

IMPACTO DE LA SOMBRA Y LA SEQUÍA SOBRE ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y DE CRECIMIENTO EN DIVERSOS ORÍGENES DE *EUCALYPTUS GLOBULUS* SUBSP. *GLOBULUS*

Ana B. Guarnaschelli¹ (*), A. M. Garau¹, J. H. Lemcoff² and P. Pathauer³

¹ Departamento de Producción Vegetal. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453 - C1417DES. Buenos Aires. Argentina.

² Dep. Environ. Physics & Irrigation. Institute of Soil, Water and Environmental Sciences. ARO. The Volcani Center, POBox 6, Bet Dagan 50250, Israel.

³ Instituto de Recursos Biológicos. CIRN. INTA. Buenos Aires. 1712. Argentina.

*Autor para la correspondencia: guarnasc@agro.uba.ar

Boletín del CIDEU 3: 91-98 (2007)
ISSN 1885-5237

Resumen

Se estudiaron los efectos combinados de sombra y sequía en plantas jóvenes de *Eucalyptus globulus* subesp. *globulus*, evaluando cambios en las características fisiológicas y de crecimiento de tres procedencias (Jeeralang, Moogara y Pelverata). Las mismas crecieron bajo tres niveles de disponibilidad lumínica (pleno sol, sombra moderada, sombra severa), y dos regímenes hídricos (regadas y bajo estrés hídrico). El contenido relativo de agua de los tejidos fue menor en las plantas bajo estrés hídrico, a pleno sol y sombra moderada. La sequía redujo la conductancia estomática en Jeeralang y Pelverata, a pleno sol y sombra moderada. El potencial osmótico de la célula se redujo por el déficit hídrico en las plantas de Jeeralang y Moogara, así como en las que crecían bajo pleno sol y sombra moderada. El módulo de elasticidad de la pared celular aumentó por sequía y sombra. El ajuste en las propiedades osmóticas y elásticas determinó un incremento del potencial de presión en las plantas estresadas de pleno sol y sombra moderada. Todas las plantas sombreadas mostraron menor diámetro, pero sólo las de sombra severa tuvieron menor altura. La sequía afectó el diámetro de las plantas que crecían bajo pleno sol y a las del origen Moogara, pero redujo la altura de las plantas bajo sombra moderada y del origen Jeeralang. El área foliar específica aumentó al disminuir la intensidad de la luz. La supervivencia fue 100% en todos los tratamientos. Estos resultados muestran la capacidad de *E. globulus* subesp. *globulus* para tolerar la sequía y la sombra moderada, si bien se detectó variabilidad entre procedencias. Este comportamiento podría interpretarse como una respuesta potencial frente a condiciones de estrés múltiple de origen biótico y abiótico y permitiría planificar un manejo más eficiente en el establecimiento.

Palabras clave: déficit de recursos, agua, luz, crecimiento, plasticidad fenotípica.

Summary

Impact of shade and drought on physiological traits and growth of *Eucalyptus globulus* subsp. *globulus* provenances

The interactive effects of shade and drought were studied in young plants of *Eucalyptus globulus* subsp. *globulus*, evaluating changes in physiological and growth characteristics of three provenances (Jeeralang, Moogara and Pelverata). Plants grew under three levels of light availability (full sunlight, moderate shade and severe shade) and two water regimes (well watered and watered stress). Tissue relative water content was lower in plants under water stress, full sunlight and moderate shade. Drought reduced stomatal conductance in Jeeralang and Pelverata, under full sunlight and moderate shade. Osmotic potential decreased due to water deficit in plants of Jeeralang and Moogara, as well as in those growing under full sunlight and moderate shade. Cell wall elasticity modulus increased due to drought and shade. The adjustment in osmotic and elastic properties determined an increase in pressure potential at full turgor in stressed plants at full sunlight and moderate shade. Shaded plants showed lower diameter but only those under severe shade had lower height. Drought affected the diameter of full sunlight plants and Moogara plants, but reduced the height of moderate shaded plants and Jeeralang plants. Specific leaf area increased as the light intensity diminished. Survival was 100 % in all treatments. These results show the capacity of *E. globulus* subsp. *globulus* to tolerate drought and moderate shade, although variability among provenances was detected. This behavior could be interpreted as a potential response to biotic and abiotic multiple stress conditions allowing to plan a more efficient management during the establishment.

