



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Forestales – Programa de Magister



EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA Y TEMPERATURA SOBRE EL
DESPLIEGUE FOLIAR DE GENOTIPOS DE *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* e híbridos
con *Eucalyptus camaldulensis*

MATÍAS PATRICIO PINCHEIRA PÉREZ
Concepción – Chile
2013

Profesor Guía: Ph.D. Rafael Rubilar P.
Depto. de Silvicultura
Facultad de Ciencias Forestales



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Forestales – Programa de Magister



EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA Y TEMPERATURA SOBRE EL
DESPLIEGUE FOLIAR DE GENOTIPOS DE *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* e híbridos
con *Eucalyptus camaldulensis*

MATÍAS PATRICIO PINCHEIRA PÉREZ
Concepción – Chile
2013

Profesor Guía: Ph.D. Rafael Rubilar P.
Depto. de Silvicultura
Facultad de Ciencias Forestales

**EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA Y TEMPERATURA SOBRE
EL DESPLIEGUE FOLIAR DE GENOTIPOS DE *Eucalyptus globulus*,
Eucalyptus nitens e híbridos con *Eucalyptus camaldulensis***

Comisión evaluadora:

Rafael Rubilar P. (Profesor guía)

Ingeniero Forestal, Ph.D.

Jorge Cancino C. (Comisión evaluación)

Ingeniero Forestal, Dr.

León Bravo R. (Comisión evaluación)

Biólogo, Dr.



Director de Postgrado:

Darcy Ríos L.

Bióloga, Dra.

Decano Facultad de Ciencias Forestales:

Manuel Sánchez O.

Ingeniero Forestal, Dr.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	7
1.1 Área foliar como variable complementaria e indicadora de adaptabilidad.....	7
1.2 Modificaciones fisiológicas y morfológicas del follaje.....	8
1.3 Despliegue de área foliar	11
II. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
2.1 Descripción del material vegetal	14
2.2 Descripción del sitio de establecimiento	14
2.3 Diseño experimental.....	16
2.4 Mediciones y muestreos de despliegue de área foliar.....	16
2.5 Variables de medición continua	18
2.6 Análisis estadístico	18
2.6.1 Estimación y comparación de área foliar de hoja individual y agregada de rama.....	18
2.6.2 Determinación de la fenología del despliegue foliar.....	20
2.6.3 Determinación del efecto de la disponibilidad hídrica y temperatura sobre el despliegue foliar	21
III. RESULTADOS.....	23
3.1 Clima y contenido de humedad del suelo	23
3.2 Efecto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre las relaciones alométricas de estimación área foliar de hoja individual	25
3.3 Efecto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre las relaciones alométricas de estimación área foliar de agregada de rama	29
3.4 Fenología del despliegue de área foliar	33
i. Fenología del despliegue foliar de rama de primera temporada.....	33
ii. Fenología del despliegue foliar de rama de segunda temporada.....	36
iii. Máximo acumulado de área foliar de rama por temporada de crecimiento	38
3.5 Efecto de la disponibilidad hídrica y temperatura sobre el despliegue foliar	40
3.6 Efecto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre tasa de incremento foliar relativa de rama de primera temporada según temperatura media relativa acumulada durante la fase de crecimiento inicial	46
IV. DISCUSIÓN	48
4.1 Efecto de la disponibilidad hídrica sobre el área foliar de hoja y agregada de rama.....	48
4.2 Fenología del despliegue foliar.....	50
4.3 Efecto de la humedad de suelo y temperatura sobre el despliegue foliare.....	52
V. CONCLUSIONES	56
VI. APÉNDICES	58
VII. REFERENCIAS	63

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros del modelo [1] de área foliar de hoja por genotipo de <i>Eucalyptus</i> y condición de disponibilidad hídrica. Grupos <i>dummy</i> de genotipos determinados por condición.....	27
Tabla 2. Parámetros de cada grupo homogéneo de estimación del área foliar de hoja individual mediante segregación de pendiente e intercepción común por condición de disponibilidad hídrica.....	28
Tabla 3. Parámetros del modelo [4] de área foliar agregada de rama por genotipo de <i>Eucalyptus sp.</i> y condición de disponibilidad hídrica. Grupos <i>dummy</i> de genotipos determinados por condición.....	31
Tabla 4. Parámetros de cada grupo homogéneo de estimación el área foliar agregada de rama mediante segregación de pendiente e intercepción común por condición de disponibilidad hídrica.....	32
Tabla 5. Parámetros del modelo [5] de despliegue de área foliar relativa media de rama de primera temporada durante la fase de crecimiento inicial por genotipo de <i>Eucalyptus</i> y condición de disponibilidad hídrica. ..	47



ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Plano de localización del sitio de estudio, huerto semillero clonal Chumulco, Forestal Mininco S.A.....	15
Figura 2. Caracterización ambiental durante el periodo de evaluación del despliegue foliar de <i>Eucalyptus</i>	23
Figura 3. Variación del contenido de humedad del suelo en estrato de profundidad de 0 a 30 cm durante el periodo de evaluación del despliegue foliar de <i>Eucalyptus</i> según condición de disponibilidad hídrica	24
Figura 4. Relación lineal entre el área foliar de hoja (cm ²) y el producto entre la longitud y el ancho máximos de hoja (cm ²).....	26
Figura 5. Relación lineal entre el área foliar de hoja (cm ²) y el producto entre el diámetro cuadrático (mm ²) y la longitud total de rama (cm).....	30
Figura 6. Fases del despliegue foliar e incrementos quincenales acumulados de área foliar relativa (%) de ramas de primera temporada de crecimiento por genotipo de <i>Eucalyptus</i> evaluado intensivamente en condiciones con riego (CR) y sin riego (SR).	35
Figura 7. Fases del despliegue foliar e incrementos quincenales de área foliar relativa (%) de ramas seleccionadas durante la segunda temporada de crecimiento por genotipo de <i>Eucalyptus</i> evaluado intensivamente en condiciones con riego (CR) y sin riego (SR).	37
Figura 8. Área foliar total de rama promedio de primera temporada (a) y de segunda temporada (b) por genotipo de <i>Eucalyptus</i> evaluado en condiciones con riego (R) y sin riego (S).....	39
Figura 9. Efecto del contenido de humedad del suelo y temperatura media quincenal sobre el incremento de área foliar promedio durante la fase de crecimiento inicial de rama de primera temporada para todos los genotipos evaluados y para ambas condiciones de disponibilidad hídrica del suelo.....	40
Figura 10. Efecto del contenido de humedad del suelo y temperatura media quincenal sobre el incremento de área foliar promedio durante la fase de crecimiento inicial de rama de primera temporada para todos los genotipos evaluados por condición de disponibilidad hídrica del suelo.	41
Figura 11. Efecto del contenido de humedad del suelo y temperatura media quincenal sobre el incremento de área foliar promedio durante la fase de crecimiento inicial de rama de primera temporada por genotipo de <i>Eucalyptus globulus</i> (Eg), y condición de disponibilidad hídrica evaluadas.	43
Figura 12. Efecto del contenido de humedad del suelo y temperatura media quincenal sobre el incremento de área foliar promedio durante la fase de crecimiento inicial de rama de primera temporada de los híbridos de <i>E. nitens</i> × <i>E. camaldulensis</i> (EnxEc), <i>E. nitens</i> × <i>E. globulus</i> (EnxEg), y <i>E. nitens</i> (En).....	45

