

Anatomía y densidad de la madera en *Eucalyptus*: variación interespecífica e implicancia en la resistencia al estrés abiótico

Monteoliva, Silvia^{1,2,4}, Antonio J. Barotto^{1,2}, María Elena Fernandez^{2,3}

¹Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, INFIVE, Universidad Nacional de La Plata. CC 31 (1900) La Plata, Argentina; ²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

³INTA EEA Balcarce, Oficina Tandil. CC 370 (7000) Tandil, Argentina; ⁴smonteoliva@yahoo.com.ar

Monteoliva, Silvia; Antonio J. Barotto; María Elena Fernandez (2015) Anatomía y densidad de la madera en *Eucalyptus*: variación interespecífica e implicancia en la resistencia al estrés abiótico. Rev. Fac. Agron. Vol 114 (2): 209-217

Los objetivos del trabajo fueron caracterizar la anatomía cuantitativa de la madera de *Eucalyptus grandis*, *E. viminalis* y *E. globulus*, analizar las variaciones interespecíficas y establecer relaciones entre los caracteres anatómicos y la densidad de la madera. A partir de estos resultados se discuten posibles relaciones con las condiciones ecológicas generales en las que se desarrollan óptimamente. Se analizó la madera de 82 árboles adultos implantados en las provincias de Buenos Aires y Entre Ríos, Argentina. *E. grandis*, especie de alta vulnerabilidad a la cavitación, se caracterizó por una alta fracción de lúmenes, distribuida en muchos vasos de diámetro grande, el menor porcentaje de traqueidas vasicéntricas y radios y la menor densidad de la madera. La especie más resistente al estrés, *E. viminalis*, presentó menos vasos y de diámetro intermedio, más traqueidas vasicéntricas y la mayor área de pared ocupada y densidad. *E. globulus* presentó vasos pequeños y densidad intermedia entre las otras especies, y una alta proporción de parénquima radial. Las diferencias en la anatomía y densidad halladas podrían ser un indicador de su resistencia diferencial al estrés. Según las relaciones halladas entre vasos, traqueidas vasicéntricas y radios, a menor área conductiva, la estrategia de estas tres especies es aumentar la proporción de radios y traqueidas que conectan los vasos solitarios entre sí. La variabilidad interespecífica de la densidad se debe principalmente a la mayor cantidad de fibras por unidad de superficie. La relación de la densidad con el área conductiva presentó un compromiso negativo como se esperaba.

Palabras clave: morfometría celular, densidad de la madera, porcentaje de tejidos, vasos, valor ecológico-funcional

Monteoliva, Silvia; Antonio J. Barotto; María Elena Fernandez (2015) Anatomy and wood density in *Eucalyptus*: interspecific variation and implication in resistance to abiotic stress. Rev. Fac. Agron. Vol 114 (2): 209-217

The aims of this study were to characterize the quantitative wood anatomy of *Eucalyptus grandis*, *E. globulus* and *E. viminalis*, to analyze the interspecific variation and the relationships between wood anatomy and density. From these results possible relations with the general ecological conditions for each species development are discussed. Wood of 82 adult trees planted in Buenos Aires and Entre Ríos provinces, Argentina, were analyzed. *E. grandis*, a species highly vulnerable to xylem cavitation, was characterized by a high fraction of lumens, distributed in many large diameter vessels, and the lowest percentage of vasicentric tracheids. It also had the lowest percentage of radios and the lowest wood density. The most stress-resistant species, *E. viminalis*, had fewer vessels, of intermediate diameter, more vasicentric tracheids and radios and the highest wood density. *E. globulus* presented small vessels and intermediate wood density between the other species, and was noted for a high proportion of radial parenchyma. The differences found in anatomy and density could be an indicator of differential stress resistance. According to the relationships found between vessels, vasicentric tracheids and radios, to a smaller conductive area, the strategy of these three species is increasing the proportion of radios and tracheids connecting the solitary vessels. Interspecific variability in wood density is mainly due to the increased amount of fibers per unit area. Wood density and conductive area present a negative trade-off as expected.

Key words: cellular morphometry, wood density, tissue percentage, vessels, ecological functional value

Recibido: 03/10/2014

Aceptado: 14/07/2015

Disponible on line: 30/01/2016

ISSN 0041-8676 - ISSN (on line) 1669-9513, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP, Argentina

INTRODUCCIÓN

El género *Eucalyptus* constituye uno de los principales componentes de la actividad forestal mundial, con más de 20 millones de hectáreas plantadas en el mundo (Iglesias-Trabado & Wilstermann, 2009). Es un género muy diverso, con aproximadamente 700 especies que ocupan una gran variedad de nichos ecológicos. La madera de este género exhibe características particulares, presentando porosidad difusa, elementos de vaso solitarios, de gran tamaño, escasos y por lo general, en disposición diagonal, con placa de perforación simple y puntuaciones intervasculares areoladas y alternas. Los elementos imperforados que acompañan los vasos son traqueidas vasicéntricas y fibras de contorno angular y/o circular, diferenciadas en dos tipos, unas con puntuaciones simples y otras con puntuaciones areoladas ("fibrotraqueidas"). Presenta parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y/o apotraqueal difuso, y parénquima radial en radios uniseriados, biseriados, triseriados y excepcionalmente tetraseriados (Dadswell, 1972; Villegas & Rivera, 2002). Existe variación interespecífica que ha sido cuantificada por diversos autores con fines de identificación taxonómica, calidad para pulpa y papel o aserrado. Dentro de la estructura xilológica básica común descrita anteriormente, para algunas especies se han demostrado diferencias entre los radios, el parénquima axial, color y densidad de la madera (Dadswell, 1972; Villegas & Rivera, 2002; Pirralho et al., 2014).

En Argentina, han sido introducidas aproximadamente 27 especies del género *Eucalyptus* desde que Sarmiento importara semillas de Australia en la segunda mitad del siglo XIX (Golfari, 1985). Existen aproximadamente 800.000 ha de bosques cultivados; de esta superficie, el 32 % corresponde a *Eucalyptus* (SAGPyA, 2013). Según la misma fuente, la evolución de la obtención de madera en bosques cultivados durante el período 1986-2012 muestra un crecimiento de los volúmenes totales y especialmente un aumento de la participación relativa de los eucaliptos en el total extraído. Las diversas especies suministran madera blanda, semidura y dura, cuyo empleo varía desde la fabricación de cajones, tableros, parquet, postes, pallets, mangos de herramientas y muebles, hasta durmientes de ferrocarril y pasta celulósica, utilizándose también en carpintería rural y como combustible (leña y carbón) (SAGPyA, 2013). Las especies comerciales más importantes son *E. grandis*, *E. globulus* y *E. viminalis*. Cada una de estas especies tiene diferentes requerimientos ecológicos para su crecimiento, lo cual motivó la selección de distintas zonas de cultivo en la Argentina.