Key words: resource deficit, water, light, growth, phenotypic plasticity

Introducción

Numerosos factores de estrés biótico y abiótico comprometen la supervivencia y el crecimiento de las plantas de *Eucalyptus* (Stoneman 1994). Estos fenómenos restringen también la eficiencia durante el establecimiento de las plantaciones. Las malezas generan una intensa competencia por recursos y, de acuerdo con la densidad y cobertura, producen déficit hídrico, nutricional y/o lumínico, afectando diversos procesos morfofisiológicos y comprometiendo la eficiencia del establecimiento (Nambiar y Sands 1993).

Las plantas poseen, en general, capacidad para aclimatarse frente a variaciones en las condiciones ambientales, lo cuál les confiere una mayor capacidad competitiva frente a tales cambios y en la interacción con otras especies (Schlichting 1980). La magnitud de ajuste en los caracteres morfológicos y/o fisiológicos, es decir el grado de plasticidad fenotípica, es variable entre especies (Guarnaschelli *et al.* 2004), en función de la disponibilidad de recursos (Guarnaschelli *et al.* 2004) y del atributo que se evalúa (Valladares *et al.* 2000).

Las plantaciones de *Eucalyptus globulus* subesp. *globulus* en Argentina, especie de gran interés comercial, se hallan expuestas frecuentemente a condiciones de déficit hídrico (Hall *et al.* 1991), y competencia de malezas. Garau (2003) planteó que las malezas comprometen considerablemente su establecimiento, compitiendo tanto por recursos del suelo como por luz.

Numerosos trabajos han analizado las respuestas de *E. globulus* frente a la sequía (Guarnaschelli *et al.* 2003a, Costa Silva *et al.* 2004), existiendo menos antecedentes sobre los efectos de la restricción lumínica (James y Bell 2000, Guarnaschelli *et al.* 2004). En contraste, el análisis conjunto de ambos factores de estrés ha sido estudiado

en otras especies leñosas (Guarnaschelli *et al.* 2003b, Castro-Diez *et al.* 2006).

Una mejor comprensión de los requerimientos y de las respuestas de las plantas de *Eucalyptus* al ser implantadas en ambientes con potencial déficit múltiple de recursos permitirá predecir el crecimiento futuro a campo y diseñar estrategias de manejo más eficientes durante el establecimiento. Sobre la base de estos antecedentes, el objetivo del presente estudio fue analizar las respuestas fisiológicas y de crecimiento en diferentes procedencias de *E. globulus* subesp. *globulus*, creciendo bajo condiciones de sombra y sequía, y así evaluar su capacidad de aclimatación

Materiales y Métodos

Este trabajo se realizó en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34°35'27" S, 58°29'47" W, 20 m snm). Las procedencias: Jeeralang, Moogara y Pelverata fueron seleccionadas por sus promisorios resultados en el SE de Buenos Aires, Argentina (Pathauer, comunicación personal). La producción de plantas se inició en mayo de 2005, bajo invernáculo. Se usó semilla proveniente de Australia. Las plantas se produjeron en envases de polietileno de 1 L, con una mezcla (3:1) (v/v) de tierra orgánica y perlita. Se realizaron riegos frecuentes manteniéndolas en condiciones de capacidad de campo y se realizaron dos fertilizaciones (N:P:K) a los 2 y 3,5 meses de edad. Las plantas se rotaban periódicamente para asegurar homogeneidad.

Descripción del experimento: A fines de enero del 2006 se instaló el experimento, que consistió en un diseño factorial de:

- *Disponibilidad lumínica:* **PS:** pleno sol, **SoM:** sombra moderada **SoS:** sombra severa.

