

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA**

**FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**CARACTERIZACIÓN DE CLONES DE *Eucalyptus grandis* E HÍBRIDOS  
INTERESPECÍFICOS CON ANTECEDENTES DE ESTRÉS HÍDRICO A TRAVÉS  
DE PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS Y MORFOLÓGICOS**

**por**

**Andrea LARROSA CASSINA**

**Trabajo final de grado  
presentado como uno de los  
requisitos para obtener el  
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO**

**URUGUAY**

**2025**

PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

---

Ing. Agr. (Mag.) Silvia Ross

Tribunal:

---

Ing. Agr. (Mag.) Gina Dogliotti

---

Ing. Agr. (Mag.) Silvia Ross

---

Ing. Agr. (Mag.) Matías Nión

Fecha:

2 de abril de 2025

Estudiante:

---

Andrea Larrosa Cassina

### AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Sandra Cassina y Néstor Larrosa, por tanto apoyo y esfuerzo para que logre estudiar en Facultad, a mi hermana Paula por sus consejos y ayuda, a mis cuatro abuelos; Arnoldo, Angélica, César y Gladys, a mis amigas; Milagros, Paula, Noelia y Verónica, y a mi novio Germán, a todos ellos les agradezco por el apoyo incondicional brindado a lo largo de la carrera y en la etapa final.

A mi tutor, Matías Nión por guiarme a pesar de las adversidades que surgieron en el proceso, a Luis Viega, quien iba a ser el director de la tesis, pero falleció a mitad de este trabajo, por sus aportes e ideas en el inicio.

A Silvia Ross la directora de la tesis y a José Gándara.

A la empresa Lumin S.A. por brindarme el material vegetal, a los docentes y colaboradores del departamento de Fisiología Vegetal por prestarme los instrumentos para realizar las mediciones.

Con mucho cariño y agradecimiento, les dedico este trabajo.

## TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS .....	6
RESUMEN.....	7
SUMMARY .....	8
1 INTRODUCCIÓN.....	9
1.1 OBJETIVOS.....	10
1.1.1 Objetivo general.....	10
1.1.2 Objetivos específicos.....	10
2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA .....	11
2.1 CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS <i>Eucalyptus</i> .....	11
2.2 FOTOSÍNTESIS.....	11
2.2.1 Proceso fotosintético.....	11
2.2.2 Fotosíntesis y ambiente .....	12
2.2.3 Estudio del proceso fotosintético: fase fotoquímica.....	13
2.2.4 Estudio del proceso fotosintético: fase bioquímica.....	14
2.2.5 Fotosíntesis en <i>Eucalyptus</i> .....	15
2.3 ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS Y MORFOLÓGICAS AL ESTRÉS HÍDRICO.....	16
2.4 ANTECEDENTES EXPERIMENTALES .....	17
3 MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
3.1 INSTALACIÓN DEL ENSAYO.....	18
3.2 METODOLOGÍA .....	18
3.2.1 Preparación de material vegetal.....	18
3.2.2 Tratamientos de estrés y recuperación .....	18
3.3 PARTICIÓN DE LA ENERGÍA Y FLUORESCENCIA DE LAS CLOROFILAS	18
3.4 TASA DE ASIMILACIÓN NETA DE CO <sub>2</sub> Y CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA.....	19
3.5 VARIABLES MORFOLÓGICAS .....	20
3.5.1 Análisis estadístico .....	21
4 RESULTADOS .....	23
4.1 VARIABLES DE FASE DE FIJACIÓN DE CO <sub>2</sub> E INTERCAMBIO GASEOSO .....	23
4.2 VARIABLES DE FASE FOTOQUÍMICA .....	24
4.3 VARIABLES MORFOLÓGICAS .....	25

5	ANÁLISIS Y DISCUSIÓN .....	28
5.1	FOTOSÍNTESIS NETA MÁXIMA Y PUNTO DE SATURACIÓN DE LUZ.....	28
5.2	CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA .....	29
5.3	FASE FOTOQUÍMICA.....	32
5.4	VARIABLES MORFOLÓGICAS .....	33
6	CONCLUSIONES.....	35
7	BIBLIOGRAFÍA.....	36
8	ANEXOS.....	45

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

<b>Tabla No.</b>	<b>Página</b>
<b>Tabla 1.</b> Medias de $A_{max}$ , en $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , por clon y tratamiento.....	23
<b>Tabla 2.</b> Medias de PSL, en $\mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , por clon y tratamiento .....	23
<b>Tabla 3.</b> Conductancia estomática en $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , por clon y tratamiento .....	24
<b>Tabla 4.</b> Medias de $\Phi\text{PSII}$ , $\Phi\text{NPQ}$ y $\Phi\text{NO}$ , por clon y tratamiento .....	25
<b>Tabla 5.</b> Medias de peso seco raíces ( $P_{sraíces}$ ), en gramos, según clon y tratamiento .....	26
<b>Tabla 6.</b> Medias de peso seco aéreo ( $P_{s \text{ aéreo}}$ ), en gramos, según clon y tratamiento .....	26
<b>Tabla 7.</b> Medias para la variable altura de planta, según clon y tratamiento .....	27
<b>Figura No.</b>	<b>Página</b>
<b>Figura 1.</b> Distribución de clones en invernáculo y aleatorización de tratamientos.....	22

## RESUMEN

El cambio climático y el aumento en la frecuencia de eventos de sequía representan un desafío creciente para la producción forestal, afectando el crecimiento y la productividad de los árboles. Por ello, el estudio y la identificación de clones con tolerancia a la sequía, capaces de recuperarse y reanudar su crecimiento, proporcionan información valiosa para la selección de clones mejor adaptados. El objetivo de este trabajo fue determinar las variaciones en parámetros fotosintéticos y morfológicos en dos clones de *Eucalyptus grandis* y dos híbridos interespecíficos, tras un período de estrés hídrico prolongado y una rehidratación de siete meses. Se trabajó con dos clones de *Eucalyptus grandis* (G1 y G2) y dos híbridos (*E. grandis* × *E. camaldulensis* y *E. grandis* × *E. tereticornis*), con un total de 24 árboles que crecieron en condiciones controladas de invernáculo. Las plantas fueron sometidas a 2 tratamientos: a) condición control (CC) y b) condición recuperado (CR). En CR las plantas se sometieron a un estrés hídrico de 4 meses y una posterior rehidratación de 7 meses. Luego se evaluaron variables fotosintéticas y morfológicas incluyendo los rendimientos cuánticos del fotosistema dos ( $\Phi_{PSII}$ ), de la disipación de energía no basal ( $\Phi_{NPQ}$ ) y de la disipación de energía basal ( $\Phi_{NO}$ ). También la tasa de asimilación neta ( $A_{max}$ ), punto de saturación de luz (PSL), conductancia estomática ( $g_s$ ), altura de planta, peso seco raíces, peso seco aéreo. Los resultados indicaron que no se encontraron diferencias significativas en la asimilación neta máxima entre los tratamientos, a pesar de las diferencias significativas observadas en la conductancia estomática y algunas variables morfológicas. El clon G2 mostró mayor  $g_s$  en la condición recuperado, lo que sugiere una posible adaptación durante el período de estrés. El rendimiento cuántico del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ) y las demás variables fotoquímicas no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos. En contraste, las variables morfológicas indicaron un mejor desempeño del tratamiento control en comparación con el tratamiento recuperado, lo que sugiere que el período de rehidratación no fue suficiente para revertir completamente los efectos del estrés hídrico. En conclusión, los clones mostraron comportamientos similares en los parámetros evaluados, y el período de recuperación permitió una recuperación parcial. Se sugiere que períodos de recuperación más breves, junto con mediciones continuas al inicio de la rehidratación, podrían ayudar a identificar mecanismos de recuperación temprana. Asimismo, se recomienda investigar las características anatómicas del xilema para comprender mejor las variaciones en  $g_s$  y su relación con la conductividad hidráulica.

*Palabras Clave:* eucalyptus, híbridos con colorado, fotosíntesis, morfología, rehidratación, déficit hídrico

## SUMMARY

Climate change and the increasing frequency of drought events represent a growing challenge for forest production, affecting tree growth and productivity. Therefore, studying and identifying drought-tolerant clones that can recover and resume growth provides valuable information for selecting better-adapted clones. The purpose of this study was to determine variations in photosynthesis and morphology of four clones of *Eucalyptus grandis* and their interspecific hybrids after a prolonged period of water stress and a seven-month rehydration phase. The study included two *Eucalyptus grandis* clones (G1 and G2) and two hybrids (*E. grandis* × *E. camaldulensis* and *E. grandis* × *E. tereticornis*), with a total of 24 trees grown under controlled greenhouse conditions. These plants were subjected to two treatments: control condition (CC) and recovered condition (CR). In CR, the plants underwent a four-month water stress period followed by a seven-month rehydration phase. Photosynthetic and morphological variables were evaluated, including quantum yield of photosystem II ( $\Phi_{PSII}$ ), net assimilation rate ( $A_n$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ), height, root dry weight, shoot dry weight, among others. Analysis of variance revealed no significant differences in maximum net assimilation between treatments, even though significant differences were observed in  $g_s$  and some morphological variables. Clone G2 exhibited higher  $g_s$  in the recovered condition, suggesting potential adaptation during the stress period. The quantum yield of photosystem II ( $\Phi_{PSII}$ ) and other photochemical phase variables showed no significant differences during treatments, while morphological variables indicated that the control treatment outperformed the recovered treatment. This suggests that rehydration did not fully reverse the effects of water stress. In conclusion, the evaluated clones exhibited similar behavior in the measured parameters, and the recovery period enabled partial recuperation. It is suggested that shorter recovery periods and continuous measurements at the onset of rehydration could help identify early recovery mechanisms. Additionally, investigating xylem anatomical traits is recommended to gain a better understanding of  $g_s$  variations and their relationship with hydraulic conductivity.

*Keywords:* eucalyptus, red gum hybrid, photosynthesis, morphology, rehydration, water deficit

## 1 INTRODUCCIÓN

En 2020 los bosques artificiales cubrían 294 millones de hectáreas en todo el mundo, lo que representa el 7% del total de la superficie total de bosques a nivel mundial (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2021). En Uruguay cubren 6,21 % del territorio nacional. Las especies más plantadas comprenden diversas especies de *Eucalyptus spp.* e híbridos destinados principalmente a la industria de la celulosa (Dirección General Forestal [DGF], 2022). En este sentido, la forestación es uno de los sectores más relevantes a nivel nacional, con una participación del 3,7% del PBI en 2021. Además, se proyecta que, con la entrada en operación de la tercera planta de celulosa en el país, la contribución del sector aumente a cerca del 5% del PBI en los próximos años (Uruguay XXI, 2021).

En la actualidad los eventos de sequía son cada vez más frecuentes y pueden afectar la implantación y el crecimiento de los rodales (Mata et al., 2001; Mazzilli et al., 2013). Por ello, el estudio e identificación de clones capaces de tolerar la sequía y recuperarse, retomando su crecimiento, aporta información clave para la selección de los más adaptados.

