado a 1 m de altura desde el nivel de las estacas y conectado a un distribuidor de agua con seis terminales de salida. En cada uno se unió una manguera de silicona transparente de 0,6 cm de diámetro y en el otro extremo se instaló manualmente a presión, cada estaca. La conexión manguera-estaca se realizó bajo agua, ambas completamente saturadas, sin presencia de burbujas. Se ubicó bajo la cara libre de cada estaca, un vaso precipitado para recibir el agua que circuló por ésta (Figura 4 y 5).

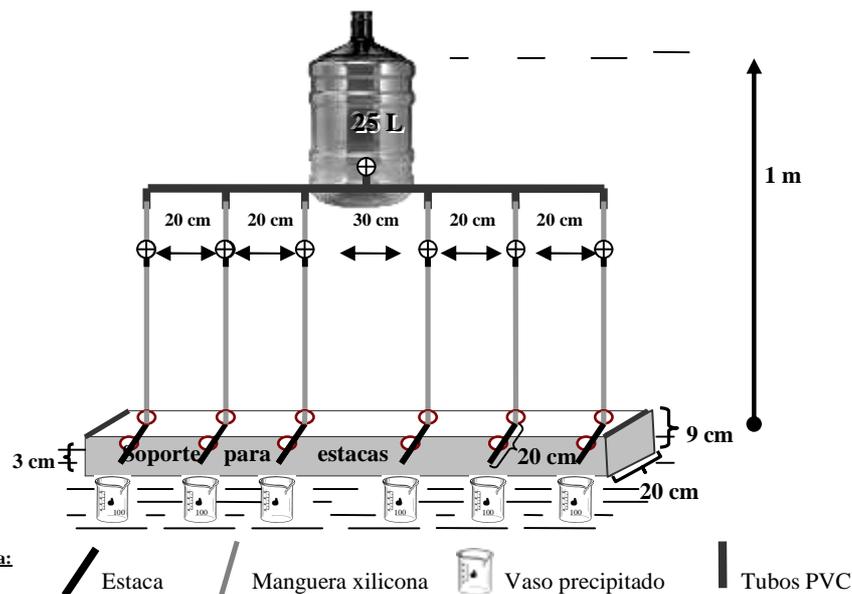


Figura 4. Esquema del sistema de medición de conductividad hidráulica absoluta.

Se utilizaron tres estacas por árbol, de 20 cm cada una, empleándose siete repeticiones por especie y tratamiento, dando un total de 126 estacas. La primera se obtuvo a una altura de 5 cm sobre el nivel del cuello de la planta, siendo cortada y descortezada debajo del agua. Luego permanecieron sumergidas durante 15 minutos para liberar tensiones saturando completamente la estaca con agua y evitando la posible presencia de burbujas de aire.



Figura 5. Sistema de medición de conductividad hidráulica (A y B). Circulación del agua a través del tejido xilemático de la estaca (C).

El agua utilizada en el estanque fue destilada y hervida previamente para eliminar el aire disuelto y además se adicionó ácido oxálico hasta 0,01M para prevenir el desarrollo de microorganismos que pudiesen producir obstrucciones en los vasos del xilema (Sperry *et al.*, 1988). Cuando el flujo de agua alcanzó valores constantes, se midió el volumen colectado de agua en un período de 30 minutos (Figura 5). Finalmente, se obtuvo la conductividad hidráulica absoluta (C.H), a partir de la relación (Pire *et al.*, 2007):

$$C.H = \frac{v \cdot L}{t \cdot h} \quad (5)$$

Donde:

C.H: conductividad hidráulica absoluta ($\text{Kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}$).

v: volumen colectado de agua (Kg).

L: longitud de la estaca (m).

t: tiempo de colecta (s).

h: Carga de agua constante (MPa)⁷

Para normalizar las comparaciones entre las diferentes estacas, la conductividad hidráulica absoluta se expresó como conductividad hidráulica específica (C.H.e), con la relación (Pire *et al.*, 2007):

$$C.H.e = \frac{C.H}{A_x} \quad (6)$$

Donde:

C.H.e: conductividad hidráulica específica ($\text{Kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$).

A_x: área de la porción ocupada por el xilema (m^2) (explicada en la siguiente metodología).

Los resultados obtenidos fueron sometidos a un ANDEVA, con un nivel de significación del 95%.

2.2.4 Disponibilidad hídrica y anatomía de los vasos xilemáticos a nivel de tallo

Para analizar la anatomía de los vasos xilemáticos, se emplearon las mismas estacas descritas en el método anterior, es decir, siete repeticiones por especie y tratamiento. Se efectuaron cortes histológicos transversales de tallo, para la preparación de 42 muestras fijadas y teñidas, obteniendo dicho tejido de la cara superior de la estaca central que se extrajo de cada árbol. Los cortes transversales, se obtuvieron con un micrótomos Reichert de deslizamiento, utilizando un ángulo de corte de 10 grados y un espesor de 20 micrones (Figura 6).

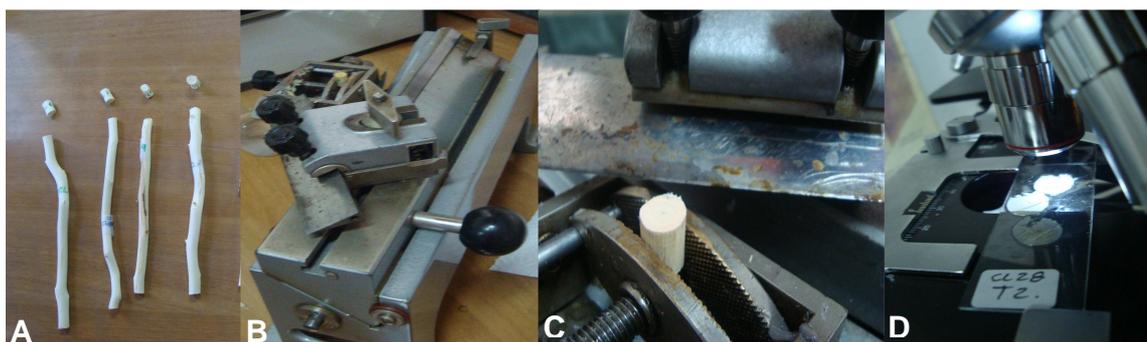


Figura 6. Estacas descortezadas (A). Micrótomos de deslizamiento (B) y obtención de un corte transversal de tallo (C). Selección de muestras, a fresco (D).

⁷ Carga de agua = presión ejercida por el agua a 1 metro de altura.
1m = 1/100 MPa, por lo tanto 1m = 0,01MPa.

Finalmente, el área ocupada por el xilema, A_x , fue calculada como (Pire *et al.*, 2007):

$$A_x = \left(\frac{\pi}{4}\right) \cdot (D^2 - d^2) \quad (7)$$

Donde:

A_x : área de la porción ocupada por el xilema (m^2).

π : pi, constante matemática 3,1416.

D^2 : diámetro de la estaca (m).

d^2 : diámetro de la médula (m).

Para el análisis estadístico de los resultados de la anatomía de los vasos, se realizó un análisis de comparación de medias, mediante el test de Duncan, con un nivel de significación del 95%.

3. RESULTADOS

3.1 Relaciones hídricas a nivel foliar

Sobre la base de los resultados obtenidos, se consideraron las respuestas de la primera y segunda medición como parte de una etapa de aclimatación, al presentar un comportamiento variable característico de ésta condición. Mientras que los resultados de la tercera y cuarta medición forman parte de la etapa de respuesta, donde es posible observar un comportamiento propio de una condición de déficit hídrico.

3.1.1 Contenido relativo de agua simplástica (CRA.S) y apoplástica (CRA.A) (%)

En la etapa de respuesta, iniciada luego de 106 días desde el comienzo del período experimental, existió efecto significativo de los tratamientos. Los individuos sometidos a déficit hídrico de las tres especies, presentaron una tendencia a disminuir el volumen simplástico de agua, siendo significativo en *E. cladocalyx* y *E. globulus*, con una reducción del 46% y 37%, respectivamente. Luego, a los 120 días, estas especies mantienen el mismo comportamiento (Cuadro 1).