- *Regímenes hídricos*: **R+**: sin restricción hídrica, **R-**: con restricción hídrica

Se seleccionaron 60 plantas por procedencia (total 180) y se asignaron 10 plantas/tratamiento. La radiación fotosintéticamente activa (RAFA) bajo condiciones de pleno sol fue en promedio $1750 \pm 20.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las plantas **SoM** se dispusieron bajo canopeo natural que permitía el paso de 20 % de la RAFA, donde la calidad de luz, expresada como la relación rojo/rojo lejano (R/RL) fue 0.61. En las **SoS** el canopeo natural permitía sólo un 8 % de RAFA, con R/RL=0.30. En cada nivel de disponibilidad lumínica, las plantas **R+** fueron regadas diariamente hasta capacidad de campo, y las **R-** fueron sometidas a ciclos de sequía de intensidad creciente (5 ciclos de sequía de 3 días, 5 ciclos de 4 días, 5 ciclos de 5 días y 5 ciclos de 6 días).

Variables evaluadas: El estado hídrico se determinó al mediodía a través del contenido relativo de agua (CRA) utilizando discos foliares extraídos de hojas totalmente expandidas (Beadle et al. 1993). La conductancia estomática (g_s) se midió al mediodía en las mismas hojas con un porómetro de estado estacionario LI 1600 (Li-Cor Inc., Lincoln, NB). Al finalizar el experimento se estimaron las variables hídricas en 5 plantas por tratamiento a través de la técnica de Curvas de Presión volumen (PV), siguiendo el método de presurizaciones repetidas (Hinckley et al. 1980). Se utilizó el programa Schulte's PV Curve Analysis Program (Schulte y Hinckley 1985) para estimar las variables hídricas. El ajuste osmótico (AO) y el ajuste elástico (AE) se calcularon por diferencia entre los valores de potencial osmótico a turgencia plena ($\Psi\pi_{100}$) y módulo máximo de elasticidad (ξ_{max}) de las plantas control y las plantas estresadas respectivamente.

Se midió la altura final y el diámetro a nivel del cuello de las plantas seleccionadas para las curvas PV con cinta métrica y calibre digital. El área foliar específica (AFE) se calculó en las mismas muestras. El área foliar se estimó con modelos desarrollados para cada procedencia.

Se determinó el porcentaje de supervivencia al término del experimento.

Análisis estadístico: Se realizó análisis de variancia (ANVA) multifactorial, considerando los efectos de procedencia (3), disponibilidad lumínica (3) y régimen hídrico (2). Los efectos significativos se analizaron por Tukey. Entre algunas de las variables fisiológicas se realizó análisis de regresión. Los análisis se realizaron con SAS Statistical Package (SAS Institute, Cary, NC).

