



Efecto del estrés hídrico sobre la acumulación y distribución de biomasa en *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden

Effect of water stress on accumulation and distribution of biomass in *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden

María Sara Mejía de Tafur*¹, Claudia Marcela Zapata¹, John Byron Urrego², Dora Mónica Ibarra¹ y José Joaquín Leal¹

¹Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia sede Palmira, Colombia. ²Smurfit Kappa Cartón de Colombia, Cali-Colombia. Autora para correspondencia: mmejia@unal.edu.co

Acep.: 25.08.2015 Rec.: 30.10.2015

Resumen

Con el objetivo de evaluar el efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y distribución de biomasa del *E. grandis*, fueron establecidos dos experimentos en macetas a la intemperie en sitios contrastantes del Valle del Cauca, Colombia (Palmira, 23.5° C y Restrepo, 18° C), se evaluó la respuesta de 4 genotipos (28-3, 18-3, 24A-5, y 19-1) a la disponibilidad de agua en el suelo (capacidad de campo (cc), ½ cc, ¼ cc y saturación) empleando un diseño de parcelas divididas, con 16 tratamientos y 4 repeticiones, cubriendo la superficie de las macetas con tela plástica para evitar la entrada de agua lluvia. En las dos localidades se presentaron diferencias significativas entre tratamientos. En Palmira las plantas acumularon mayor biomasa cuando estuvieron a cc y en Restrepo a ½ y ¼ cc. El tratamiento más limitante en ambos sitios fue el anegado. Los genotipos presentaron diferencias en la capacidad de acumular biomasa en fustes, siendo el 24A-5 y el 28-3 los que presentaron mayor peso en fustes, aunque no en hojas. Se encontró relación positiva y altamente significativa entre el área foliar y la biomasa del fuste y mayor eficiencia en el uso del agua (EUA) bajo condiciones de déficit hídrico. Sin embargo, la tolerancia al estrés ocasionó la disminución de la acumulación de biomasa, posiblemente por el gasto de energía para activar los mecanismos de defensa que se dan en mayor o menor grado según la intensidad del estrés y de otras condiciones ambientales como la temperatura.

Palabras clave: Déficit hídrico, Anegamiento, Uso eficiente del agua (UEA), Área foliar, relación genotipo-ambiente.

Abstract

In order to evaluate the effect of water stress on growth and biomass distribution of *E. grandis*, two experiments were established in pots outdoors in contrasting sites of Valle del Cauca, Colombia (Palmira, 23.5°C and Restrepo, 18°C), there were evaluated four genotypes (28-3, 18-3, 24A-5 and 1-19) to soil water availability (at field capacity (fc) ½ fc, ¼ fc and saturation) using a divided plot design, with 16 treatments and 4 replications. The pots surface was covered with plastic fabric divided to prevent the entry of rain water. In both locations significant differences between treatments were presented. In Palmira the plants accumulated more biomass when the soil was at fc and in Restrepo with ½ fc and ¼ fc. The most limiting treatment at both sites was soil saturation. Genotypes also differ in the ability to accumulate biomass being the 24A-5 and 28-3 those with greater stems weight but not in leaves. Positive and highly significant relationship between leaf area and biomass in stems and more water use efficiency (WUE) were with water deficit. However, the tolerance to stress caused the decrease in biomass accumulation, due to the wasted energy to activate the defense mechanisms, this could vary depending on the stress intensity and other environmental conditions such as temperature.

Keywords: Drought, Flooding, Water use Efficiency (WUE), leaf area, genotype-environment relationship.

Introducción

El interés principal de una plantación es el rendimiento y la productividad que a su vez dependen de las características fisiológicas de las plantas y de la interacción genotipo-ambiente. La disponibilidad de agua y nutrientes, la temperatura, la intensidad de luz, entre otros, son factores ambientales que tienen mucha importancia en el crecimiento y desarrollo de los cultivos.

Trabajos orientados al estudio de la ecofisiología de algunas especies de *Eucalyptus sp.*, en varios lugares del mundo evidencian la capacidad que tiene de tolerar el estrés hídrico, ya que cuenta con mecanismos fisiológicos que le permiten economizar el agua cuando es escasa lo que le permite sobrevivir en condiciones de sequía estacional. El *E. grandis* crece bien a temperaturas entre 20° y 30°C (Rolando & Little, 2008), las hojas pueden mantener el potencial hídrico alto en épocas secas, sin afectar de manera considerable la tasa de fotosíntesis debido a que su sistema de raíces permite tomar el agua almacenada de los perfiles más profundos del suelo, a que puede hacer ajuste osmótico para conservar la turgencia y a que sus estomas se cierran en respuesta al incremento del déficit de presión de vapor (Hubbard *et al.* 2010; Merchant *et al.* 2007), por lo tanto responde al estrés hídrico disminuyendo la conductancia estomática, y la tasa de transpiración, con la consecuente economía de agua, pero a expensas de la reducción de la tasa de fotosíntesis y por ende la disminución del crecimiento. (Whitehead & Beadle, 2004, Patrick *et al.* 2004, Almeida *et al.* 2007, Rolando & Little, 2008; Dye P.J., 2013).