A nivel de especie, *E. camaldulensis* es la que presentó mayor contenido de agua simplástica en los individuos regados y *E. globulus* es la que contiene el menor volumen simplástico en las plantas con déficit hídrico (Cuadro 1).

Cuadro 1. Contenido relativo de agua simplástica, media \pm desviación estándar, con n=3

Medición	Tratamiento	CRA.S (%)		
		<i>E. globulus</i>	<i>E. camaldulensis</i>	<i>E. cladocalyx</i>
día 106	1	46,956 \pm 0,75 aB	78,054 \pm 5,8 aA	77,192 \pm 3,6 aA
	2	17,456 \pm 2,79 bB	68,819 \pm 10,4 aA	31,358 \pm 11,16 bB
día 120	1	62,276 \pm 30,65 aB	86,016 \pm 6,29 aA	75,643 \pm 3,22 aC
	2	26,423 \pm 2,56 bB	85,251 \pm 9,84 aA	39,778 \pm 4,1 bB

Tratamiento 1: testigo. Tratamiento 2: déficit hídrico severo.

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamiento y las letras mayúsculas indican diferencias significativas entre especie, según prueba de Duncan ($P \leq 0,05$).

Con respecto al contenido relativo de agua apoplástica (CRA.A), al iniciar la etapa de respuesta hubo diferencias significativas a nivel de tratamiento, y los individuos sometidos a déficit hídrico (T2) de *E. globulus* y *E. cladocalyx* presentaron mayor volumen de agua apoplástica, en comparación con sus similares regadas. En *E. camaldulensis*, en cambio, las plantas sometidas a T2 presentaron menor CRA.A, manteniendo este comportamiento a los 120 días (Cuadro 2).

Cuadro 2. Contenido relativo de agua apoplástica, media \pm desviación estándar, con n=3

Medición	Tratamiento	CRA. A (%)		
		<i>E. globulus</i>	<i>E. camaldulensis</i>	<i>E. cladocalyx</i>
día 106	1	53,044 \pm 0,7 bA	49,098 \pm 3,5 aA	31,164 \pm 8,17 bB
	2	84,11 \pm 5,4 aA	31,18 \pm 10,4 bB	68,641 \pm 11,1 aA
día 120	1	58,893 \pm 11 aA	53,984 \pm 6,29 aA	34,356 \pm 3,22 A
	2	73,576 \pm 2,56 aA	14,749 \pm 9,84 bB	78 \pm 11,42 aA

Tratamiento 1: testigo. Tratamiento 2: déficit hídrico severo.

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamiento y las letras mayúsculas indican diferencias significativas entre especie, según prueba de Duncan ($P \leq 0,05$).

A nivel de especie, *E. cladocalyx* fue la que tuvo el menor volumen apoplástico de agua, en los individuos sometidos a T1, durante la medición realizada el día 106. Las plantas sometidas a T2 de *E. camaldulensis* fueron las que registraron menor CRA.A (Cuadro 2).

3.1.2 Contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA0%) (%)

A los 106 días desde el inicio de la aplicación de los tratamientos, existió efecto significativo de los tratamientos y los individuos sometidos a déficit hídrico de *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx* presentaron menores contenidos relativos de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA0%), en comparación con sus similares regadas. Lo mismo ocurrió en *E. globulus* a los 120 días. En esta medición, las plantas bajo déficit hídrico de *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx* tienen el mismo CRA0% que las regadas (Cuadro 3).

Entre los individuos regados y a nivel de especie, *E. globulus* fue el que presentó mayor CRA0% a los 120 días, y el menor CRA0% lo registró *E. camaldulensis* a los 106 días. En las plantas regadas el mayor CRA0% lo tuvo *E. globulus* a los 106 días y *E. camaldulensis* muestra el menor CRA0% a los 106 días (Cuadro 3).

Cuadro 3. Contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia, media \pm desviación estándar, con n=3

Medición	Tratamiento	CRA 0% (%)		
		<i>E. globulus</i>	<i>E. camaldulensis</i>	<i>E. cladocalyx</i>
día 106	1	78,1 \pm 0,06 bA	64,7 \pm 0,04 aB	77,8 \pm 0,05 aA
	2	74,9 \pm 0,02 bA	48,3 \pm 0,12 bB	65,4 \pm 0,02 bB
día 120	1	92,4 \pm 0,03 aA	84,1 \pm 0,03 aB	89,6 \pm 0,02 aB
	2	83,2 \pm 0,02 bA	74,4 \pm 0,13 aA	86,3 \pm 0,08 aA

Tratamiento 1: testigo. Tratamiento 2: déficit hídrico severo.

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamiento y las letras mayúsculas indican diferencias significativas entre especie, según prueba de Duncan ($P \leq 0,05$).

3.1.3 Potencial de solutos en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_s^0).

En la etapa de respuesta, existió efecto de los tratamientos en *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx*, presentando los individuos con déficit hídrico un potencial de solutos en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_s^0) menos negativo, con una diferencia de -0,7 MPa y -0,9 MPa. Posteriormente en el día 120, *E. globulus* mantiene de forma significativa este comportamiento, con una variación de -0,7 MPa. Sin embargo, el Ψ_s^0 de los individuos sin riego de *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx*, en esta medición, fue más negativo que el registrado el día 106 (Cuadro 4).

Cuadro 4. Potencial de solutos en el punto de pérdida de turgencia, media \pm desviación estándar, con n=3

Medición	Tratamiento	Ψ_s^0 (MPa)		
		<i>E. globulus</i>	<i>E. camaldulensis</i>	<i>E. cladocalyx</i>
día 106	1	- 1,169 \pm 0,01 bA	- 0,904 \pm 0,49 bA	- 1,621 \pm 0,13 bB
	2	- 1,51 \pm 0,5 aC	- 0,245 \pm 0,35 aA	- 0,799 \pm 0,02 aB
día 120	1	- 1,457 \pm 0,18 bA	- 1,357 \pm 0,15 aA	- 1,923 \pm 0,05 aB
	2	- 0,746 \pm 0,07 aA	- 1,67 \pm 0,35 aB	- 1,807 \pm 0,25 aB

Tratamiento 1: testigo. Tratamiento 2: déficit hídrico severo.

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamiento y las letras mayúsculas indican diferencias significativas entre especie, según prueba de Duncan ($P \leq 0,05$).

A los 120 días y, a nivel de especie, *E. cladocalyx* fue la que presentó el Ψ_s^0 más negativo en los individuos regados, con -1,9MPa y en aquellos con déficit hídrico, con -1,8 MPa (Cuadro 4).

3.1.4 Potencial de solutos a turgor máximo (Ψ_{stm}).

En la etapa de respuesta existió efecto de los tratamientos en *E. globulus* y *E. cladocalyx*, registrando un potencial de solutos a turgor máximo (Ψ_{stm}) más negativo en los individuos con déficit hídrico (T2), con una variación de -15MPa y -10MPa, respectivamente. Luego, a los 120 días, los individuos sometidos a T2 de las tres especies tuvieron un Ψ_{stm} más positivo con respecto a sus similares regadas (Cuadro 5).

Cuadro 5. Potencial de solutos a turgor máximo, media \pm desviación estándar, con n=3

Medición	Tratamiento	Ψ_{stm} (MPa)		
		<i>E. globulus</i>	<i>E. camaldulensis</i>	<i>E. cladocalyx</i>
día 106	1	-8,132 \pm 1,19 aC	-4,82 \pm 0,4 bB	-3,488 \pm 3,11 aA
	2	-13,358 \pm 6,72 bB	-0,913 \pm 0,9 aA	-13,456 \pm 1,9 bB
día 120	1	-17,984 \pm 7,11bB	-8,671 \pm 3,3bA	-18,099 \pm 1,39bB
	2	-2,117 \pm 1,66aA	-2,815 \pm 3,09aB	-13,976 \pm 8,6aC

Tratamiento 1: sin déficit. Tratamiento 2: déficit hídrico severo.

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamiento y las letras mayúsculas indican diferencias significativas entre especie, según prueba de Duncan ($P \leq 0,05$).

