

CARACTERÍSTICAS HIDRÁULICAS Y EFECTO DEL ESTRÉS HÍDRICO EN CUATRO CLONES DE *EUCALYPTUS GLOBULUS* LABILL.

Pita, P.^{1*}; Cañas, I.; Ruiz, F.²; Pardos, J. A.;

¹ Unidad Docente de Anatomía, Fisiología y Genética. ETSI Montes. Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n. 28040 Madrid. España.

² Centro de Investigación y Tecnología de ENCE. Ctra. Madrid-Huelva km. 630. Apdo. de correos 223. CP: 21080. Huelva. España

*Autor para la correspondencia: pilarpita06@yahoo.es

Boletín del CIDEU 6-7: 35-46 (2008)
ISSN 1885-5237

Resumen

Se estudió el efecto del déficit hídrico combinado con altas temperaturas sobre la tasa de transpiración, conductancia estomática y conductividad hidráulica de tallo y raíces en planta de pequeño tamaño de cuatro clones selectos de *Eucalyptus globulus*. Se encontraron diferencias significativas entre clones en los valores de la conductividad hidráulica de la parte aérea por unidad de superficie foliar (K_{shoot}), conductividad hidráulica específica (K_s) y conductividad foliar (K_{foliar}). Los menores valores de K_s y K_{foliar} se midieron en el clon que alcanzó el menor crecimiento y menores valores de conductancia estomática. El máximo crecimiento se midió en el clon que alcanzó mayor valor de K_{foliar} . No se encontró una relación positiva entre los valores de K_{shoot} y el crecimiento. El clon con mayor sensibilidad estomática a las temperaturas elevadas presentó valores altos de K_{shoot} , K_s y K_{foliar} . Este resultado demuestra que se debe estudiar las “necesidades hidráulicas” de cada genotipo para interpretar adecuadamente la relación entre conductividad hidráulica, conductancia estomática y tasa de transpiración.

Summary

Hydraulic properties and water shortage effects in for *Eucalyptus globulus*

We examined the combined effect of water shortage and high temperatures on the evapotranspiration rate, stomatal conductance and hydraulic conductivity of stems and roots in small-sized plants of four selected *Eucalyptus globulus* clones and found significant differences in hydraulic conductivity of the aerial part per leaf area unit (K_{shoot}), specific hydraulic conductivity (K_s) and leaf conductivity (K_{leaf}) between clones. The smallest K_s and K_{leaf} values were those for the clone exhibiting the lowest growth and stomatal conduction. On the other hand, the greatest K_{leaf} value was that for the clone exhibiting the highest growth. No positive correlation between K_{shoot} and growth was found in any clone, however. The clone with the highest stomatal sensitivity to high temperatures had large K_{shoot} , K_s and K_{leaf} values. This result shows that accurately interpreting the relationship between hydraulic conductivity, stomatal conductance and evapotranspiration in each genotype entails carefully establishing its water requirements.

I. Introducción

El presente trabajo se incluye en una línea de investigación sobre la mejora de la producción bajo estrés en la especie *Eucalyptus globulus* Labill. La productividad de esta especie se ve limitada en el sudoeste peninsular por el efecto conjunto de la sequía y las altas temperaturas. El solapamiento de ambos tipos de estrés (hídrico y térmico) se traduce en unas condiciones particularmente duras, ya que el mecanismo principal de tolerancia al estrés térmico causado por temperaturas elevadas es el enfriamiento de las hojas mediante la transpiración, proceso que implica gasto de agua del suelo. En este sentido, es interesante destacar los resultados obtenidos por Zeiger y colaboradores, que muestran cómo los genotipos de algodón (*Gossypium barbadense* L.) seleccionados por su mayor crecimiento en plantaciones con riego establecidas en zonas cálidas son capaces de alcanzar valores de conductancia estomática mayores que las líneas primitivas (Lu & Zeiger 1994, Lu *et al.* 2000). En un estudio reciente Cunningham (2004) encuentra una mayor sensibilidad estomática al déficit de presión de vapor en especies originarias de zonas con un máximo estival de precipitaciones respecto a las originarias de zonas con máximo invernal de precipitaciones, que mantienen mayores valores de conductancia estomática bajo déficit de presión de vapor creciente. Tanto la falta de agua en el suelo como las temperaturas elevadas y un alto déficit de presión de vapor en la atmósfera pueden causar la cavitación de elementos conductores (vasos o traqueidas) y la consecuente pérdida de conductividad hidráulica en el xilema. A su vez, la pérdida de conductividad hidráulica actúa como una “señal” capaz de inducir cierre estomático.

Es más, determinadas respuestas anatómicas al déficit hídrico, como por ejemplo la disminución del diámetro y número de vasos en el xilema, tienen efectos limitantes sobre la conductancia estomática (y por tanto la tasa de fotosíntesis) que se mantienen incluso tras las primeras lluvias (Eamus *et al.* 2000). En varios estudios se ha encontrado que las raíces presentan mayor vulnerabilidad a la cavitación (son más proclives a sufrir dicho proceso) que hojas o tallos (Kavanagh *et al.* 1999, Froux *et al.* 2005). La pérdida de funcionalidad de una parte del sistema radical podría estar relacionada con el conocido efecto de muerte de árboles ya en el otoño y cuando se han reanudado las lluvias, en plantaciones de *E. globulus* de la provincia de Huelva, los años con veranos especialmente secos. Por todo ello, el estudio de parámetros hidráulicos y parámetros de intercambio gaseoso se revela particularmente interesante para analizar las diferencias entre genotipos en la respuesta al estrés hídrico combinado con estrés por altas temperaturas. Los objetivos del presente estudio son estudiar, en cuatro clones de *Eucalyptus globulus* que difieren en crecimiento y adaptación a la combinación de estrés hídrico y térmico: (1) Las diferencias entre clones en los valores de conductividad hidráulica de tallo y raíz (2) El efecto de la disponibilidad de agua y las altas temperaturas en los valores de la tasa de transpiración y conductancia estomática (3) El efecto de un estrés hídrico severo (rozando el límite de la supervivencia) en la conductividad hidráulica de la raíz.