Las plantas han desarrollado diferentes respuestas y adaptaciones que les permiten sobrevivir en condiciones de constante déficit hídrico. Algunas pueden presentar respuestas de aclimatación cuando el déficit hídrico se desarrolla lentamente, lo que potencialmente facilita la recuperación tras el estrés (Mazzilli et al., 2013). Existen numerosos estudios sobre los efectos a corto y largo plazo del estrés hídrico y la capacidad de recuperación de las plantas tras la rehidratación (Berenguer et al., 2018; Correia et al., 2014; Ferreira et al., 2023; Shvaleva et al., 2005; Zhou et al., 2016). Sin embargo, la información disponible sobre clones comerciales nacionales es limitada, y el sector requiere datos sobre su capacidad de recuperación tras un déficit hídrico (Methol, 2006).

La fotosíntesis es uno de los procesos fisiológicos que determina el crecimiento de los rodales y la misma es afectada por el déficit hídrico (Farquhar & Sharkey, 1982). Por lo tanto, su estudio representa una herramienta valiosa para evaluar la capacidad de recuperación e identificar los eventos del proceso fotosintético que pudieron ser afectados en forma permanente por un estrés hídrico.

El objetivo general del trabajo fue caracterizar a través de parámetros fotosintéticos y morfológicos a clones comerciales de *Eucalyptus grandis* e híbridos

interespecíficos que fueron sometidos a estrés hídrico por cuatro meses en la estación de crecimiento y luego rehidratados por 7 meses.

## 1.1 OBJETIVOS

### 1.1.1 Objetivo general

Caracterizar fotosintética y morfológicamente clones de *Eucalyptus grandis* e híbridos interespecíficos con antecedentes de estrés hídrico de largo plazo y posterior rehidratación de 7 meses.

### 1.1.2 Objetivos específicos

- a) Estudiar la fase fotoquímica de la fotosíntesis, a través de la medición de fluorescencia de clorofilas en 4 clones con antecedentes de estrés hídrico.
- b) Analizar el proceso de fotosíntesis mediante la respuesta de asimilación neta en función de la densidad de flujo de fotones en 4 clones con antecedentes de estrés hídrico.
- c) Estudiar las posibles diferencias en la conductancia estomática de 4 clones con y sin antecedentes de estrés hídrico.
- d) Identificar posibles diferencias morfológicas (materia seca de la parte aérea y raíz, altura de planta) de los 4 clones con y sin antecedentes de estrés hídrico.

## 2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS *Eucalyptus*

El género *Eucalyptus* pertenece a la familia Myrtaceae y cuenta con más de 700 especies (Beech et al., 2017) en las que predominan los árboles de madera dura más plantados del mundo (Myburg et al., 2014). Son nativos de Australia con algunas excepciones (Leicach et al., 2012) y se distribuyen en una amplia variedad de ambientes ya que presentan diversos mecanismos de adaptación (Granados-Sánchez et al., 2007).

Existen diferentes especies de uso forestal, dentro de las cuales se identifican *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus camaldulensis* y *Eucalyptus tereticornis*. *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden es originario de Australia, se encuentra de manera natural en un amplio rango de ambientes en la región costera de Queensland y en Nueva Gales del Sur (Australia). Crece hasta 900 m.s.n.m., con una precipitación promedio anual entre 1.000 y 1.780 mm, y una estación seca de aproximadamente 3 meses (Dessie & Erkossa, 2011; Pérez Arbeláez, 1956; Whitehead & Beadle, 2004).

*Eucalyptus camaldulensis* Dehnhardt es nativo de Australia, con una amplia distribución y se ubica en zonas áridas asociado a cursos de agua esporádicos, lo que explica su adaptación a ambientes áridos. Es uno de los eucaliptos más cultivados en países áridos, templados y tropicales (McDonald et al., 2009).

*Eucalyptus tereticornis* Smith crece relativamente rápido y se distribuye de manera natural en climas templados a tropicales en el este de Australia (Duan et al., 2019), a lo largo de una franja estrecha y extensa en las regiones costeras del este y en áreas de alta precipitación en el norte de Queensland (Potts & Pederick, 2000). *E. camaldulensis* y *E. tereticornis* son especies más rústicas en comparación a *E. grandis* (Pardos, 2007) y aunque poseen menor tasa de crecimiento muestran una amplia adaptabilidad a una gama importante de ambientes (López et al., 2016), es por ello que se utilizan híbridos de estas especies con *E. grandis* con el fin de obtener materiales mejor adaptados.

### 2.2 FOTOSÍNTESIS

#### 2.2.1 Proceso fotosintético

La fotosíntesis es el proceso mediante el cual la planta utiliza la energía solar para reducir el dióxido de carbono, formando compuestos carbonados con la consiguiente oxidación del agua y liberación de oxígeno. Dicho proceso ocurre a nivel

de hoja, en los cloroplastos de las células del mesófilo. El cloroplasto es un organelo membranoso en el que se identifican dos zonas: los tilacoides y el estroma. Los tilacoides consisten en una serie de pliegues membranosos donde ocurre la captación y la transformación de la energía lumínica, mientras que en el estroma (espacio acuoso) se da la fijación enzimática del carbono (Niyogi et al., 2015; Taiz et al., 2015).

La fotosíntesis consta de dos fases. La fase fotoquímica ocurre en las membranas de los tilacoides y comienza con la absorción de energía contenida en los fotones de luz por parte de las clorofilas (Johnson & Wientjes, 2019; Niyogi et al., 2015) para transformarla posteriormente en energía química. La misma es almacenada en dos moléculas orgánicas sencillas ( $\text{NADPH}_2$  y ATP) y a su vez ocurre la oxidación del agua a oxígeno (Taiz et al., 2015). La fase bioquímica o secundaria de la fotosíntesis, tiene lugar en el estroma, dicha fase se inicia con los productos finales de la fotoquímica ( $\text{NADPH}_2$  y ATP) y ocurre la asimilación del  $\text{CO}_2$  atmosférico y la síntesis de carbohidratos (Blankenship, 2014; Niyogi et al., 2015; Taiz et al., 2015).

En esta segunda etapa, el carbono es asimilado mediante un proceso conocido como ciclo de Calvin – Benson. El mismo presenta 3 fases denominadas carboxilación, reducción y regeneración. La fase de carboxilación se inicia cuando la enzima ribulosa 1-5 bifosfato carboxilasa oxigenasa (RubisCO) realiza la carboxilación del  $\text{CO}_2$  al aceptor ribulosa 1-5 bifosfato (RuBP) y forma como primer producto estable dos moléculas de tres carbonos, el 3 – fosfoglicerato (3PGA). Luego se da la fase de reducción, donde 3PGA es reducido a gliceraldehído 3 – fosfato (GAP). Durante estos procesos se consumen las moléculas de ATP y  $\text{NADPH}_2$  generadas en la fase fotoquímica. Por último, en la fase de regeneración se regenera la RuBP a partir del GAP. Esta segunda etapa difiere según el primer compuesto carbonado estable que se genera, derivándose en metabolismos C3, C4 y CAM (Niyogi et al., 2015).

### 2.2.2 Fotosíntesis y ambiente

Como todo proceso fisiológico, la fotosíntesis es afectada por factores ambientales. La irradiancia, el  $\text{CO}_2$  y la temperatura son determinantes y fijan el potencial máximo que puede alcanzar un material. Por otro lado, dichos potenciales se encuentran limitados por el contenido de agua y de nutrientes que impiden que se alcancen los máximos (Pallardy, 2008; Taiz et al., 2015; Whitehead & Beadle, 2004).

La irradiancia refiere a la cantidad de energía lumínica y se mide como la densidad de flujo de fotones (PPFD) entre 400 y 700 nm y se expresa en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Taiz et al., 2015). En especies C3 la respuesta a la irradiancia es hiperbólica (Battaglia

& Sands, 1997). A medida que se incrementa PPFD la fotosíntesis neta ( $A_n$ ) aumenta proporcionalmente en forma lineal hasta un valor de irradiancia que hace máxima y constante la asimilación neta ( $A_n$ ) que se denomina punto de saturación de luz (PSL). Los parámetros derivados de dichas curvas (como el rendimiento cuántico) son útiles para caracterizar el comportamiento fotosintético de diferentes genotipos. Por otro lado, el  $\text{CO}_2$  es sustrato de la RubisCO es otro de los factores que determina el proceso (Taiz et al., 2015). Sus requerimientos varían dependiendo del metabolismo fotosintético en cuestión. Las plantas C3, incrementan su  $A_n$  con incrementos de  $\text{CO}_2$  y saturan su respuesta con concentraciones superiores a la atmosférica (400 ppm; Farquhar & Sharkey, 1982).

La temperatura juega un papel determinante en la fotosíntesis, ya que existen rangos óptimos para este proceso. En el caso de las especies C3, dicho rango se encuentra entre los 20 y 35 °C (Sage et al., 2008). En estas especies, el aumento de la temperatura favorece la pérdida de  $\text{CO}_2$  por fotorrespiración, ya que la relación  $\text{O}_2/\text{CO}_2$  en el medio acuoso aumenta (específicamente en estroma del cloroplasto). En estas condiciones se observa una mayor actividad oxigenasa de la RubisCO y por lo tanto, una menor fijación de carbono (Pallardy, 2008).

El agua es un factor limitante del potencial fotosintético, ya que su déficit podría afectar el metabolismo de la planta (Pallardy, 2008) y causar un desbalance en la generación de especies reactivas del oxígeno (ROS), lo que reduce la capacidad fotosintética de la planta. A su vez puede haber una disminución de  $g_s$  que limitará el suministro de  $\text{CO}_2$  para la fase bioquímica (Carvajal, 2019; Whitehead & Beadle, 2004).

Los nutrientes también son factores limitantes del potencial máximo, tanto los macronutrientes como los micronutrientes son fundamentales para el crecimiento y metabolismo de las plantas (Yanez, 2021). Elementos como Fe, Cu, Zn y Mo presentes como quelatos, facilitan el transporte de electrones. Además, nutrientes como P, B y Si desempeñan un papel crucial en reacciones de transferencia de energía, mientras que K, S, Mg, Ca, Mn y Cl están involucrados en reacciones de activación enzimática, entre otras funciones esenciales para el desarrollo y metabolismo de las plantas. Esto explica la diversidad de funciones que los distintos nutrientes cumplen en el proceso biológico de las plantas (Mengel & Kirkby, 2000).

### 2.2.3 Estudio del proceso fotosintético: fase fotoquímica

La fotosíntesis es un proceso complejo que implica la ocurrencia de dos fases, que pueden ser estudiadas con diferentes enfoques. La caracterización de la fase

fotoquímica permite saber cómo se administra la radiación absorbida, mientras que, al estudiar la fase bioquímica se conoce la capacidad de fijación de CO<sub>2</sub> por las hojas (Niyogi et al., 2015).

La fase fotoquímica comienza con la absorción de energía contenida en los fotones de luz por parte de las clorofilas a, b y pigmentos carotenoides (Johnson & Wientjes, 2019). Las clorofilas se excitan, modifican su estructura y se vuelven inestables. En el estado de menor energía, la clorofila excitada tiene tres rutas alternativas para dispersar la energía disponible; puede ser utilizada en las reacciones fotoquímicas (transferencia de electrones), ser reemitida por la clorofila como fluorescencia o ser disipada térmicamente hacia moléculas accesorio (procesos no fotoquímicos), ya sea en forma regulada o no regulada (Kasajima et al., 2009; Schreiber et al., 1995; Taiz et al., 2015).