RESUMEN

En especies de rápido crecimiento el área foliar (*AF*) permite comparaciones de productividad eficientes entre individuos creciendo bajo condiciones de alta y baja disponibilidad de recursos. Su incremento se relaciona con factores tales como el agua disponible en el suelo, temperatura, radiación incidente, fotoperiodo y fertilidad del suelo, y es determinante sobre el balance de agua y carbono, vinculándose directamente con la productividad primaria potencial volumétrica y de biomasa total. No obstante, en *Eucalyptus* escasean antecedentes que correlacionen con exhaustividad el efecto de la disponibilidad hídrica y temperatura con su fenología de crecimiento, aun cuando su conocimiento pudiese minimizar los amplios márgenes de error asociados a los actuales criterios de selección genética, identificando especies, variedades y/o genotipos con mayor plasticidad ante factores de estrés, y mejorar la selección de sitios de establecimiento potenciales. En este contexto, esta investigación analizó el incremento y senescencia foliar de diez genotipos de *Eucalyptus*, bajo dos condiciones de humedad de suelo, con y sin riego. El conjunto incluyó: seis genotipos de *E. globulus*, dos de baja, dos de media y dos de alta productividad volumétrica; un *E. nitens* de origen semilla; y tres híbridos (*E. nitens* × *E. globulus*, *E. camaldulensis* × *E. globulus* y *E. nitens* × *E. camaldulensis*). Para ello, en una muestra de ramas seleccionadas en la primera y segunda temporada de crecimiento en forma no destructiva se cuantificó los incrementos y decrecimientos absolutos y relativos de área foliar, por medio de relaciones alométricas establecidas entre las dimensiones lineales de hoja y rama, y su área foliar individual y total, respectivamente. El objetivo general del estudio fue establecer el efecto de la disponibilidad hídrica del suelo y temperatura sobre el despliegue foliar de genotipos de *Eucalyptus sp.*, bajo la hipótesis que la disponibilidad hídrica del suelo modifica la fenología del despliegue foliar de genotipos de *Eucalyptus* con alta sensibilidad a bajas temperaturas, mientras que en genotipos con baja sensibilidad a bajas temperaturas se mantiene constante. El método de estimación no destructivo resultó eficiente para la estimación del incremento foliar. Transcurridos 21 meses de crecimiento de las plantas en terreno, sobre ramas de primera temporada fueron identificadas diferencias en la existencia y extensión de fases fenológicas de crecimiento. Con riego, se identificó una fase de crecimiento inicial, seguida de una de recesión invernal, y una de senescencia. Mientras que sin riego se observó una fase adicional de crecimiento de segunda temporada. En ramas de segunda temporada se observó una fase de crecimiento y recesión, junto con una irregularidad en la morfología de las curvas de incremento

foliar relativo acumulado. El área foliar absoluta de ramas de primera temporada de los genotipos establecidos con riego resultó significativamente superior a sus pares establecidos sin riego. A nivel general, fueron identificadas dos condiciones límites de expresión de máximas tasas de incremento foliar absoluta, la primera a razón de la combinación promedio de 25% de humedad de suelo y 25,5°C, y la segunda a razón de 30% de humedad y 21,5°C. Entre condiciones con y sin riego fueron identificadas diferencias significativas en magnitud de incrementos foliares quincenales generales para el conjunto de genotipos analizados. Entre genotipos de *E. globulus* por condición fueron identificadas similitudes de límites de expresión de máximos crecimiento foliares según preclasificación de productividad volumétrica, mientras que los genotipos *E. nitens* × *E. camaldulensis*, *E. nitens* × *E. globulus*, y *E. nitens* fueron los que presentaron una mayor amplitud de intervalos de disponibilidad hídrica y temperatura media de expresión de máximo crecimiento foliar.

Palabras claves: fenología foliar, tasas de incremento foliar, disponibilidad de recursos.



I. INTRODUCCIÓN

La evaluación de las mejoras y respuestas genéticas de plantaciones forestales clonales es temática de discusión y perfeccionamiento constante. Los rápidos avances en la selección de la especie y genotipo a establecer centrados en superar las restricciones del sitio que limitan el crecimiento implican un aumento continuo en la eficiencia en el uso de los recursos, la productividad de los bosques, y la rentabilidad económica de la actividad forestal (Turner *et al.* 2001, Geldres & Schlatter 2004, Stape *et al.* 2004, Boyden *et al.* 2008, Gonçalves *et al.* 2008).

En este sentido, la selección genética tradicional basada en la selección masal de individuos plus con características deseadas resulta poco flexible a condiciones variables del medio como la temperatura y la disponibilidad hídrica. Esto se debe a que la precisión de las proyecciones empíricas de productividad quedan restringidas a sitios de establecimiento particulares, siendo necesario para lograr una buena calibración de los modelos de crecimiento tradicionales del seguimiento de individuos y rodales hasta edades avanzadas o final de la rotación, o el empleo de variables complementarias que permitan minimizar los amplios márgenes de error de las proyecciones hechas a partir de edades tempranas (Battaglia *et al.* 1998, Peng 2000, Peng *et al.* 2002, Landsberg 2003, Skovsgaard y Vanclay 2008, Miehle *et al.* 2009).

1.1 Área foliar como variable complementaria e indicadora de adaptabilidad

El complemento y aproximación de parámetros tales como la productividad de biomasa de planta individual y total de rodal mediante variables indicadoras de adaptabilidad a las condiciones del sitio como el área foliar permite ampliar el rango de aplicabilidad de los modelos de crecimiento tradicionales y acotar los errores de estimación de productividad futura en edades tempranas. Es un parámetro de crecimiento que puede ser determinado, modelado y relacionado en el tiempo directamente con las tasas de incremento y productividad primaria potencial volumétrica o de biomasa total neta y bruta, y las condiciones ambientales y de disponibilidad de recursos del sitio de crecimiento, como disponibilidad hídrica y temperatura (Medhurst y Beadle 2001, Whitehead y Beadle 2004, Roberts *et al.* 2005, Jiménez *et al.* 2006).