De acuerdo con la teoría actual que relaciona anatomía con función de la madera en Angiospermas (Carlquist, 2012), el conjunto de caracteres anatómicos de la madera de *Eucalyptus* estaría relacionado con algunos de sus requerimientos ecológicos y podría ser un indicador de la resistencia diferencial al estrés en sus respectivas zonas de cultivo. Desde el punto de vista evolutivo puede generalizarse que los caracteres xilológicos derivan desde la alta resistencia hidráulica (baja capacidad de conducción de agua) y baja vulnerabilidad a la cavitación de la columna de agua contenida en los conductos del xilema, hacia la baja

resistencia al flujo de agua combinada con alta vulnerabilidad a perder capacidad conductiva ante determinadas condiciones ambientales (Carlquist, 2012). Es decir, en términos generales, la madera ha ido aumentando su conductividad hidráulica (k_s), lo que es necesario para proveer eficientemente agua desde las raíces hasta las hojas para permitir la apertura estomática y fijación de C, a expensas de ir disminuyendo su resistencia al estrés. La k_s y la vulnerabilidad a la cavitación están determinadas primariamente por las características anatómicas de los vasos por donde circula el agua en las especies angiospermas. Sin embargo, estudios anatómicos en diferentes familias han demostrado que existen otros tipos celulares, además de los vasos, que cumplen un rol decisivo en el compromiso eficiencia vs. seguridad conductiva. Un apreciable número de angiospermas, entre ellas los eucaliptos, presentan traqueidas rodeando los vasos (Carlquist, 1985), las cuales muestran capacidad conductiva y resistencia a la formación de embolismos (Sano et al., 2011). El parénquima axial difuso se presenta usualmente disperso entre las traqueidas y puede servir para mantener la columna de agua en las traqueidas (como así también en los vasos) constituyendo reservorios de agua (capacitancia).

En la madera de *Eucalyptus*, los vasos son solitarios y poco numerosos, y se hallan siempre rodeados por traqueidas vasicéntricas. Por otro lado, estas traqueidas como así también el parénquima axial, han sido poco cuantificados debido a que suelen confundirse con los otros tipos celulares en el corte transversal (fibras, fibrotraqueidas, traqueidas). Se ha descrito la presencia de parénquima axial vasicéntrico en *E. globulus* y *E. viminalis* y escaso en *E. grandis*, pero no se ha cuantificado (Dadswell, 1972; Villegas & Rivera, 2002; Pirralho et al., 2014). Según Carlquist (2012) el parénquima axial difuso está altamente correlacionado con la presencia de traqueidas y esto sugiere una relación con la conducción. A su vez, las células de parénquima radiales procumbentes conducen fotoasimilados radialmente y los acumulan (Sauter, 1966a; 1966b citado por Carlquist, 2012), mientras que las células radiales erectas conducen verticalmente y proveen una buena interrelación con el parénquima axial, permitiendo que se forme una red de células vivas en la madera. Las punteaduras vaso-radiales, por otro lado, establecen un íntimo contacto entre parénquima radial y elementos de conducción, permitiendo que se transfieran iones o azúcares en el hidrosistema que prevendrían cavitaciones o contribuirían a su reparación (Brodersen & Mc Elrone, 2013). Así, todas las células conductivas tienen un íntimo contacto con las células parenquimáticas vivas cuando se analiza tridimensionalmente la estructura de la madera (Carlquist, 2012). Existen diferencias en la estructura de los radios (alto y ancho) y su cantidad en las diferentes especies de *Eucalyptus* (Dadswell, 1972; Villegas & Rivera, 2002; Pirralho et al., 2014), pero no se ha establecido una asociación con la función o con una posible respuesta al estrés ambiental.

La anatomía compleja dentro del género *Eucalyptus* resulta en un amplio rango de densidades de madera, con especies de densidad menor a 400 kg m^{-3} hasta otras con una densidad mayor a 1000 kg m^{-3} (Zanne et

al., 2010). Esta gran variabilidad en densidades de madera podría ser en parte reflejo de la alta radiación adaptativa del género, si bien son pocos – comparativamente con los existentes para otras especies y géneros- los antecedentes que relacionan las características de la madera con su resistencia al estrés ambiental. En este sentido, a pesar del detallado conocimiento de su anatomía y de la importancia de este género a nivel mundial, existe un notable vacío de conocimiento en cuanto al rol funcional de su madera. Como resultado, surge la necesidad de aportar al conocimiento de las relaciones entre esta anatomía conocida y la función que desempeña, así como sus posibles implicancias ecológicas. Como primer paso en este objetivo, este estudio analizó los caracteres anatómicos de tres especies del género *Eucalyptus* (*E. grandis*, *E. viminalis* y *E. globulus*) que difieren en densidad de madera y requerimientos ecológicos. En particular, este trabajo tuvo como objetivo caracterizar la anatomía de la madera (morfometría de vasos, fibras, traqueidas vasicéntricas y parénquima radial) de las tres especies de *Eucalyptus* mencionadas, analizar las variaciones interespecíficas y establecer relaciones entre los caracteres anatómicos y la densidad básica de la madera. A partir de estos resultados se discuten posibles relaciones con las condiciones ecológicas generales en las que se desarrollan óptimamente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron 82 árboles adultos de tres especies (*E. grandis*, *E. viminalis* y *E. globulus*) de interés comercial en Argentina. Se seleccionaron diferentes “jerarquías” de material genético que no involucran los mismos orígenes geográficos/procedencias, familias o clones. El material genético muestreado representa la realidad forestal actual en las plantaciones comerciales. En este contexto, prevaleció el sentido de la oportunidad de muestrear un alto número de árboles de edad cercana al turno de corta comercial.

Las tres especies fueron seleccionadas por su gran interés comercial y porque difieren en densidad de madera y requerimientos ecológicos. Estos se refieren aquí como a aquellas condiciones generales ambientales de las zonas donde se las cultiva en Argentina, Sudamérica, que reflejan en parte los requerimientos de las procedencias introducidas en este país:

-*E. grandis*: se desarrolla en sitios con más de 1000 mm de precipitación media anual. Es una especie de madera liviana, con una densidad media de alrededor de 420 kg m^{-3} . Muy sensible a heladas, pero tolera altas temperaturas y tiene tolerancia media a la sequía. En sus zonas de cultivo en Argentina (región de la Mesopotamia) presenta crecimientos promedios entre $26 \text{ y } 50 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (materiales con alto grado de mejora genética).