Estos 3 procesos se pueden estudiar mediante la partición de la energía, los parámetros que la componen son;  $\Phi_{PSII}$ ,  $\Phi_{NPQ}$  y  $\Phi_{NO}$ , y representan la proporción de la energía que es destinada a la transferencia de electrones, a la disipación térmica regulada y a la no regulada respectivamente (Quero et al., 2019). Mediante la cuantificación de la fluorescencia se puede elaborar la partición de energía y así conocer como una planta administra la energía lumínica absorbida (Baker, 2008).

#### 2.2.4 Estudio del proceso fotosintético: fase bioquímica

La fase de fijación del CO<sub>2</sub> se la puede caracterizar mediante el estudio del intercambio gaseoso, es decir, midiendo la fotosíntesis neta en función de diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> o intensidades de radiación PAR (PPFD). Las curvas de An (PPFD) brindan parámetros útiles como Amax y PSL (Niyogi et al., 2015; Taiz et al., 2015). En especies C3, la fotosíntesis neta aumenta con incrementos en la irradiancia hasta alcanzar la saturación con flujos lumínicos entre 800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Larcher, 2003) y 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Whitehead & Beadle, 2004).

El PSL varía según la especie o variedad, el estado fisiológico, las condiciones nutricionales, las condiciones hídricas, entre otros factores (Taiz et al., 2015). Una vez superado este límite, es crucial que la planta tenga la capacidad de disipar el exceso de energía para evitar daños, ya que podría ocurrir un fenómeno denominado "fotoinhibición", en el cual el exceso de luz reduce la tasa fotosintética (Barber & Andersson, 1992). El daño fotoinhibitorio en los cloroplastos se debe a un incremento desmedido en la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), lo que conlleva a una disminución en la eficiencia de los fotosistemas I y II, reducción de la tasa

fotosintética neta ( $A_n$ ), pérdida de la eficiencia en el uso del agua, entre otros efectos (Solarte et al., 2010). En general, las plantas responden al estrés hídrico reduciendo la tasa de fotosíntesis, y muchas especies C3 sometidas a este estrés modifican su PSL. Por lo tanto, el PSL puede ser un indicador útil para evaluar la recuperación post estrés hídrico de una planta tras ser rehidratada (Niyogi et al., 2015; Taiz et al., 2015).

### 2.2.5 Fotosíntesis en *Eucalyptus*

Aunque muchos estudios indican que las plantas perennes alcanzan tasas fotosintéticas menores que las anuales, existen algunos casos particulares. Wullschlegel (1993) argumentó que muchas especies de plantas perennes leñosas presentan una alta capacidad fotosintética, en las que se encuentran especies como *Eucalyptus pauciflora* y *Eucalyptus grandis*. Las mismas presentan altos valores de capacidad fotosintética debido a valores altos de velocidad máxima de carboxilación de la RubisCO ( $V_c \text{ max}$ ) y de tasa máxima de transporte de electrones ( $J_{\text{max}}$ ). *Eucalyptus grandis* alcanza valores promedios de  $V_c \text{ max}$  de  $87 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y valores de  $J_{\text{max}}$  de  $185 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , siendo estos similares e incluso mayores a los de otras especies herbáceas anuales, con valores de  $75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (para  $V_c \text{ max}$ ) y  $154 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (para  $J_{\text{max}}$ ) respectivamente.

En *Eucalyptus grandis* se reportaron valores de  $A_{\text{max}}$  entre 13 y  $32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que en *Eucalyptus camaldulensis* se observaron valores cercanos a  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Whitehead & Beadle, 2004). Por otro lado, Berenguer et al. (2018) encontraron valores de asimilación neta en el rango de 10 a  $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para condiciones de 80% de capacidad de campo en clones de *E. globulus*, *E. nitens* y en híbridos de *E. globulus* x *E. cypellocarpa*. Para la condición recuperada, los valores oscilaron entre 10 y  $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , después de un período de 13 días de estrés hídrico con 18% de capacidad de campo, seguido de la reanudación del riego hasta alcanzar el 80% de capacidad de campo, con mediciones realizadas a los 40 días. En dicho estudio se reportan valores de referencia de  $\Phi\text{PSII}$  en para distintas especies de *Eucalyptus* que van desde 0,45 a 0,60 en condición control y entre 0,33 y 0,64 en condición recuperado. En otro estudio realizado en clones de *Eucalyptus grandis* e híbridos de *E. grandis* x *E. camaldulensis* y *E. grandis* x *E. tereticornis* se realizaron curvas de  $A_n$  en función de  $\text{PAR}_i$  a 400 ppm de  $\text{CO}_2$  y se obtuvieron puntos de saturación que comprendían un rango entre 1000 y  $1200 \mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Niñón, 2022).

### 2.3 ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS Y MORFOLÓGICAS AL ESTRÉS HÍDRICO

Tras el estrés hídrico y la posterior rehidratación, las plantas experimentan una alteración en el equilibrio del carbono, que depende tanto de la magnitud de la disminución en la tasa fotosintética durante el déficit (es decir, la severidad de la sequía) como de la capacidad de recuperación de la tasa fotosintética durante la rehidratación (Manzi et al., 2022).

Una respuesta común al déficit hídrico es la reducción del crecimiento y, por ende, la reducción de la biomasa total (Constable & Rawson, 1980). En diversos estudios realizados en *Eucalyptus spp.* se ha encontrado una respuesta frente al déficit hídrico que se repite y es el aumento del crecimiento de las raíces en detrimento de la parte aérea lo que se relaciona con la tolerancia a la baja disponibilidad hídrica (Joshi & Palanisami, 2011; Pereira & Chaves, 1993; Potters et al., 2007; Shao et al., 2008). Una mayor asignación de biomasa a las raíces puede aumentar la capacidad de exploración de agua para una planta (Larcher, 1995). Otra respuesta es la reducción del índice de área foliar, ya que períodos prolongados de déficit hídrico promueven el desprendimiento de hojas (Battaglia et al., 1998). Los cambios en la relación área del follaje/ área de la sección transversal de la albura cambian el gradiente de potencial hídrico de la raíz al brote (Berninger, 1996, como se cita en Luo et al., 2006).

El tiempo de recuperación de los procesos fotoquímicos luego de una rehidratación depende en gran medida de la especie (Manzi et al., 2022). Un estudio realizado por Shvaleva et al. (2005) en el cual sometió a clones de *Eucalyptus globulus* a estrés hídrico durante siete semanas y luego los rehidrató, demostró que hubo una disminución general en el crecimiento ante un estrés por sequía y que al final de siete semanas de estrés hídrico hubo una disminución en la altura, biomasa total, potencial hídrico, extinción no fotoquímica (NPQ) e intercambio gaseoso. Sin embargo, después de siete semanas bajo estrés al rehidratar los árboles hubo un aumento en los parámetros de fluorescencia de la clorofila Fv/Fm (máxima eficiencia fotoquímica del PSII), y un aumento de  $\Phi$ PSII, lo que denota una recuperación.

Correia et al. (2014) observaron una recuperación de la tasa de transpiración y  $g_s$ , posterior a la rehidratación postestrés, mientras que los valores de  $\Phi$ PSII y  $\Phi$ NPQ no se recuperaron. En diversos estudios sobre las respuestas de las plantas a la sequía se ha encontrado que un mecanismo específico no confiere resistencia por sí mismo, sino que es esencial la interacción entre varios mecanismos simultáneamente (Chaves et al., 2003).

## 2.4 ANTECEDENTES EXPERIMENTALES

Nión (2022) estudió los efectos del estrés hídrico sobre parámetros fotosintéticos y fotoquímicos en los mismos clones que en el presente estudio, *Eucalyptus grandis* (G1; un clon y G2; un clon) e híbridos interespecíficos con *E. grandis* × *camaldulensis* (GC; un clon), *E. grandis* × *E. tereticornis* (GT; un clon) los cuales fueron sometidos a déficit hídrico durante 4 meses (CD). Se realizaron curvas de An (PARI) para los cuatro clones, observándose un efecto del tratamiento en todos, excepto en el clon G2, que mantuvo la An en ambas condiciones hídricas (CC y CD). El clon G1 mostró una disminución de An en CD a partir de  $400 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , en tanto que los clones GC y GT (híbridos) presentaron tasas mayores en CC, lo que resultó en valores de Amax más altos. Además, se midió el PSL, sin detectar diferencias debido al tratamiento. También se observó una reducción de  $g_s$  en todos los clones sometidos a déficit hídrico, excepto en GT, el cual no tuvo diferencias entre CC y CD.

En cuanto a variables fotoquímicas, según Nión (2022), solo en  $\Phi\text{PSII}$  se detectó efecto significativo del tratamiento; sólo se pudo afirmar que la media para CC fue menor que la media CD. Lo mismo ocurrió para la disipación térmica regulada ( $\Phi\text{NPQ}$ ), ya que sólo fue significativo el efecto tratamiento y se observaron medias mayores en CC que en CD.

En el estudio de Nión (2022), también se analizó una variable morfológica que es la altura, y se observó que todos los clones en CC desarrollaron mayor altura en comparación a CD, el clon GC presentó la mayor diferencia en altura entre condiciones al final de los 4 meses de estrés hídrico.

A partir de los resultados del experimento de Nión (2022), se concluyó que los clones híbridos presentan mecanismos de adaptación, que en el largo plazo le confirieron una mayor capacidad fotosintética que posiblemente les permita adaptarse a la condición ambiental del momento. Por su parte, el clon de *E. grandis* puro (G1) presentó únicamente limitantes estomáticas lo que explicaría la disminución en la asimilación neta.

### 3 MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 INSTALACIÓN DEL ENSAYO

El experimento se realizó en el invernáculo del Departamento de Biología Vegetal de Facultad de Agronomía (34° 50'S, 56° 13'W). Se usaron árboles de *Eucalyptus grandis* (G1; un clon y G2; un clon) e híbridos interespecíficos con *E. grandis* x *camaldulensis* (GC; un clon), *E. grandis* x *E. tereticornis* (GT; un clon).

#### 3.2 METODOLOGÍA

##### 3.2.1 Preparación de material vegetal

En total se usaron 24 árboles (6 de cada clon), dispuestos en macetas de un volumen de 15 litros a las que se les colocó 16,2 kg de sustrato seco de arena: tierra en proporciones iguales con un suplemento de 5 gramos de fertilizante de liberación lenta (Osmocote®). La superficie de cada maceta fue cubierta con una placa de policarbonato para evitar la evaporación del agua. Al momento de comenzar con las mediciones los árboles tenían 1 año de edad.

##### 3.2.2 Tratamientos de estrés y recuperación

Previo al inicio de la recuperación, la mitad de las plantas fueron cultivadas con riego restringido (con un potencial mátrico ( $\Psi_m$ ) de -0,3 MPa) durante 4 meses, mientras que la otra mitad creció en condiciones hídricas cercanas a la capacidad de campo ( $\Psi_m$  de -0,15 MPa). Al comenzar el experimento de recuperación, todas las macetas fueron regadas a capacidad de campo diariamente durante 29 semanas (7 meses de recuperación). Los 7 meses de recuperación no fue una decisión metodológica, sino que por una problemática externa al trabajo no se pudo medir antes de los 7 meses.