El área foliar constituye una variable que permite cuantificar la plasticidad de la especie, variedad y/o genotipo, a distintos niveles de estrés y variaciones en disponibilidad de recursos determinantes del sitio como el agua disponible en el suelo, temperatura, radiación incidente, fotoperíodo y fertilidad del sitio (Chaves *et al.* 2003, Flores y Allen 2004, Hubbard *et al.* 2010). En el caso de especies de rápido crecimiento, el área foliar permite comparar la eficiencia en la adquisición de recursos durante las etapas de crecimiento de genotipos e individuos establecidos bajo condiciones de disponibilidad contrastantes (Allen & Albaugh 1999, Merchant *et al.* 2007, Boyden *et al.* 2008).

1.2 Modificaciones fisiológicas y morfológicas del follaje

Según la disponibilidad de recursos del medio de crecimiento se identifican numerosos cambios en la fisiología y atributos morfológicos del follaje que en el corto y largo plazo determinan variaciones en la productividad total de la planta (White *et al.* 1996, Osorio *et al.* 1998, White *et al.* 2010).

Bajo condiciones de estrés hídrico y temperaturas extremas se observa una disminución de productividad total de la planta, la cual es compensada mediante la variación de la eficiencia en el uso del agua (WUE) y la eficiencia en el uso de la luz (LUE), lograda a su vez mediante la modificación de las tasas de evapotranspiración, y variaciones en el aprovechamiento de la radiación incidente (Hovenden y Vander Schoor 2003, Jiménez *et al.* 2006, Migalina *et al.* 2008).

Resultados obtenidos en la evaluación de la eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE_i) de *Eucalyptus* demuestran que su modificación ante una variación en las condiciones del medio permite una clara diferenciación entre genotipos. Genotipos de *E. globulus* e híbridos de *E. globulus* × *E. nitens* han presentado amplios rangos de variación en WUE_i bajo condiciones de estrés hídrico (Navarrete-Campos 2012). Existen grupos de genotipos capaces de aumentar la WUE_i bajo condiciones de sequía, respuesta que se explica por su capacidad, bajo condiciones restrictivas, de duplicar las tasas promedio de fotosíntesis neta (A), manteniendo similares tasas de transpiración (E) y conductancia estomática (g_s), respuesta explicada por un incremento en la

eficiencia en asimilación de CO₂ bajo condiciones de humedad limitada (Li 2000, Navarrete-Campos 2012, Chaves *et al.* 2003).

Del mismo modo, estudios que profundizan las modificaciones fisiológicas y morfológicas sobre el follaje juvenil y adulto, y también la fenología del despliegue foliar de plantas de *Eucalyptus*, han demostrado la existencia de interrelaciones significativas entre la conductancia estomática (g_s), fotosíntesis neta (A_n), concentración de nitrógeno foliar (N), área foliar específica (AFE) y el periodo de tiempo en que las hojas son funcionalmente eficientes (England y Attiwill 2011). Estas interrelaciones han sido identificadas en otras especies, entre ellas especies arbóreas tropicales, sobre las cuales se establece la estimación de la fotosíntesis neta a partir de atributos como las concentraciones de nitrógeno foliar y el AFE (Reich *et al.* 1993, Reich *et al.* 1999). Siendo posible esperar que mayores valores masa seca por unidad de área foliar correlacionen una mayor concentración de nitrógeno y por ende una mayor fotosíntesis neta (Reich *et al.* 1994, Reich 1995, Terashima e Hirotsuka 1995, Reich *et al.* 1998, Reich *et al.* 2003,).

Por otra parte, en el caso de plántulas de *E. globulus* creciendo bajo condiciones controladas, se ha demostrado que una disminución en el agua disponible y un aumento de la temperatura ambiente induce la acumulación de solutos en el medio intracelular modificando la turgencia y restringiendo la expansión celular. Así, las consecuentes variaciones en permeabilidad y resistencia de las membranas intracelulares, plasmáticas y paredes celulares modifican los mecanismos de difusión y el transporte en y entre células adyacentes, lo que a nivel agregado de tejido y órgano se traduce en una disminución del crecimiento total (White *et al.* 2000, Wikberg y Ögren 2007, Ali *et al.* 2009).

Como tendencia general se ha observado que a mayor disponibilidad de recursos (ej.: agua y luz) es de esperar un mayor crecimiento y tamaño a nivel celular, y por ende de la biomasa foliar, fustal y radicular. Sin embargo, la cuantificación de la magnitud de los diferenciales de respuesta y su correlación con la productividad total de la planta en el largo plazo, en especial sobre especies y genotipos de *Eucalyptus*, constituye una materia de discusión (Pita y Pardos 2001, Coopman *et al.* 2010).

En clones de *E. globulus* se ha observado que la disminución de la disponibilidad hídrica y temperatura constituyen precursores de la reducción de las tasas de crecimiento y del tamaño final de las hojas (Osorio *et al.* 1998). Así, el estrés hídrico prolongado modifica la turgencia celular, la densidad y tamaño de las células del mesófilo y epidermis, limitando físicamente la expansión de la hoja (Guarnaschelli *et al.* 2003, Guarnaschelli *et al.* 2006). Esta reducción de tamaño sumada a un aumento de la regulación de la apertura y cierre estomático inicial frente a condiciones de estrés hídrico constituye un mecanismo de adaptación que permite a la planta controlar la pérdida de agua, pero hasta un punto en que el equilibrio hídrico interno de la planta se rompe determinado cambios irreversibles de degeneración y muerte celular (Ewers *et al.* 2000, Wikberg y Ögren 2007, Coopman *et al.* 2008).

Los mecanismos de respuesta desarrollados por las plantas ante factores de estrés también se extienden a la modificación de los patrones de distribución de biomasa. Es posible identificar que a mayor plasticidad de la especie o genotipo ante cambios en las condiciones del medio de crecimiento mayor es su capacidad de reasignación de la biomasa hacia el tallo y follaje cuando la ganancia de carbono de la parte aérea se ve afectada por una baja disponibilidad de recursos sobre el suelo (luz y CO₂, principalmente), y/o reasignación hacia las raíces cuando la disponibilidad de recursos tales como el agua y nutrientes son bajos (Reich 2002, Camargo y Rodríguez 2006).

En el caso de plántulas propagadas vegetativamente de *E. globulus* se han registrado variaciones significativas de biomasa seca total acumulada en respuesta a distintos regímenes de riego luego de siete semanas de crecimiento controlado (temperatura día/noche de 22/16 °C y humedad relativa sobre 60%) posteriores a 11 meses de viverización. A su vez, entre plantas desarrolladas bajo condiciones de alta disponibilidad hídrica (supliendo la totalidad del agua evapotranspirada) y de baja disponibilidad (supliendo el 50% del agua evapotranspirada), las diferencias de masa seca final resultan cercanas al 46%. Similares resultados ocurrieron con la producción de masa foliar total, cuyas diferencias resultan cercanas a 63% (Costa e Silva *et al.* 2004).