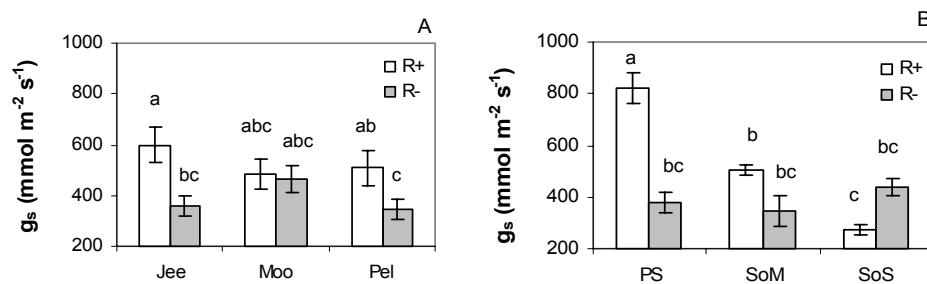
Resultados

La evaluación final de estado hídrico de las plantas mostró que las **R-** tuvieron porcentajes de CRA significativamente menores que los medidos en las plantas **R+** (67.4 ± 0.9 vs. 79.7 ± 0.9 , respectivamente) ($p < 0.001$). El nivel de disponibilidad lumínica también modificó el CRA ($p = 0.05$). Los valores en las plantas **SoM** (71.7 ± 1.7) resultaron inferiores a los de las **SoS** (75.6 ± 1.6) y no se diferenciaron de los de las **PS** (73.4 ± 1.6). La g_s disminuyó por efecto de la sequía en las plantas **R-** de los orígenes Jeeralang y Pelverata ($p = 0.023$); sin embargo no se registraron diferencias entre las plantas regadas y estresadas de Moogara (Fig. 1 A). Al mismo tiempo se detectó otra interacción significativa entre ambos factores de estrés ($p = 0.001$). La sequía generó un descenso significativo en la g_s de las plantas que crecían en el nivel de **PS**; mientras que bajo condiciones de **SoM** y **SoS** los valores promedio de la g_s fueron significativamente más bajos pero no se observaron diferencias entre plantas **R+** y **R-** (Fig. 1 B).

El análisis de las variables hídricas mostró numerosas interacciones significativas entre los factores estudiados, salvo algunas excepciones (ξ_{\max}). El $\Psi\pi_{100}$ se redujo significativamente en las plantas **R-** de los orígenes Jeeralang y Moogara ($p=0.001$) (Fig. 2 A); la magnitud de AO fue de 0.31 MPa y 0.25 MPa respectivamente. Así mismo, se detectó capacidad de AO en las plantas **R-** que crecían bajo condiciones de **PS** y **SoM** ($p<0.001$), de 0.26 MPa y 0.27 MPa respectivamente (Fig. 2 B). El $\Psi\pi_0$ mostró un comportamiento muy semejante al del $\Psi\pi_{100}$. Las plantas de Moogara mostraron valores más bajos de ξ_{\max} ($p=0.016$), es decir mayor elasticidad que la detectada en Jeeralang. La elasticidad se redujo en respuesta a las condiciones de

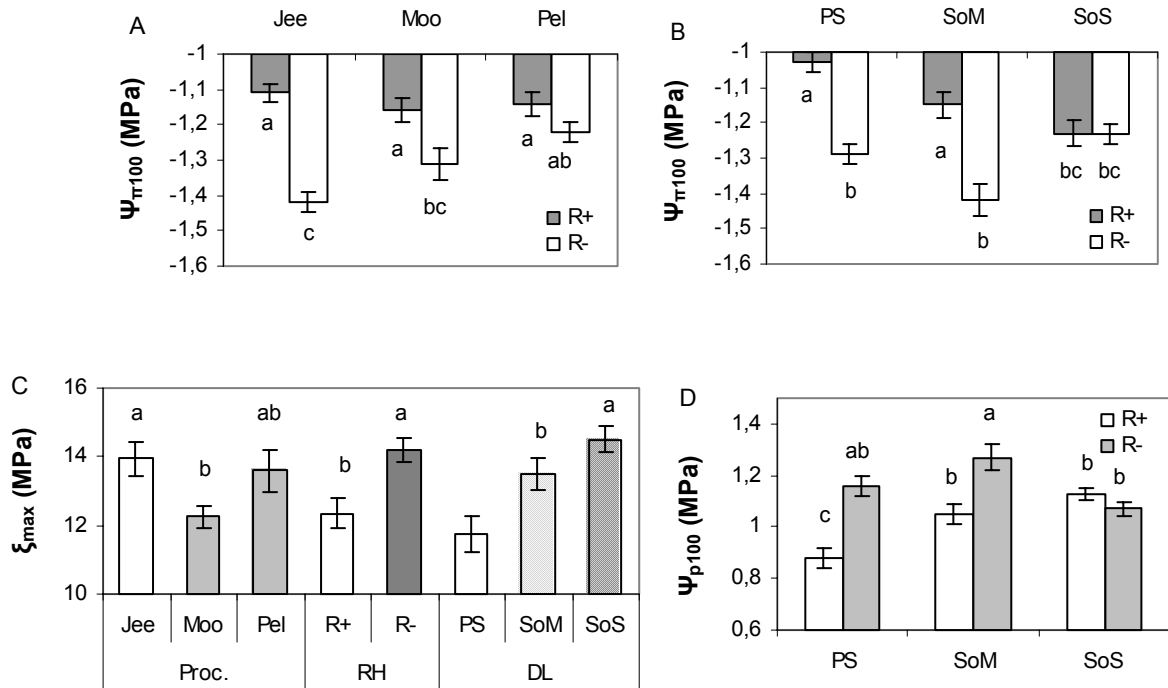
restricción hídrica y sombra. La magnitud de AE detectada en las plantas **R-** fue 1.83 MPa ($p<0.001$), mientras que en las plantas que crecían bajo **SoM** y **SoS** fue 1.75 MPa y 2.75 MPa respectivamente ($p<0.001$) (Fig. 2 C). Se detectó un aumento significativo en el Ψ_{p100} de las plantas **R-** bajo **PS** y **SoM** ($p<0.001$), pero no se modificó en las que se encontraban creciendo en condiciones de **SoS** (Fig. 2 D). Paralelamente, se detectaron valores significativamente superiores de Ψ_{p100} en las plantas de Jeeralang (1.12 ± 0.4 MPa) con relación a los del origen Pelverata (1.05 ± 0.03 MPa) ($p<0.001$). El Ψ_{p100} se relacionó significativamente con el $\Psi\pi_{100}$ y el ξ_{\max} ($r^2=76.9$, $p<0.001$).