-*E. globulus*: se desarrolla en sitios con más de 600 mm de precipitación media anual. Es una de las principales especies del género cultivadas a nivel mundial por su excelente calidad para la producción de papel. Es una especie de madera semipesada, con una densidad media de aprox. 600 kg m^{-3} . Posee alta sensibilidad a heladas (aunque algo menor que *E. grandis*) y a altas

temperaturas, y tolerancia media a sequía. En Argentina (región del Sudeste de la Pcia. de Buenos Aires), presenta crecimientos promedios entre $25 \text{ y } 30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

-*E. viminalis*: se desarrolla sobre suelos con relieve positivo, bien drenados y profundos, con poca capacidad de retención hídrica. Es una especie de madera semipesada, con una densidad media de aprox. 650 kg m^{-3} . Se caracteriza por su alta resistencia a estrés hídrico y a las heladas. En Argentina (Pcia. de Buenos Aires) presenta crecimientos medios entre $25 \text{ y } 30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

Los datos utilizados en este trabajo provienen de individuos instalados en diferentes ensayos. En el caso de *E. grandis*, se analizaron muestras de 4 clones instalados en Concordia ($31^{\circ}22'S$, $58^{\circ}07' O$, 43 m snm, Pcia. de Entre Ríos, Argentina), pertenecientes a la red de ensayos genéticos de INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria de Argentina). Mayor información sobre estos clones puede obtenerse en Tesón et al. (2011; 2012). Los datos de *E. viminalis* pertenecen a individuos que también forman parte de la red de ensayos genéticos de INTA (EEA Castelar), instalados en las localidades de Guaminí ($35^{\circ}52'S$; $60^{\circ}43'O$; 297 m snm) y Del Valle ($37^{\circ}6'S$; $62^{\circ}26'O$; 297 m snm), Pcia. de Buenos Aires, Argentina. Por último, el material correspondiente a *E. globulus* proviene de individuos creciendo en plantaciones comerciales con dos fuentes de semillas –local y Valdivia- instalados en la localidad de Necochea (Pcia. de Buenos Aires, $38^{\circ}57'S$; $58^{\circ}57'O$; 17 m snm). Cada una de las especies fue muestreada en los ambientes normales donde se las cultiva.

Para el análisis se muestrearon 16 individuos de 11-15 años de *E. globulus*, 30 de *E. viminalis* y 36 de *E. grandis*, ambos de 14 años. En *E. grandis* y *E. viminalis* se tomaron muestras de barreno completas (médula a corteza) a la altura de pecho (1,3 m), una por ejemplar sobre el radio N. En *E. globulus* se tomaron muestras destructivas (rodajas) a la altura de pecho. En todos los casos, se analizó anatómicamente la madera del último anillo de crecimiento, correspondiente a parte de la albura de cada árbol.

Se obtuvieron preparados de la sección transversal utilizando un micrótopo de deslizamiento. A los cortes histológicos obtenidos se les aplicó una tinción con safranina (1% v/v) y posteriormente se realizó un lavado con agua destilada. Se realizaron macerados en ácido acético y agua oxigenada en partes iguales. Para la medición de las variables anatómicas cuantitativas se obtuvieron imágenes digitales al microscopio óptico (Olympus CX31, Japón) adosado a una cámara digital (Sony DXC 390). Las imágenes luego fueron procesadas a través de software específico (ImagePro, Media Cybernetics, USA).

Se midieron en las imágenes digitales de los cortes transversales los valores de espesor doble de pared de las fibras, que al dividirlos por 2 expresan el espesor de pared (μm , EF), el diámetro de lumen de las fibras (μm , LF), el ancho de las fibras (μm , AF), el diámetro medio de los vasos individuales (μm , DV), el área de los vasos (μm^2 , AV), la frecuencia media de vasos ($\text{n}^{\circ}/\text{mm}^2$, FV) y la distancia intervascular (μm , DiV). La distancia intervascular se midió para cada elemento de vaso como la distancia mínima que separa un vaso del

vecino más cercano (sobre 10 imágenes en 4x). Asimismo, se determinó el área de pared ocupada (mm^2 y %, APO) como el área de las paredes de todos los elementos anatómicos en imágenes de 42771.059 μm^2 (20x). Se calculó la superficie ocupada por fibras (mm^2 y %, fibras, que incluye a las fibras y traqueidas vasicéntricas) restando al APO el porcentaje de paredes correspondientes a los vasos y los radios. La proporción de tejidos se determinó midiendo el área de cada tipo de tejido en los cortes transversales de 20x. Se calculó el porcentaje de vasos (mm^2 y %, V), de radios (mm^2 y %, R) en relación al área total. La proporción de traqueidas vasicéntricas (% , TV) se determinó en los macerados contando la cantidad de los tipos de elementos celulares (fibras, fibrotraqueidas y traqueidas vasicéntricas) hallados en 50 campos vistos con 20x, se calculó el porcentaje en relación al número total de elementos contados.

La densidad básica de la madera (g.cm^{-3} , Den) se determinó en la muestra completa (barreno o rodaja), relacionando el peso anhidro con su volumen verde.

Se realizaron análisis descriptivos de medias, medianas y desvíos comparativos entre especies (Statistica v.10). Se testeó si la especie fue una fuente significativa de variación mediante ANOVA de un factor, según el siguiente modelo:

$$Y_i = m + E_i + e_i$$

Dónde:

Y_i = observación sobre la especie i

m = media general del experimento

E_i = efecto fijo de la especie i

e_i = error experimental asociado a la parcela que contiene a la especie i

Las pruebas de comparación de medias se realizaron con Tukey ($p < 0,05$). Se realizaron correlaciones para analizar la relación entre variables.

Se utilizó además, como herramienta exploratoria, un análisis discriminante para determinar si el conjunto de variables anatómicas analizadas junto a la densidad de la madera sirve para separar estas tres especies (Statistica v.10).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Según el ANOVA, la especie fue una fuente significativa de variación ($p < 0,05$), excepto para el área de vasos ($p = 0,29$). Se encontraron diferencias significativas entre al menos dos de las tres especies en todas las variables analizadas (Tabla 1).