El rendimiento del *Eucalyptus sp* depende en gran medida de la cantidad y sanidad de las hojas y por tanto del índice de área foliar (IAF). En las primeras etapas de crecimiento, cuando el suministro de agua es adecuado puede retener la mayoría de sus hojas por un año y una proporción considerable de estas pueden sobrevivir por más de 2 años (Whitehead & Beadle, 2004). Este factor es importante debido a que la planta no tiene que destinar fotoasimilados en la formación de nuevas hojas para la fotosíntesis. Uno de los efectos del estrés hídrico es la pérdida de hojas ocasionado por la senescencia prematura debido a las alteraciones fisiológicas para soportar la sequía, como son la síntesis de ácido abscísico y el incremento de la temperatura foliar por la reducción de la tasa de transpiración, entre otros (Hubbard *et al.* 2010; Merchant *et al.* 2007, Almeida *et al.* 2007, Whitehead & Beadle, 2004). Trabajos realizados en Brasil por Cabral *et al.* (2011), con híbridos de *Eucalyptus* (*E. grandis* x *E. urophylla*), encontraron que la variación de la humedad del aire ocasiona modificaciones en el

índice de área foliar, de 3.4 en época de menor Déficit de Presión de Vapor de agua en el aire (DPV) a 2.2 en la época de mayor DPV.

En general, esta especie mantiene el uso del agua bajo diferentes condiciones de DPV, lo que indica su capacidad de regular el gasto de la misma, adaptándose a su disponibilidad. El déficit hídrico afecta el crecimiento, en especial la formación de hojas lo que incide en el índice de área foliar (IAF), esto se confunde muchas veces con la edad de la plantación, ya que esta se reduce con el tiempo (Morris & Benyon, 2005; Almeida *et al.* 2007).

La evidencia del cambio climático y la tendencia del calentamiento global (IPCC, 2013; IPCC, 2007), hace cada vez más importante la comprensión y el conocimiento de la fisiología vegetal, de la dinámica del medio ambiente local y de los ecosistemas en su conjunto, con el fin de iniciar y aplicar planes de mejoramiento y adaptación. La mitigación del efecto negativo del cambio climático es una política ecológica, económica y social importante en el trópico donde se espera que el ambiente sufra el mayor daño si se compara con las zonas templadas. Para esto se requieren investigaciones en la ecofisiología de las especies y genotipos que indiquen la respuesta a los factores ya sean positivos o negativos, que puedan afectar los ecosistemas agrícolas en las regiones (El-Sharkawy & Mejía de Tafur, 2011; El-Sharkawy, M.A. 2014).

Las plantaciones forestales estimulan la absorción del dióxido de carbono (CO₂), que es el principal gas de efecto invernadero asociado con el calentamiento global, por lo que su establecimiento es una estrategia importante cuando se piensa en la mitigación de dicho efecto por la captura de C como beneficio adicional (Stephenson, *et al.* 2014; Mejía de Tafur *et al.* 2014).

Dado que en Colombia, se ha investigado poco en la ecofisiología de esta especie a pesar de la importancia del cultivo y de las extensiones plantadas con *Eucalyptus sp.* El presente trabajo, se realizó con el objetivo de evaluar el efecto del estrés hídrico en climas contrastantes, sobre la acumulación y distribución de la biomasa en cuatro genotipos de *E. grandis*.

Materiales y métodos

Se establecieron dos experimentos a la intemperie empleando macetas, el primero en el campus la Universidad Nacional de Colombia en Palmira, Valle del Cauca, Colombia (lat. 3°30' 45.13" N, long. 76° 18' 30.25" W, a 994 m.s.n.m., precipitación 895 mm de lluvia acumulada anual, temperatura media promedio anual de 23.5°C (máxima 29 -31°C, mínima 18 - 19°C),

HR 70-76%; brillo solar 4 horas/día en los meses lluviosos y 6 horas/día en los secos) (IDEAM, 2014), el segundo en el Vivero de Cartón de Colombia S. A. en Restrepo, Valle del Cauca, Colombia (lat. 3° 49' N, long. 76° 07' W, 1450 msnm, precipitación 1100 mm al año, temperatura media promedio, 18°C (mínima 12, máxima 26°C), HR 80%, brillo solar 5 horas día). En ambos casos con distribución bimodal de lluvias, una época seca principal entre los meses de junio y agosto y otra de menor intensidad entre diciembre y marzo (IDEAM, 2014).