Los tratamientos se definieron por la historia previa de las plantas, lo que define dos condiciones: una de control (CC) con plantas que fueron regadas a suficiencia de inicio a fin y otra condición en que fueron rehidratadas (CR). Tras la recuperación se midieron las variables:  $\Phi_{PSII}$ ,  $\Phi_{NPQ}$ ,  $\Phi_{NO}$ ,  $A_{max}$ ,  $PSL$ ,  $g_s$ , altura de planta, peso seco raíces y peso seco aéreo, con el fin de estudiar posibles diferencias entre tratamientos.

#### 3.3 PARTICIÓN DE LA ENERGÍA Y FLUORESCENCIA DE LAS CLOROFILAS

Para calcular la partición de la energía de la fase fotoquímica se midió la fluorescencia de clorofilas utilizando un fluorómetro de pulso de amplitud moderada

(PAM, FMS1 Hansatech ®). Previamente, se seleccionó una hoja subapical de cada planta, ubicada en el tercio superior, completamente iluminada y expandida, sin síntomas de ataque de patógenos ni déficit nutricional. Antes de la medición, se sombreó cada hoja durante 20 minutos para favorecer el estado estacionario de los fotosistemas. La estrategia de medición consistió en la realización del análisis de quenching y de relajación, siguiendo la metodología propuesta por Quero et al. (2019). Para el análisis de quenching se utilizó luz actínica blanca de 1000  $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

A partir de las firmas de fluorescencia se obtuvieron los valores de fluorescencia máxima ( $F_m$ ), fluorescencia máxima con luz actínica de fondo ( $F_m'$ ), y fluorescencia en el tiempo  $t$  ( $F_t$ ), parámetros necesarios para calcular la partición de la energía del PSII.

Los parámetros de rendimiento cuántico se definieron de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}\phi_{\text{PSII}} &= \frac{F_m' - F_t}{F_m'} = \left( \frac{F_m' - F_t}{F_m' - F_0'} \right) \left( \frac{F_m' - F_0'}{F_m'} \right) \\ \phi_{\text{NO}} &= \frac{F_t}{F_m} = \frac{F_t - F_0' + F_0'}{F_m} = \frac{F_t - F_0'}{F_m} + \frac{F_0'}{F_m} \\ \phi_{\text{NPQ}} &= \frac{F_t}{F_m'} \left( \frac{F_m - F_m'}{F_m} \right) = F_t \left( \frac{F_m}{F_m' F_m} - \frac{F_m'}{F_m' F_m} \right) \\ &= F_t \left( \frac{1}{F_m'} - \frac{1}{F_m''} \right) + F_t \left( \frac{1}{F_m''} - \frac{1}{F_m} \right) = \phi_{\text{NPQfast}} + \phi_{\text{NPQslow}}\end{aligned}$$

La medición de fluorescencia se realizó el 14 de octubre de 2020, se midió en 24 hojas (1 hoja por cada árbol). Se utilizó luz actínica de 1000  $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en los cuatro clones. Se verificaron las firmas y se repitieron aquellas que no quedaron bien (nueve firmas).

### 3.4 TASA DE ASIMILACIÓN NETA DE $\text{CO}_2$ Y CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

En las mismas hojas se midieron  $A_n$  y  $g_s$ , utilizando un analizador de gases por infrarrojo (IRGA, Licor- 6400 ®, Lincoln Nebraska, EE. UU). Las mediciones se realizaron combinando los clones con los tratamientos para evitar que ninguna combinación se viera favorecida. Previamente a las mediciones, las hojas fueron aclimatadas para estabilizar el intercambio gaseoso. La aclimatación se realizó en un tiempo de 20 minutos y se fijó la temperatura ( $T_{\text{leaf}}$ ) en 25°C, el  $\text{CO}_2$  de referencia ( $\text{CO}_{2R}$ ) en 400  $\mu\text{moles CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y el flujo lumínico ( $\text{PAR}_i$ ) en 1000  $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

$^2 \text{ s}^{-1}$ . Luego de finalizada la aclimatación se procedió a realizar las mediciones para obtener las curvas  $A_n$  (PPFD).

De acuerdo a Tambussi y Graciano (2010) y Zhou et al. (2016) se definió la siguiente secuencia de niveles de PPFD: 0-200-400-600-800-1000-1200  $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , durante 3 minutos en cada nivel. Los registros tomaron cada 40 segundos, mientras que los demás factores ambientales se mantuvieron estables (la concentración de  $\text{CO}_2$  se mantuvo en  $400 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ). Los valores de  $g_s$  ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) se tomaron al valor del  $\text{CO}_2\text{R}$  ( $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y a un flujo lumínico de  $1000 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Utilizando el estudio de Ye (2007), que presenta un modelo matemático para describir la relación entre la irradiancia y la tasa de fotosíntesis en la planta de arroz (*Oryza sativa*), se generaron curvas de  $A_n$  (PPFD) empleando los datos previamente registrados con el analizador de gases por infrarrojo y utilizando la función Solver de Microsoft Excel. Además, se calcularon los valores de  $A_{max}$  y PSL, para lo cual se utilizaron las curvas de  $A_n$  (PPFD) siguiendo el modelo propuesto por Ye (2007):

$$PN = f(I_0 - I_{comp}) \times [(1 - b \times I) / (1 + \gamma \times I)] \times (I - I_{comp})$$

$$\text{Donde: } PN = \text{Tasa neta de fotosíntesis } [\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$$

$$f(I_0 - I_{comp}) = \text{Rendimiento cuántico en el rango de } I_0 \text{ a } I_{comp} [\text{mmol (CO}_2\text{) mmol}^{-1} \text{ (fotones)}]$$

$$\beta = \text{Factor de ajuste}$$

$$\gamma = \text{Factor de ajuste}$$

$$I = \text{densidad de flujo de fotones fotosintéticos } [\mu\text{mol (fotones) m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$$

$$I_{comp} = \text{punto de compensación lumínica } [\mu\text{mol (fotones) m}^{-2} \text{ s}^{-1}].$$

### 3.5 VARIABLES MORFOLÓGICAS

Las variables morfológicas que se midieron fueron: altura, peso seco de raíces y parte aérea. La altura se midió desde el cuello de la planta hasta el ápice principal utilizando una cinta métrica. Al final de las mediciones fisiológicas se midió el peso seco de las raíces y de la parte aérea de cada planta. Se cosecharon hojas y tallo por un lado, y raíces por el otro, y se colocaron en sobres de papel que se secaron en estufa a  $60^\circ\text{C}$  hasta alcanzar peso constante.

### 3.5.1 Análisis estadístico

Se utilizó un diseño completamente al azar (DCA) con dos tratamientos: condición control (CC) y condición recuperada (CR), cuatro clones (G1, G2, GC, GT) y tres repeticiones por cada nivel de factor. (Figura 1)

Para el análisis de las variables, se ajustó el siguiente modelo lineal con arreglos factoriales:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + R_j + (GR)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

donde:

$Y_{ijk}$ : Variable de respuesta ( $\Phi$ PSII,  $\Phi$ NPQ,  $\Phi$ NO,  $g_s$ , PSL, Amax, peso seco raíces y parte aérea, altura de planta).

$\mu$ : media general.

$G_i$ : efecto del  $i$ -ésimo genotipo (G1, G2, GT, GC).

$R_j$ : efecto del  $j$ -ésimo nivel de tratamiento (CC, CR).

$(GR)_{ij}$ : efecto de la interacción entre el  $i$ -ésimo nivel de genotipo y el  $j$ -ésimo nivel de tratamiento.

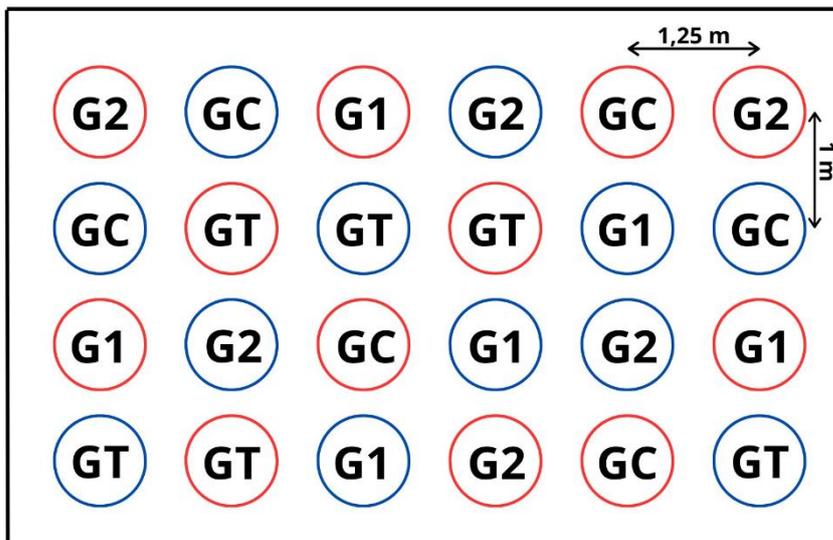
$k$ : efecto de la  $k$ -ésima repetición

$\varepsilon_{ijk}$  error experimental.

Para determinar la significancia de cada fuente de variación en relación con la variable de respuesta, se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) utilizando el paquete R Stats package (Anexo A). Previo a la realización del ANOVA se hizo la verificación de supuestos de normalidad (Shapiro – Wilk test) y homogeneidad de varianza (Levene test).

**Figura 1.**

*Distribución de clones en invernáculo y aleatorización de tratamientos.*



*Nota.* Color azul condición recuperado y en color rojo condición control.

## 4 RESULTADOS

### 4.1 VARIABLES DE FASE DE FIJACIÓN DE CO<sub>2</sub> E INTERCAMBIO GASEOSO

El ANOVA para la asimilación neta ( $A_{max}$ ) indica que no existen diferencias significativas para ninguna de las fuentes de variación ( $p > 0,05$ ), por lo que no hay diferencias significativas entre las medias (Anexo A). Las medias para cada combinación de clon por tratamiento tomaron valores entre 7 y 12,3  $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Tabla 1).

**Tabla 1.**

*Medias de  $A_{max}$ , en  $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , por clon y tratamiento*

Amax ( $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )		
Clon	Control (CC)	Recuperado (CR)
G1	11,33 $\pm$ 2,44 a	12,33 $\pm$ 4,88 a
G2	9,65 $\pm$ 0,21 a	11,00 $\pm$ 3,12 a
GC	7,00 $\pm$ 2,82 a	8,00 $\pm$ 2,91 a
GT	12,3 $\pm$ 1,57 a	9,00 $\pm$ 2,43 a

*Nota.* Letras distintas en la fila indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

El ANOVA para la variable PSL (Anexo B) tampoco identificó diferencias significativas para ninguna de las fuentes de variación ( $p > 0,05$ ). El p-valor para la interacción clon: tratamiento es de 0,09. Las medias para cada combinación de clon por tratamiento tomaron valores entre 727 y 1040  $\mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Tabla 2).