La especie *E. grandis* presentó las fibras más grandes (entre 1,4 y 1,6 veces mayores en espesor de pared a nivel individual, ancho y diámetro de lumen) y los vasos de área individual más grande también (1,4-1,6 veces más grandes que las otras dos especies). La frecuencia de vasos en esta especie resultó, a su vez, la más alta (el doble que *E. viminalis* y 1,2 veces mayor que en *E. globulus*), por lo que la distancia entre vasos resultó la menor de todas (1,5 veces menor). Esta especie se caracterizó entonces por una alta fracción de lúmenes, distribuida en muchos vasos solitarios de diámetro medio grande próximos entre sí, lo que no resultó; sin

embargo, en un mayor porcentaje ocupado por este tipo de tejido a nivel del conjunto de la madera comparativamente con las otras especies. En este sentido, en todas las especies los vasos ocuparon aproximadamente el 5% del total de la madera (Tabla 1). Las fibras grandes ocuparon la misma área total que *E. viminalis*, pero con menor área de pared (aprox. 10% menos de APO) debido a sus grandes lúmenes (Tabla 1). Esta especie fue la que presentó el menor porcentaje de radios (1,2 a 2 veces menor) y de traqueidas vasicéntricas (1,3 a 1,4 veces menor), diferenciándose significativamente de las otras dos especies (Tabla 1, Figuras 1 A y B).

E. viminalis mostró el menor tamaño de fibras (1,4 veces menor que *E. grandis*), con lúmenes y espesores de pared similares a los de *E. globulus*. Las fibras pequeñas ocuparon proporcionalmente más área (1,2 veces más) que en las otras especies en el total del tejido (aunque las diferencias estadísticas sólo se observaron con *E. globulus*, Tabla 1), teniendo además la mayor área de pared (APO 1,1 veces mayor) de las 3 especies estudiadas (Tabla 1). Se destacó también como la especie de menor frecuencia de vasos (la mitad que en *E. grandis*) y mayor distancia intervascular (entre 1,2 y 1,5 veces mayor), los cuales presentaron un tamaño medio (diámetro y área) intermedio entre las otras dos especies (1,2 veces menor que *E. grandis* y 1,2 veces mayor que *E. globulus*). Esta especie presentó una proporción de radios y un porcentaje de traqueidas vasicéntricas similar a *E. globulus* y superior a *E. grandis* (1,7 veces más radios y 1,3 veces más traqueidas) (Tabla 1, Figuras 1 C y D).

E. globulus se caracterizó anatómicamente por poseer vasos pequeños, en forma comparativa a las otras especies (1,2-1,1 veces menor que *E. grandis* y *E. viminalis* respectivamente), y en una frecuencia relativamente baja (intermedia entre las otras dos especies, 1,2 veces menor que *E. grandis* y 1,8 veces mayor que *E. viminalis*). Las fibras fueron de tamaño intermedio, resultando en un área de pared ocupada y un porcentaje de fibras en el total del tejido similares a los de *E. grandis*, y menores que en *E. viminalis* (15 y 30% menos que *E. viminalis* en % APO y % de fibras). En la proporción de tejidos, se destacó principalmente por la alta proporción de radios, con diferencias significativas sólo con *E. grandis* (2 veces más radios) (Tabla 1, Figuras 1 E y F).

Como se esperaba en función de los antecedentes para las distintas especies, la densidad básica de la madera fue significativamente menor en *E. grandis* (1,6 veces menor que *E. viminalis*), intermedia en *E. globulus* (1,2 veces menor que *E. viminalis*) y mayor en *E. viminalis*, en un rango que fue de los 0,420 a los 0,665 g cm^{-3} aproximadamente (Tabla 1).

La anatomía general y los valores de la biometría celular y densidad básica observados en este trabajo se hallan dentro del rango de valores publicados en la bibliografía para las especies bajo estudio (Dadswell, 1972; Villegas & Rivera, 2002; Pirralho et al., 2014).

Las diferencias interespecíficas halladas se presentan en todas las variables anatómicas cuantitativas (excepto % vasos) y en la densidad de la madera, en un rango de magnitudes que van desde 1,1 a 2 veces de diferencia. Estos resultados están en concordancia con los trabajos citados de diferenciación de especies

Tabla 1. Morfometría de fibras, vasos, área de pared, porcentaje de tejidos y densidad básica de la madera para tres especies de *Eucalyptus* cultivadas en Argentina. Media \pm desvío estándar. EF: espesor pared fibras, AF: ancho fibras, LF: lumen de fibras, DV: diámetro vasos, AV: área individual de vasos, FV: frecuencia vasos, DiV: distancia intervascular, F: área y porcentaje de fibras, R: área y porcentaje de radios, V: área y porcentaje de vasos, TV: porcentaje traqueidas vasicéntricas, APO: área y % de pared ocupada, Den: densidad básica. *Las letras se leen horizontalmente y muestran diferencias significativas entre especies según el test de Tukey ($p < 0,05$).

	Variable	<i>E.grandis</i>	<i>E.viminalis</i>	<i>E.globulus</i>
Fibras	EF μm	3,21 b* $\pm 0,38$	2,23 a $\pm 0,28$	2,29 a $\pm 0,49$
	AF μm	19,73 c $\pm 2,38$	12,6 a $\pm 0,68$	13,94 b $\pm 0,80$
	LF μm	13,00 b $\pm 2,36$	8,14 a $\pm 0,53$	9,37 a $\pm 1,03$
Vasos	DV μm	115,46 c $\pm 19,72$	100,3 b $\pm 13,73$	84,08 a $\pm 17,21$
	AV μm^2	10743,38 c ± 3624	8222,17 b ± 2258	5767,02 a ± 2240
	FV $\text{n}^\circ.\text{mm}^{-1}$	14,43 b $\pm 8,45$	7,50 a $\pm 2,08$	11,88 ab $\pm 3,80$
	DiV μm	118,98 a $\pm 17,48$	183,49 c $\pm 15,82$	149,78 b $\pm 24,29$
Tejidos	F mm^2	0,073 b $\pm 0,005$	0,074 b $\pm 0,009$	0,053 a $\pm 0,002$
	(%)	(61%)	(63%)	(54%)
	V mm^2	0,002 a $\pm 0,001$	0,002 a $\pm 0,000$	0,002 a $\pm 0,001$
	(%)	(6%)	(5%)	(5%)
	R mm^2	0,006 a $\pm 0,001$	0,011 b $\pm 0,003$	0,012 b $\pm 0,003$
(%)	(6%)	(10%)	(12%)	
Área pared	TV %	3,92 a $\pm 1,85$	5,06 b $\pm 1,34$	5,37 b $\pm 1,15$
	APO mm^2	0,081 b $\pm 0,005$	0,088 c $\pm 0,007$	0,074 a $\pm 0,002$
(%)	(73%)	(78%)	(71%)	
Densidad	Den $\text{g}.\text{cm}^{-3}$	0,421 a $\pm 0,02$	0,665 c $\pm 0,05$	0,550 b $\pm 0,04$