En cada localidad se evaluó la respuesta de 4 genotipos élite de *E. grandis*, 28-3, 18-3, 24A-5, y 19-1 seleccionados por Cartón de Colombia S.A., por su adaptabilidad a diferentes condiciones ambientales, a la disponibilidad de agua en el suelo, capacidad de campo (cc), ½ cc, ¼ cc y saturación. En Palmira, los árboles fueron sembrados en macetas de 60 cm de alto por 30 cm de diámetro usando suelo del lugar (Mollisol), en la localidad de Restrepo, se usaron macetas de 90 x 57 cm y un sustrato compuesto de 33% de aserrín de madera, 33% de carbonilla y 33% de suelo.

El diseño experimental utilizado fue el de parcelas divididas con 16 tratamientos, siendo la parcela principal la disponibilidad de agua, (cc, ½ cc, ¼ cc y saturación) y los genotipos (28-3, 18-3, 24A-5, y 19-1), las sub-parcelas con 4 repeticiones, para 64 unidades experimentales en cada ensayo. Las superficies de las macetas fueron cubiertas con tela plástica para evitar la entrada de agua.

Para calcular el volumen de agua a aplicar en cada tratamiento, se determinó la curva de retención de agua en el suelo y el sustrato, la humedad fue monitoreada con tensiómetros. El tratamiento a saturación permaneció con una lámina de agua de 1 cm.

Para determinar la acumulación de biomasa en cada uno de los órganos de la planta, se hizo un muestreo destructivo de cada unidad experimental en los ensayos establecidos en cada una de las localidades. Para esto se cosecharon los árboles, separando las raíces, los fustes, las ramas y las hojas. Se llevaron a la estufa de secado a 80°C hasta peso constante.

En la localidad de Palmira, Valle del Cauca, el muestreo se realizó 130 días después del trasplante (ddt), tomando sub-muestras para determinar el área foliar. En Restrepo, Valle del Cauca, la cosecha se hizo 211 ddt. La determinación de la biomasa de raíces y el área foliar fueron hechas tomando sub-muestras.

Se calculó la eficiencia en el uso del agua dividiendo la cantidad de agua aplicada a cada tratamiento en el tiempo (L de agua) por la acu-

mulación de biomasa (g). No se presentan datos para el tratamiento anegado debido a que no se midió la cantidad de agua aplicada a ese tratamiento.

Los datos se analizaron con el programa SAS (Statistical Analysis System) versión 9.13™. Posteriormente, se sometieron los datos al análisis de varianza, ANOVA y prueba de comparación múltiple de promedios Duncan.

Resultados y discusión

El rendimiento y acumulación de biomasa, presentan diferencias altamente significativas entre los tratamientos. En Palmira la mejor respuesta se dio cuando las plantas crecieron en suelos a capacidad de campo (cc), seguida de ½ cc y ¼ cc y suelo anegado (Figura 1A).

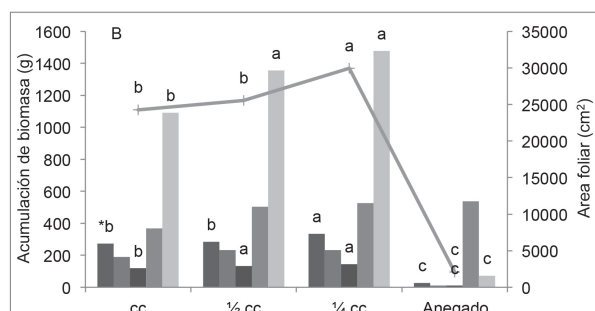
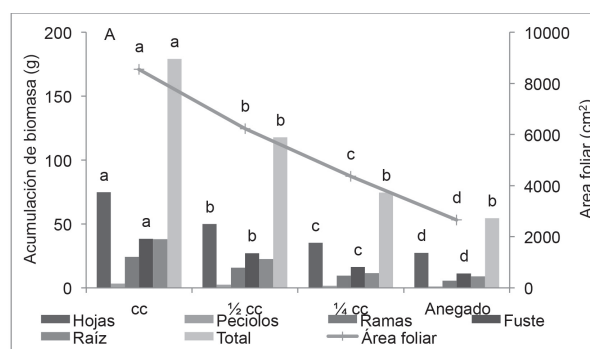


Figura 1. Efecto del estrés hídrico sobre la producción de hojas y la acumulación de biomasa en los diferentes órganos del *E. grandis*, bajo condiciones contrastantes de clima, A. Palmira (23.50°C), B. Restrepo (18°C). Los datos corresponden a promedios globales de los genotipos. *Valores con la misma letra no difieren significativamente.