Figura 1: Conductancia estomática (g_s) en plantas de *E. globulus* subesp. *globulus* al finalizar el experimento de sombra y sequía.



Las barras representan valores promedio \pm ES. Letras distintas indican diferencias significativas ($p<0.05$). R+: riego diario, R-: restricción hídrica. Jee: Jeeralang, Moo: Moogara, Pel: Pelverata. PS: pleno sol, SoM: sombra moderada, SoS: sombra severa.

Figura 2: Potencial osmótico a turgencia plena ($\Psi_{\pi 100}$), módulo máximo de elasticidad (ξ_{max}), potencial máximo de presión (Ψ_{p100}) en plantas de *E. globulus* subesp. *globulus* al finalizar el experimento de sombra y sequía.

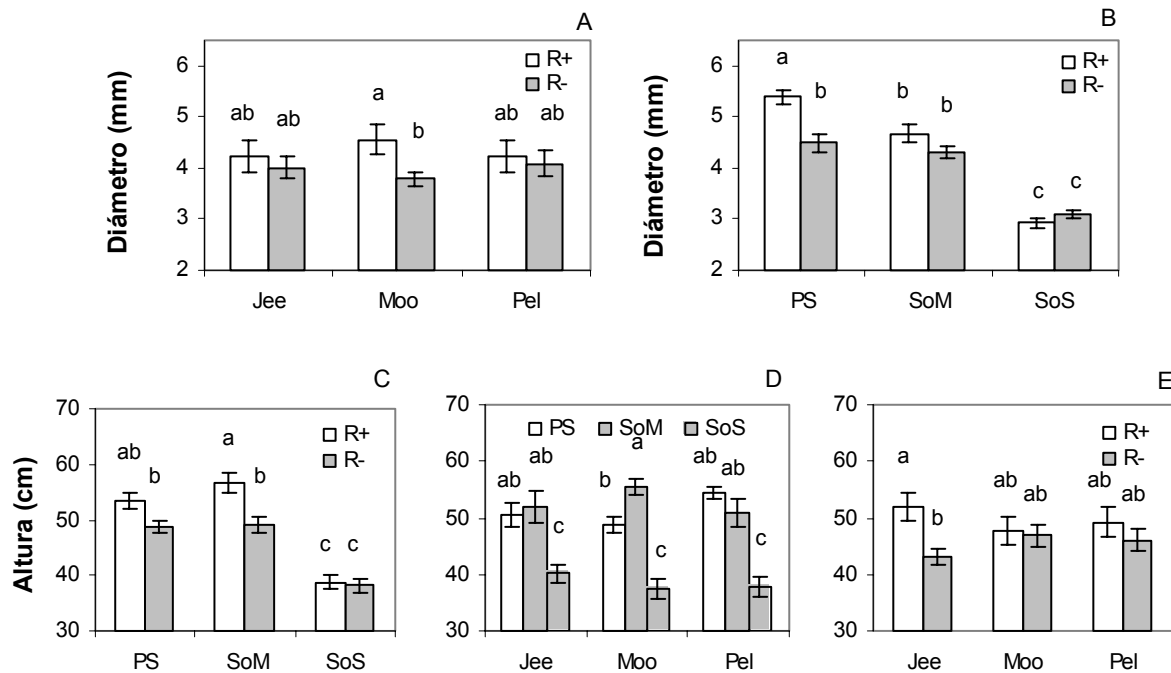


Las barras muestran valores promedio \pm ES. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$). R+: riego diario, R-: restricción hídrica. Jee: Jeeralang, Moo: Moogara, Pel: Pelverata. PS: pleno sol, SoM: sombra moderada, SoS: sombra severa.

El diámetro de las plantas de los niveles **SoM** y **SoS** fue menor y no fue afectado significativamente por la restricción hídrica. En contraste la sequía sólo afectó el crecimiento de las plantas que crecían bajo **PS** ($p=0.001$) (Fig. 3 A). Por otro lado, las plantas **R-** de Moogara presentaron menor diámetro que sus respectivas **R+** ($p=0.007$) (Fig. 3 B). Bajo condiciones de **SoS** se observó menor altura promedio que en los otros dos niveles de disponibilidad lumínica y la altura resultó independiente del régimen hídrico recibido. La sequía sólo afectó significativamente a las plantas bajo **SoM** ($p=0.03$) (Fig. 3 C y D). El nivel de disponibilidad lumínica afectó

diferencialmente a las tres procedencias, las mayores alturas correspondieron a las plantas de Pelverata bajo **PS** y a las de Moogara y Jeeralang bajo **SoM** (Fig. 3 D). Entre los orígenes la sequía afectó significativamente a las plantas de Jeeralang ($p=0.007$) (Fig. 3 E). Se observó un incremento significativo ($p < 0.001$) en el AFE al disminuir el nivel de la disponibilidad lumínica. Los valores promedio en el nivel **PS** ($157.4 \pm 3.4 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) se diferenciaron de los de **SoM** ($189.7 \pm 6.2 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) y **SoS** ($258.3 \pm 6.9 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), y éstos últimos entre sí. No se detectó mortalidad de plantas en ningún tratamiento.