II. Material y métodos

El estudio se realizó en invernadero durante los meses de abril, mayo y junio. Las

temperaturas se mantuvieron entre 15°C y 30°C. Se utilizaron plantas procedentes del enraizamiento de estaquillas de cuatro clones selectos de *Eucalyptus globulus* Labill. Dos de estos clones (c14 y “Miguel”) son clones F0, proceden de árboles seleccionados fenotípicamente en campo. Los otros dos clones (“Tinto” y “Odiel”) son clones F1, proceden de la hibridación de c14 con otros clones F0. Los clones c14, Tinto y Odiel son utilizados en plantaciones establecidas en el suroeste peninsular, donde la sequía y las altas temperaturas imponen las principales limitaciones al crecimiento de la especie. Tinto y Odiel mejoran en crecimiento a c14. Por el contrario, Miguel es utilizado en el noroeste peninsular, donde las condiciones para el crecimiento se aproximan al óptimo para la especie.

El día 0 se trasplantaron veinte plantas de cada clon a envases rígidos troncocónicos de 2 L de capacidad, rellenos con una mezcla turba:perlita, en proporción volumétrica 1:1. Una vez realizado el trasplante, se dejaron transcurrir seis semanas con riegos óptimos. A continuación las plantas se sometieron a déficit hídrico creciente, por reducción progresiva del agua en el sustrato. En la Tabla 1 se dan los valores del peso mínimo (medido antes de regar) de planta y

contenedor. El peso de planta y contenedor es un buen índice de la humedad del sustrato, como se puede apreciar en la Figura 0, donde se da la relación de este parámetro con el valor de la humedad volumétrica determinada con TDR (Trime-FM, IMKO Micromodultechnik GmbH, Ettlingen, Germany) y con el potencial hídrico medido a lo largo del estudio (Tabla 1). Solo se midieron valores de potencial hídrico inferiores a -2 MPa en plantas con peso inferior a 800 g.

Se efectuaron mediciones de intercambio gaseoso (tasa de fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática) con un equipo IRGA (LCA4 Analytical Development Co, Hoddesdon UK), potencial hídrico con una cámara de Scholander (PMS Instruments Co., Corvallis, OR), conductividad hidráulica de tallos según la metodología de Sperry (Pita *et al.* 2003) y conductividad hidráulica de la parte aérea (tallos y hojas) y de la raíz con un equipo HPFM (Dynamax, Houston, TX), a lo largo de cuatro semanas sucesivas (potencial hídrico y conductividad hidráulica solo en las tres últimas semanas). Las plantas en las que se midió la conductividad hidráulica de la raíz se regaron abundantemente 24 horas antes de medir. La medición de conductividad hidráulica de la parte aérea se realizó en

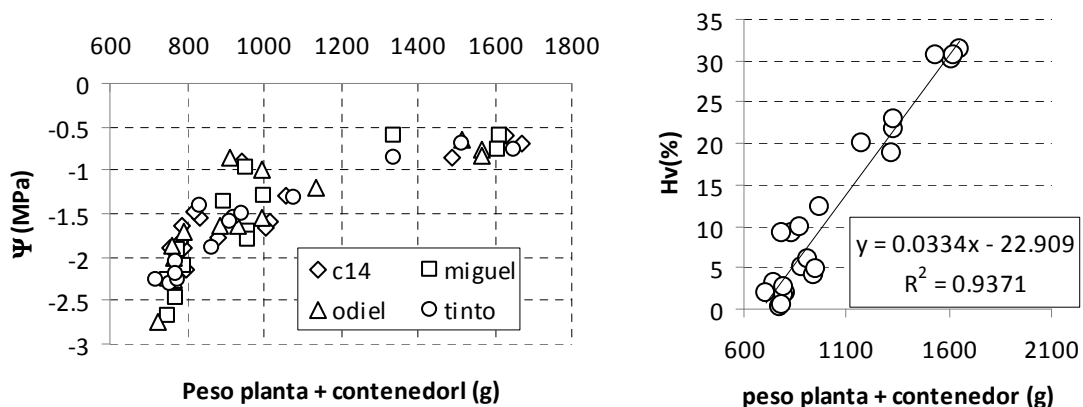


Figura 0. Relación entre el peso de planta y contenedor y el potencial hídrico (Ψ) medido en hojas del 6°-7° verticilo (izda) o la humedad volumétrica (Hv) del sustrato (derecha).

Tabla 1. Cronograma de mediciones (TDR: humedad volumétrica del sustrato, CH: conductividad hidráulica por método de Sperry, HPFM: conductividad hidráulica con high pressure flowmeter, IRGA:intercambio gaseoso, Ψ : potencial hídrico) y control de pesos mínimos de planta y contenedor (W) entre los días D45 y D76 (media para los cuatro clones).