Lo anterior indica que bajo las condiciones de clima cálido el *E. grandis*, acumula más biomasa en la medida en que el suelo tiene mejor disponibilidad de agua mientras que la inundación o el exceso es la mayor limitante para este cultivo. Los datos también muestran la influencia de la disponibilidad de agua sobre el área foliar y por consiguiente en la producción

de hojas, así como en la acumulación de biomasa en los otros órganos de la planta, concordante con lo mostrado por Almeida, (2007), el déficit y el exceso ocasionan reducción significativa en estas variables. Los datos obtenidos en Restrepo, muestran efecto significativo de los tratamientos sobre todas las variables de respuesta.

A diferencia de lo encontrado en Palmira, la mayor área foliar se presentó a ¼ cc, así como la acumulación de biomasa en hojas (Figura 1B). En las otras variables también se observó efecto del estrés hídrico y en todos los casos reducción altamente significativa cuando las plantas se sometieron a inundación.

Al comparar los genotipos evaluados (Figura 2A), se encuentra que en Palmira el genotipo 24A-5, presenta mayor área foliar que los demás. Este último genotipo junto con el 28-3, presenta la mayor acumulación de biomasa en fustes. Las otras variables de respuesta también muestran diferencias significativas entre los genotipos. En Restrepo, los genotipos también presentaron diferencias significativas en todas las variables. Al igual que en Palmira, los genotipos 24A-5 y el 28-3 acumulan mayor biomasa en fustes, esto evidencia las diferencias en potencial productivo de los genotipos (Figura 2B).

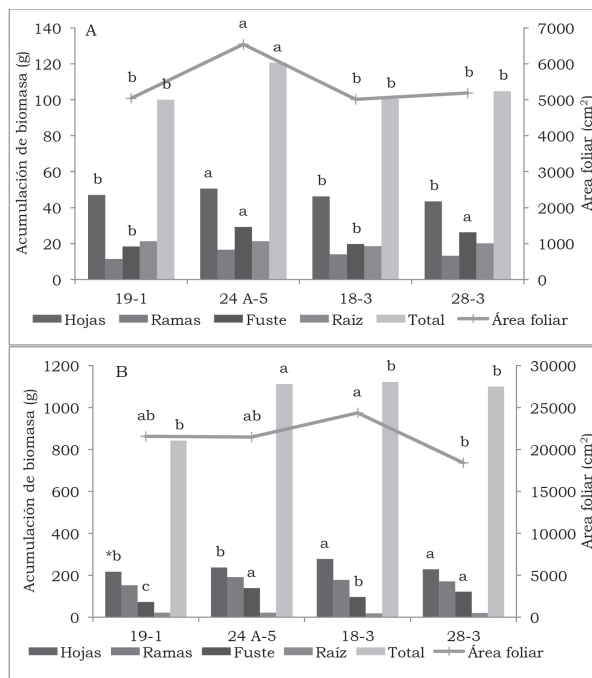


Figura 2. Acumulación y distribución de biomasa en cuatro genotipos de *E. grandis* bajo condiciones contrastantes de clima. A, Palmira (23.5° C) muestreo realizado 130 ddt. B, Restrepo (18° C) muestreo realizado 211 ddt. Los datos corresponden a promedios globales de los tratamientos. *Valores con la misma letra no difieren significativamente.

En ambas localidades, se detectó una correlación positiva y altamente significativa ($r^2 = 0.99$) entre el área foliar y la acumulación de biomasa en los fustes, esto indica la influencia del aparato fotosintético sobre el rendimiento de la planta (Figura 3). Las Tablas 1 y 2, muestran el efecto del estrés hídrico sobre la distribución de la biomasa en los árboles con diferencias altamente significativas entre tratamientos (Tabla 1). En la localidad de Palmira, se tiende a acumular mayor biomasa en las hojas > fustes > raíces > ramas > peciolos. La misma tendencia ocurre cuando se hace el análisis entre genotipos. En la localidad de Restrepo, la distribución de la biomasa es mayor en raíces > hojas > ramas > fustes > corteza. La diferencia en el orden de acumulación de biomasa en ambas localidades, se debe a la edad de la planta al momento de la cosecha en cada localidad ya que con el tiempo las proporciones se pueden modificar y posiblemente al clima.