La modificación de los patrones de asignación de biomasa aérea y su relación con la sensibilidad al frío ha sido cuantificada en plantaciones de *Eucalyptus* establecidas en Australia. Diferencias

significativas en índice de área foliar máximo entre *E. globulus* y *E. nitens* son atribuibles a la interacción de los factores déficit hídrico y temperatura media anual, y la sensibilidad de cada especie al frío (Bataglia *et al.* 1998). En *E. globulus* la reducción de área foliar total desplegada es determinada por el aumento del déficit hídrico bajo condiciones de temperatura media óptimas para la obtención del máximo foliar y máxima productividad total, observada entre los 13 y 14 °C, y se destaca una mayor susceptibilidad (menor resistencia al frío) en comparación a *E. nitens*, ya que en sitios con temperatura media bajo el óptimo (entre 8 y 10 °C), este último logra entre un 10 y 15 % más de intercepción de la radiación incidente, y una menor incidencia de daño por helada (Bataglia *et al.* 1996, Bataglia *et al.* 1998).

En hojas juveniles de plantas de *E. globulus* desarrolladas durante las primeras temporadas de crecimiento han sido identificadas variaciones morfológicas orientadas a un engrosamiento cuticular y reducción de la superficie de hoja individual como respuesta a la sequía y altas temperaturas. Estos cambios conllevan al igual que en condiciones controladas, reducciones del área foliar agregada de rama y total de copa. Estas adaptaciones se repiten en hojas adultas, sumando a ellas el efecto del dimorfismo foliar y el aumento cuticular, esto favorece la maximización de la intercepción lumínica, la minimización de la resistencia de la copa al viento, un aumento de la eficiencia en la disipación de la temperatura cuando la radiación incidente es máxima y por consiguiente la mantención del estado hídrico de la planta (Farrell *et al.* 1996, King 1999, Allen 2000, Chaves *et al.* 2003, Allen *et al.* 2005).

1.3 Despliegue de área foliar

Aun cuando la productividad de la planta está relacionada a la intercepción lumínica mediante su masa de follaje e índice de área foliar, a diferencia de lo ocurrido en especies de género *Pinus*, el conocimiento respecto al efecto de la modificación de los recursos del sitio y factores ambientales sobre la fenología del despliegue foliar de especies variedades y genotipos de *Eucalyptus* con alta resolución temporal es escaso. En ensayos de fertilización y riego aplicados a plantaciones de *Pinus taeda* se han identificado variaciones en la fenología y área foliar total desplegada por temporada de crecimiento como respuesta a las condiciones ambientales y nutricionales del sitio. En rodales establecidos en Carolina del Norte en EE.UU. (NC) y en

Gobernador Virasoro en Argentina (GV), se ha determinado que la longevidad máxima de los fascículos por cohorte, incluyendo todos los crecimientos intermedios, resulta mayor en las poblaciones naturales de NC comparadas a las de GV (1019 y 991 días, respectivamente). A su vez, se ha identificado que el efecto de la adición de fósforo y nitrógeno sobre la longevidad máxima y media de las acículas es variable según cohorte de elongación intermedia ocurrida durante el año (Sampson *et al.* 2003, Albaugh *et al.* 2006, Albaugh *et al.* 2010).

En el caso de *Eucalyptus*, los estudios se centran en evaluaciones de carácter puntual o intervalos de tiempo que no reflejan las variaciones interanuales del crecimiento. Del mismo modo, las diferencias interespecíficas de crecimiento están influenciadas en su mayoría por diferencias en las características edáficas de los sitios de crecimiento, lo que impide la obtención de conclusiones certeras respecto a la real tolerancia de variedades y/o genotipos específicos a factores de estrés como la sequía, altas temperaturas, anegamiento, saturación lumínica, deficiencias nutricionales y salinidad (Farrel *et al.* 1996, Medhurst *et al.* 1999, White *et al.* 2000, Merchant *et al.* 2007).

Las referencias fenológicas foliares de mayor precisión en *Eucalyptus* corresponden a estudios de crecimiento de especies deciduas, semi-deciduas y siempreverdes efectuadas en la región de Darwin, sabana Australia. En ellas se caracterizó mediante el seguimiento de individuos de *E. miniata* y *E. tetradonta* (siempreverdes) la existencia de un patrón de despliegue foliar con una fase de pleno crecimiento durante el periodo de transición entre la estación seca y la lluviosa, seguida de una fase de recesión de crecimiento durante la época de mayor precipitación, y una fase que concentra la pérdida de follaje a mediados de la estación seca. Del mismo modo, durante la primera y segunda temporada de crecimiento fueron cuantificadas diferencias significativas en la fecha de inicio y el período de tiempo requerido por *E. miniata* para desplegar el máximo de área foliar, comenzando anticipadamente y siendo más corto respecto a *E. tetradonta* (Williams *et al.* 1997). Por otra parte, la caída de follaje fue correlacionada positivamente con la sensibilidad de los individuos a cambios bruscos en la humedad del suelo, cambios que interrumpen la continuidad de la conducción de agua y elementos elaborados a lo largo del tallo (ramillas), activando la abscisión del follaje senescente (Borchert 1994, Reich 1995, Williams *et al.* 1997, Wikberg y Ögren 2007).

Sin embargo, estudios que identifiquen y cuantifiquen estrategias de crecimiento y captura lumínica similares o distintas, y su relación en el tiempo con la sensibilidad de la especie y/o genotipo de *Eucalyptus* a cambios disponibilidad hídrica y temperatura no han sido realizados previamente. Por lo tanto, preguntas como, ¿cuál es el efecto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre el patrón fenológico de despliegue foliar?, ¿cómo varía el patrón de despliegue foliar entre especies y genotipos de *Eucalyptus* que presentan distintos niveles de sensibilidad al frío y la sequía?, ¿cuál es el efecto de una modificación del patrón fenológico de despliegue foliar sobre la productividad total de la planta?, y ¿cuál es la magnitud de la variación en producción foliar según especie y genotipo de *Eucalyptus* creciendo bajo condiciones de alta y baja disponibilidad hídrica del suelo?, no han sido respondidas.

El objetivo de este estudio fue establecer el efecto de la disponibilidad hídrica y temperatura sobre el despliegue foliar de genotipos de *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* e híbridos con *E. camaldulensis*. La hipótesis es que la disponibilidad hídrica del suelo modifica la fenología del despliegue foliar de genotipos de *Eucalyptus* con alta sensibilidad a bajas temperaturas, mientras que en genotipos con baja sensibilidad a bajas temperaturas se mantiene constante. Los objetivos específicos correspondieron a: i) modelar y estimar el área foliar de hoja individual y agregada de rama de genotipos de *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* e híbridos con *E. camaldulensis*, ii) establecer la fenología de despliegue foliar de *Eucalyptus sp.* bajo condiciones de alta y baja disponibilidad hídrica de suelo, durante las dos primeras temporadas de crecimiento, y iii) establecer el efecto de la disponibilidad hídrica y temperatura sobre el despliegue foliar de genotipos de *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* e híbridos con *E. camaldulensis*.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Descripción del material vegetal

Para el estudio se consideraron diez genotipos de *Eucalyptus* correspondientes a 240 plantas viverizadas por el programa de mejoramiento genético de Forestal Mininco S.A., Los Ángeles, Chile. Las plantas fueron producidas a partir de estacas establecidas en contenedores de 110 cm³, con sustrato de corteza de *Pinus radiata* D. Don compostada.