D45	D46 W=1181.6g	D47	D48 W=977.6 g	D49 HPFM
D52 IRGA	D53 HPFM W=889.7g	D54 IRGA	D55 HPFM	D56 IRGA W=978.6 g
D59 W=881.0 g	D60	D61 TDR CH Ψ	D62 TDR CH Ψ	D63 W=885
D66 Ψ W=865.8 g	D67 TDR CH Ψ	D68 TDR CH Ψ	D69 TDR CH Ψ	D70 W=839.6
D73 Ψ W=843.8 g	D74 HPFM	D75 HPFM	D76 HPFM	

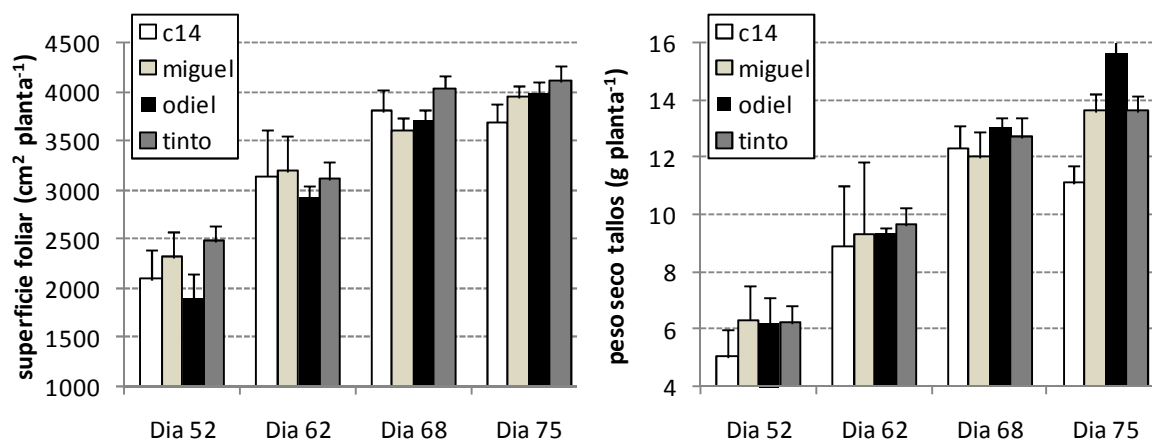


Figura 1. Valores medios de la superficie foliar y el peso seco de los tallos medidos a lo largo de cuatro semanas. Los datos de cada semana se han asignado al día central del periodo de mediciones. Tamaño muestra: 2 plantas por clon (día 62), 4 plantas por clon (día 52), 6 plantas por clon (días 68 y 75).

laboratorio, con temperaturas elevadas pero prácticamente constantes para todos los días de medición y con la planta al aire. Al realizar las mediciones de conductividad hidráulica, que son destructivas, se cosecharon las plantas para determinar superficie foliar y pesos secos.

III.Resultados

Crecimiento

No se encontraron diferencias significativas entre clones para los valores del área foliar

pero sí para el peso seco de tallos ($P=0.009$) (Figura 1). El efecto tiempo si fue altamente significativo para ambos parámetros ($P<0.001$). Los mayores valores de la biomasa en tallos se midieron en el clon odiel y los menores en el clon c14 (Figura 1).

Intercambio gaseoso

Los días 54 y 56 se midieron parámetros de intercambio gaseoso (tasa de transpiración, tasa de fotosíntesis, conductancia estomática) en 48 y 46 plantas de los cuatro clones estudiados, con distinta

disponibilidad de agua en el sustrato. Como se puede ver en la Figura 2, la temperatura en la cámara foliar del equipo IRGA utilizado para realizar las mediciones sólo superó los 36°C en la medición del día 54. Este día se midieron valores de conductancia estomática superiores a los 0.6 mol m⁻² s⁻¹ en cuatro plantas, frente a las 10 plantas que el día 56 superaron dicho valor (Figura 3). Este resultado indica un efecto limitante de las altas temperaturas (y por tanto del déficit de presión de vapor) sobre los valores de conductancia estomática.

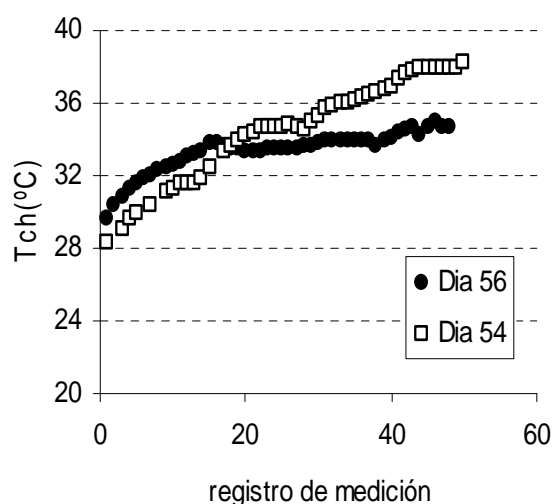


Figura 2. Valores de temperatura en la cámara foliar (Tch) del equipo IRGA utilizado para realizar las mediciones de intercambio gaseoso en función del orden de medición a lo largo de la mañana de los días D56 y D54.

En la Figura 3 se dan los valores de conductancia estomática en función del peso total de la planta con su contenedor. Ningún valor de conductancia estomática medido en plantas con un peso inferior a 850 g superó los 0.2 mol m⁻² s⁻¹ (Figura 3). Este resultado muestra la existencia de cierre estomático al descender la disponibilidad de agua en el sustrato, justo en el rango de valores en el que se produce

la caída de los valores de potencial hídrico por debajo de -2 MPa (Figura 0).