**Tabla 2.**

*Medias de PSL, en  $\mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , por clon y tratamiento*

PSL ( $\mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )		
Clon	Control (CC)	Recuperado (CR)
G1	856 $\pm$ 150 a	853 $\pm$ 173 a
G2	950 $\pm$ 17 a	789 $\pm$ 159 a
GC	727 $\pm$ 45 a	827 $\pm$ 35 a
GT	1040 $\pm$ 191 a	739 $\pm$ 134 a

*Nota.* Letras distintas en la fila indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

El ANOVA para  $g_s$  (Anexo C) identificó efecto significativo para la interacción clon: tratamiento ( $p$ -valor  $< 0.001$ ). El análisis de medias indicó que G2 presenta una media mayor en la condición recuperado, mientras que GC presentó una media mayor en la condición control. G1 y GT no presentaron medias diferentes entre los tratamientos (Tabla 3).

**Tabla 3.**

*Conductancia estomática en  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , por clon y tratamiento*

Clon	$g_s$ ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	
	Control (CC)	Recuperado (CR)
G1	200 $\pm$ 40 a	260 $\pm$ 110 a
G2	190 $\pm$ 40 a	350 $\pm$ 120 b
GC	250 $\pm$ 170 b	140 $\pm$ 60 a
GT	250 $\pm$ 140 a	220 $\pm$ 80 a

*Nota.* Letras distintas en la fila indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

#### 4.2 VARIABLES DE FASE FOTOQUÍMICA

En lo que respecta al ANOVA de las variables de partición de energía de la fase fotoquímica ( $\Phi\text{PSII}$ ,  $\Phi\text{NPQ}$ ,  $\Phi\text{NO}$ ) no hubo diferencias significativas para la interacción clon por tratamiento (Anexos D, E, F)

La media de  $\Phi\text{PSII}$  para el clon G1 es mayor en la condición control en comparación con la condición recuperada, aunque sin diferencias significativas. Un patrón similar se observa en el clon GT. Sin embargo, para el clon GC, la media de  $\Phi\text{PSII}$  es mayor en la condición recuperada que en la condición control. En el caso del clon G2, las medias de  $\Phi\text{PSII}$  son muy similares entre ambas condiciones.

Las medias de  $\Phi\text{PSII}$  oscilaron entre 0.396 y 0.245. Los valores de las medias de  $\Phi\text{NPQ}$  tomaron un rango de entre 0.417 y 0.597. Los valores de las medias de  $\Phi\text{NO}$  tomaron valores de entre 0.131 y 0.187 (Tabla 4).

**Tabla 4.***Medias de  $\Phi$ PSII,  $\Phi$ NPQ y  $\Phi$ NO, por clon y tratamiento*

Clon	Tratamiento	$\Phi$ PSII	$\Phi$ NPQ	$\Phi$ NO
G1	Control (CC)	0.320 $\pm$ 0,08 a	0.547 $\pm$ 0,10 a	0.133 $\pm$ 0,02 a
G1	Recuperado (CR)	0.273 $\pm$ 0,07 a	0.564 $\pm$ 0,08 a	0.163 $\pm$ 0,01 a
G2	Control (CC)	0.245 $\pm$ 0,01 a	0.597 $\pm$ 0,05 a	0.158 $\pm$ 0,04 a
G2	Recuperado (CR)	0.242 $\pm$ 0,02 a	0.586 $\pm$ 0,03 a	0.172 $\pm$ 0,00 a
GC	Control (CC)	0.282 $\pm$ 0,12 a	0.587 $\pm$ 0,12 a	0.131 $\pm$ 0,01 a
GC	Recuperado (CR)	0.318 $\pm$ 0,05 a	0.539 $\pm$ 0,05 a	0.143 $\pm$ 0,02 a
GT	Control (CC)	0.396 $\pm$ 0,08 a	0.417 $\pm$ 0,06 a	0.187 $\pm$ 0,01 a
GT	Recuperado (CR)	0.368 $\pm$ 0,04 a	0.479 $\pm$ 0,04 a	0.153 $\pm$ 0,04 a

*Nota.* Letras distintas en la columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

#### 4.3 VARIABLES MORFOLÓGICAS

Se evaluaron mediante ANOVA las variables morfológicas (peso seco raíces, peso seco aéreo, altura de planta) y no se encontraron diferencias significativas para la interacción clon por tratamiento (Anexos G, H, I).

Para peso seco de raíces se observaron medias por tratamiento de 68 gramos para recuperado y de 91,4 g para control, con diferencia significativa ( $p < 0,05$ ), (Tabla 5).

**Tabla 5.**

*Medias de peso seco raíces (Ps raíces), en gramos, según clon y tratamiento*

Ps raíces (g)		
Clon	Control (CC)	Recuperado (CR)
G1	67 ±16 a	40 ± 12 a
G2	104 ±10 a	72 ± 15 a
GC	116 ± 22 a	86 ± 16 a
GT	79 ± 15 a	74 ± 17 a

*Nota.* Letras distintas en la fila indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

Para peso seco aéreo se observaron medias por tratamiento de 74,8 g para recuperado y de 91,5 g para control, con diferencia significativa ( $p < 0,05$ ), (Tabla 6).

**Tabla 6.**

*Medias de peso seco aéreo (Ps aéreo), en gramos, según clon y tratamiento*

Ps aéreo (g)		
Clon	Control (CC)	Recuperado (CR)
G1	98 ± 20 a	63 ± 14 a
G2	93 ± 18 a	70 ± 9 a
GC	114 ± 9 a	95 ± 20 a
GT	79 ± 15 a	71 ± 10 a

*Nota.* Letras distintas en la fila indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

Para altura de planta se observan medias por tratamiento de 107,4 cm para control y de 94,18 para recuperado, con diferencia significativa ( $p < 0,05$ ), (Tabla 7).

**Tabla 7.***Medias para la variable altura de planta, según clon y tratamiento*

Altura de planta (cm)		
Clon	Control (CC)	Recuperado (CR)
G1	99.9 ± 12 a	93.0 ± 11 a
G2	110.3 ± 16 a	92.7 ± 4 a
GC	124.9 ± 6 a	93.0 ± 18 a
GT	94.7 ± 2 a	98.0 ± 5 a

*Nota.* Letras distintas en la fila indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

## 5 ANÁLISIS Y DISCUSIÓN

El objetivo del trabajo fue caracterizar el estado fotosintético y variables morfológicas en clones de *Eucalyptus grandis* e híbridos interespecíficos con antecedentes de estrés hídrico de largo plazo. Para ello, tras 7 meses de riego a capacidad de campo, se midieron variables fotosintéticas y morfológicas de los 4 clones que tuvieron antecedentes de estrés hídrico.

### 5.1 FOTOSÍNTESIS NETA MÁXIMA Y PUNTO DE SATURACIÓN DE LUZ

Dado que la fotosíntesis es uno de los procesos básicos que sustenta el crecimiento, se realizaron curvas  $A_n$  (PPFD) para caracterizarla y así obtener parámetros como la tasa de asimilación neta máxima y el punto de saturación lumínica.

Los eucaliptos son especies leñosas capaces de desarrollar altas tasas de asimilación neta. Los valores de  $A_{max}$  reportados indican rangos entre 13,4 y 32,9  $\mu\text{mol de CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  para *Eucalyptus grandis* y valores próximos a los 25  $\mu\text{mol de CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  para *Eucalyptus camaldulensis* (Whitehead & Beadle, 2004). Por otro lado, el punto de saturación se ha reportado con valores próximos a 800 - 1000  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  (Larcher, 2003; Nión et al., 2024; Whitehead & Beadle, 2004). Por lo tanto, los resultados obtenidos en este ensayo, indican que las medias de  $A_{max}$  y PSL de cada tratamiento se encuentran dentro de los valores esperados, aunque los valores de  $A_{max}$  reportados se encuentran en el extremo inferior del rango de valores esperados o incluso por debajo. Esto se explica por las condiciones experimentales, ya que las chapas de policarbonato del invernáculo estaban deterioradas y muy opacas, lo cual dificultaba el pasaje de la luz del sol, al igual que los tirantes que sombreaban a algunos árboles creando condiciones no deseadas para el experimento.

En el presente estudio no se observaron diferencias para  $A_{max}$  para ninguna de las fuentes de variación analizadas (Anexo A). En los antecedentes recabados por Nión (2022), se observaron diferencias significativas de  $A_n$  (max) en las curvas  $A_n$  (PARi) según la condición (CC y CD) para todos los clones, excepto para el clon G2. Si se comparan dichos resultados respecto a los actuales, salvo el clon G2 que mantuvo las mismas medias entre tratamientos, los demás clones en el tiempo pudieron igualar las medias entre condiciones lo que indica que las nuevas hojas recuperaron las características de la condición control.

En PSL no se observaron diferencias significativas según clon o tratamiento, ni para la interacción de ambos. Esto repite el mismo escenario de los datos antecedentes

de Ni3n (2022), ya que no se encontraron diferencias significativas para PSL seg3n el clon, el tratamiento ni la interacci3n de ellos. Es por esto, que no se puede afirmar que dicho par3metro se recuper3 ya que no hab3a mostrado anteriormente diferencias.

El par3metro Amax presenta per3odos de recuperaci3n cortos (Whitehead & Beadle, 2004). En especies de *Eucalyptus*, como *E. coolabah* y *E. populnea*, sometidas a estr3s h3drico durante 3 semanas, se observ3 una r3pida recuperaci3n de Amax, alcanzando el 50% de los valores originales a los 3 d3as y recuper3ndose completamente hacia la cuarta semana (Creek et al., 2018). En otro estudio, se encontr3 que, en tres clones h3bridos de *E. grandis* y *E. urophylla*, Amax se recuper3 al sexto d3a de rehidrataci3n tras 7 d3as de d3ficit h3drico (Ferreira et al., 2023). De manera similar, en un estudio con pl3ntulas de *Pinus sylvestris* realizado por Rehschuh et al. (2020), Amax se recuper3 en un 57% respecto a los valores de control al d3a 27 de rehidrataci3n tras un d3ficit h3drico.

En funci3n de los antecedentes mencionados, se podr3a suponer que en este ensayo la asimilaci3n neta m3xima se pudo haber igualado a la condici3n control en las primeras semanas de rehidrataci3n post estr3s. Seg3n diferentes autores, los eucaliptos logran recuperar An entre 1 a 3 semanas post rehidrataci3n (Creek et al., 2018; Ferreira et al., 2023; Rehschuh et al., 2020). Por lo tanto, la Amax deber3a haberse medido en ese per3odo de tiempo. En cuanto al PSL sucede lo mismo, se deber3an haber cambiado los tiempos de medici3n post rehidrataci3n.

## 5.2 CONDUCTANCIA ESTOM3TICA

La conductancia estom3tica es un indicador de intercambio gaseoso, que permite identificar un posible estr3s h3drico y a su vez permite caracterizar el comportamiento de clones. Algunos valores de  $g_s$  de referencia para plantas de *Eucalyptus* j3venes (*E. saligna* y *E. sideroxylon*) indican medias entre 370 y 430 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, sin restricciones h3dricas (Phillips et al., 2011). Para temperaturas m3s elevadas (entre 22 y 30°C) se observaron medias de  $g_s$  de entre 490 y 630 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Phillips et al., 2011). Seg3n Mej3a-de Tafur et al. (2017), en *Eucalyptus spp.* se han reportado valores de  $g_s$  entre 200 y 980 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Los valores de medias de  $g_s$  obtenidos en este estudio se encuentran dentro de los reportados en la bibliograf3a (Ni3n, 2022; Whitehead & Beadle, 2004).