Los genotipos establecidos, clasificados según productividad volumétrica (evaluada previamente en ensayos clonales de Forestal Mininco S.A.), fueron dos *Eucalyptus globulus* (Eg) de alta (A1, A2), dos de media (M1, M2) y dos de baja (B1, B2) productividad, un *Eucalyptus nitens* (En) de origen semilla y tres híbridos de *E. nitens* y *E. globulus* (EnxEg), *E. camaldulensis* y *E. globulus* (EcxEg) y *E. nitens* y *E. camaldulensis* (EnxEc).

2.2 Descripción del sitio de establecimiento

El estudio fue establecido en el huerto semillero clonal Chumulco, propiedad de la empresa Forestal Mininco S.A. localizado en el secano interior de la provincia del Biobío, Chile (37°45' S y 72°18' O, 230 msnm), a 178 km al sureste de la ciudad de Concepción y 7 km al sur-oeste de la comuna de Mulchén (Fig. 1). El clima del área corresponde a templado cálido con estación seca y lluviosa de extensión semejantes, con una precipitación media anual de 1008 mm, y una temperatura máxima en enero (2009) de 37,5 °C, y mínima de -3 °C en julio (2010) (Fuente: Estación climática Chumulco, Forestal Mininco S.A.).

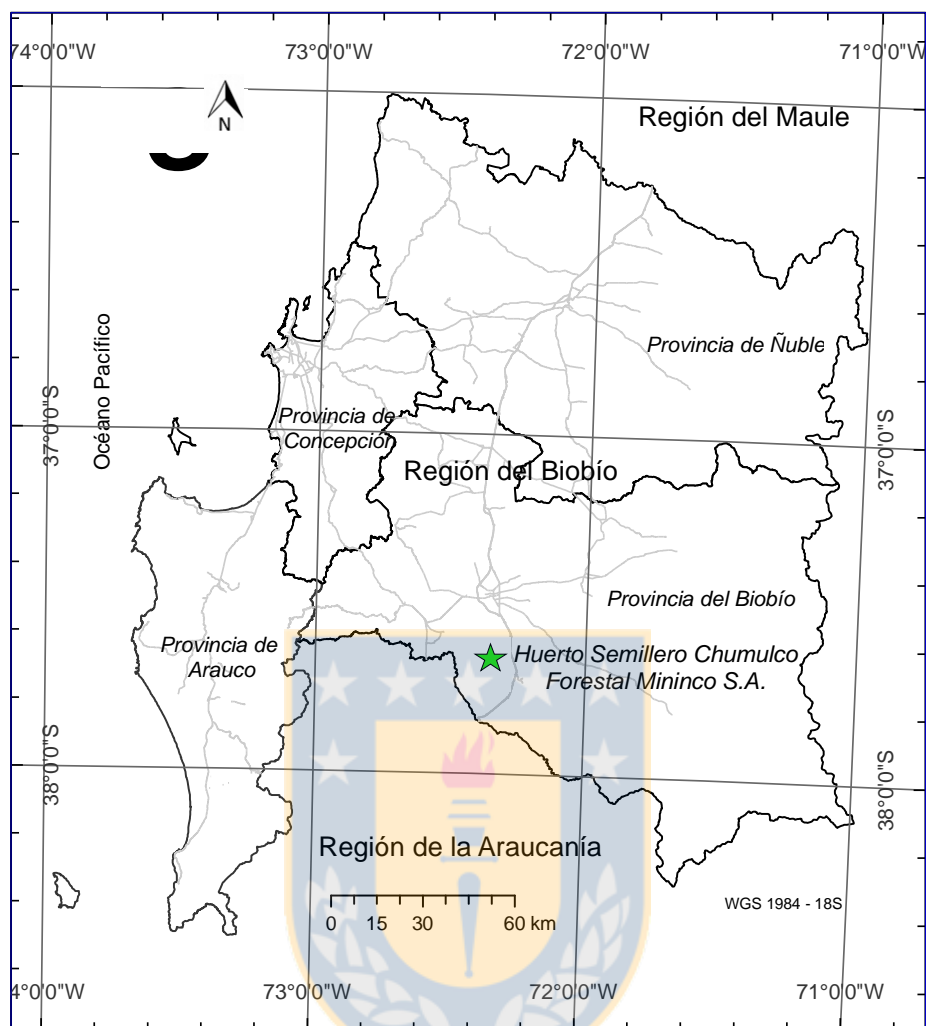


Figura 1. Plano de localización del sitio de estudio, huerto semillero clonal Chumulco, Forestal Mininco S.A.

El suelo del área de estudio corresponde a serie Collipulli, perteneciente al grupo de los rojo arcillosos (Alfisoles), desarrollados a partir de material piroclástico antiguo (CIREN 1999). Su textura es franco arcillosa a arcillosa. Su estructura superficial de 0 a 5 cm de profundidad (Hz A) granular, y de 5 a 100 cm (Hz. BA, B1 y B2) de bloques sub angulares. Los suelos presentan colores pardos rojizos a rojizos, moderadamente profundos a profundos, muy plásticos, con gran cantidad de agua aprovechable que aumenta en profundidad. Presenta un nivel moderado a alto de materia orgánica (4-8%), con una acidez fuerte a moderada (pH 5-6), una densidad aparente de $1,01 \text{ g cm}^{-3}$ de 0 a 30 cm, y promedio de 0 a 100 cm de profundidad de $1,14 \text{ g cm}^{-3}$.

2.3 Diseño experimental

Los diez genotipos de *Eucalyptus* evaluados fueron establecidos en agosto de 2008 a una densidad de 1667 plantas ha⁻¹, en dos sitios adyacentes (similares condiciones edafoclimáticas). El primer sitio mantuvo una condición de baja disponibilidad hídrica del suelo durante el período estival (sin riego), y el segundo mantuvo una condición semicontrolada de alta disponibilidad hídrica (con riego) regulada mediante riego por goteo entre los meses de septiembre y mayo.

Para el establecimiento se consideró un diseño de bloques adyacentes completos al azar, con restricción de no adyacencia de genotipos entre bloques, en un arreglo factorial de tratamientos (4 rametos × 10 genotipos × 3 bloques × 2 condiciones de humedad).