Solo dos plantas del clon c14 alcanzaron un valor de conductancia estomática superior a 0.4 mol m⁻² s⁻¹ en la medición del día 56 (Figura 3). Del conjunto de datos medidos con un peso total superior a 850 g (de ocho a nueve datos por clon), solo el 25% superó los 0.4 mol m⁻² s⁻¹ en el clon c14 frente a un 50% del clon Tinto y un 67% de los clones Odiel y Miguel. Este resultado sugiere una limitación en el clon c14 para alcanzar valores altos de conductancia estomática en las condiciones del día 56, bajo temperaturas no excesivamente altas.

En la Figura 4 se dan los datos de conductancia medidos los días 54 y 56 con valores de peso total de planta y contenedor inferiores a 1000 g. Como se puede apreciar en dicha figura, el clon Tinto (T) mostró un muy eficiente cierre estomático (por debajo de los 950 g de peso total solo uno de los siete valores de conductancia medidos en dicho clon fue superior a los 0.05 mol m⁻² s⁻¹). Por el contrario, en los clones Miguel (M) y Odiel (O) la proporción fue de siete de diez y siete de nueve respectivamente. En el clon c14 sólo se midieron tres plantas con un peso total de planta y contenedor inferior a 1000 g, dato que concuerda con los resultados que acabamos de destacar: al no alcanzar valores de conductancia estomática tan altos como los otros tres clones, las plantas del clon c14 serían más conservadoras en el uso del agua que los otros clones estudiados. También corroboran este resultado los obtenidos en la medición de potencial hídrico. Aunque no se aprecia bien en la Figura 0, se midieron valores de potencial hídrico en cinco plantas de cada clon con un peso de planta y contenedor inferior a 800 g (estrés muy severo, rozando el límite de la supervivencia). De estas plantas, solo una del clon c14, tres del clon Odiel, cuatro del clon Miguel y las cinco del clon Tinto

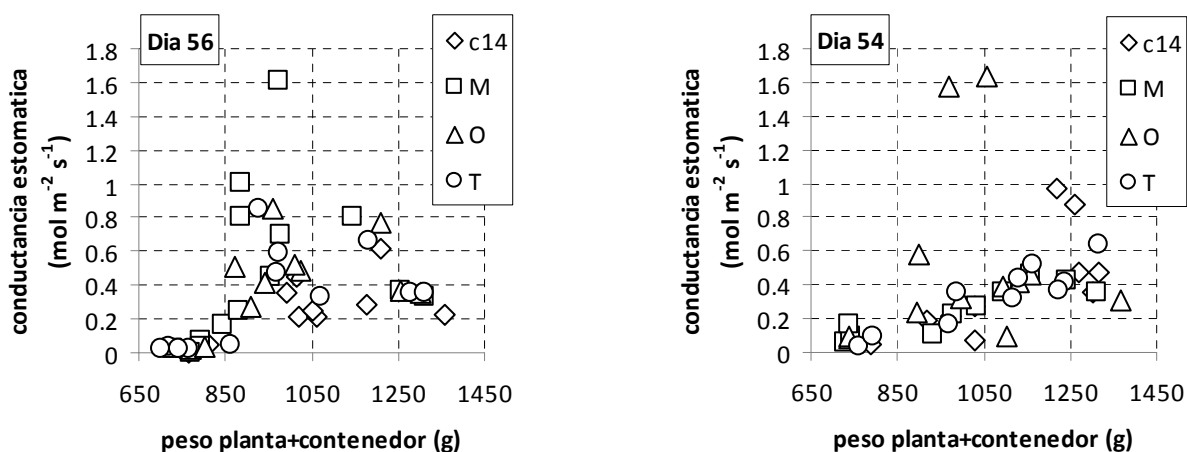


Figura 3. Relación entre el peso total de planta y contenedor (índice de la humedad del sustrato) y los valores de conductancia estomática medidos en cuatro clones de *Eucalyptus globulus*.

dieron valores de potencial hídrico $\Psi \leq -2$ MPa. En situación de competencia, los genotipos capaces de soportar mayores descensos del potencial hídrico serían capaces de utilizar el agua que queda en suelos muy secos en detrimento de genotipos más conservadores, lo que puede explicar el menor crecimiento alcanzado por c14 respecto a Tinto y Odiel en plantaciones de la provincia de Huelva.

Para profundizar en las diferencias entre

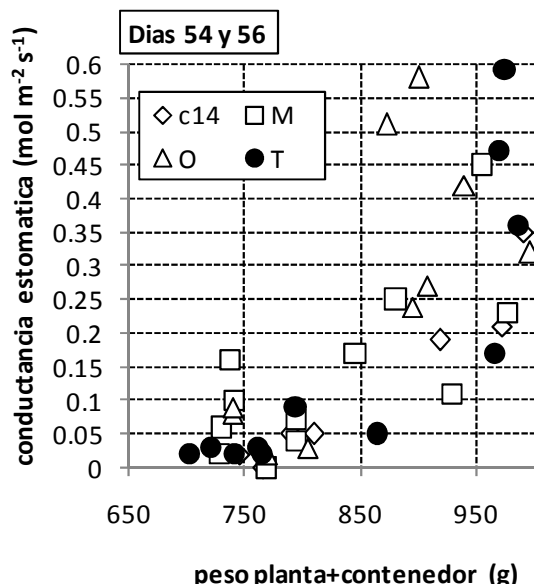


Figura 4. Relación entre la conductancia estomática y el peso de planta y contenedor índice de la humedad del sustrato en cuatro clones de *E. globulus*: c14, miguel (M), odiel (O) y tinto (T).

clones y en el efecto de la temperatura sobre el parámetro conductancia estomática, se da en la Figura 5 la relación entre la tasa de transpiración y la temperatura medida en la cámara foliar. En ella se puede apreciar cómo la tasa de transpiración tiende a aumentar al hacerla la temperatura (y por tanto el déficit de presión de vapor). Solo tres plantas del clon Miguel superaron una tasa de transpiración de 7 mmol m⁻² s⁻¹, frente a las siete-diez plantas de los restantes clones (Figura 5).