En este ensayo, todos los materiales salvo GT iniciaron con valores de conductancia menores en la condici3n estr3s (Ni3n, 2022). Luego de 7 meses de

recuperación post estrés hídrico el clon GC presentó menor  $g_s$  en la condición recuperado, por lo que inicialmente se podría postular que el estrés hídrico previo pudo imprimir cambios en la conductancia de las hojas de dicho clon. Algunos estudios han demostrado que la recuperación de  $g_s$  puede ser lenta y continua con el proceso de rehidratación, como lo es el estudio ya mencionado realizado por Creek et al. (2018), que luego de 28 días la variable  $g_s$  no se recuperó. Según Rehschuh et al. (2020) la recuperación parcial de  $g_s$  podría estar relacionada con un posible daño de los tejidos de las hojas o una embolia persistente del xilema que no se pudo restablecer por completo después de la rehidratación. En su estudio utilizó plántulas de *Pinus sylvestris* y las sometió a déficit hídrico. Luego a 27 días de recuperación  $g_s$  se había recuperado solo al 50% de los valores control. Flexas et al. (2009) sugieren que la demora en la recuperación tras la rehidratación luego de la sequía puede atribuirse a modificaciones inducidas por la sequía a nivel del mesófilo/cloroplasto o a cambios morfológicos en los estomas, como las oclusiones estomáticas.

Sin embargo, en otros estudios se ha demostrado que la recuperación de  $g_s$  puede ser relativamente rápida, como indica el trabajo de Manzi et al. (2022) en el que se sometieron 5 especies de árboles neotropicales (*Carapa surinamensis*, *Dicorynia guianensis*, *Erismia sp.*, *Simarouba amara* y *Virola michelii*) a un déficit hídrico y tras 14 días de rehidratación recuperaron sus valores de  $g_s$ .

G1 sí recuperó entre condiciones los valores de  $g_s$  luego de 7 meses de rehidratación y esto concuerda con el estudio realizado por Manzi et al. (2022) al igual que el estudio realizado por Eksteen et al. (2013), en el cual se sometieron clones híbridos de *E. grandis* x *E. camaldulensis* y *E. grandis* x *E. urophylla* a estrés hídrico agudo y se observó que a los 7 días  $g_s$  se había recuperado. G1 es un clon que, según datos de la empresa forestal, es muy tolerante al déficit hídrico. Por lo que es de esperar que no se encuentre afectada la conductancia tras la recuperación.

En base a los resultados obtenidos en este ensayo y los trabajos Eksteen et al. (2013), Frosi et al. (2017) y Manzi et al. (2022), hubiera sido más adecuado medir  $g_s$  luego de 3, 6, 30 y 60 días de rehidratación para poder concluir en qué momento se recuperaba del estrés hídrico, ya que estos autores señalaron que los *Eucalyptus* spp. recuperan  $g_s$  casi o al 100% luego de ese período de tiempo.

En cuanto al clon G2 se puede observar que los valores de  $g_s$  son mayores para la condición recuperado que para la condición control. En un estudio realizado por Frosi et al. (2017) se estudiaron dos especies leñosas tropicales (*Pachira aquática* Aubl.

y *Sterculia foetida* L.) bajo estrés hídrico seguido de 6 días de rehidratación, se descubrió que el intercambio de gases y el metabolismo bioquímico para una de las especies después de la rehidratación eran mejores, similar a lo que sucedió en este estudio. Según los investigadores una recuperación más rápida implica tener una ventaja competitiva frente a los otros clones al reanudar el crecimiento antes.

Para mantener el suministro de agua al follaje en condiciones limitantes de agua los *Eucalyptus spp.* poseen diferentes tipos de estrategias que afectan su arquitectura hidráulica, ya que existen cambios en la conductividad hidráulica que se pueden explicar estudiando las características anatómicas del xilema. Estas características permitirían calcular el índice de colapso y así, se podría evaluar la resistencia de los elementos traqueales a la implosión por la tensión asociada con el ascenso de agua y estimar la vulnerabilidad del xilema a la cavitación (Hacke et al., 2001) para inferir si el tejido posee características de plantas que se desarrollaron en ambientes méxicos o xéricos. Las plantas de hábitats xéricos generalmente poseen elementos de vaso más cortos, con mayor diámetro, paredes de mayor grosor y placas de perforación simple, a diferencia de plantas de hábitats méxicos, como los eucaliptos (Carlquist, 1977; Lens et al., 2009).

El número de elementos conductores por unidad de área se relaciona con la eficiencia de la conductividad, el soporte mecánico y la resistencia a la cavitación del xilema (Baas et al., 2004), las plantas de ambientes xéricos tienen más vasos, agrupados en mayor número, y rodeados por fibras (Carlquist, 2009).

Para explicar lo que sucedió con  $g_s$  para el clon G2 (que aumentó  $g_s$  en la condición recuperado) sería interesante estudiar las características del xilema para saber si el aumento de  $g_s$  se debió a un cambio en la conductividad hidráulica que le permitió mantener la capilaridad, es decir, realizar la medición del número de elementos de vaso por unidad de área, el largo y diámetro de los mismos, el grosor de las paredes y evaluar las placas de perforación.

Además, los rasgos del xilema en los árboles tiene una naturaleza conservadora, es decir, dichos rasgos permanecen en los tejidos, incluso cuando el ambiente de crecimiento cambia, por lo tanto, fija los límites de las respuestas ante condiciones ambientales cambiantes (Bourne et al., 2017). Esto puede explicar por qué el clon G2 aumentó  $g_s$  después de 7 meses de recuperación hídrica, y es porque tal vez este clon tuvo como estrategia aumentar la conductividad hidráulica en los 4 meses de estrés hídrico y esta característica quedó en los tejidos luego de 7 meses de recuperación.

En cuanto al clon GT no se encontraron diferencias significativas de  $g_s$  con un déficit hídrico de 4 meses (Nión, 2022), por lo tanto, no podemos concluir que una variable se recuperó si en realidad no se modificó.

### 5.3 FASE FOTOQUÍMICA

El estudio de la partición de la energía permite saber si existen diferencias en cuanto a la administración de la radiación que puedan limitar la fase bioquímica, y en consecuencia limitar el crecimiento. Es por eso que se midió  $\Phi_{PSII}$ ,  $\Phi_{NPQ}$  y  $\Phi_{NO}$ .

Las medias de  $\Phi_{PSII}$  tomaron valores entre 0.245 y 0.396, que se encuentran dentro de los valores esperados según Berenguer et al. (2018) y Nión (2022). En el estudio realizado por Nión (2022) se observaron medias de entre 0,21 y 0,49 aproximadamente, para los 4 clones en los 2 tratamientos (CC y CD).

En cuanto a las medias de  $\Phi_{NPQ}$  y  $\Phi_{NO}$ , las mismas se encuentran dentro del rango reportado según Nión (2022) y Piazza (2021). En este ensayo ninguna de las medias presentó diferencias debidas a los tratamientos.

En los antecedentes de Nión (2022), no se observaron diferencias significativas para  $\Phi_{PSII}$  según la interacción clon: tratamiento, pero sí se observaron diferencias significativas para el tratamiento, ya que las medias de  $\Phi_{PSII}$  para CC fueron menores que las medias de CD.

Luego de 7 meses de rehidratación las medias de  $\Phi_{PSII}$  fueron iguales estadísticamente para la condición control y recuperado; se encontraron diferencias significativas únicamente para el clon, ya que no hay efecto tratamiento ni interacción clon: tratamiento. Estos resultados nos indican que en este ensayo pudo haber una posible recuperación para  $\Phi_{PSII}$ . Era esperable que  $\Phi_{PSII}$  se recuperara rápido, según Manzi et al. (2022), el estrés hídrico severo no impidió la recuperación del rendimiento cuántico máximo del fotosistema II ( $F_v / F_m$ ), que a los 3 días después de volver a regar los valores  $F_v / F_m$  se habían recuperado en un  $(91,4 \% \pm 4,4\%)$  respecto a los valores control. Ferreira et al. (2023) evaluó 3 clones híbridos de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus urophylla*. El estrés por sequía se impuso durante 7 días, y al séptimo día se rehidrataron las plantas, la rehidratación duró 6 días y se observó que al sexto día los clones ya habían recuperado sus valores originales de  $\Phi_{PSII}$ . Se ha demostrado que en las plantas cuando la recuperación de  $\Phi_{PSII}$  es completa es porque enzimas y proteínas fotosintéticas claves fueron protegidas del fotodaño (Damour et al., 2009). En cuanto a  $\Phi_{NPQ}$  se observó que luego de 1 semana de rehidratación las plantas

sometidas a estrés hídrico mostraron valores similares a la condición control (Correia et al., 2014).

#### 5.4 VARIABLES MORFOLÓGICAS

Las plantas alcanzan el pico de sus actividades metabólicas durante su etapa de crecimiento, y durante dicha etapa es que se pronuncian las características de plasticidad fenotípica y especialmente, las adaptaciones a las condiciones ambientales (Larcher, 2003). Dichas adaptaciones pueden incurrir en modificaciones en la morfología (Kijowska-Oberc et al., 2020).

Una de las variables morfológicas analizadas en este estudio fue la altura, que según el análisis estadístico fue afectada significativamente por el tratamiento, siendo la media de la condición recuperado menor a la del control. En los estudios realizados por Nión (2022) se observó que todos los clones disminuyeron su altura luego de 4 meses de déficit hídrico. Esta brecha en altura fue mayor para el clon GT. Luego de 7 meses de rehidratación, se observó una diferencia significativa en la altura entre las medias de los tratamientos control y recuperado, siendo mayor la altura en la condición control. Con base en estos resultados, se puede concluir que, durante la recuperación no se logró compensar las diferencias en la altura inicial mediante el crecimiento.

Chambi-Legoas et al. (2022) se sometieron clones de *Eucalyptus grandis* a un déficit hídrico de 3 años, con una reducción del 80% de rendimiento del caudal de lluvias y luego se los recuperó durante 2,6 años y se observó que inmediatamente al ser rehidratados la tasa de crecimiento en altura aumentó en un 9% respecto a la tasa bajo estrés hídrico continuo. Tras 2,6 años recuperaron solo el 5% de su altura total previamente perdida durante el período de déficit hídrico severo. Lo mismo sucedió en el presente estudio, ya que hubo efecto muy significativo del tratamiento para la variable altura; los árboles control tuvieron mayor altura que los árboles en recuperación tras 7 meses.

Los resultados obtenidos en el presente estudio respecto a las variables altura, peso seco de las raíces y peso seco aéreo indican que la media del tratamiento control siempre fue superior. Si bien esto es esperable dado que las plantas en control presentaron la turgencia necesaria para que los tejidos se desarrollen, también se esperaba encontrar mayor biomasa radicular en los clones con antecedentes de estrés, como una posible estrategia de adaptación. Algunos estudios han demostrado que si el estrés hídrico persiste en el tiempo los árboles pueden modificar la partición del carbono

a favor del desarrollo del sistema radicular con el fin de captar más agua del suelo (Costa e Silva et al., 2004) pero este efecto no se observó en este estudio.