2.4 Mediciones y muestreos de despliegue de área foliar

Mediciones quincenales (± 5 días) durante 21 meses post establecimiento (entre diciembre de 2008 y agosto de 2010) sobre una selección aleatoria de 60 plantas (1 rameto × 10 genotipos × 3 bloques × 2 condiciones de humedad) fueron realizadas para todos los genotipos de *Eucalyptus*. En la primera temporada de crecimiento, para cada genotipo se evaluó en forma no destructiva el incremento y senescencia absoluta de la superficie foliar de dos ramas seleccionadas. La selección consideró cuantificar el área foliar de la primera rama de crecimiento inmediato post establecimiento desarrollada en orientación sobre hilera, y la primera desarrollada entre hileras. Iniciada la segunda temporada de crecimiento, una rama adicional seleccionada en posición entre hileras, fue incorporada como representativa del crecimiento de la segunda temporada.

El procedimiento no destructivo de cuantificación de área foliar de cada rama consideró la elaboración de relaciones alométricas para la estimación de la superficie de cada hoja individual, considerando como base sus dimensiones lineales, y su sumatoria para estimar el área foliar de rama individual. Quincenalmente, se cuantificó la elongación de cada hoja, en longitud máxima (L , ± 0.1 cm) y ancho máximo (A , ± 0.1 cm) utilizando regla milimetrada, y el crecimiento en diámetro basal de inserción de cada rama en el fuste (± 0.001 cm). Las mediciones de rama

fueron realizadas con pie de metro digital, y la longitud de internudos entre hojas, previamente definida como la distancia entre cada par de hojas (± 0.1 cm), fue medida con regla milimetrada.

Para la modelación y posterior estimación del área foliar de hoja (superficie de hoja) se utilizó un modelo básico de regresión lineal, cuya variable explicativa la conformó el producto entre el largo y el ancho máximo de hoja (Whitford *et al.* 1995, Torri *et al.* 2009, Spann y Heerema 2010). El procedimiento implicó la obtención de valores de área foliar de hoja individual de referencia para calibración del modelo mediante análisis fotográfico. El muestreo fue ejecutado durante la segunda quincena del mes de Julio del 2009, período correspondiente a la fase invernal de recesión del crecimiento de la primera temporada. Para ello se consideró una submuestra de follaje sin daño mecánico y/o pérdida de turgencia evidente, compuesta de 120 hojas por genotipo (20 hojas \times rameto seleccionado \times genotipo \times bloque \times condición de humedad), representativas del rango de distribución de tamaños de hoja observados para cual fueron recogidas mediciones y fotografías digitales.

El procedimiento de obtención de los valores de calibración mediante fotografías implicó la captura de una imagen digital por hoja directamente desde la planta, similar al principio óptico de la planimetría (Osorio 1998, Pincheira 2011). Para ello, se utilizó un cámara fotográfica *Canon A1100-IS* de 12.1 mega píxeles y una unidad de referencia rígida de color blanco de 30 \times 30 cm, con cuatro referencias espaciales de 10 cm, marcadas a 1 cm de cada uno de sus bordes, en condiciones homogéneas de perpendicularidad y luminosidad. La superficie individual de cada hoja fue aislada y determinada mediante análisis de imágenes fotográficas utilizando el software *SigmaScan Pro 5.0 ImageAnalysis Software DEMO* (SYSTAT, Richmond, CA, USA).

La senescencia de cada hoja fue registrada cuando el porcentaje de superficie marchita (seca) o con degradación mecánica fue mayor al 50% del área total, o en su defecto se identificó la cicatriz dejada en la rama por la abscisión de cada hoja.

2.5 Variables de medición continua

Para la caracterización y correlación de variables ambientales con el despliegue foliar durante el período de estudio se registraron diariamente las temperatura máxima y mínima (°C), precipitación (mm), radiación solar ($\text{MJ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y humedad relativa (%) utilizando una estación meteorológica (WS2-550) ubicada a 250 m lineales del ensayo (localización representativa de ambos sitios de establecimiento). Mediciones quincenales de humedad de suelo de 0 a 30 cm de profundidad, fueron realizadas utilizando un equipo TDR (Time Domain Reflectometry) mediante un 6050X3K1B Mini-TRASE (Soilmoisture Equipment Corp. Santa Barbara, CA, USA), y corregidas mediante muestreos de determinación de humedad gravimétrica.

2.6 Análisis estadístico

2.6.1 Estimación y comparación de área foliar de hoja individual y agregada de rama

El área foliar de hoja individual fue estimada en forma no destructiva y comparada mediante regresión lineal a tres niveles i) general, independiente del genotipo y condición de humedad, ii) por condición de humedad, independiente del genotipo, y iii) por genotipo y condición de humedad, previa comprobación de normalidad, y modelación y ponderación de heterogeneidad de varianza.

El efecto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre el área foliar total de hoja individual fue evaluado mediante la incorporación de *dummy variables* (variables indicadoras) sobre los parámetros del modelo básico de regresión lineal [1], ajustados por nivel de comparación. De esta manera, por condición de disponibilidad hídrica fueron conformados grupos de genotipos con alometría de hoja similar.

$$\text{Modelo 1: } y_i = b_0 + b_1(x_i) + e_i.$$

Donde,

y_i : corresponde al área foliar de hoja (cm^2),

x_i : corresponde al producto entre la longitud máxima (cm) y el ancho máximos de hoja (cm),
 b_0 y b_1 : coeficientes de regresión,
 e_i : residuo.

La heterogeneidad de varianza fue corregida mediante MCP (mínimos cuadrados ponderados), para ello se utilizó un factor de ponderación de desvíos (w_i). Según el comportamiento observado de la varianza los factores de ponderación considerados en el nivel i. y ii. correspondieron a la inversa de una función definida por el modelo lineal simple de segundo orden sin intercepto [2], mientras que los factores de ponderación utilizados en el nivel iii. correspondieron a la inversa de una función definida por el modelo lineal simple de primer orden sin intercepto [3]. Ambos modelos fueron ajustados a partir del área foliar promedio de hoja individual y su varianza por cuartil en el rango de distribución de la variable predictiva (Gujarati 2003), presentando las formas:

$$\text{Modelo 2: } y_i = b_1(x_i) + b_2(x_i^2) + e_i,$$

$$\text{Modelo 3: } y_i = b_1(x_i) + e_i.$$

Donde,

y_i : corresponde al área foliar individual de hoja (cm²),
 x_i : varianza cuartílica en el rango de distribución de la variable predictiva (cm²),
 b_1 y b_2 : coeficientes de regresión,
 e_i : residuo.

El efecto de la disponibilidad hídrica sobre la relación alométrica establecida entre el producto del diámetro cuadrático y longitud total de rama, y el área foliar agregada de rama fue establecido incorporando *dummy variables* sobre los parámetros del modelo básico de regresión [4]. Se consideró tres niveles de ajuste: i) general, independiente del genotipo y la condición de humedad, ii) por condición de humedad, independiente del genotipo, y iii) por genotipo y condición de humedad, previa comprobación de normalidad, y la corrección de heterogeneidad de varianza por nivel.