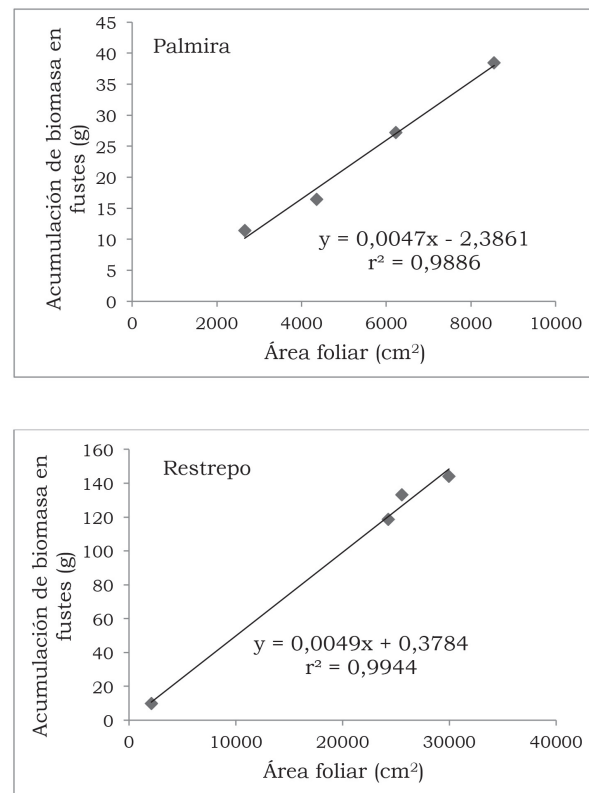


Figura 3. Relación entre el área foliar y la acumulación de biomasa en fustes en cuatro genotipos de *E. grandis*. Datos globales tomados en Palmira (23° C) y Restrepo (28° C), Valle del Cauca. Los datos corresponden a promedios globales entre tratamientos y genotipos.

Tabla 1. Efecto del estrés hídrico sobre la distribución de biomasa (%) en *E. grandis*, bajo las condiciones ambientales de Palmira (23.5° C) y Restrepo (18° C), Valle del Cauca, Colombia. Los datos corresponden a promedios globales de los genotipos.

Palmira					
Acumulación de biomasa (%)					
Tratamiento	Hojas	Fuste	Ramas	Raíz	Pecíolos
cc	42.21 *c	21.20 a	13.41 a	21.26 a	1.93 ab
½ cc	42.85 c	22.79 a	13.30 a	18.98 a	2.08 ab
¼ cc	47.58 b	21.91 a	12.74 a	15.57 b	2.19 a
Anegado	52.28 a	21.68 a	9.11 b	15.09 b	1.83 b
Promedio	46.23	21.90	12.14	17.23	2.01
DMS (5%)	2.08	1.98	1.59	2.41	1.98
Pr>f	<0.0001	0.4759	<0.0001	<0.0001	0.0014

Restrepo					
Acumulación de biomasa (%)					
Tratamiento	Hojas	Fuste	Ramas	Raíz	Corteza
cc	26.80 b	11.02 b	17.80 a	40.30 b	4.15 b
½ cc	21.62 b	9.77 b	17.31 a	47.43 a	3.88 b
¼ cc	23.87 b	9.83 b	16.24 a	46.26 ab	3.80 b
Anegado	37.70 a	14.13 a	13.67 b	24.45 c	10.05 a
Promedio	27.50	11.19	16.26	39.61	5.47
DMS (5%)	5.24	1.22	1.49	6.67	1.18
Pr>f	<0.0001	<0.0001	0.0014	<0.0001	<0.0001

*Valores con la misma letra no difieren significativamente.

Tabla 2. Distribución de biomasa (%) de cuatro genotipos de *E. grandis* bajo condiciones de Palmira (23.5° C) y Restrepo (18° C), Valle del Cauca, Colombia. Los datos corresponden a promedios globales de los tratamientos.

Palmira					
Acumulación de biomasa (%)					
Genotipo	Hojas	Fuste	Ramas	Raíz	Pecíolos
19-1	50.33 *a	18.85 b	10.21 b	18.88 a	1.72 b
24A-5	44.44 bc	24.00 a	12.74 a	16.47 a	2.36 a
18-3	47.08 b	20.05 b	13.44 a	17.25 a	2.19 a
28-3	43.09 c	24.69 a	12.17 a	18.30 a	1.75 b
Promedio	46.24	21.90	12.14	17.73	2.01
DMS (5%)	2.65	2.008	1.45	----	0.184
Pr>f	<0.0001	<0.0001	0.0005	0.1710	<0.0001

Restrepo					
Acumulación de biomasa (%)					
Genotipo	Hojas	Fuste	Ramas	Raíz	Corteza
19-1	31.48 a	9.13 b	17.17 a	37.42 a	4.79 a
24A-5	25.04 b	12.33 a	16.47 a	40.86 a	5.31 a
18-3	26.70 b	10.17 b	15.74 a	41.89 a	5.51 a
28-3	24.97 b	12.32 a	16.23 a	41.21 a	5.28 a
Promedio	27.05	10.99	16.40	40.35	4.22
DMS (5%)	3.27	1.32	-----	-----	----
Pr>f	<0.0001	<0.0001	0.8243	0.632	0.3377

*Valores con la misma letra no difieren significativamente.