En este trabajo, las variables morfológicas medidas a los 7 meses de la recuperación no permiten explicar los cambios en las variables fotosintéticas cuantificadas, además de que el hecho de estudiar la fotosíntesis con base en la hoja no permite trasladar las respuestas a un proceso mayor como lo es el crecimiento.

## 6 CONCLUSIONES

Los clones evaluados presentaron un comportamiento similar entre sí, a través de las variables fotosintéticas: asimilación neta y partición de la energía, luego de 7 meses de rehidratación post estrés hídrico de largo plazo.

El período de recuperación utilizado en el experimento permitió a los clones recuperarse, según las variables fotosintéticas y morfológicas evaluadas.

Períodos de recuperación más cortos y mediciones continuas al comenzar la rehidratación podrían haber mostrado los mecanismos de recuperación temprana.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Baas, P., Ewers, F. W., Davis, S. D., Wheeler, E. A. (2004). Evolution of xylem physiology. En A. R. Hemsley & I. Poole (Eds.), *The evolution of plant physiology* (pp. 273-296). Elsevier.
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll Fluorescence: A probe of Photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89-113.
- Barber, J., & Andersson, B. (1992). Too much of a good thing: Light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Sciences*, 17(2), 61-66.
- Battaglia, M., Cherry, M., Beadle, C., Sands, P., & Hingston, A. (1998). Prediction of leaf area index in eucalypt plantations: Effects of water stress and temperature. *Tree Physiology*, 18(8-9), 521-528.
- Battaglia, M., & Sands, P. (1997). Modelling site productivity of *Eucalyptus globulus* in response to climatic and site factors. *Australian Journal of Plant Physiology*, 24(6), 831-850. <https://www.publish.csiro.au/fp/PP97065>
- Beech, E., Rivers, M., Oldfield, S., & Smith, P. P. (2017). Global Tree Search: The first complete global database of tree species and country distributions. *Journal of Sustainable Forestry*, 36(5), 454-489.
- Berenguer, H. D., Alves, A., Amaral, J., Leal, L., Monteiro, P., De Jesús, C., & Pinto, G. (2018). Differential physiological performance of two *Eucalyptus* species and one hybrid under different imposed water availability scenarios. *Trees*, 32, 415-427.
- Blankenship, R. E. (2014). *Molecular mechanisms of photosynthesis* (2<sup>nd</sup> ed.). John Wiley and Sons.
- Bourne, A. E., Creek, D., Peters, J. M. R., Ellsworth, D. S., & Choat, B. (2017). Species climate range influences hydraulic and stomatal traits in Eucalyptus species. *Annals of Botany*, 120(1), 123-133. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx020>
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American Journal of Botany*, 64(7), 887-896. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1977.tb11932.x>

- Carlquist, S. (2009). Non-random vessel distribution in woods: Patterns, modes, diversity, correlations. *Aliso*, 27(1), 39-58.  
<https://doi.org/10.5642/aliso.20092701.04>
- Carvajal, C. (2019). Especies reactivas del oxígeno: Formación, función y estrés oxidativo. *Medicina Legal de Costa Rica*, 36(1), 91-100.  
[http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1409-00152019000100091&lng=en&tlng=es](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1409-00152019000100091&lng=en&tlng=es)
- Chambi-Legoas, R., Tomazello-Filho, M., Guedes, F. T. P., & Chaix, G. (2022). High growth recovery ability of *Eucalyptus grandis* trees following a 3-year period of 80% throughfall reduction. *Forest Ecology and Management*, 503(1), Artículo e119766. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119766>
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30(3), 239-264.
- Constable, G. A., & Rawson, H. M. (1980). Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of cotton. *Australian Journal of Plant Physiology*, 7(1), 89-100. <https://doi.org/10.1071/PP9800089>
- Correia, B., Pintó-Marijuan, M., Neves, L., Brossa, R., Dias, M. C., Costa, A., Castro, B. B., Araújo, C., Santos, C., Chaves, M. M., & Pinto, G. (2014). Water stress and recovery in the performance of two *Eucalyptus globulus* clones: Physiological and biochemical profiles. *Physiologia Plantarum*, 150(4), 580-592.  
<https://doi.org/10.1111/ppl.12110>
- Costa e Silva, F., Shvaleva, A., Maroco, J. P., Almeida, M. H., Chaves, M. M., & Pereira, J. S. (2004). Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. *Tree Physiology*, 24(10), 1165-1172.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/24.10.1165>
- Creek, D., Blackman, C. J., Brodribb, T. J., Choat, B., & Tissue, D. T. (2018). Coordination between leaf, stem, and root hydraulics and gas exchange in three arid-zone angiosperms during severe drought and recovery. *Plant, Cell & Environment*, 41(12), 2869-2881. <https://doi.org/10.1111/pce.13418>

Damour, G., Vandame, M., & Urban, L. (2009). Long-term drought results in a reversible decline in photosynthetic capacity in mango leaves, not just a decrease in stomatal conductance. *Tree Physiology*, 29(5), 675-684.

<https://doi.org/10.1093/treephys/tpp011>

Dessie, G., & Erkossa, T. (2011). *Eucalyptus in East Africa, socio-economic and environmental issues*. FAO.

[https://www.researchgate.net/publication/233731137\\_Eucalyptus\\_in\\_East\\_Africa\\_Socio-economic\\_and\\_environmental\\_issues](https://www.researchgate.net/publication/233731137_Eucalyptus_in_East_Africa_Socio-economic_and_environmental_issues)

Dirección General Forestal. (2022). *Superficie forestal del Uruguay 2022 (bosques plantados): Período 1975 - 2021*. MGAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2023-01/Superficie%20Plantado%20Informe%202022.pdf>

Duan, H., Ontedhu, J., Milham, P., Lewis, J. D., & Tissue, D. T. (2019). Effects of elevated carbon dioxide and elevated temperature on morphological, physiological and anatomical responses of *Eucalyptus tereticornis* along a soil phosphorus gradient. *Tree Physiology*, 39(11), 1821-1837.

<https://doi.org/10.1093/treephys/tpz094>

Eksteen, A. B., Grzeskowiak, V., Jones, N. B., & Pammenter, N. W. (2013). Stomatal characteristics of *Eucalyptus grandis* clonal hybrids in response to water stress. *Southern Forests: A Journal of Forest Science*, 75(3), 105-111.

<https://doi.org/10.2989/20702620.2013.804310>

Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 317-345.

<https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>

Ferreira, V. M., de Andrade, J. R., dos Santos, C. M., Maia Júnior, S. de O., de Araújo Neto, J. C., da Silva Santos, A. F., da Silva, V. M., Bezerra, L. T., & Endres, L. (2023). Physiological plasticity in eucalyptus clones in the vegetative stage contributes to drought tolerance. *Journal of Forestry Research*, 34(5), 1549-1561.

- Flexas, J., Barón, M., Bota, J., Ducruet, J.-M., Gallé, A., Galmés, J., Jiménez, M., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Sajnani, C., Tomàs, M., & Medrano, H. (2009). Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted Vitis hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* × *V. rupestris*). *Journal of Experimental Botany*, *60*(8), 2361-2377.
- Frosi, G., Harand, W., de Oliveira, M. T., Pereira, S., Cabral, S. P., Montenegro, A. A. de A., & Santos, M. G. (2017). Different physiological responses under drought stress result in different recovery abilities of two tropical woody evergreen species. *Acta Botanica Brasílica*, *31*(2), 153-160. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0375>
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G. F., & Hernández-García, M. A. (2007). Ecología y silvicultura en bosques templados. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, *13*(1), 67-83.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, *126*(4), 457-461. <https://doi.org/10.1007/S004420100628>
- Johnson, M. P., & Wientjes, E. (2019). The relevance of dynamic thylakoid organisation to photosynthetic regulation. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, *1861*(4), Artículo e148039. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2019.06.011>
- Joshi, M., & Palanisami, K. (2011). Impact of eucalyptus plantations on ground water availability in South Karnataka. En International Commission on Irrigation and Drainage (Ed.), *ICID 21st International Congress on Irrigation and Drainage* (pp. 255-262). [https://www.researchgate.net/profile/Arvind\\_Singh56/post/Eucalyptus-plantations-how-good-or-bad/attachment/5b0ceb42b53d2f63c3ceab5a/AS%3A392086940602380%401470492219932/download/1.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Arvind_Singh56/post/Eucalyptus-plantations-how-good-or-bad/attachment/5b0ceb42b53d2f63c3ceab5a/AS%3A392086940602380%401470492219932/download/1.pdf)
- Kasajima, I., Takahara, K., Kawai-Yamada, M., & Uchimiya, H. (2009). Estimation of the relative sizes of rate constants for chlorophyll de-excitation processes through comparison of inverse fluorescence intensities. *Plant and Cell Physiology*, *50*(9), 1600-1616. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp102>

- Kijowska-Oberc, J., Staszak, A. M., Kamiński, J., & Ratajczak, E. (2020). Adaptation of forest trees to rapidly changing climate. *Forests*, 11(2), Artículo e123. <https://doi.org/10.3390/f11020123>
- Larcher, W. (1995). *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups* (3<sup>rd</sup> ed.). Springer.
- Larcher, W. (2003). *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of functional groups* (4<sup>th</sup> ed.). Springer.
- Leicach, S. R., Grass, M. Y., Chludil, H. D., Garau, A. M., Guarnaschelli, A. B., & Fernandez, P. C. (2012). Chemical defenses in *Eucalyptus* species: A sustainable strategy based on antique knowledge to diminish agrochemical dependency. En A. A. Oteng-Amoako (Ed.), *New advances and contributions to Forestry Research* (pp. 225-256). IntechOpen.
- Lens, F., Endress, M. E., Baas, P., Jansen, S., & Smets, E. (2009). Vessel grouping patterns in subfamilies Apocynoideae and Periplocoideae confirm phylogenetic value of wood structure within Apocynaceae. *American Journal of Botany*, 96(12), 2168-2183. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900116>
- López, J., Harrand, L., Marco, M., & López, A. J. (2016). Variación genética de clones híbridos de *Eucalyptus*. *Quebracho*, 24(1), 5-6.
- Luo, J., Zang, R., & Li, C. (2006). Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the mountains of southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 221(1-3), 285-290. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.004>
- Manzi, O. J. L., Bellifa, M., Ziegler, C., Mihle, L., Levionnois, S., Burban, B., Leroy, C., Coste, S., & Stahl, C. (2022). Drought stress recovery of hydraulic and photochemical processes in neotropical tree saplings. *Tree Physiology*, 42(1), 114-129. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab092>
- Mata, L. J., Campos, M., Basso, E., Compagnucci, R., Fearnside, P., Magrin, G., Marengo, J., Moreno, A. R., Suárez, A., Solman, S., Villamizar, A., & Villers, L. (2001). Latin America. En J. J. McCarthy, O. F. Canziani, N. A. Leary, D. J. Dokken, & K. S. White (Ed.), *Climate Change 2001: Impacts, adaptation and vulnerability* (pp. 694-734). Cambridge University Press.