Este resultado sugiere una escasa adaptación en el clon Miguel a temperaturas elevadas.

Conductividad hidráulica de la raíz

La conductividad hidráulica de la raíz se midió los días 49, 53, 55, 67, 74 y 75. Las plantas medidas los dos primeros días no habían sufrido estrés hídrico severo, en todas ellas el valor del peso total de planta y contenedor se mantuvo por encima de 1000 g.

Como se puede observar en la Figura 6, para los datos correspondientes a estos dos días (d49 y d53, símbolos negros) existe una relación positiva y relativamente fuerte entre la longitud total de raíces y la conductividad hidráulica de las mismas. Únicamente una planta del clon Odiel queda “descolgada”, presentando un valor

de conductividad hidráulica menor del esperable. Esta planta se ha excluido para calcular la regresión. Los datos medidos en plantas sometidas a mayor nivel de estrés hídrico (símbolos blancos en la Figura 6) presentan una mayor dispersión que los medidos bajo estrés moderado. Es interesante destacar que la mitad de las

plantas con una conductividad hidráulica superior a $0.000008 \text{ Kg s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, pertenecían al clon Tinto y que solo una de las diez plantas con conductividad hidráulica superior a $0.000006 \text{ Kg s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ pertenecía al clon Odiel (Figura 6).

En la Figura 7 dan los valores medios y valores individuales de conductancia

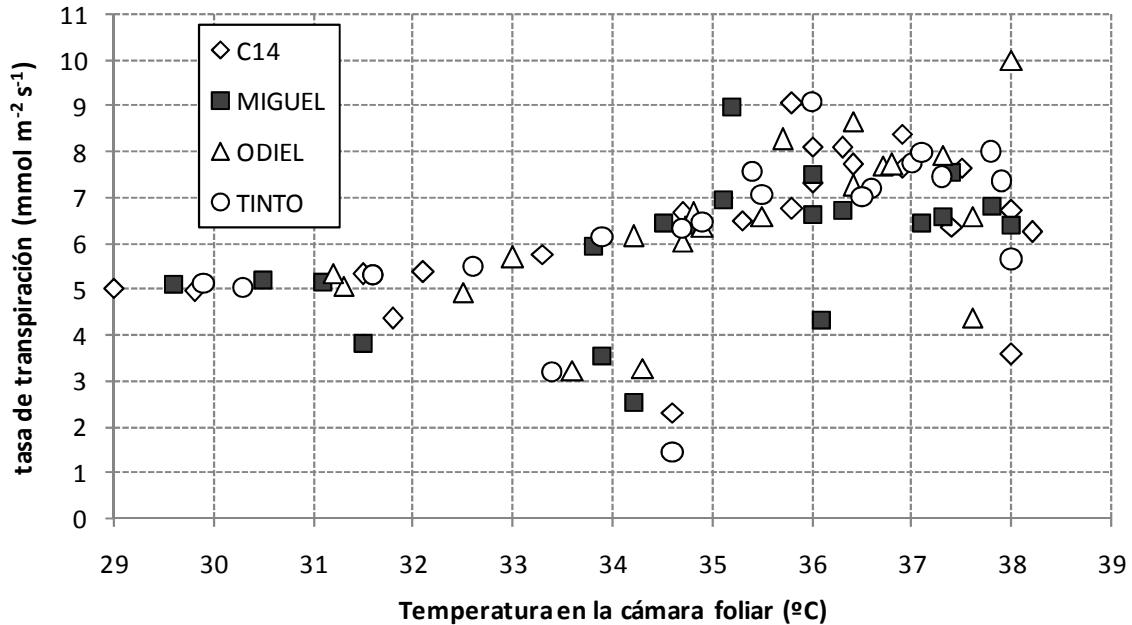


Figura 5. Relación entre los valores de temperatura y tasa de transpiración medidos los días 52 y 54 en cuatro clones de *E. globulus*. Ver 040608.xls en E vs Tch