Comparativamente, a nivel de especie, *E. cladocalyx* es la que mostró el Ψ_{stm} menos negativo en los individuos regados, a los 106 días, y el Ψ_{stm} más negativo en los individuos con déficit hídrico, a los 120 días (Cuadro 5).

La tasa de incorporación de solutos, a los 106 días, fue de 0,05 MPa/día en *E. globulus*⁸ y de 0,09 MPa/día en *E. cladocalyx*⁹; existiendo una incorporación de solutos promedio de 0,07 MPa.

3.1.5 Ajuste osmótico (A.O)

A los 106 días desde el inicio de la aplicación de los tratamientos, las plantas sometidas a déficit hídrico de *E. globulus* y *E. cladocalyx* presentaron un potencial de solutos a turgor máximo más negativo, en comparación con su similar regada. Este hecho afirma que ambas especies realizaron ajuste osmótico (A.O), y *E. globulus* tuvo un A.O de 5,2MPa y *E. cladocalyx* de 9,9MPa (Cuadro 6).

Cuadro 6. Ajuste osmótico (A.O), observado a los 106 días

Especie	A.O (MPa)
<i>E. globulus</i>	5,226
<i>E. camaldulensis</i>	3,907*
<i>E. cladocalyx</i>	9,968

*: No existe ajuste osmótico.

3.1.6 Módulo de elasticidad (ϵ)

Iniciada la etapa de respuesta, las plantas sometidas a déficit hídrico de *E. globulus* y *E. cladocalyx* presentaron mayor módulo de elasticidad (ϵ) y en *E. camaldulensis* dicho valor fue significativamente menor que su similar regada. Luego, a los 120 días, las tres especies mostraron una clara tendencia a reducir el valor del ϵ en los individuos sin riego, haciéndose estadísticamente significativa esta situación en *E. globulus*, *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx*, con una diferencia de 15MPa, 5,8MPa y 5,9MPa, respectivamente (Cuadro 7).

Cuadro 7. Módulo de elasticidad, media \pm desviación estándar, con n=3

Medición	Tratamiento	ϵ		
		<i>E. globulus</i>	<i>E. camaldulensis</i>	<i>E. cladocalyx</i>
día 106	1	8,132 \pm 1,19 bA	4,82 \pm 0,4 aA	3,488 \pm 3,11 bA
	2	23,358 \pm 6,72 aA	0,913 \pm 0,9 bC	13,456 \pm 1,9 aB
día 120	1	17,984 \pm 7,11 aA	8,671 \pm 3,3 aB	18,099 \pm 1,39 aA
	2	2,117 \pm 1,66 bB	2,81 \pm 2,09 bB	13,976 \pm 1,6 bA

Tratamiento 1: sin déficit. Tratamiento 2: déficit hídrico severo.

⁸ $\Psi_{\text{stm}}(\text{T1}) - \Psi_{\text{stm}}(\text{T2}) = -8,132 - (-13,358) = 5,226\text{MPa} / 106 \text{ días} = 0,049 \approx 0,05 \text{ MPa}$

⁹ $\Psi_{\text{stm}}(\text{T1}) - \Psi_{\text{stm}}(\text{T2}) = -3,488 - (-13,456) = 9,968\text{MPa} / 106 \text{ días} = 0,09 \text{ MPa}$

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamiento y las letras mayúsculas indican diferencias significativas entre especie, según prueba de Duncan ($P \leq 0,05$).

A nivel de especie hubo diferencias significativas y las plantas de *E. camaldulensis* con riego, mostraron el menor ϵ a los 120 días. En los individuos sometidos a déficit hídrico severo, el menor ϵ lo presenta *E. globulus* y *E. camaldulensis* a los 120 días (Cuadro 7).

3.2 Conductividad hidráulica (C.H) y anatomía de vasos xilemáticos

Los tratamientos tuvieron efecto estadísticamente significativo en la conductividad hidráulica específica (C.H.e), mostrando valores más bajos los individuos sometidos a déficit hídrico (T2) de las tres especies. A nivel de especie, las plantas sometidas a T2 de *E. cladocalyx* son las que presentaron menor valor de C.H.e (Cuadro 8).

Cuadro 8. Tratamientos v/s variables anatómicas y conductividad hidráulica específica, por especie; media \pm desviación estándar, con $n=7$

Especie	Tratamiento	Grosor de la pared de vasos xilemáticos (μm)	Diámetro de vasos xilemáticos (μm)	Conductividad hidráulica específica ($\text{Kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$)
<i>E. globulus</i>	1	0,32 \pm 0,03 bC	7,1 \pm 1,68 aA	4,50 \pm 2,01 aA
	2	0,61 \pm 0,11 aA	5,9 \pm 0,55 aA	1,50 \pm 0,55 bA
<i>E. camaldulensis</i>	1	0,41 \pm 0,03 bB	6,6 \pm 1,38 aA	4,54 \pm 1,45 aA
	2	0,81 \pm 0,11 aA	5,9 \pm 0,61 aA	1,57 \pm 1,08 bA
<i>E. cladocalyx</i>	1	0,59 \pm 0,03 bA	5,7 \pm 0,26 aA	4,41 \pm 0,98 aA
	2	0,81 \pm 0,10 aA	5,6 \pm 0,27 aA	1,37 \pm 0,44 bB

Tratamiento 1: sin déficit. Tratamiento 2: déficit hídrico severo.

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamiento y las letras mayúsculas indican diferencias significativas entre especie, según prueba de Duncan ($P \leq 0,05$).

Con respecto a la anatomía de los vasos xilemáticos, los individuos sometidos a déficit hídrico (T2), de las tres especies, presentaron paredes de mayor grosor (0,74 μm , en promedio), comparado con aquellos que fueron regados (0,44 μm , en promedio). Las plantas de *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx* sometidas a T2, fueron las que tuvieron mayor grosor de pared. De forma adicional se distinguió homogeneidad en cuanto al diámetro de los vasos xilemáticos entre los individuos sometidos a T1 y T2, para las tres especies (Cuadro 8).

La figura 9, muestra las diferencias anatómicas observadas en los vasos xilemáticos a nivel ínter e intra específico. Considerando que entre las tres especies no existieron diferencias significativas de diámetro de los vasos xilemáticos, resulta interesante destacar que, si bien, los individuos sometidos a déficit hídrico severo de *E. camaldulensis* tienen las paredes de mayor grosor, no presentan diferencias significativas en la conductividad hidráulica específica al compararla con la registrada por *E. globulus*, siendo esta especie la que tuvo menor grosor de pared (Cuadro 8).