Figura 3: Diámetro a nivel del cuello y altura en plantas de *E. globulus* subesp. *globulus* al finalizar el experimento de sombra y sequía.



Las barras muestran valores promedio \pm ES. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$). R+: riego diario, R-: restricción hídrica. PS: pleno sol, SoM: sombra moderada, SoS: sombra severa. Jee: Jeeralang, Moo: Moogara, Pel: Pelverata.

Discusión

Las condiciones de déficit hídrico y lumínico modificaron las características fisiológicas y de crecimiento de *E. globulus* subesp. *globulus*, pero no afectaron la supervivencia. Estas respuestas plásticas frente a un gradiente de recursos son características de especies de alta productividad. Algunas de las respuestas (reducción de la g_s y mayor capacidad de AO y AE) representan mecanismos de aclimatación a la sequía, mientras que otras (mayor crecimiento en altura y el aumento en el AFE) se relacionan con la aclimatación a la sombra. Es decir, ambas estrategias se pusieron de manifiesto simultáneamente. La magnitud de la plasticidad fue variable de acuerdo con la característica analizada y el origen de la población, observándose en muchos casos interacción entre los dos factores de estrés

(Valladares et al. 2000, Castro Diez et al. 2006).

Smith y Huston (1989) sugieren que existe un compromiso entre la tolerancia a la sequía y la tolerancia a la sombra, por lo cual las plantas adaptadas a la sombra serían más sensibles a la sequía que las que crecen a pleno sol. Sin embargo, la capacidad de AO se detectó en plantas que crecían a **PS** y **SoM**, pero no bajo condiciones de **SoS**. Otros autores indican que la sombra podría aliviar los efectos de la sequía reduciendo la pérdida de agua del suelo y de la planta (Holmgren 2000). Concretamente, bajo **SoS** las plantas del nivel **R-** se tuvieron valores similares de g_s que las **R+**. Un patrón similar se detectó en la altura (y en menor medida en el diámetro, que mostró una mayor sensibilidad) de las plantas que crecían

tanto en el nivel de **SoM** como en el de **SoS**.