En ambas localidades, el tratamiento anegado presentó mayor acumulación de biomasa en hojas (Tabla 1). Los genotipos con mayor acumulación de biomasa en fustes son el 24A-5 y el 18-3, que presentan menor proporción de biomasa en hojas, si se comparan con los otros genotipos (Tabla 2). Lo anterior indica que aunque se presenta una relación positiva entre la acumulación de biomasa en hojas y en fustes (Figura 3), los genotipos evaluados difieren en la distribución de los foto-asimilados. En ambas localidades, se evidenció que el *E. grandis* es más eficiente en el uso del agua cuando está bajo estrés hídrico, debido a que transpira menos agua por gramo de biomasa acumulada en toda la planta y en los fustes, lo cual indica la presencia de mecanismos fisiológicos para economizarla (Tabla 3).

Tabla 3. Efecto del estrés hídrico sobre el uso eficiente del agua del *E. grandis* en Palmira (23.5° C), en Restrepo (18° C), y combinando las dos localidades.

Tratamiento	UEA (L de agua /% de biomasa)					
	Palmira		Restrepo		Palmira + Restrepo	
	Biomasa	Fuste	Biomasa	Fuste	Biomasa	Fuste
cc	0.37 c*	1.85 c	0.89 c	8.45 c	0.67 b	5.52 b
½ cc	0.29 b	1.32 b	0.51 b	5.19 b	0.41 a	3.47 a
¼ cc	0.23 a	1.10 a	0.38 a	3.78 a	0.31 a	2.57 a
DMS (5%)	0.03769	0.2600	0.1145	1.2600	0.1188	1.1680
**Pr<F	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001

*Valores con la misma letra no difieren significativamente. **probabilidad mayor que el f calculado.

Los genotipos evaluados no presentan diferencias significativas entre ellos en cuanto a la EUA, cuando el análisis se hace con base a la acumulación de biomasa total, pero difieren de manera significativa en la acumulación de biomasa en fustes, siendo los genotipos más eficientes el 24 A-5 y el 28-3 (Tabla 4).

Tabla 4. Eficiencia en el uso del agua (UEA) de cuatro genotipos de *E. grandis* evaluados bajo condiciones de Palmira (23.5° C), Restrepo (18° C), y combinando las dos localidades.

Genotipo	UEA (L de agua /% de biomasa)					
	Palmira		Restrepo		Palmira + Restrepo	
	Biomasa	Fuste	Biomasa	Fuste	Biomasa	Fuste
19-1	0.30 *a	1.67 b	0.81 b	8.1 c	0.58 b	5.25 c
24 A-5	0.27 a	1.10 a	0.49 a	4.05 a	0.39 a	2.74 a
18-3	0.31 a	1.64 b	0.49 a	6.08 b	0.41 a	4.10 b
28-3	0.30 a	1.23 a	0.60 a	4.98 ab	0.47 a	3.31 ab
DMS (5%)	0.38	0.27	0.1562	1.614	0.967	1.02
**Pr<F	0.089	<0.0001	0.0005	0.0005	0.0008	0.0008

*Valores con la misma letra no difieren significativamente. **probabilidad mayor que el f calculado.

Al comparar las dos localidades (Tabla 5), se encontró que en Palmira las plantas consumen menos agua por gramo de biomasa acumulada y por lo tanto, resultan más eficientes en el uso del agua. En Palmira, localidad con mayor oferta térmica; el genotipo 28-3 no se afecta cuando el agua en el suelo se reduce al 50%, mientras que los demás genotipos (24A-5, 19-1 y 18-3) reducen de manera significativa la acumulación de biomasa. A ¼ de cc y con el suelo anegado, todos los genotipos evaluados reducen de manera significativa la acumulación de biomasa en fustes. En la localidad de Restrepo (18°C), la mayor reducción de peso en los fustes se presenta con el anegamiento, pero los genotipos evaluados no se afectaron de manera significativa con la reducción del agua en el suelo (Figura 4). Lo que indica la presencia de mecanismos fisiológicos para responder a diferentes condiciones de estrés hídrico, y la relación genotipo – ambiente.