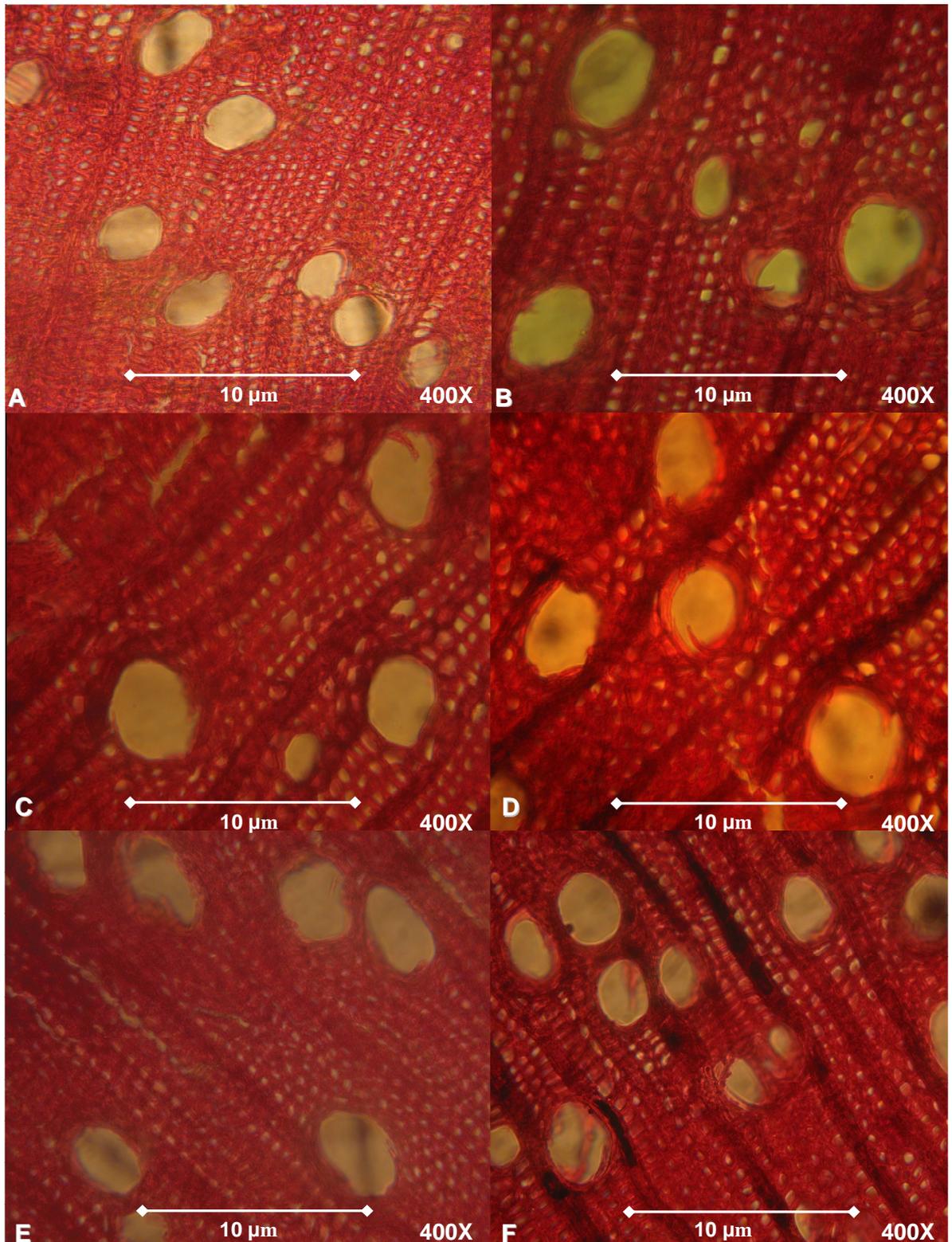


Figura 9. Microfotografía de un corte transversal de tallo de *Eucalyptus globulus* (A y B), *E. camaldulensis* (C y D) y *E. cladocalyx* (E y F). A la izquierda, sin déficit y a la derecha, con déficit hídrico severo.

4. DISCUSIÓN

Cuando un suelo se seca, su potencial hídrico se torna cada vez más negativo lo cual trae como consecuencia que las plantas que en él crecen, desarrollen una serie de modificaciones a nivel anatómico y fisiológico, ambas estrechamente relacionadas, con el fin de mantener el gradiente de potencial hídrico necesario para la absorción de agua (Sánchez y Aguirreolea, 2008).

En la etapa de respuesta, el contenido relativo de agua simplástica (CRA.S) es menor en los individuos sin riego y a nivel de especie, el mayor decrecimiento se encuentra en *E. cladocalyx*. Este descenso, al igual que el observado en *E. globulus*, se puede atribuir a una pérdida neta de agua de la hoja, lo cual disminuye el contenido relativo del agua o a una redistribución de agua desde el simplasto al apoplasto, sin variación del contenido relativo de agua (Rieger y Daniell, 1988, citado por Herralde, 2000). De acuerdo con Tyree y Jarvis (1982), el contenido relativo de agua apoplástica y simplástica puede ser redistribuida frente a una disminución del potencial de solutos, siendo solamente el agua simplástica la osmóticamente activa. De esta forma, un incremento de solutos o bien un cambio de distribución del agua entre el simplasto y el apoplasto conducen un descenso del potencial osmótico y pueden representar algún tipo de ajuste para mantener la turgencia celular cuando hay déficit hídrico (Tyree y Jarvis, 1982; Joly y Zaerr, 1987; Nunes *et al.*; 1989, citado por Herralde, 2000). Milla (2010), estudiando las mismas plantas, señala que de las que se someten a déficit hídrico, *E. cladocalyx* es la segunda especie con mayor eficiencia en el uso del agua, es decir, frente a escasez hídrica aumentan la economía del recurso, regulando la transpiración y manteniendo, en lo posible, la cantidad interna de CO₂.

Resulta interesante que no exista diferencia significativa del CRA.S, entre los individuos de *E. camaldulensis* con riego y con déficit hídrico. Esto indicaría que ante una falta de disponibilidad de agua, la planta es capaz de emplear algún tipo de mecanismo que le permita seguir viviendo y mantener un volumen de agua simplástico similar a que si fuera regada. Milla (2010), señala que *E. camaldulensis* es la especie que presenta mayor conductancia estomática, mayor fotosíntesis y mayor eficiencia en el uso del agua, aun cuando tenga potencial hídrico menos negativo en los individuos bajo déficit hídrico.

El agua apoplástica es importante en lo que se refiere al posible papel de la pared como ruta para el movimiento de agua y solutos fuera del xilema, especialmente en hojas y raíces (Kramer, 1983, citado por Herralde, 2000). Por lo tanto es interesante señalar que el volumen de agua apoplástica obtenido es complementario al volumen simplástico de agua, es decir, cuando una planta presenta mayor cantidad de agua simplástica tiene menor volumen de agua apoplástica y viceversa. A nivel de los tratamientos, existe mayor cantidad de agua apoplástica en los individuos sin riego de *E. cladocalyx* y *E. globulus*, superando el rango de valores obtenidos en el estudio de Guarnaschelli *et al.* (2000), en individuos con déficit hídrico de la misma especie los cuales presentan un 40%. *E. camaldulensis* es el que registra el menor volumen de agua apoplástica. Cuttler *et al.* (1977), señalan que el agua apoplástica podría actuar como fuente de reserva, regulando el agua simplástica. Esto sugiere que altos contenidos de agua apoplástica sería un rasgo común en plantas adaptadas a la sequía, siendo *E. cladocalyx* un ejemplo de ello. Sin embargo, es muy improbable que actúe de esta forma y evite la pérdida de agua

simplástica, ya que se encuentra sujeta por grandes fuerzas de retención en las paredes celulares (Powell y Blanchard, 1976). Se estima que el agua apoplástica drena a potenciales hídricos menores de -15 MPa, por lo que, se necesitan elevadas tensiones para ser “arrancada” y como raramente se puede alcanzar dicho valor, se supone que su volumen es constante (Tyree y Jarvis, 1982; Nobel, 1980; Tyree, 1976; Cortes y Sinclair, 1985). Según Tyree y Jarvis (1982), el agua apoplástica debe ser considerada como indisponible por lo que las reducciones e incrementos en el contenido hídrico de las hojas se hacen mayoritariamente empleando el agua desde el simplasto.

El contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA0%), fue menor en los individuos sin riego, destacando el caso de *E. cladocalyx* con 65% y *E. camaldulensis* con 48%, a los 106 días. Estos resultados concuerdan con lo propuesto por Elston *et al.* (1976), Kikuta *et al.* (1985) y Schonfeld *et al.* (1988), quienes señalan que frente a un déficit hídrico severo, es de esperar valores de CRA0% más bajos, cuando ocurre ajuste osmótico o aumento en la elasticidad, como ocurre en *E. cladocalyx*.

El CRA0%, en los individuos sin riego de *E. globulus*, con 94%, supera el CRA0% obtenido por Guarnaschelli *et al.* (2000), con 82%, en plantas de *E. globulus* sometidas a déficit hídrico. Syvertsen (1981), relaciona CRA0% con el cierre estomático para diferenciar distintos grados de resistencia a la sequía. Bannister (1976), en tanto, lo asocia con la tolerancia a la desecación. Herralde (2000), indica que los individuos más tolerantes a la sequía tienen un menor CRA0%. De acuerdo a los resultados obtenidos a los 106 días y sobre la base de éstos planteamientos, la especie más tolerante sería *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx* y la más intolerante *E. globulus*. Boyer (1969), considera que la variación del CRA0% puede ser equivalente al cambio del volumen celular y por lo tanto, la reducción de las dimensiones celulares en los individuos sometidos a déficit hídrico, aumenta la capacidad de la planta para mantener la turgencia celular, coincidiendo con las respuestas observadas al finalizar el período experimental, ya que las plantas estresadas de *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx* fueron las que presentaron menor grado de marchitez.