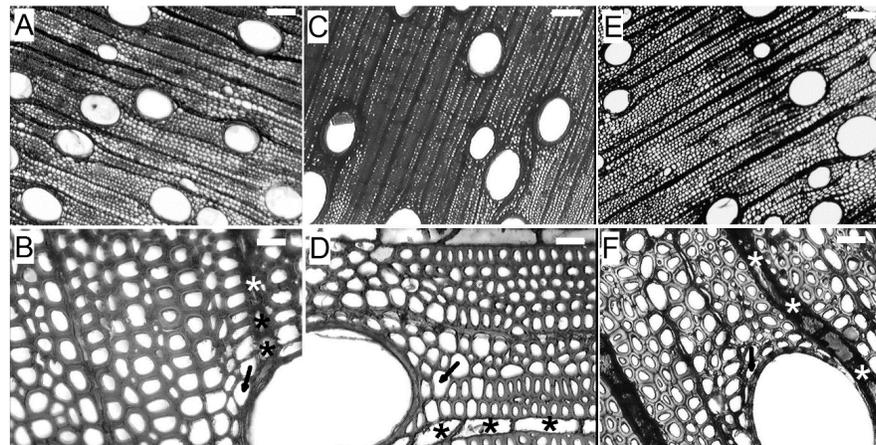


Figura 1. Imágenes en CT (panel superior: 4x; panel inferior: 20x) de *E. grandis* (A y B), *E. viminalis* (C y D), *E. globulus* (E y F). Las imágenes A, C y E muestran los poros solitarios, más numerosos en *E. grandis* (A). Las imágenes B, D y F muestran detalles de fibras, radios (estrellas) y traqueidas vasicéntricas (flechas). En *E. grandis* (B) las fibras son grandes (más anchas y de mayor lumen) y los radios muy angostos, en cambio en *E. viminalis* (D) y *E. globulus* (F) las fibras son pequeñas y los radios ocupan mayor porcentaje. En la imagen D se aprecia también la mayor proporción de traqueidas vasicéntricas que rodean el vaso. Barra en A, C y E=100 μm , barra en B, D y F=20 μm .

de *Eucalyptus* (Dadswell, 1972; Villegas & Rivera, 2002; Pirralho et al., 2014). Otros estudios de variaciones intraespecíficas en *E. globulus* demuestran también diferencias en los caracteres anatómicos cuantitativos entre clones que establecen rangos de calidad diferencial en productos forestales industriales como calidades de pulpa (Ramírez et al., 2009).

Relaciones entre variables

Los vasos (diámetro, área y frecuencia) se relacionaron negativamente y en forma moderada con los radios ($r = -0,44$, $p=0,001$; $r = -0,44$, $p=0,001$; $r = -0,31$, $p=0,008$, respectivamente), mientras que la distancia entre vasos solitarios y la cantidad de radios se relacionaron en forma positiva ($r=0,54$, $p=0,005$). Esto podría implicar que a menor área conductiva dada por el tamaño y cantidad de vasos, la estrategia de las especies de *Eucalyptus* sea aumentar la proporción de radios que conectan los vasos solitarios entre sí, y/o colaborando también en la conducción radial y reparación de embolismos. Existen otras relaciones significativas que podrían interpretarse en el mismo sentido, como por ejemplo, la relación negativa (aunque baja) entre frecuencia de vasos y porcentaje de traqueidas vasicéntricas ($r = -0,30$, $p=0,008$). Las correlaciones entre frecuencia de vasos y su tamaño (diámetro y área) no fueron significativas ($p=0,168$).

La densidad de la madera, como propiedad emergente de la combinatoria de algunas de las variables anatómicas, presentó una correlación alta y negativa con el espesor ($r = -0,69$, $p=0,0001$), el ancho ($r = -0,82$, $p=0,0001$) y el lumen de las fibras individuales ($r = -0,76$, $p=0,0001$). La relación negativa se debe principalmente a la mayor cantidad de fibras por unidad de superficie, y por consiguiente mayor área ocupada por paredes (APO), a medida que su tamaño disminuye. Asimismo, la correlación de la densidad de madera con los lúmenes de los vasos fue moderada y negativa, tanto con el diámetro y área de vasos ($r = -0,35$, $p=0,001$ y $r = -0,38$, $p=0,001$), como con la frecuencia de los mismos ($r = -0,45$, $p=0,0001$). Estas relaciones implican que a mayor cantidad y tamaño de vasos, la madera presenta menor cantidad de pared para el mismo volumen, por lo tanto, baja la densidad. La densidad se relacionó a su vez positivamente con el porcentaje de radios ($r = 0,63$, $p=0,0001$) y de traqueidas vasicéntricas ($r=0,31$, $p=0,006$) y negativamente con la distancia intervascular ($r = -0,37$, $p=0,001$).

Las relaciones entre variables halladas coinciden con las reportadas en la bibliografía, excepto la ausencia de correlación observada entre diámetro y frecuencia de vasos (Carlquist, 2012; Zanne et al., 2010).

Discriminación de las especies en base a la anatomía y densidad de la madera

El análisis discriminante, utilizado como herramienta exploratoria, permitió determinar que el conjunto de variables anatómicas analizadas junto a la densidad de la madera sirve para separar estas 3 especies (Figura 2).

De las 13 variables incorporadas al análisis, sólo 9 permitieron discriminar los 3 grupos ($p=0,0001$). Estas variables son: densidad de la madera, espesor pared de fibras, área y diámetro de vasos, distancia

intervascular, proporción de tejidos (fibras, vasos y radios) y área de pared ocupada.

Las variables densidad y distancia intervascular se correlacionan con el eje 1 ($r = -0,30$ y $r = -0,21$ respectivamente), mientras que las variables diámetro y área de vasos individual ($r=0,32$ y $r=0,30$), espesor de fibras ($r=0,26$), área de pared ocupada ($r=0,37$) y área de fibras ($r=0,38$) se correlacionan con el eje 2. Área de radios y vasos tienen correlaciones similares en ambos ejes.