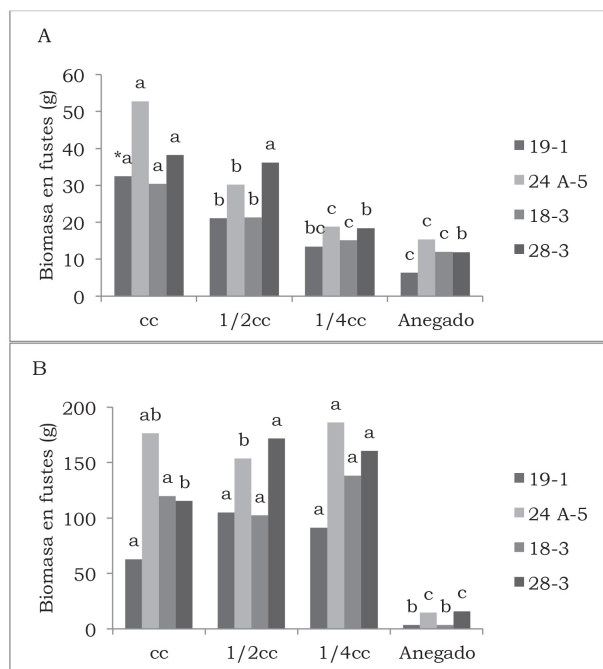


Figura 4. Efecto del estrés hídrico en la acumulación de biomasa en fustes en cuatro genotipos de *E. grandis*. A. Palmira (23.5° C) donde las plantas fueron cosechadas 130 ddt, B. Restrepo (18° C) donde las plantas fueron cosechadas 211 ddt, Valle del Cauca, Colombia. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos en cada genotipo. *Valores con la misma letra no difieren significativamente.

Tabla 5. Uso eficiente del agua del *E. grandis* en Palmira (23.5° C) y Restrepo (18° C), Valle del Cauca, Colombia.

Localidad	Biomasa total (%)	Biomasa en fustes (%)
UEA (L de agua/porcentaje de biomasa)		
Palmira	0.30 *a	1.41 a
Restrepo	0.60 b	5.81 b
DMS (5%)	0.069	0.7242
**Pr>F	<0.0001	<0.0001

*Valores con la misma letra no difieren significativamente. **probabilidad mayor que el f calculado.

Los resultados indican que el *E. grandis* posee mecanismos de defensa para enfrentar periodos estacionales de estrés hídrico en el suelo y que responde a la intensidad del mismo según las condiciones ambientales tales como la temperatura. En condiciones de la localidad de Palmira (23.5°C ; H.R 70%), el estrés hídrico ocasiona la disminución del área foliar de manera significativa y por ende, el crecimiento de los fustes y otros órganos de la planta, mientras que en la localidad de Restrepo (18° C ; H.R 80%), la condición del suelo a cc, pareciera excesiva y la planta crece más cuando el suelo está a ½ cc y ¼ cc. En ambas localidades, la condición más limitante es el anegamiento, ya que la planta debe gastar más agua por transpiración en climas cálidos debido al mayor déficit de presión de vapor. Así mismo, se presentan diferencias entre los genotipos evidenciando la interacción genotipo-ambiente. En general, los genotipos de mayor rendimiento fueron el 24A-5 y el 28-3. Las diferencias observadas en la EUA entre tratamientos y genotipos indican que el *E. grandis*, tiene mecanismos fisiológicos para la economía del agua cuando hay estrés y que el origen genético de los materiales evaluados determina el grado de adaptación a diferentes intensidades de estrés. El análisis conjunto de los datos obtenidos en ambas localidades, indica una mayor eficiencia en el uso del agua en los tratamientos con déficit hídrico, siendo los genotipos 24A-5 y 28-3 los más eficientes (Tablas 1 y 2). La comparación entre las localidades indica que en Palmira, se presenta la mayor eficiencia (Tabla 3), lo anterior debido a la mayor temperatura, y a la capacidad que tienen las plantas de disminuir el consumo de agua en respuesta a la temperatura. Aunque se presenta una relación directa y positiva entre la acumulación de biomasa en hojas y en fustes (Figura 3), una producción excesiva de hojas podría disminuir la acumulación de biomasa en fustes y por ende el rendimiento.