El crecimiento de las plantas bajo **SoM** fue en cierta medida semejante al de las plantas de **PS**, especialmente si tomamos en cuenta la altura. Sin embargo, bajo **SoS** la aclimatación no fue suficiente para mantener el crecimiento.

En este trabajo se detectó variación entre procedencias en respuesta a dos factores de estrés, ampliando la información previa en la cual se hacía referencia el comportamiento de *Eucalyptus* frente a un

solo recurso escaso (Guarnaschelli et al. 2004).

Estas respuestas nos permiten destacar que *E. globulus* subesp. *globulus* posee diversas estrategias para aclimatarse a una situación de estrés múltiple de recursos, que podría asociarse a la generada por la presencia de malezas. Estos resultados amplían la información ecofisiológica de la especie y permitirían establecer pautas de manejo de la vegetación más eficientes económica y ecológicamente, esenciales para el éxito del establecimiento.

Referencias bibliográficas

- Beadle C. L., Ludlow M. M. P. y J. L. Honeysett. 1993. Water relations. Páginas 113-128, en D. O. Hall, J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhar-Nordencampf, R. C. Leegood y S. P. Long (Editores), *Photosynthesis and production in a changing environment: A field and laboratory manual*. Chapman and Hall, London.
- Castro-Diez P., Navarro J., Pintado A., Sancho L. G. y M. Maestro. 2006. Interactive effects of shade and irrigation on the performance of seedlings of three Mediterranean *Quercus* species. *Tree Physiol.* 26: 389-400.
- Costa e Silva F., Shvaleva A., Maroco J. P., Almeida M. H., Chaves M. M. y J. S. Pereira. 2004. Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. *Tree Physiol.* 24: 1165-1172.
- Garau A. M. 2003. Tesis para optar al grado de Magister Scientiae. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- Guarnaschelli A. B., Lemcoff J. H., Prystupa P. y S. O. Basci. 2003a. Responses to drought preconditioning in *Eucalyptus globulus* Labill. provenances *Trees* 17: 501-509.
- Guarnaschelli A. B., Erice F., Battaglia A. y J. H. Lemcoff. 2003b. Respuestas a la sequía y a la sombra en plantines de *Eucalyptus grandis*. En CD XVIII Jornadas Forestales de Entre Ríos. Concordia, Entre Ríos. Argentina. 23 -24/10/2003.
- Guarnaschelli A. B., Gutiérrez G., Battaglia A., Pathauer P. y J. H. Lemcoff. 2004. Influence of shading on physiology, morphology and growth of *Eucalyptus* seedlings. En CD. Conferencia Internacional IUFRO *Eucalyptus in a Changing World*. Aveiro, Portugal. 11-15/10/2004.
- Hall A. J., Rebella C. M., Ghersa C. M. y J. Ph. Culot. 1991. Field-Crop systems of the Pampas. Páginas 413-450, en C. J. Pearson (Editor). *Field Crop Ecosystems. Serie Ecosystems of the World, Vol. 18*. Elsevier.
- Holmgren M. 2000. Combined effects of shade and drought in tulip poplar seedlings: Trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos* 90: 67-78.
- James S. A. y D. T. Bell. 2000. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances. *Tree Physiol.* 20: 1007-1018.
- Nambiar E. y R. Sands. 1993. Competition for water and nutrients in forests. *Can. J. For. Res.* 23: 1655-1668.
- Smith T. y M. Huston. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83: 49-69.
- Stoneman G. L. 1994. Ecology and physiology of establishment of eucalypt seedlings from seed: A review. *Aust. For.* 57: 11-30.
- Valladares F., Martínez-Ferri E., Balaguer L., Pérez-Corona E. y E. Manrique. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytol.* 148: 79-91.