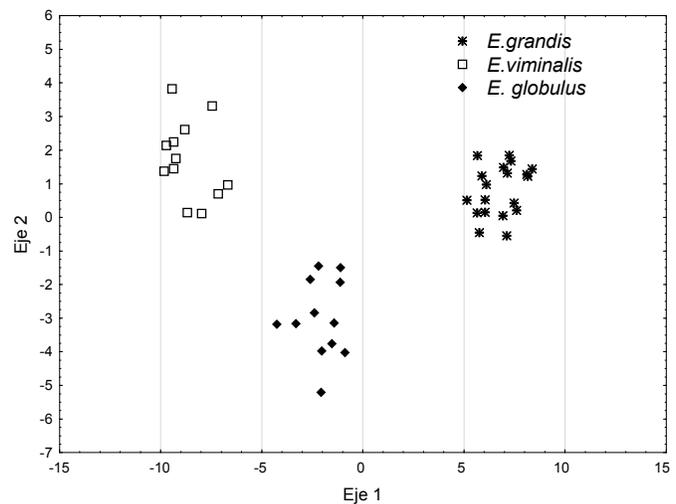


Figura 2. Separación de las 3 especies según los ejes 1 y 2 del análisis discriminante

La separación de las especies lograda permite inferir que las variaciones interespecíficas de las variables anatómicas y densidad de la madera son mayores que las posibles variaciones intraespecíficas que presentan estos árboles adultos creciendo en sus respectivos sitios de implantación.

La anatomía y densidad de la madera: ¿indicadores de la resistencia diferencial al estrés en eucaliptos?

De acuerdo a las tendencias entre anatomía y función indicadas por Carlquist (2012) y que pueden aplicarse al género *Eucalyptus*, la presencia de vasos solitarios rodeados de traqueidas vasicéntricas se observó en las tres especies. Si bien son muy pocos los estudios que relacionan la funcionalidad del xilema con la resistencia general al estrés en *Eucalyptus*, se ha encontrado que, como sucede con otras especies leñosas (Pockman & Sperry, 2000), las relaciones hídricas y la vulnerabilidad a la cavitación en particular, son claves para explicar eventos de mortalidad ante condiciones de sequía extrema en especies de este género en bosques nativos (Rice et al., 2004; Poot & Veneklaas, 2013) o en plantaciones (Vander Willigen & Pammenter, 1998). Por lo tanto, es de esperarse que las diferencias en los requerimientos ecológicos de las especies aquí estudiadas puedan deberse –al menos en parte– a una resistencia diferencial al estrés dada por una vulnerabilidad a la cavitación y/o capacidad de reparación de embolismos diferenciales entre ellas. De

ser así, la anatomía de la madera podría ser un indicador de ello, tal como queda evidenciado en algunas de las tendencias observadas: proporción de traqueidas vasicéntricas, tamaño y número de vasos, proporción de radios y densidad de la madera, tendencias que son citadas por la bibliografía para una amplia variedad de familias de angiospermas leñosas (Baas, 1982; Carlquist, 1984, 1987, 2012; Wheeler & Holbrook, 2007; Sano et al., 2011; Alves & Angyalossy-Alonso, 2002; Kallarachal et al., 2013).

Así, se observa que *E. grandis*, especie de alta vulnerabilidad a la cavitación (P50 en torno a -1,5 / -1,3 MPa (Tesón et al., 2012; Pammenter & Vander Willigen, 1998)), se caracterizó por una alta fracción de lúmenes, distribuida en muchos vasos cercanos entre sí de diámetro medio grande, y el menor porcentaje de traqueidas vasicéntricas como sistema de conducción subsidiario. También presentó la menor cantidad de parénquima en términos de porcentaje de radios y la menor densidad de madera, tendencias halladas en especies de ambientes cálidos con disponibilidad de agua (Baas, 1982; Alves & Angyalossy-Alonso, 2002). Este menor porcentaje de radios podría influir negativamente en la reparación de embolismos; sin embargo, no se pudo cuantificar el porcentaje de parénquima axial que podría tener un rol determinante en esta función y que suele aumentar en especies con alta capacidad de conducción de agua (Zheng & Martínez Cabrera, 2013). La baja densidad de madera de esta especie sería consistente con una alta capacitancia, es decir, con una alta capacidad de aporte de agua desde las células que rodean a los vasos hacia los mismos para disminuir las tensiones en el xilema, lo que permitiría mantener conductividad hidráulica (y fijación de C) aún en las condiciones de alta demanda evaporativa del aire propias de los sitios donde se la cultiva. Asimismo, sus vasos grandes y en alta frecuencia con consistentes con antecedentes de un alto uso de agua por parte de esta especie en sitios productivos (Teson et al., 2011), lo que se condice con sus altísimas tasas de crecimiento. Tal como lo han propuesto Vander Willigen & Pammenter (1998), la tendencia general de resistencia al estrés en esta especie sería la de "evitación" (Levitt, 1980), sugerida por la alta vulnerabilidad a la cavitación, pero compensada por alta conductividad hidráulica de la madera y alta capacitancia que permiten disminuir tensiones en el xilema (Meinzer & McCulloh, 2013).

La especie ecológicamente más resistente al estrés de las estudiadas es *E. viminalis*, la que presentó menos vasos que *E. grandis*, pero de diámetro intermedio entre las especies estudiadas, más traqueidas vasicéntricas que éste y una proporción intermedia de radios que podrían intervenir en la reparación de embolismos. Asimismo, los vasos estuvieron alejados entre sí, en términos comparativos con las otras dos especies, disminuyendo posiblemente la probabilidad de propagación de embolismos entre ellos. La densidad de su madera fue la más alta, propiedad que se asocia en la bibliografía con una mayor resistencia a la cavitación (es decir, menor vulnerabilidad) (Hacke et al., 2001), lo que en especies angiospermas estaría relacionado con el refuerzo de las paredes de los vasos necesario para evitar la implosión de los mismos cuando existe una diferencia de presión a ambos lados

de la pared entre un vaso en tensión y uno vecino cavitado. Sin embargo, la presencia de vasos solitarios en los eucaliptos sugiere que la teoría general propuesta no se aplica a este tipo de anatomía, en la que no existe la posibilidad de que un vaso cavitado esté contiguo pared con pared a uno bajo tensión. Otro estudio, que podría ser aplicable a los eucaliptos, sugiere la importancia de la densidad de la madera en la resistencia a la cavitación a través del aporte de la matriz de fibras al mantenimiento de la integridad hidráulica en condiciones de altas tensiones (Jacobsen et al., 2005). Se requieren estudios específicos en especies de vasos solitarios que permitan cuantificar el aporte de la matriz de fibras y traqueidas que rodean a los vasos en la evitación de la explosión (y no la implosión propuesta por Hacke et al. (2001)) cuando éstos cavitan al producirse un desequilibrio de presiones a ambos lados de la pared de los mismos. De acuerdo la anatomía de *E. viminalis* se podría inferir conductividades hidráulicas de la madera relativamente altas (aunque menores que en *E. grandis*), con una baja vulnerabilidad a la cavitación, y una menor capacitancia general. Datos preliminares indican que el P50 de esta especie sería mucho menor (P50 entre -3,2 y -4,45 MPa) que en *E. grandis* (Barotto et al., 2014), apoyando las tendencias deducidas a partir de la anatomía. De acuerdo con estos resultados, esta especie presentaría una estrategia más tolerante del estrés hídrico (según los mecanismos revisados en Meinzer & McCulloh, 2013), permitiendo el mantenimiento del intercambio gaseoso (y por ende, del crecimiento) en condiciones de déficit hídrico en la atmósfera y/o el suelo.