Conclusión

El *E. grandis* responde a la disponibilidad de agua en el suelo según otras condiciones ambientales como la temperatura. En Palmira (23.5°C), el mayor rendimiento se presentó cuando las plantas permanecieron a cc, mientras que en Restrepo (18°C), las plantas presentaron mayor rendimiento a media cc y un cuarto de cc. Los datos también indican que el *E. grandis* tiene mecanismos fisiológicos que le permiten tolerar el déficit hídrico y que el exceso de agua en el suelo ocasiona una reducción considerable en la acumulación de biomasa.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira, a Cartón de Colombia S. A. y al programa de suelos de la UN – Palmira, por el apoyo y financiación de la presente investigación. A la Señora Marzory Andrade Bernal por su colaboración en los análisis estadísticos de los datos.

Referencias

- Almeida, A.C., Soares, J.V., Landsberg, J.J., & Rezen-
de, G.D. (2007). Growth and Water balance of Eucalyptus grandis hybrid plantations in Brazil during a rotation for pulp production. *Forest Ecol Manag*, 251 (1-2), 10 - 21. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.009>
- Cabral, O.M., Gash, J.H., Rocha, H.R., Marsden, C., Ligo, M.A., Freitas, H.C., & Gómez, E. (2011). Fluxes of CO₂ above a plantation of *Eucalyptus* in southeast Brazil. *Agr Forest Meteorol*, 151(1), 49-59. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2010.09.003>
- Dye, P.J. (2013). A review of changing perspectives on Eucalyptus water use in South Africa. *Forest Ecol Manag*, 301, 51 -57. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.08.027>
- El-Sharkaway, M.A., & Mejía de Tafur, M.S. (2011). Cambio Climático: Causas y Posibles Impactos en los Ecosistemas Agrícolas. En C. Durán Castro R. Campos Gaona y S. S. Internacional (Ed.), *Genómica y Modelación en los Nuevos Escenarios de la Ganadería Bovina Tropical* (pp. 21-48). Palmira, Valle del Cauca, Colombia. Editorial Universidad Nacional de Colombia.
- El-Sharkawy, M.A. (2014). Global warming: Causes and impacts on agroecosystems productivity and food security with emphasis on cassava competitive advantage in the tropics/subtropics. *Photosynthesis*, 52(2), 161-178. <http://dx.doi.org/10.1007/s11099-0140028-7>
- Hubbard, R.M., Stape, J., Ryan, M. G., Almeida, A.C., & Rojas, J. (2010). Effects of irrigation on water use and water use efficiency in two fast growing. *Forest Ecol Manag*, 259, 1714 - 1721. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.028>
- IPCC. (2007). Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Solomon S. D. Qin M. Manning Z. Chen M. Marquis K.B. Averyt M. Tignor and H.L. Miller (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p996. https://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_ipcc_fourth_assessment_report_wg1_report_the_physical_science_basis.htm
- IPCC. (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker T.F. Qin D. Plattner G.-K. Tignor M. Allen S.K. Boschung J. Nauels A. Xia Y. Bex V. Midgley P.M. Midgley Eds. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 1535pp. [doi: 10.1017/CBO9781107415324](https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324).
- IDEAM. (2014). Indicadores climatológicos (Promedios climatológicos). Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Bogotá, Colombia. <http://institucional.ideam.gov.co/JSP/1772>
- Merchant, A., Callister, A., Arndt, S., Tausz, M., & Adams, M. (2007). Contrasting physiological responses of six *Eucalyptus* species to water deficit. *Ann Bot-London*, 100 (7), 1507 - 1515. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcm234>
- Mejía de Tafur, M.S., Burbano, R.A., García, M.A., & Baena, D. (2014). Respuesta fotosintética de *Eucalyptus grandis* W. Hill a la disponibilidad de agua en el suelo y a la intensidad de luz. *Acta Agron*, 63(4), 311-317. <http://dx.doi.org/10.15446/acag.v63n4.43598>
- Morris, J., & Benyon, R. (2005). Plantation water use. En C. F. Products, *New Forests: wood production and environmental services* (pp. 75 - 104). Collingwood, Vic.
- Patrick, N.J., Lane, A., Morris, J.A., & Zhang, N.B. (2004). Water balance of tropical eucalypt plantations in south - eastern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 124(1), 253 - 267. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.01.015>
- Rolando, C.A., & Little, K.M. (2008). Measuring water stress in *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden seedlings planted into pots. *SAfr J Bot*, 74(1), 133 - 138. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2007.08.004>
- Stephenson, N. L., Das, A. J., Condit, R., Russo, S. E., Baker, P. J., Beckman, N. G., ... Zavala, M. A. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507(7490), 90-93. <http://dx.doi.org/10.1038/nature12914>
- Whitehead, D., & Beadle, C. L. (2004). Physiological regulation of productivity and water use in eucalyptus: A review. *Forest Ecol Manag*, 193(1-2), 113 - 140. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.026>