A los 120 días, se registra un alto CRA0%, en las especies mencionadas con falta de disponibilidad de agua, lo cual se puede atribuir al aumento de la elasticidad de las paredes celulares contribuyendo a mantener la turgencia celular, sumado a la alta eficiencia en el uso del agua que tienen ambas especies (Milla, 2010).

El que *E. globulus* presente, a los 106 días, un CRA0% en las plantas con déficit hídrico similar al de los individuos con riego, se puede atribuir a que esta especie es altamente consumidora del recurso (Milla, 2010) y por lo tanto, desarrollará mecanismos para mantener la turgencia celular como el ajuste osmótico, asegurando su sobrevivencia. Sin embargo y como consecuencia de ello, a los 120 días presenta un CRA0% inferior, reafirmando el hecho de que es una especie con baja eficiencia en el uso del agua (Milla, 2010).

El potencial de solutos en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_s^0), disminuye de forma significativa en los individuos sin riego de *E. globulus*, a los 106 días desde el inicio de la aplicación de los tratamientos.

Este comportamiento se atribuye a que conforme las hojas pierden agua, la presión de turgencia que genera la pared celular disminuye de forma relativamente lineal con la reducción del volumen celular, hasta llegar al punto de pérdida de turgencia. Sung (1981), afirma que las plantas que han sufrido déficit hídrico tienen un potencial hídrico y un Ψ_s^0 más negativo, como los resultados obtenidos en el estudio. Es por esto que los procesos fisiológicos que dependen de la turgencia, como apertura estomática, fotosíntesis y elongación celular, pueden ser mantenidos a potenciales hídricos más bajos y de esta forma la planta asegura, en parte, su sobrevivencia. Esta disminución del potencial de solutos se puede atribuir a un ajuste osmótico (Nunes *et al.* 1989, citado por Herralde, 2000).

Paralelamente, es posible observar un comportamiento opuesto en *E. globulus* a los 120 días, existiendo Ψ_s^0 menos negativos, lo cual se puede atribuir a que el mecanismo empleado por la especie para mantener la turgencia celular fue un aumento en la elasticidad de las paredes celulares y no un ajuste osmótico.

El potencial de solutos a turgor máximo (Ψ_{stm}), es un parámetro importante, ya que fija el límite superior de presión de turgencia que un tejido puede desarrollar (Herralde, 2000). El Ψ_{stm} es más negativo a los 106 días en los individuos con déficit hídrico de *E. cladocalyx* y *E. globulus*. Éste último mostró un potencial más negativo que el valor obtenido por Guarnaschelli *et al.* (2000) en plantas de *E. globulus* sometidas a déficit hídrico. Morgan (1984), señala que la tolerancia al estrés hídrico implica el desarrollo de bajos potenciales osmóticos, lo cual puede ser el resultado de una acumulación de solutos. De acuerdo a esto, *E. cladocalyx* es la especie más tolerante al disminuir en 10 MPa el valor de dicho potencial, con respecto a su similar regada, a los 106 días. Jones y Turner (1978), Johnson *et al.* (1984) y Kikuta *et al.* (1985), señalan que un descenso en los niveles de Ψ_{stm} obtenido a partir de una curva presión-volumen, es el principal indicador para detectar ajuste osmótico. De esta forma es posible mantener la presión de turgencia necesaria a un potencial hídrico más negativo del que es posible observar en plantas que no realizan ajuste osmótico, beneficiando los procesos dependientes de la turgencia (Tyree y Jarvis, 1982; Herralde, 2000; Morgan, 1984). Transcurridos 120 días desde el inicio de la aplicación de los tratamientos de riego, se observa un comportamiento opuesto, donde los individuos sometidos a déficit hídrico de las tres especies presentan Ψ_{stm} menos negativo, lo cual se puede ser consecuencia de un aumento en la elasticidad de las paredes celulares.

Silva *et al.* (2007), indican que un requisito importante para evaluar la existencia y variación de ajuste osmótico (A.O), es la disminución del potencial de solutos (Ψ_s) en condiciones de déficit hídrico. La reducción del Ψ_s bajo estas condiciones se expresa en la etapa de respuesta, siendo la tasa de desarrollo del déficit hídrico (TDDH) mayor en *E. cladocalyx* con 0,09MPa/día y la menor en *E. globulus* con 0,05MPa/día. Jones y Rawson (1979), señalan que la TDDH es considerada el factor más importante que influye en el ajuste osmótico, el cual se puede medir como la tasa de disminución del potencial hídrico foliar.

Paralelamente, Cuttler *et al.* (1977), plantean que la presencia de A.O, como consecuencia de la disminución del potencial de solutos, ayuda a mantener un volumen simplástico de agua superior al presentado por las plantas regadas, acompañado de un decrecimiento de las dimensiones celulares, mientras que la cantidad de solutos podría permanecer constante.

Sin embargo, este comportamiento no fue manifestado por ninguna de las tres especies estudiadas.

El A.O es una respuesta inducida y su grado de expresión es afectado por la duración de la falta de agua durante el ciclo de crecimiento (Glinka y Ludlow, 1992; Basnayake *et al.*, 1996). Lo cual se reafirma con los resultados obtenidos, ya que el A.O expresado a los 106 días fue de 5,2 MPA en *E. globulus* y 9,9 MPA en *E. cladocalyx*. Tasas rápidas de desecamiento muestran menores niveles de expresión del A.O. El rápido desarrollo del déficit hídrico puede impedir la síntesis y el movimiento de solutos, por lo tanto, la tasa de aumento en A.O es incapaz de balancear la tasa de disminución del potencial hídrico (Basnayake *et al.*, 1996). Kusaka *et al.* (2005), señalan que es necesario efectuar un déficit hídrico gradual para detectar A.O, tal como ocurre durante el período experimental. Esto sugiere que condiciones que se traducen en un gradual y uniforme déficit hídrico son más favorables para la expresión de diferencias genéticas en la capacidad de ajustarse osmóticamente. Si bien la duración de la falta de agua influye en el grado de expresión de A.O Jones y Turner (1978), señalan que el máximo A.O depende de la especie.

Resulta necesario destacar, que si bien *E. cladocalyx* pareciera ser la especie más tolerante al déficit hídrico al realizar ajuste osmótico a los 106 días, *E. camaldulensis* exhibe hojas poco quebradizas, y un vigor similar al observado en *E. cladocalyx*, aun cuando no ha efectuado A.O, lo cual sugiere que dicha especie mantiene la turgencia celular mediante otros mecanismos, como aumentando la elasticidad de sus paredes celulares, lo cual le permite ser, según Milla (2010), la especie más eficiente en el uso del agua y con mayor fotosíntesis.

Si existe un aumento en el valor del módulo de elasticidad (ϵ) en los individuos sometidos a déficit hídrico, tal como ocurre en *E. globulus* y *E. cladocalyx* a los 106 días, es decir, si disminuye la elasticidad, la pared celular es más rígida (Cuttler *et al.*, 1977), lo cual conduce a una reducción en el potencial hídrico de la planta. Un aumento de rigidez realza los efectos de un ajuste osmótico (Herralde, 2000), tal y como sucede en dichas especies. No obstante, en ausencia de acumulación de solutos, la turgencia se relacionaría con mayor plasticidad de las paredes celulares y las células se comportarían como un osmómetro ideal donde el potencial osmótico es inversamente proporcional al volumen celular (Morgan, 1984). Silva y Acevedo (1993), señalan que el cambio del módulo de elasticidad en las plantas con déficit hídrico puede reflejar una variación de las propiedades plásticas de las paredes celulares, por ejemplo, su extensibilidad. Estas propiedades plásticas y elásticas podrían ser consecuencia de cambios en la estructura molecular de proteínas asociadas a las paredes celulares (Herralde, 2000). Es posible afirmar entonces que la elasticidad tiene un efecto complementario al ajuste osmótico en la mantención de la turgencia de células y tejidos.