La especie *E. globulus* presentó vasos pequeños y densidad de madera intermedia entre las otras especies, y se destacó por una alta proporción de parénquima radial. Los vasos de pequeño diámetro y la presencia de parénquima no se condicen con su alta susceptibilidad a heladas, en términos comparados con *E. viminalis*, aunque sí en relación con *E. grandis*. Por otro lado, los antecedentes de vulnerabilidad a la cavitación por sequía publicados para esta especie corresponden a estaquillas enraizadas (Pita et al., 2003), y lo presentan como una especie altamente vulnerable (P50 en torno a -1 MPa), aún más que *E. grandis*. Sin embargo, la anatomía encontrada en los árboles aquí estudiados (de entre 11 y 15 años) de edad sugiere una menor vulnerabilidad a la cavitación que esta especie, resultado que es coincidente con mediciones preliminares de esta variable en árboles adultos (Barotto et al., 2014) que indicarían que tiene una vulnerabilidad más similar a la de *E. viminalis* que a *E. grandis* (P50 < a -2,5 MPa). Sus vasos de tamaño relativamente pequeño sugieren que es la especie de menor conductividad hidráulica (es decir, mayor resistencia al flujo de agua, lo que redundaría rápidamente en altas tensiones) de las tres estudiadas, lo que en conjunto con una menor densidad de madera que *E. viminalis*, la posiciona como la especie de menor resistencia al estrés ambiental de las tres. Si consideramos las condiciones de alta demanda evaporativa en las que crece *E. grandis*, y las de bajas precipitaciones y temperaturas extremas en las que se puede desarrollar *E. viminalis*, ambas superan a *E. globulus* en cuanto a resistencia general al estrés -

aunque en distintos rangos ambientales-, lo que es consistente con las inferencias realizadas a partir de la anatomía de la madera.

La interpretación funcional que se ha realizado en los párrafos precedentes requiere algunas consideraciones que restringen sus alcances. En primer lugar, aquí se han estudiado individuos de tres especies distintas creciendo cada una en su sitio habitual de desarrollo. Sin embargo, el proceso de formación de madera está afectado directamente por el ambiente e indirectamente por la respuesta fisiológica a nivel del cambium (Zobel & Jett, 1995). Existen antecedentes de estudios anatómicos en función de ciertas características ambientales en algunos eucaliptos que claramente muestran esta respuesta plástica del cambium ante condiciones ambientales variables (Drew et al., 2006, 2009; Searson et al., 2004; O'Grady et al., 2009). Por ello, es difícil saber en nuestros resultados cuánto de las características asignadas a la especie son en realidad producto de una respuesta plástica a su ambiente, el que seguramente varió de un lugar a otro exponiendo a las distintas especies a distintas condiciones de desarrollo para el cambium. Este tipo de "problema" en el análisis es usual; sin embargo, en cualquier análisis interespecífico, en el que normalmente se usan bases de datos con información proveniente de cada especie en su lugar de desarrollo. Sin embargo, el análisis discriminante realizado indicaría que existe una separación entre especies muy grande a nivel de los caracteres de madera estudiados, lo que refuerza la idea de que el efecto de la especie sería aún significativo al colocarlas en un ambiente común.

Por otro lado, si bien la madera puede tener un rol clave en la adaptación al ambiente en especies leñosas, y estar correlacionada con numerosos procesos fisiológicos (Kallarachal et al., 2013; O'Grady et al., 2009), hay que tomar en cuenta que el hábito foliar y las características de las hojas (ej. área foliar total y foliar específica, capacidad de ajuste osmótico) pueden moderar la influencia de la madera en la resistencia al estrés. Por ello, el valor predictivo de la anatomía de la madera debe analizarse siempre a la luz del conocimiento del conjunto de estrategias que pueda tener la planta para responder al ambiente (Carlquist, 2012).

CONCLUSIONES

Las diferencias en la anatomía de la madera y densidad halladas en las tres especies estudiadas podrían ser un indicador de su resistencia diferencial al estrés, y del tipo de estrategia (evitadora vs. tolerante) que desarrollan, tal como queda evidenciado en algunas de las tendencias observadas: tamaño y número de vasos, proporción de traqueidas vasicéntricas, proporción de radios y densidad de la madera.

Según las relaciones halladas entre vasos, traqueidas vasicéntricas y radios, a menor área conductiva, la estrategia de estas tres especies de *Eucalyptus* es aumentar la proporción de radios y traqueidas que conectan los vasos solitarios entre sí.

La variabilidad interespecífica de la densidad de la madera se debe principalmente a la mayor cantidad de

fibras por unidad de superficie, y por consiguiente, la mayor área ocupada por paredes a medida que el tamaño de las fibras disminuye. La relación de la densidad con el área conductiva presenta un compromiso negativo como es esperable en angiospermas según la bibliografía.

Se está trabajando en la generación de conocimiento acerca de la vulnerabilidad a la cavitación, reparación de embolismos y capacitancia para las tres especies bajo estudio, para las que existe poca o nula información previa. Desde el punto de vista anatómico, se deben dedicar esfuerzos a cuantificar el parénquima axial, así como la cuantificación de los radios en secciones tangenciales. Asimismo, experimentos con tinciones *in-vivo* para ver el rol de cada tipo de tejido en el movimiento de agua dentro de la planta en distintas condiciones ambientales pueden ayudar a dilucidar el rol de la madera en la respuesta al ambiente en estas especies y contribuir al desarrollo de criterios de selección de genotipos más adaptados al estrés abiótico.

Agradecimientos

A los Ing. Natalia Tesón y Julián Licata del INTA EEA Concordia, al Ing. Pablo Pathauer del INTA Castelar y a la Ing. Ftal. Dora Igartúa de la Universidad Nacional de Mar del Plata por los muestreos de la madera, o por proveer información y permitir el acceso a ensayos con *Eucalyptus* spp. Al Dr. Marcelo Arturi por su ayuda con el análisis estadístico.