- Mazzilli, S., Bonilla, C., Siri, G., Arbeletche, P., Rubio, V., Bacigaluz, P., Taks, J., García, M., Cobas, P., Mondelli, M., Cruz, G., Astigarraga, L., & Picasso, V. (2013). *Clima de cambios: Nuevos desafíos de adaptación en Uruguay: Volumen V Sensibilidad y capacidad adaptativa de la agricultura de secano y el arroz frente al cambio climático*. MGAP; FAO.
- McDonald, M. W., Brooker, M. I. H., & Butcher P. A. (2009). A taxonomic revision of *Eucalyptus camaldulensis* (Myrtaceae). *Australian Systematic Botany*, 22(4), 257-285. <https://doi.org/10.1071/SB09005>
- Mejía-de Tafur, M. S., Riaño-Herrera, N. M., Urrego-Mesa, J. B., Ibarra-Espinosa, D. M., & Zapata-Duque, C. M. (2017). Effect of soil water availability on gas exchange in young trees of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *Acta Agronómica*, 66(4), 549-557.
- Mengel, K., & Kirkby, E. A. (2000). *Principios de nutrición vegetal* (4ª ed.). Instituto Internacional de la Potasa.
- Methol, R. (2006). *SAG globulus: Sistema de apoyo a la gestión de plantaciones de Eucalyptus globulus*. INIA.
- Myburg, A., Grattapaglia, D., Tuskan, G., Hellsten, U., Hayes, R., Grimwood, J., Jenkins, J., Lindquist, E., Tice, H., Bauer, D., Goodstein, D., Dubchak, I., Poliakov, A., Mizrachi, E., Kullán, A., Hussey, S., Pinard, D., Merwe, K., Singh, P., ... Schmutz, J. (2014). The genome of *Eucalyptus grandis*. *Nature*, 510(7505), 356-362. <https://doi.org/10.1038/nature13308>
- Nión, M. (2022). Efecto del déficit hídrico en la actividad fotosintética y el estado hídrico de clones comerciales de *Eucalyptus grandis* e híbridos interespecíficos [Tesis de maestría]. Universidad de la República.
- Nión, M., Gándara, J., Ross, S., Sainz, M. M., & Viega, L. (2024). Photosynthesis adaptation to long- and short-term water restriction in commercial plantlets of *Eucalyptus grandis* and hybrids with Red Gums. *Trees*, 38, 537-547. <https://doi.org/10.1007/s00468-024-02503-y>
- Niyogi, K. K., Wolosiuk, R. A., & Malkin, R. (2015). Photosynthesis. En B. B. Buchanan, W. Gruissem, & R. L. Jones (Eds.), *Biochemistry and molecular biology of plants* (2<sup>nd</sup> ed., pp. 508-566). John Wiley.

- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2021). *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020: Principales resultados*. <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/a8369c1b-88c7-41f2-8b7b-0d0e013a95d7/content>
- Pallardy, S. G. (2008). *Physiology of woody plants* (3<sup>rd</sup> ed.). Elsevier.
- Pardos, J. (2007). Perspectiva fisiológica en la producción y mejora del Eucalipto (con énfasis en *Eucalyptus globulus* Labill). *Boletín del CIDEU*, (3), 7-55.
- Pereira, J. S., & Chaves, M. M. (1993). Plant water deficits in Mediterranean ecosystems. En J. A. C. Smith & H. Driffiths (Eds.), *Water deficits: Plant responses from cell to community* (pp. 235-251). BIOS Scientific Publishers.
- Pérez Arbeláez, E. (1956). *Plantas útiles de Colombia* (3<sup>a</sup> ed., Vol. 1). Rivadenyra.
- Phillips, N. G., Attard, R. D., Ghannoum, O., Lewis, J. D., Logan, B. A., & Tissue, D. T. (2011). Impact of variable [CO<sub>2</sub>] and temperature on water transport structure–function relationships in *Eucalyptus*. *Tree Physiology*, 31(9), 945-952. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr049>
- Piazza, S. (2021). *Análisis de la respuesta fotosintética en clones de Eucalyptus frente a cambios en ambientes lumínicos* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/40619>
- Potters, G., Pasternak, T. P., Guisez, Y., Palme, K. J., & Jansen, M. A. (2007). Stress-induced morphogenic responses: Growing out of trouble? *Trends in Plant Science*, 12(3), 98-105. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.01.004>
- Potts, B., & Pederick, L. (2000). Morphology, phylogeny, origin, distribution and genetic diversity of eucalypts. En P. J. Keane, G. A. Kile, F. D. Podger, & B. N. Brown (Eds.), *Diseases and pathogens of Eucalypts* (pp. 11-34). CSIRO Publishing.
- Quero, G., Bonnacarrère, V., Fernández, S., Silva, P., Simondi, S., & Borsani, O. (2019). Light-use efficiency and energy partitioning in rice is cultivar dependent. *Photosynthesis Research*, 140, 51-63. <https://doi.org/10.1007/s11120-018-0605-x>

- Rehsehuh, R., Cecilia, A., Zuber, M., Faragó, T., Baumbach, T., Hartmann, H., Jansen, S., Mayr, S., & Ruehr, N. (2020). Drought-induced xylem embolism limits the recovery of leaf gas exchange in Scots pine. *Plant Physiology*, 184(2), 852-864. <https://doi.org/10.1104/pp.20.00407>
- Sage, R. F., Way, D. A., & Kubien, D. S. (2008). Rubisco, Rubisco activase, and global climate change. *Journal of Experimental Botany*, 59(7), 1581-1595. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern053>
- Schreiber, U., Bilger, U., & Neubauer, C. (1995). Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. En E. D. Schulze & M. M. Caldwell (Eds.), *Ecophysiology of photosynthesis* (pp. 49-70). Springer.
- Shao, H. B., Chu, L. Y., Jaleel, C. A., & Zhao, C. X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*, 331(3), 215-225. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.01.002>
- Shvaleva, A., Silva, F. C. E., Breia, E., Jouve, J., Hausman, J. F., Almeida, M. H., Maroco, J. P., Rodrigues, M. L., Pereira, J. S., & Chaves, M. M. (2005). Metabolic responses to water deficit in two *Eucalyptus globulus* clones with contrasting drought sensitivity. *Tree Physiology*, 26(2), 239-248. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.2.239>
- Solarte, M. E., Moreno, L., & Melgarejo, L. M. (2010). Fotosíntesis y pigmentos vegetales. En L. M. Melgarejo (Ed.), *Experimentos en fisiología vegetal* (pp. 107-122). Universidad Nacional de Colombia.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2015). *Plant physiology and development* (6<sup>th</sup> ed.). Sinauer Associates.
- Tambussi, E. A., & Graciano, C. (2010). La fluorescencia modulada de la clorofila: Método del pulso saturante. En M. E. Fernández & J. E. Gyenge (Eds.), *Técnicas en medición en ecofisiología vegetal: Conceptos y procedimientos* (pp. 119-128). INTA.
- Uruguay XXI. (2021). *Sector Forestal en Uruguay*. <https://www.uruguayxxi.gub.uy/uploads/informacion/a29771e03cc49e42fe516c01b0d271dc0fcf4cbe.pdf>

- Whitehead, D., & Beadle, C. L. (2004). Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*. *Forest Ecology and Management*, 193(1-2), 113-140.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.026>
- Wullschleger, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants: A retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 44(5), 907-920. <https://doi.org/10.1093/jxb/44.5.907>
- Yanez, L. E. O. (2021). Plantas y microorganismos rizosféricos: Una vía sostenible para generar crecimiento vegetal. *Revista Científica Interdisciplinaria*, 11(3), 110-131.
- Ye, Z. P. (2007). A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45(4), 637-640.  
<https://doi.org/10.1007/s11099-007-0110-5>
- Zhou, S., Medlyn, B. E., & Prentice, I. C. (2016). Long-term water stress leads to acclimation of drought sensitivity of photosynthetic capacity in xeric but not riparian *Eucalyptus* species. *Annals of Botany*, 117(1), 133-144.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcv161>

8 ANEXOS**Anexo A***ANOVA para la variable amax*

FDV	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
clon	3	61.312	20.4372	2.2214	0.1278
trat	1	0.044	0.0439	0.0048	0.9459
clon:trat	3	18.123	6.0409	0.6566	0.5912
Residuals	15	138.000	9.2000		

**Anexo B***ANOVA para el parámetro PSL*

FDV	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
clon	3	40044	13348	0.7389	0.54510
trat	1	43614	43614	2.4145	0.14106
clon:trat	3	138231	46077	2.5508	0.09465
Residuals	15	270955	18064		

**Anexo C***ANOVA para el parámetro  $g_s$* 

FDV	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
clon	3	0.09421	0.031403	2.6814	0.0520009
tratamiento	1	0.00291	0.002911	0.2486	0.6193828
clon:trat	3	0.21031	0.070104	5.9859	0.0009526
***					
Residuals	84				

Nota. Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

**Anexo D***ANOVA para el parámetro  $\Phi_{PSII}$* 

FDV	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
genotipo	3	0.058810	0.0196032	4.4891	0.01812 *
cond.hidr	1	0.000641	0.0006407	0.1467	0.70674
genotipo:cond.hidr	3	0.005771	0.0019237	0.4405	0.72718
Residuals	16	0.069869	0.0043668		

*Nota.* Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

**Anexo E***ANOVA para el parámetro  $\Phi$ NPQ*

FDV	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
genotipo	3	0.071426	0.0238088	4.8256	0.01405
cond.hidr	1	0.000155	0.0001550	0.0314	0.86152
genotipo:cond.hidr	3	0.009517	0.0031724	0.6430	0.59850
Residuals	16	0.078941	0.0049338		

*Nota.* Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

**Anexo F***ANOVA para el parámetro  $\Phi NO$* 

FDV	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
genotipo	3	0.0042525	0.00141749	3.2822	0.04818 *
cond.hidr	1	0.0001550	0.00015504	0.3590	0.55745
genotipo:cond.hidr	3	0.0033405	0.00111349	0.3590	0.08984
Residuals	16	0.0069100	0.00043187		

*Nota.* Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

**Anexo G***ANOVA para peso seco de raíces*

FDV	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
clon	3	0.0073395	0.0024465	10.1602	0.0005481
					***
tratamiento	1	0.0032667	0.0032667	13.5664	0.0020123
					**
Clon:tratamiento	3	0.0006917	0.0002306	0.9575	0.4366386
Residuals	16	0.0038527	0.0002408		

*Nota.* Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

**Anexo H***ANOVA para peso seco aéreo*

FDV	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
clon	3	0.0030350	0.00101167	4.4772	0.018284
					*
tratamiento	1	0.0026882	0.00268817	11.8967	0.003299
					**
Clon:tratamiento	3	0.0005635	0.00018783	0.8313	0.496005
Residuals	16	0.0036153	0.00022596		

*Nota.* Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

**Anexo I***ANOVA para altura de planta*

FDV	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
clon	3	637.22	212.41	1.8415	0.18030
tratamiento	1	1053.38	1053.38	9.1322	0.00810
					**
Clon:tratamiento	3	1024.75	341.58	2.9614	0.06368
Residuals	16	1845.55	115.35		

Nota. Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1