En esta medición, *E. camaldulensis* tiene menor ϵ . Herralde (2000) y Tryee y Jarvis (1982), plantean que un ϵ pequeño, es decir, en un tejido elástico se da una menor pérdida de turgencia frente a una disminución de un determinado volumen de agua, comparado con un tejido más rígido, contribuyendo al mantenimiento de la turgencia prácticamente de la misma manera que un ajuste osmótico (Parker y Pallardy, 1985). Al finalizar el período experimental, *E. camaldulensis* mantiene este comportamiento y existe una tendencia en los

individuos sin riego de todas las especies, a disminuir ϵ . La mayor diferencia se expresa de forma significativa en *E. globulus*, decreciendo en 15 MPa, superando los resultados obtenidos por Guarnaschelli *et al.* (2000). Estos resultados sugieren que *E. camaldulensis* es la que tolera de mejor forma la falta de disponibilidad de agua, al modificar la elasticidad de sus paredes celulares para mantener la turgencia, alcanzando valores similares al de los individuos sin déficit hídrico. Esto sucede aun cuando, a nivel anatómico, presente paredes más gruesas y menor conductividad hidráulica con respecto a su similar regada, lo cual podría ser resultado de una variación química en la composición de la pared (Pire *et al.*, 2007).

Pire *et al.* (2007), indican que la tolerancia a la sequía está determinada, adicionalmente, por factores relacionados con el transporte de agua dentro de la planta. En este contexto la conductividad hidráulica es el parámetro más utilizado para estudiar el transporte y la mecánica de los fluidos dentro de los vasos conductores. La conductividad hidráulica específica (CH.e), sólo varía de forma significativa en función de los tratamientos aplicados, siendo menor en aquellas plantas con déficit hídrico ($1,4 \text{ Kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$, en promedio), lo cual va acompañado de mayor grosor de sus paredes ($0,7 \mu\text{m}$). Según Pire *et al.* (2007), la CH.e es independiente del grosor del tallo y representa una respuesta intrínseca de tipo anatómico. Lovisolo y Schubert (1998), afirman que podría considerarse un mecanismo de defensa a mediano plazo, complementario al control estomático. La reducción de la CH.e podría explicarse con la ecuación de Poiseuille. Es así como la velocidad de las moléculas situadas próximas a las paredes se reduce por fricción y las moléculas que se mueven más rápidamente en el centro, constituyen la menor proporción del conjunto, lo cual se traduce en una decreciente conductividad hidráulica (Sánchez y Aguirreolea, 2008).

Sperry *et al.* (2005), afirman que una mayor longitud de los vasos xilemáticos permite también una mayor conductividad hidráulica del tallo, al existir un menor número de paredes transversales o placas de perforación; al parecer este no sería el caso de las plantas estudiadas ya que las tres especies presentan, según lo planteado por Carmona *et al.* (2004), placas de perforación simple en los vasos xilemáticos.

Pire *et al.* (2007), señalan que ante la disminución de la CH.e bajo déficit hídrico, la planta debería desarrollar potenciales foliares más negativos para mantener la absorción de agua, lo cual involucra menor contenido relativo de agua (CRA) y mayor riesgo a perder la turgencia de las células, tal como ocurrió con las especies estudiadas.

A nivel anatómico, el diámetro de los vasos xilemáticos no varía de forma significativa con los tratamientos aplicados. Según Pire *et al.* (2007), la modificación anatómica de los vasos conductores requiere de largos períodos de tiempo.

Considerando diámetros homogéneos, resulta interesante destacar que, si bien los individuos sometidos a déficit hídrico, de *E. camaldulensis*, tienen las paredes de mayor grosor, no presentan diferencias significativas en la CH.e al compararla con la registrada por *E. globulus*, siendo esta especie la que tuvo menor grosor de pared. Sack y Holbrook (2006), y Sánchez y Aguirreolea (2008), indican que un factor importante que contribuye a la declinación de la conductividad hidráulica es la cavitación, ya que la tensión excesiva

producto de un déficit hídrico severo, produce el bloqueo de ciertos conductos xilemáticos y de esta forma un tallo deshidratado ocupa menos conductos de los existentes para el transporte de agua. Como consecuencia el xilema se torna cada vez más vulnerable al aumentar el déficit.

Díez *et al.* (1995), indican que los vasos de diámetro pequeño pueden estar vinculados en la tolerancia de las plantas a las enfermedades vasculares, ya que su pequeño tamaño dificultaría la distribución del patógeno por los vasos del xilema. Sin embargo, las respuestas observadas por las plantas de Eucalipto se contraponen a este planteamiento. Una planta sometida a déficit hídrico severo se asocia a una condición de debilitamiento y vulnerabilidad, tal como fue el caso de los individuos estudiados, donde al finalizar el período experimental, estando las plantas en el invernadero y severamente marchitas, se observa la presencia de hongos.

Las plantas sin riego tienen las paredes de los vasos xilemáticos más gruesas, siendo mayor el grosor en *E. camaldulensis* y *E. cladocalyx*. Levitt (1972) y Green y Jane (1983), señalan que es de esperar que los órganos bajo déficit hídrico tengan más material en la pared celular y que éstas sean más gruesas, tal como lo observado. Lovisolo y Schubert (1998), y Pire *et al.* (2007), indican que la respuesta de las plantas ante el déficit hídrico es la de aumentar la resistencia al paso del agua a través del tallo, lo que le permite controlar el paso del agua en condiciones de sequía.

A los 120 días desde el inicio de la aplicación de los tratamientos, *E. globulus* tiene el menor módulo de elasticidad y las paredes más finas, lo cual se traduce en una mayor flexibilidad de pared, reafirmando el planteamiento de Green y Jane (1983), quienes afirman que órganos bajo déficit hídrico, tienen paredes más gruesas, contribuyendo a una mayor rigidez del tejido y viceversa.

Resulta interesante destacar que si bien *E. camaldulensis* bajo déficit hídrico presenta paredes de los vasos xilemáticos de mayor grosor, junto con una disminución en la conductividad hidráulica, paralelamente, es capaz de desarrollar mecanismos que le permiten sobrevivir al enfrentarse a un déficit hídrico severo, como por ejemplo, aumentar la elasticidad de sus paredes celulares, lo cual le permite mantener un volumen adecuado de agua simplástica y además, según Milla (2010), es la especie con mayor conductancia estomática, mayor fotosíntesis, mayor eficiencia en el uso del agua, y de forma práctica se observa que es la especie que presenta menor marchitez una vez finalizado el estudio.

Sobre la base de los resultados obtenidos, es posible afirmar que *E. camaldulensis* es la especie más resistente al déficit hídrico severo, en tanto que *E. cladocalyx* mostró algunas respuestas fisiológicas y anatómicas posibles de asociar al déficit hídrico, y la más sensible fue *E. globulus*.

Los resultados obtenidos en el presente estudio, contribuyen directamente en el cumplimiento de los objetivos del proyecto “Generación y producción de plantas de Eucalyptus tolerantes a la sequía”, del cual forma parte. Da los lineamientos del comportamiento generado por estas tres especies, con respecto a las relaciones hídricas a nivel foliar, comportamiento de la conductividad hidráulica y anatomía a nivel de vasos

xilemáticos, frente a condiciones de déficit hídrico severo. A base de estas respuestas y por medio de algunas herramientas de mejoramiento genético, como la selección de genotipos, que exhiban rendimientos productivos sobresalientes bajo condiciones de limitaciones hídricas, combinados con herramientas de masificación clonal de los mismos, se podrá poner a disposición de las empresas forestales y de los agricultores de la zona del secano interior de Chile, clones élites de *Eucalyptus*, adaptados de mejor manera a la sequía y con mejores rendimientos que los actualmente disponibles, y transformar algunos de estos clones mediante la incorporación de genes específicos, para que sean capaces de expresar una resistencia, aún mayor al estrés hídrico. Por lo tanto, permitirá ampliar las posibilidades de desarrollo productivo en el secano interior de Chile, con el consiguiente beneficio económico y social para los agricultores de esta zona, constituido con un porcentaje importante de la Agricultura Familiar Campesina (AFC), que actualmente tienen pocas posibilidades productivas.