La variable explicatoria conformada por el producto entre el diámetro cuadrático y la longitud total de la rama consideró valores obtenidos quincenalmente durante la fase de crecimiento inicial de primera temporada. Adicionalmente, por condición de disponibilidad hídrica fueron conformados grupos de genotipos con relaciones alométricas foliares de rama similares utilizando el modelo:

$$\text{Modelo 4: } y_i = b_0 + b_1 (d_i^2 \cdot l_i) + e_i.$$

Donde,

- y_i : corresponde al área foliar agregada de rama (cm^2),
- d_i : corresponde al diámetro basal de rama (mm),
- l_i : corresponde a la longitud total de rama (cm),
- b_0 y b_1 : coeficientes de regresión,
- e_i : residuo.

2.6.2 Determinación de la fenología del despliegue foliar

El nivel implementado para la estimación de área foliar total de hoja de mejor de menor error fue utilizado para la estimación del área foliar agregada de rama de primera y segunda temporada de crecimiento mediante sumatoria de valores foliares individuales de cada hoja quincenalmente. Utilizando análisis gráfico de incrementos quincenales acumulados de área foliar relativa de rama promedio fueron identificadas y delimitadas en el tiempo fases fenológicas en el despliegue foliar por genotipo y condición de disponibilidad hídrica. Se identificaron tres fases correspondientes a: i) fase de crecimiento (incremento foliar), ii) fase de recesión (detención de crecimiento), y iii) fase de senescencia foliar (pérdida de vitalidad y caída de follaje).

Mediante análisis gráfico fueron diferenciados los totales absolutos de área foliar media de rama desplegados por temporada de crecimiento, por genotipo, y por condición de disponibilidad hídrica. Adicionalmente, mediante comparación de medias ($\alpha=0,05$) fueron establecidas diferencias significativas sobre el total de área foliar desplegada en ambas temporadas de crecimiento por genotipo entre condiciones de disponibilidad hídrica.

2.6.3 Determinación del efecto de la disponibilidad hídrica y temperatura sobre el despliegue foliar

Mediante análisis gráfico de superficie de respuesta (x, y, z) los incrementos absolutos quincenales de área foliar media de rama fueron categorizados en deciles y definidas las condiciones de humedad de suelo y temperatura media límites de expresión de máximas tasas de crecimiento. Para ello, se consideró la humedad quincenal de suelo (%) entre 0 y 30 cm de profundidad, y la temperatura media (°C) del período. Se evaluó tres niveles de análisis: i) general, independiente del genotipo, ii) por condición, y iii) por genotipo y condición. La definición de la amplitud de los deciles fue proporcional a la amplitud observada de z , sobre las variables x e y , según cada nivel de análisis.

Mediante ajustes y comparación de parámetros del modelación no lineal logístico de dos parámetros [5] se estableció el efecto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre la tasa de incremento foliar relativa, y temperatura media relativa acumulada necesaria para alcanzar el máximo foliar de rama. Para ello, el área foliar acumulada de rama de primera temporada de crecimiento fue relativizada respecto a su máximo foliar alcanzado durante el periodo de crecimiento inicial, y la temperatura media diaria acumulada fue relativizada respecto al total de temperatura acumulada durante el período.

Diferencias significativas fueron establecidas incorporando *dummy variables* sobre los parámetros de regresión del modelo de crecimiento no lineal [5], donde ' a ' representa la tasa de incremento foliar relativa, y ' b ' representa la escala de temperatura relativa acumulada requerida para lograr el máximo despliegue foliar. Se consideraron dos niveles de comparación: i) entre genotipos, por condición de disponibilidad hídrica, y ii) por genotipo, entre condiciones de disponibilidad hídrica. El modelo evaluado correspondió a:

$$\text{Modelo 5: } y_i = \frac{100}{(1 - b \cdot e^{-a \cdot x_i})}$$

Donde,

y_i : área foliar de rama relativa (% / quincena),

- x_i : temperatura media diaria relativa acumulada (% / quincena),
 a y b : parámetros de escala y forma ($x \geq a$, $b > 0$), y
 e : base de los logaritmos naturales.

Los análisis fueron realizados utilizando los programas de análisis estadísticos SAS 9.1 (SAS Institute Inc., NC, USA, 2002), JMP 8.0 (SAS Institute Inc., NC, USA, 2008), y el software SigmaPlot 10.0 software (SPSS Inc., IL, USA, 2006).



III. RESULTADOS

3.1 Clima y contenido de humedad del suelo

Todos los parámetros ambientales relacionados con el aumento de los niveles de estrés registraron sus máximos valores durante los meses de verano disminuyendo durante el periodo invernal (Fig. 2; Fig. 3). Durante el periodo de evaluación, las precipitaciones acumuladas cuantificadas fueron de 863,6 mm, concentrándose en los meses de otoño e invierno, patrón característico del área de estudio (Fig. 2a). Las variaciones de temperatura medias registraron el comportamiento típico de climas mediterráneos, donde las máximas se observaron durante los meses de enero y febrero de cada temporada, y las mínimas durante junio y julio (Fig. 2b). La radiación solar incidente fluctuó drásticamente durante el periodo de evaluación, observándose los máximos valores durante enero y los mínimos en los meses de junio y julio (Fig. 2c). La humedad relativa se mantuvo en promedio por sobre el 60% salvo durante los meses de enero y febrero de cada temporada (Fig. 2d).