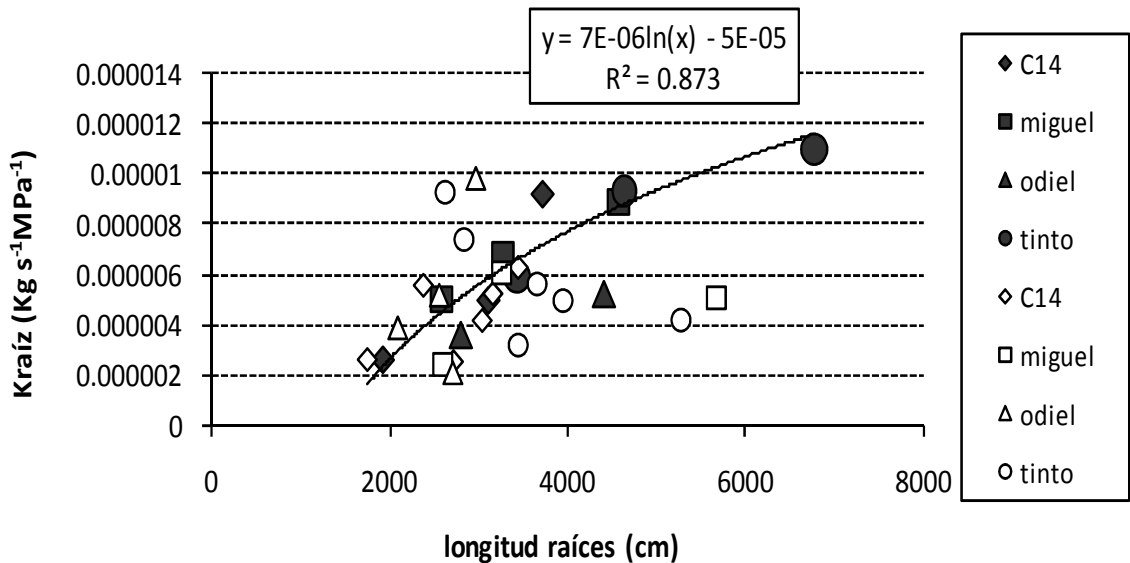


Figura 6. Relación entre la conductividad de la raíz (Kraíz) y la longitud total de la raíz medida en plantas de cuatro clones selectos de *E. globulus* cultivadas bajo estrés hídrico moderado (símbolos negros) o sometidas a estrés hídrico severo (símbolos blancos).

hidráulica de la raíz medidos a lo largo del estudio. El mayor valor medio se midió el 30 de mayo (día 49), en planta que no había sufrido estrés hídrico severo. El resto de días se midió 24 horas después de regar plantas que habían sido sometidas a estrés hídrico severo (Figura 7), salvo el último día de medición, que se midió 48 horas después de regar. Solo se midieron valores de conductancia hidráulica superiores a $8 \cdot 10^{-6} \text{ Kg s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ el primer y último día de medición (Figura 8). Parece, por tanto, que el estrés hídrico severo podría causar un descenso en la conductancia hidráulica de la raíz y que algunas plantas podrían recuperarse a las 48 horas del riego. Este resultado podría explicar por qué plantas de la especie de tamaño similar a las utilizadas en el presente estudio, sometidas a ciclos de estrés hídrico, no recuperan los valores máximos de conductancia estomática hasta dos días después de regar (Pita et al. 2002). Con el fin de comparar valores medidos en plantas de distinto tamaño, la conductividad de la raíz se suele referir a la superficie total de raíces o preferiblemente a la superficie foliar (Tyree et al. 1998). El valor de la



Figura 7. Aspecto de una planta sometida a estrés severo, se puede apreciar la pérdida de turgencia de las hojas, tanto las unidas directamente al tallo como las hojas de las ramas.

conductividad de la raíz dividida por la superficie foliar (Kroot) presentó un descenso muy significativo en plantas sometidas a déficit hídrico severo (Figura 9). Este resultado se debe interpretar con cautela, ya que se aplicó un déficit hídrico creciente, y por tanto las plantas sometidas a déficit hídrico severo (plantas medidas los días 53-75) tenían mayor tamaño que las plantas sometidas a déficit hídrico

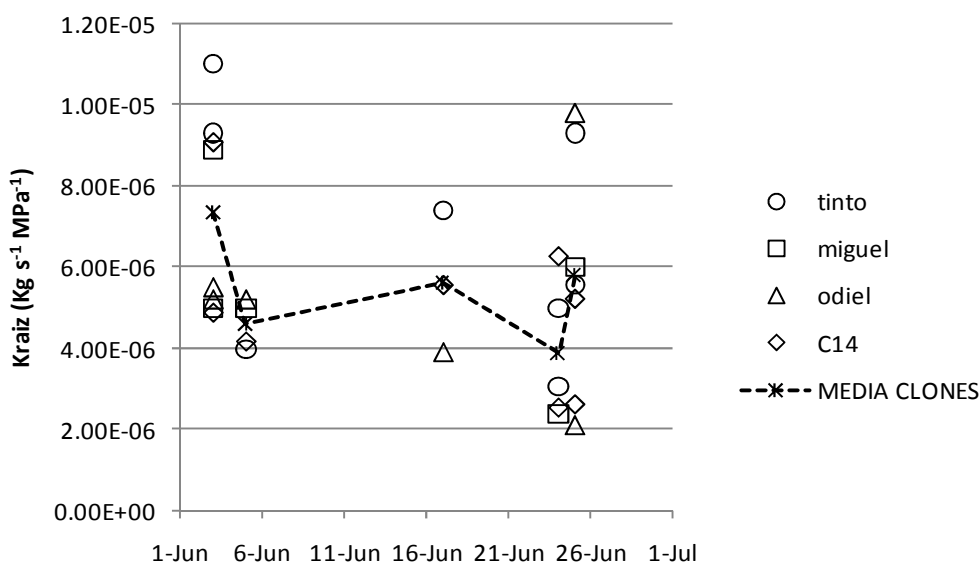


Figura 8. Valores de la conductividad hidráulica de la raíz medidos a lo largo de tres semanas en plantas de cuatro clones de *Eucalyptus globulus*.