REFERENCIAS

- Alves, E.S. & V. Angyalossy-Alonso.** 2002. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. IAWA J. 23: 391-418.
- Baas, P.** 1982. Systematic, phylogenetic and ecological wood anatomy – History and perspectives. In: P. Baas (ed.), New perspectives in wood anatomy, Springer. pp. 23-58.
- Barotto, A.J., S. Monteoliva, J. Gyenge & M.E. Fernández.** 2014. Relación entre vulnerabilidad a la cavitación y anatomía de la madera en tres especies del género *Eucalyptus*: resultados preliminares. Actas del XV Congreso Latinoamericano y XXX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, 21-24 septiembre 2014, Mar del Plata, Argentina.
- Brodersen, C.R. & A.J. Mc Elrone.** 2013. Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science* 4: 1-11.
- Carlquist, S.** 1984. Vessel grouping in dicotyledon woods: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10: 505–525.
- Carlquist, S.** 1985. Vasicentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions: review of vasicentric tracheids. *Aliso* 11: 37–68.
- Carlquist, S.** 1987. Diagonal and tangential vessel aggregations in wood: function and relationship to vasicentric tracheids. *Aliso* 11: 451–462.

- Carlquist, S.** 2012. How wood evolves. *Botany* 90: 901-940.
- Dadswell, H.E.** 1972. *The Anatomy of Eucalypt Woods*. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Australia.
- Drew, D.M. & N.W. Pammenter.** 2006. Vessel frequency, size and arrangement in two eucalypt clones growing at sites differing in water availability. *NZ Journal of Forestry* (November): 23-28.
- Drew, D.M., G.M. Downes, A.P. O'Grady, J. Read & D. Worledge.** 2009. High resolution temporal variation in wood properties in irrigated and non-irrigated *Eucalyptus globulus*. *Ann. For. Sci.* 66: 406-416.
- Hacke, U.G., J.S. Sperry, W.T. Pockman, S.D. Davis & K.A. McCulloh.** 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457-461.
- Iglesias-Trabado, G. & D. Wilstermann.** 2009. *Eucalyptus universalis*. Global cultivated eucalypt forests map 2009. <<http://git-forestry-blog.blogspot.com/2008/09/eucalyptus-global-map-2008-cultivated.html>>.
- Jacobsen, A.L., F.W. Ewers, R.B. Pratt, W.A. Paddock III & S.D. Davis.** 2005. Do Xylem Fibers Affect Vessel Cavitation Resistance? *Plant Physiology* 139: 546-556.
- Kallarackal, J., D.O. Otieno, B. Reineking, E.-Y. Jung, M.W.T. Schmidt, A. Granier & J.D. Tenhunen.** 2013. Functional convergence in water use of trees from different geographical regions: a meta-analysis. *Trees* 27: 787-799.
- Levitt, J.** 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol. II. Water, Radiation, Salt, and other Stresses. 2nd Ed. Academic Press Inc., NY, USA, 607 pp.
- Meinzer, F.C. & K.A. McCulloh.** 2013. Xylem recovery from drought-induced embolism: where is the hydraulic point of no return? *Tree Physiol* 33 (4): 331-334.
- O'Grady, A.P., P.G. Cook, D. Eamus, A. Duguid, J.D.H. Wischusen, T. Fass & D. Worledge.** 2009. Convergence of tree water use within an arid-zone woodland. *Oecologia* 160: 643-655.
- Pammenter, N.W. & C. Vander Willigen.** 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology* 18:589-593.
- Pita, P., A. Gascó & J.A. Pardos.** 2003. Xylem cavitation, leaf growth and leaf water potential in *Eucalyptus globulus* clones under well-watered and drought conditions. *Funct. Plant Biol.* 30: 891-899.
- Pirralho, M., D. Flores, V.B. Sousa, T. Quilhó, S. Knapic & H. Pereira.** 2014. Evaluation on paper making potential of nine *Eucalyptus* species based on wood anatomical features. *Industrial Crops and Products* 54: 327-334.
- Pockman, W.T. & J.S. Sperry.** 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany* 87: 1287-1299.
- Poot, P. & E.J. Veneklaas.** 2013. Species distribution and crown decline are associated with contrasting water relations in four common sympatric eucalypt species in southwestern Australia. *Plant Soil* 364: 409-423.
- Ramirez, M., J. Rodriguez, M. Peredo, S. Valenzuela & R. Mendonca.** 2009. Wood anatomy and biometric parameters variation of *Eucalyptus globulus* clones. *Wood Sci. Technol.* 43:131-141.
- Rice, K.J., S.L. Matzner, W. Byer & J.R. Brown.** 2004. Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia* 139: 190-198.
- SAGPyA.** 2013. Sector Forestal año 2012 (estadísticas). Disponible en: http://64.76.123.202/new/0-0/forestacion/_archivos/_econo/sector%20forestal%202012.pdf. Último acceso: abril 2015.
- Sano, Y., H. Morris, H. Shimada, L.P. Ronse de Craene & S. Jansen.** 2011. Anatomical features associated with water transport in imperforate tracheary elements of vessel-bearing angiosperms. *Ann. Bot.* 107: 953-964.
- Searson, M.J., D.S. Thomas, K.D. Montagu & J.P. Conroy.** 2004. Wood density and anatomy of water-limited eucalypts. *Tree Physiology* 24: 1295-1302.
- Tesón, N., S. Monteoliva, J. Licata & M.E. Fernandez.** 2011. Ecophysiological processes and wood anatomy related to growth and drought resistance in genotypes of *Eucalyptus grandis*. In: *Proceedings of IUFRO Working Group 2.08.03*. November 14-18, Porto Seguro, Brazil.
- Tesón, N., M.E. Fernández & J. Licata.** 2012. Resultados preliminares sobre la variación en vulnerabilidad a la cavitación por sequía en clones de *Eucalyptus grandis*. In: *Proceedings of Congress IUFRO 2012*. November 22-23. Pucón, Chile.
- Vander Willigen, C. & N.W. Pammenter.** 1998. Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus* spp. at contrasting sites. *Tree Physiol.* 18: 595-600.
- Villegas, M.S. & S.M. RIVERA.** 2002. Revisión xilológica de las principales especies del género *Eucalyptus* L'Herit. cultivadas en Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 105: 9-28.
- Wheeler, J.K. & N.M. Holbrook.** 2007. Cavitation and refilling. In: *A companion to plant physiology* (Eds) Taiz L. and Zeiger E. 5th ed., Sinauer.
- Zanne, A.E., M. Westoby, D.S. Falster, D.A. Ackerly, S.R. Loarie, S.E.J. Arnold & D. Coomes.** 2010. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *Amer. J. Bot.* 97: 207-21.
- Zheng, J. & H.I. Martínez Cabrera.** 2013. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany* 112: 927-935.
- Zobel, B.J. & J.B. Jett.** 1995. *Genetics of wood production*. Springer-Verlag, Germany.