5. CONCLUSIONES

Del estudio de las relaciones hídricas a nivel foliar, se concluye que las plantas de *E. cladocalyx* y de *E. globulus* sometidas a déficit hídrico realizan ajuste osmótico, manteniendo de esta forma el turgor celular.

Al finalizar el período experimental, *E. globulus* y *E. cladocalyx* disminuyen su módulo de elasticidad, traduciéndose en mayor elasticidad, manteniendo de la turgencia celular a pesar de que *E. cladocalyx* presenta las paredes de los vasos xilemáticos de mayor grosor.

En las tres especies, la conductividad hidráulica específica a nivel de tallo, es menor en los individuos sometidos a déficit hídrico.

A nivel anatómico, no existen diferencias significativas en los diámetros de los vasos xilemáticos, y *E. cladocalyx* y *E. camaldulensis* tienen el mayor grosor de pared.

Sobre la base de los resultados obtenidos y el comportamiento observado de las plantas en el invernadero, se puede concluir que *E. camaldulensis* es la especie más resistente al déficit hídrico severo, en tanto que *E. cladocalyx* mostró algunas respuestas fisiológicas y anatómicas posibles de asociar al déficit hídrico, y la más sensible fue *E. globulus*.

6. RECOMENDACIONES

Considerando que el descenso de la conductividad hidráulica específica en los individuos sometidos a déficit hídrico de *E. camaldulensis*, no es atribuible al incremento del grosor de las paredes de los vasos xilemáticos y atendiendo a las altas tensiones existentes, resulta interesante poder identificar si es que existe algún tipo de relación entre, la cavitación y la conductividad hidráulica de las especies estudiadas, y sometidas a déficit hídrico severo. Es por ello que se sugiere realizar un estudio de la influencia de la cavitación en la conductividad hidráulica.

7. BIBLIOGRAFÍA

- ACEVEDO, E.; HSIAO, C. y HENDERSON, W. 1971. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to change in water status. *Plant Physiol.* 48: pp. 631-636.
- BANNISTER, P. 1976. Introduction to physiological plant ecology. John Wiley and Sons, New York. 273 p.
- BARCELO, J; RODRIGO, N; SABATER, B y SÁNCHEZ, R. 1995. Fisiología Vegetal. Séptima Edición. Ediciones Pirámide, S.A. Madrid, España. 617 p.
- BASNAYAKE, J.; COOPER, R.; HENZELL, R. y LUDLOW, M. 1996. Influence of rate of development of water deficit on the expression of maximum osmotic adjustment and desiccation tolerance in three grain sorghum lines. *Field Crop Res.* 49: pp. 65-76.
- BENEDETTI, S. y GONZALEZ, O. 1999. *Eucalyptus camaldulensis*, una alternativa multipropósito para el secano. *INFOR.* 20 p.
- BOYER, J. 1969. Measurements of the water status of plants. *Annual Review of Plant Physiology.* 20: pp. 351-355.
- CANAVOS, G. 1992. Probabilidad y estadística: aplicaciones y métodos. México. McGraw-Hill. 651p.
- CARMONA, R.; ESPINOSA, M.; GARAY, R. y RALLO, M. 2004. Características DE propiedades básicas de la madera de especies de *Eucalyptus* de las zonas semiáridas de Chile. En: PERRET, S. Desarrollo forestal maderero, utilización de Eucalipto en zonas áridas. Chile: pp.147-174.
- CORCUERA, L. 2003. Comparación de dos métodos para generar curvas presión- volumen en especies del genero *Quercus*. Unidad de Recursos Forestales. Servicio de Investigación Agropecuaria. Gobierno de Aragón. Zaragoza. España. 11 p.
- CORTES, P. y SINCLAIR, T. 1985. The role of osmotic potential in spring sap flow of mature sugar Maple trees (*Acer saccharum* Marsh). *Journal of Experimental Bototany* 36: pp. 12-24.
- CRISTIANI, L. 1962. Iconografía anatómica de maderas argentinas, secciones transversales por 15 aumentos. *Revista del Instituto Municipal de Botánica.*2: pp.87-181.
- CUTTLER, J.; RAINS, D. y LOOMIS, R. 1977. The importance of the cell size in water relations of plants. *Physiologia Plantarum* 40: pp. 255-260.
- DE LA TORRE, J. 1997. Efecto del estrés hídrico sobre la fotosíntesis. Iquique, Universidad Arturo Prat [En línea]

<<http://www.rlc.fao.org/es/agricultura/produ/cdrom/contenido/libro05/cap4.htm#To>> [Consulta: 28 Mayo 2009]

- DÍEZ, J.; GARCÍA, M.; MENÉNDEZ, Y. y GIL, L. 1995. Relaciones hídricas en olmo y su posible implicación en la resistencia a *Ophiostoma novo-ulmi*. *Mem. IV Cong. Luso- Español de Fisiología Vegetal*. Sociedad Española de Fisiología Vegetal. Estoril, Portugal. 65 p.
- ELSTON, J.; KARAMANOS, A.; KASSAM, A. y WADSWORTH, R. 1976. The water relations of the field bean crop. *Philosophy Translation Royal Society*. London. 273: pp. 581- 591.
- FAO, 2007. Especies arbóreas y arbustivas de las zonas áridas y semiáridas de América Latina [En línea] <<http://www.Fao.org/regional/lamerica/redes/sisag/arboles/Chi-e-ca.htm>> [Consulta: 12 Mayo 2010]
- GLINKA, Z. y LUDLOW, M. 1992. Comparative osmotic adjustment to water deficit in Texas 671 and E57. In: Proc. 2nd Aust. Sorghum Conf. Fosle. M.A., RG Henzell, and P. N. Vance (eds.). Australian Institute of Agricultural Science. Melbourne, Australia: pp. 316-325.
- GREEN, T. y JANE, G. 1983. Changes in osmotic potential during bud break and leaf development of *Nothofagus menziesii*, *Weinmannia racemosa*, *Quintinia acutifolia* and *Ixerba brexioides*. *New Zealand Journal of Botany* 21: pp.391- 395.
- GUARNASCHELLI, A.; GARAU, A. y LEMCOFF, J. 2000. Tissue water relations in *eucalyptus globulus* subesp. *maidenii*. provenance, drought and seasonal effects. En: SIMPOSIO INTERNACIONAL IUFRO, desarrollando el Eucalipto del futuro: 10 – 15 Septiembre de 2001. Instituto Forestal, Forestal Los Lagos, BIOFOREST, CMPC. 183 p.
- HERRALDE, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de variedades de almendro. Tesis doctoral. Barcelona. Universidad de Barcelona. Facultad de Biología. 140 p.
- INFOR, 2000. *Eucalyptus cladocalyx* (Eucalipto) [En línea] <http://www.infor.cl/webinfor/pw-sistemagestion/pt_02/plantaciones/map18-m.htm> [Consulta: 12 Mayo 2010]
- INFOR, 2006. *Eucalyptus camaldulensis* (Eucalipto rojo) [En línea] <http://www.infor.cl/webinfor/pw-sistemagestion/pt_02/plantaciones/map22-m.htm> [Consulta: 12 Mayo 2010]
- INFOR, 2007. Título proyecto: Generación y producción de plantas de *Eucalyptus globulus* tolerantes a sequía [En línea] <http://www.infor.cl/areas_investigacion/plantaciones/generacion_plantas_euca_globulos_2007.htm> [Consulta: 28 Mayo 2009]