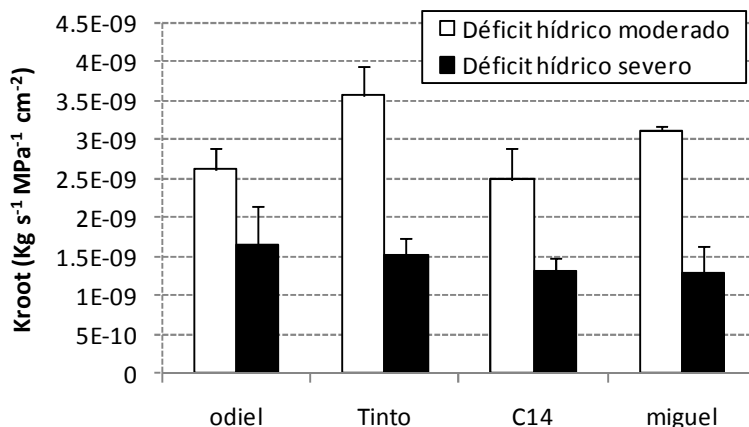


Figura 9. Valores de la conductividad de la raíz por unidad de superficie foliar (Kroot) medidos en plantas sometidas a déficit hídrico moderado y déficit hídrico severo.

moderado (medidas el día 49). Las diferencias en el valor de Kroot se debieron fundamentalmente a un incremento en la superficie foliar y en menor medida a un descenso en la conductividad de la raíz.

Conductividad hidráulica del tallo

Se encontraron diferencias significativas entre clones en los valores de conductividad hidráulica del tallo medidos con HPFM y mediante la metodología de Sperry. En el primer caso, la conductividad se determinó para el conjunto de tallo y hojas (toda la parte aérea de la planta) y se normalizó por la superficie foliar (Kshoot).

Los mayores valores de Kshoot se midieron en los dos clones F0 (c14 y Miguel) (Figura 10). En el segundo caso, los valores de la conductancia hidráulica máxima del tallo principal (una vez eliminadas las posibles burbujas de aire causantes de cavitación mediante agua a presión) se normalizaron por la longitud del tallo y superficie de la sección mínima. Los valores medios del parámetro resultante (conductividad específica máxima, Ks) se dan en la Figura 11. Como se puede ver, el mayor valor de Ks se midió en el clon Miguel y el menor en el clon c14. Por último, se calculó la conductividad foliar específica (Kfol), normalizando por la longitud del tallo y el valor de la superficie foliar alimentada por

el tallo. En este caso el valor máximo se midió en Odiel y el mínimo en c14 (Figura 12).

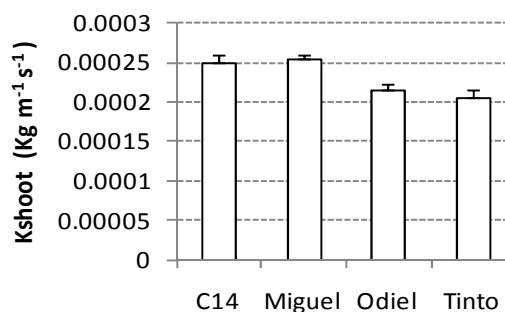


Figura 10. Valores medios de la conductividad hidráulica de la parte aérea (tallos y hojas), por unidad de superficie foliar (Kshoot), en cuatro clones de *Eucalyptus globulus*.

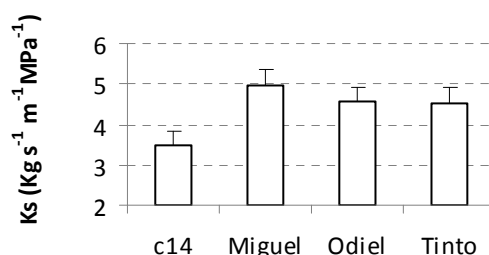


Figura 11. Valores medios de la conductividad específica (Ks) en cuatro clones de *E. globulus*.

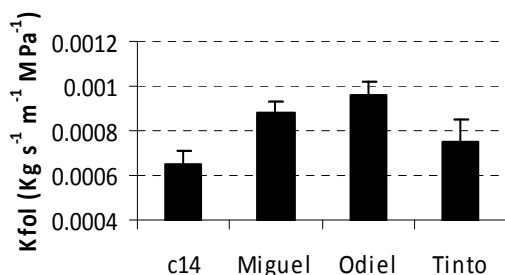


Figura 12. Valores medios de la conductividad foliar (Kfol) en cuatro clones de *E. globulus*-

Se encontraron diferencias significativas entre clones tanto para los valores de K_{shoot} ($P=0.000$) como para K_s ($P=0.034$) y K_{fol} ($P=0.021$). Estos resultados indican que existen diferencias en la arquitectura hidráulica de los cuatro clones estudiados. Los menores valores de K_{fol} y K_s se midieron en el clon c14. Sin embargo, el valor de K_{shoot} medido en c14 fue prácticamente idéntico al medido en Miguel y significativamente mayor que los medidos en Tinto y Odiel (Figura 10). En principio, los valores medidos con ambas metodologías no son estrictamente comparables, y no por la técnica en sí sino por las porciones vegetales utilizadas. Al medir con HPFM se conectó la planta completa (excluidas raíces) mientras que al medir con la metodología de Sperry se evaluó la conductividad del tallo (sin hojas ni ramas) entre la base y el séptimo verticilo contando desde el ápice. Los resultados muestran por tanto una menor conductividad hidráulica en el tallo principal del clon c14. La conductividad hidráulica del tallo se midió justo a la altura del verticilo en el que se realizaron las mediciones de intercambio gaseoso. Por tanto, la menor conductividad hidráulica del tallo podría explicar los menores valores de conductancia estomática medidos en el clon c14 y en última instancia su menor crecimiento. Una relación positiva entre la conductividad hidráulica y la conductancia

estomática ha sido documentada previamente en varias especies arbóreas (Nardini & Salleo 2000, Hubbard et al. 2001)

El mayor valor de conductividad foliar específica (K_{fol}) se midió en el clon Odiel (Figura 12). Sin embargo, el valor de K_s medido en este clon fue similar o inferior a los medidos en Tinto y Miguel (Figura 11). Las plantas del clon Odiel tenían en general hojas de menor tamaño que las de los restantes clones. Esta es la razón por la que la conductividad foliar específica, que resulta de dividir la conductividad hidráulica a nivel de séptimo verticilo por la superficie foliar de los siete últimos verticilos fuera mayor en el clon Odiel. En un estudio reciente obtuvimos resultados similares para el clon Odiel. La mayor conductividad foliar específica permitió a este clon mantener idéntico nivel de dominancia apical en plantas cultivadas bajo dos regímenes de riego diferentes, a diferencia de otros clones (entre los que se encontraban Tinto y c14) en los que aumentó el desarrollo de las ramas, presumiblemente por efecto de limitaciones hidráulicas en el ápice del tallo principal (resultados no publicados).

Aunque las plantas del clon Miguel alcanzaron valores comparativamente altos de conductividad hidráulica (estimada a través de los tres parámetros estudiados, K_s , K_{fol} y K_{shoot}), mostraron mayor sensibilidad estomática a las temperaturas elevadas (Figura 5). Las plantas del clon Miguel tenían hojas grandes, con valores altos de área foliar específica. Ninguno de estos caracteres es propio de especies adaptadas a climas cálidos o secos (Abrams 1997). Por tanto, no bastan los valores de conductividad hidráulica del tallo para analizar la adaptación de distintos clones al estrés por altas temperaturas, se deben considerar también otras características que permitan establecer las necesidades

hidráulicas de cada genotipo, que dependerán no solo del tamaño de la copa, sino también de las características morfológicas (tamaño, área foliar específica) y fisiológicas (conductividad hidráulica) de las popias hojas.

Es interesante destacar que el mayor crecimiento en biomasa de tallos se midió en el presente estudio en el clon Odiel. En este clon se midieron los menores valores de conductividad hidráulica de la raíz (aunque las diferencias entre clones no llegaron a ser significativas) y los segundos menores valores de conductividad hidráulica de la parte aérea (Kshoot). Por lo tanto, en las condiciones del presente estudio no se encontró una relación positiva entre conductividad hidráulica y crecimiento. Este resultado contrasta con los obtenidos por Tyree *et al.* (1998), para los que una alta conductividad hidráulica a nivel de planta completa es condición necesaria para alcanzar una alta productividad en varias especies arbóreas. Se debe considerar que en nuestro estudio

las plantas fueron cultivadas en condiciones de alta demanda evaporativa y que fueron sometidas a estrés hídrico creciente, llegando a rozar el límite de la supervivencia. Es posible que en estas condiciones el máximo crecimiento no lo alcancen los genotipos que mantienen la mayor conductividad hidráulica, sino aquellos capaces de ajustar la conductividad hidráulica, bien a través de respuestas plásticas, como la formación de menos vasos y de menor diámetro, o mediante respuestas elásticas (fundamentalmente a través de la activación/desactivación de aquaporinas) para moderar el consumo de agua.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por CICYT-MICIIN en el marco del Proyecto AGL2006-07886. El material vegetal fue suministrado por el Grupo Empresarial ENCE S.A. que actuó como Ente Promotor Observador en el citado Proyecto.

Referencias Bibliográficas

- Abrams M.D. 1997. Genotypic and phenotypic variation as stress adaptations in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree Physiology* 14: 833-842.
- Cunningham S.C. 2004. Stomatal sensitivity to vapour pressure deficit of temperate and tropical evergreen reforest trees of Australia. *Trees* 18:399-407.
- Eamus, D., A.P. O'Grady and L. Hutley. 2000. Dry season conditions determine wet season water use in the wet-dry tropical savannas of northern Australia. *Tree Physiol.* 20:1219-1226.
- Froux F., Ducrey M., Dreyer E., Huc R. 2005. Vulnerability to embolism differs in roots and shoots and among three mediterranean conifers: consequences for stomatal regulation of water loss?. *Trees* 19(2): 137-144.
- Hubbard R.M., Ryan M.G., Stiller V., Sperry J.S. 2001. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant Cell and Environment* 24: 113-121.
- Kavanagh K.L., Bond B.J., Aitken S.N., Gartner B.L. Knowes S. 1999. Shoot and root vulnerability to xylem cavitation in four populations of Douglas-fir seedlings. *Tree Physiology* 19: 31-37.
- Lu Z-M. and E. Zeiger. 1994. Selection for higher yields and heat resistance in Pima cotton has caused genetically determined changes in stomatal conductance. *Physiologia Plantarum* 92:273-278.
- Lu Z-M., MA. Quiñónez and E. Zeiger. 2000. Temperature dependence of guard cell respiration and stomatal conductance co-segregate in an F2 population of Pima cotton. *Aust. J. Plant Physiol.* 27:457-462.
- Nardini N., Salleo S. 2000. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation?. *Trees* 15, 14-24.
- Pita, P., A. Gascó and J.A. Pardos. 2002. Conductividad hidráulica, intercambio gaseoso y crecimiento en clones de *Eucalyptus globulus* Labill. Proceedings VI Simposium Hispano Portugués de Relaciones Hidricas en las Plantas. 2-4 octubre, Pamplona. ISBN: 84-95844-01-x
- Pita, P., A. Gascó and J.A. Pardos. 2003. Xylem cavitation, leaf growth and leaf water potential in *Eucalyptus globulus* clones under well-watered and drought conditions. *Functional Plant Biology* 30:891-899
- Tyree M.T., Velez V., Dalling J.W. 1998. Growth dynamics of root and shoot hydraulic conductance in seedlings of five neotropical tree species: scaling to show possible adaptation to different light regimes. *Oecologia* 114 (3) 293-298.