- INFOR. 2008. Superficie anual de plantación forestal, por especie. Anuario Forestal 2008: 29 p.
- JOHNSON, R.; NGUYEN, H. y CROY, L. 1984. Osmotic adjustment and solute accumulation in two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Science* 24: pp. 957-961.
- JOLY, R. y ZAERR, J. 1987. Alteration of cell-wall water content and elasticity in Douglas-fir during periods of water deficit. *Plant Physiol* 83: pp. 418- 422.
- JONES, M. y TURNER, N. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiology*. 61: pp. 122-126.
- JONES, M. y RAWSON, H. 1979. Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiol. Plant*. 45: pp. 103- 111.
- KIKUTA, S.; KYRIAKOPOULOUS, E. y RICHTER, H. 1985. Leaf hygrometer versus pressure chamber: a comparison of pressure-volume data obtained on single leaves by alternating measurements. *Plant Cell Environmental* 8: pp. 363-367.
- KUSAKA, M.; GARCÍA, A. y FUJIMURA, T. 2005. The maintenance of Brown and turbo in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.) cultivars with different root structures and osmo-regulation under drought stress. *Plant Sci*. 168: pp.1-14.
- LANDIS, T.D, R.W.TINUS, S.E. MACDONALD AND J.P. BARNETT. 1989. Fertilización y riego, Vol. 4. Manual de vivero para la producción de especies forestales en contenedor. Departamento de Agricultura, Servicio Forestal. Washington DC, U.S.
- LEVITT, H. 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses. New York-London Academic. 697 p.
- LOPUSHINSKY, W. 1990. Seedling moisture status. Pp. 123-138. En: Rose, R., Campbell, S. J y Landis, T. D (Eds.) Target seedling symposium: Proceedings combined meeting of the western forest nursery associations. 13-17 Agosto. 1990. Roseburg, Oregon. Usa Forst. Serv. Rocky Mt. For. Y Range Expt. Stn, Fort Collins, Colorado, Gen. Tech. Rep. RM 200.
- LOVISOLO, C. y SCHUBERT, A. 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *J. Exp. Bot*. 49: pp. 693-700.
- MENÉNDEZ, J. 2008. *Eucalyptus globulus* Labill. Asturnatura. Com [En línea] <://www.asturnatura.com/especie/eucalyptus-globulus.html> [Consulta: 12 Mayo 2010]

- MILLA, E. 2010. Efecto del déficit hídrico en algunas respuestas fisiológicas de *Eucalyptus globulus* Labill, *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh y *Eucalyptus cladocalyx* Muell. Memoria para optar al título de Ingeniero Forestal. Santiago, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza. 51 p.
- MORA, F.; PALMA, R. y JARA, P. 2005. Comparison of karyotype of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus cladocalyx* (Myrtaceae). *Revista Agricultura Técnica*. 2006. Santiago, Chile. Volumen 65 (1): pp. 20-25
- MORGAN, J. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: pp. 299- 319.
- NEYRA, M. 2000. Respuesta del *Eucalyptus camaldulensis*, transplantado a raíz desnuda bajo aplicaciones de Agricol en diferentes períodos de almacenaje [En línea] Perú 2000. Volumen 7 (1-2):1-12 <[http://cedinfor.lamolina.edu.pe/Articulos_RFP/Vol07_no1-2_77_\(10\)/vol7_art6.pdf](http://cedinfor.lamolina.edu.pe/Articulos_RFP/Vol07_no1-2_77_(10)/vol7_art6.pdf)> [Consulta: 12 Mayo 2010]
- NOBEL, P. 1980. Leaf anatomy and water use efficiency. En: Turner y Kramer (Eds.) *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Wiley Interscience. New York. USA: pp. 43- 55.
- NORMAND, D. 1972. Manuel d'identification des Bois Commerciaux. Tome I. Centre Technique Forestier Tropical. 171 p.
- OLAVE, F. 1988. Eficiencia en el uso de agua (EUA) durante la etapa de vivero en plantas en maceta de *E. globulus* Labill en la Región Metropolitana. Memoria de Título. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Escuela de Ciencias Forestales. Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- PARKER, W. y PALLARDY, S. 1985. Genotypic variation in tissue water relations of leaves and roots of black walnut (*Juglans nigra*) seedlings. *Physiol. Plant* 64: pp. 105-110.
- PARRA, P. y GONZÁLEZ, M. 1998. Problemas fitosanitarios en Eucalipto. Estudio Bibliográfico. INFOR. 116 p.
- PERRET, D.; FAÚNDEZ, C.; MENESES, R.; MORA, P.; PARRA, S. y PINILLA, S. 2003 a. Monografía *Eucalyptus cladocalyx*s. INFOR-CORFO. 64 p.
- PERRET, D.; MORA, P. y RAMÍREZ, A. 2003b. *Eucalyptus cladocalyx*s, una alternativa para la producción de postes y polines en zonas áridas de Chile. INFOR. 30 p.
- PIRE, R.; SANABRIA, M.; PEREIRA, A. y DIEZ, J. 2007. Conductividad hidráulica y grosor de los vasos del xilema en cinco materiales de vid sometidos a déficit hídrico. *Interciencia*. 32 (1): pp. 35-40.

- POWELL, B. y BLANCHARD, T. 1976. The quantitative analysis of water potencial/simplastic water volume curves. *Journal Experimental Botany* 27 (4): pp. 597-607.
- SACK, L. y HOLBROOK, N. 2006. Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology* 57: pp. 61-81.
- SALISBURY, F y ROSS, C. 1994. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamericana. México. 759 p.
- SÁNCHEZ, M. y AGUIRREOLEA, J. 2008. Absorción de agua por la raíz y transporte por el xilema, balance hídrico de la planta. En: AZCON-BRIETO, J. y TALÓN, M. *Fundamentos de fisiología vegetal*. Segunda edición, Barcelona, Universitat de Barcelona: pp.57-79.
- SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, E. D. y HEMMINGSEN, E. E. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: pp. 339-346.
- SCHONFELD, M.; JOHNSON, R.; CARVER, B. y MORNHINGWEG, D. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science*. 28: pp. 526- 531.
- SCHULTE, P. J. y HINCKLEY, T. M. 1986. A comparison of pressure volume curve. Data analysis techniques. *Journal of Experimental Botany* 36 (171): pp. 1590-1602.
- SILVA, H. y ACEVEDO, E. 1993. Relaciones hídricas de *Atriplex repanda* Phil., a dos niveles de disponibilidad de agua. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: pp. 467-282.
- SILVA, H.; ORTIZ, M. y ACEVEDO, E. 2007. Relaciones hídricas y ajuste osmótico en trigo [En línea] <<http://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2007/ene-feb/art-3.pdf>> [Consulta: 24 Diciembre 2008]
- SILVA, H. 2008. Contenido y estado energético del agua en la planta. Apuntes de Cátedra de Fisiología Vegetal. Santiago, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales. Guía Práctica Curso Relación Suelo Agua Planta. 5 p.
- SKOLMEN, R. y LEDIG, F. 1990. *Eucalyptus globulus* Labill. Eucalypto goma azul. En: BURNS, R. y HONKALA, B. eds. *Silvics of North America 2. Hardwoods*. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: pp. 299-309.
- SPERRY, J.; DONNELLY, J. R. y TYREE. M. T. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11: pp. 35- 40.
- SPERRY, J.; HACKE, U.; WHEELER, J. 2005. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant, Cell and Environment* 28: pp. 456-465.

- STEUDLE, E; ZIMMERMAN, U; LUTTGE, U. 1977. Effect of turgor pressure and cell size on the wall elasticity of plants cells. *Plant Physiology* 59: pp. 285-289.
- SUNG, F. 1981. The effect of leaf water status on stomal activity, transpiration and nitrate reductase of sweet potato. *Agricultural Water Management* 4 (4): pp. 465-470.
- SYVERTSEN, J. 1981. Minimum leaf water potential and stomatal closure in citrus leaves of different ages. *Journal Life Sciences* 49 (6): pp. 827-834.
- TYREE, M.T. y HAMMEL, H. T. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. *Journal Experimental Botany* 23: pp. 267 – 282
- TYREE, M.T. 1976. Physical parameters of the soil-plant-atmosphere system: breeding for drought characteristics that might improve wood yield. En: Cannell, M.G.R and Last, F.T; eds. *Tree Physiology and Yield Improvement*. New York: Academic Press: pp. 329-348.
- TYREE, M.T. y JARVIS, P.G. 1982. Water in tissues and cells. In: Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology*. New series. Vol 12C. *Physiological Plant Ecology III*: 35-38. Springer Verlag, Berlin New York.