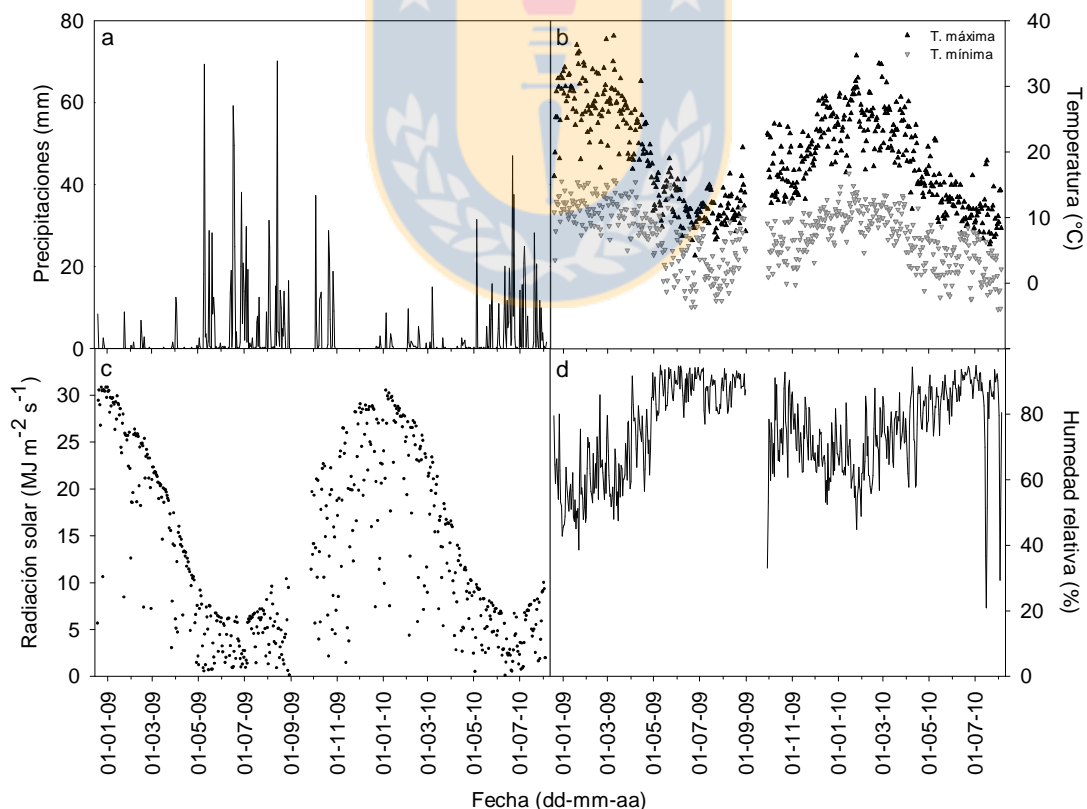


Figura 2. Caracterización ambiental durante el periodo de evaluación del despliegue foliar de *Eucalyptus* (fecha de inicio: 20-12-2008 y fecha de término: 05-08-2010).

Evaluada la disponibilidad hídrica del suelo se observó que con riego la humedad de suelo se mantuvo en promedio sobre un 3% y un 6% del punto de marchitez permanente (PMP) durante la primera y segunda temporada de crecimiento, respectivamente. No así sin riego, sitio que estuvo bajo el PMP en el período enero-febrero de la primera temporada y febrero-marzo de la segunda (Fig. 3). Los diferenciales de humedad entre condiciones de disponibilidad denotaron una tendencia al alza durante los meses de verano (período con riego). En el primer período de crecimiento (diciembre de 2008 - mayo de 2009), con riego fueron cuantificados 299,1 mm totales de agua disponible acumulados de 0 a 30 de profundidad equivalente a 3,8 veces el agua disponible sin riego (79,1 mm). Durante el periodo junio-octubre (2009) se observó una reducción del diferencial registrándose 368,2 y 260,0 mm de agua acumulados con y sin riego, respectivamente. En el segundo período de crecimiento (noviembre de 2009 - abril de 2010) se observó 3,8 veces más de agua disponible equivalente a un total de 271,0 y 71,2 mm con y sin riego, respectivamente.

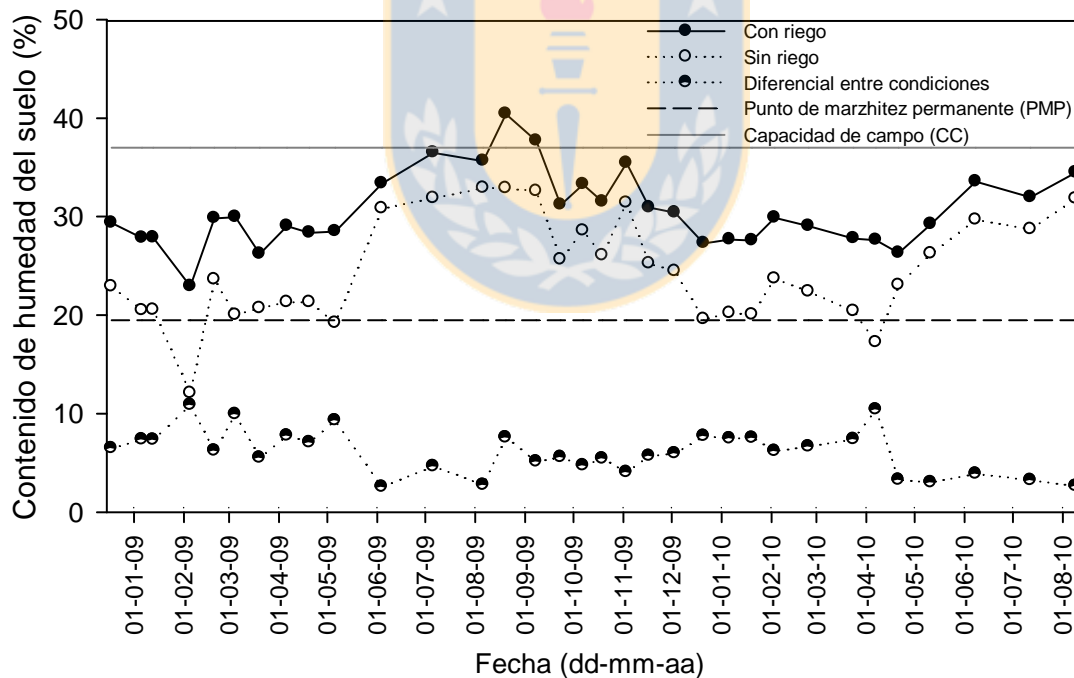


Figura 3. Variación del contenido de humedad del suelo en estrato de profundidad de 0 a 30 cm durante el periodo de evaluación del despliegue foliar de *Eucalyptus* según condición de disponibilidad hídrica (fecha de inicio: 20-12-2008 y fecha de término: 05-08-2010).

3.2 Efecto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre las relaciones alométricas de estimación área foliar de hoja individual

Sobre todos los genotipos de *Eucalyptus* evaluados se observó una relación lineal entre el producto entre el largo y ancho máximo de hoja, y su superficie individual. El modelo [1] resultó ser eficiente y parsimonioso favoreciendo una estimación precisa y exacta del área foliar de la hoja. La modelación y ponderación de la heterogeneidad de varianza resultó necesaria para asegurar exactitud en todas las estimaciones foliares realizadas a nivel general, por condición y por genotipo (detalles de ponderaciones por nivel de análisis se presentan en apéndice 6.1).

Ajustado el modelo [1] a nivel general (independiente de la condición de disponibilidad hídrica del suelo y genotipo) mediante MCP se obtuvo una pendiente (b_0) de $-1,12945 (\pm 0,18412)$ y un intercepto (b_1) de $0,75810 (\pm 0,0056)$. Ambos parámetros fueron altamente significativos ($P < 0,001$). El coeficiente de determinación del modelo ajustado fue de 0,96 y la raíz cuadrada media del error de $0,651 \text{ cm}^2$.

Las relaciones alométricas ajustadas mediante MCP por condición de disponibilidad hídrica resultaron significativamente distintas ($P < 0,001$). La pendiente del modelo [1] estimada para la condición de baja disponibilidad hídrica observó una diferencia de $-0,04847 \pm 0,01038$ respecto a la condición de alta disponibilidad. Esto sugiere que a similar combinatoria de dimensiones lineales la superficie individual total de hoja sin riego es menor. La diferencia en intercepto entre condiciones de disponibilidad de $0,60549 \pm 0,36345$ resultó no significativa ($P > 0,05$) (Fig. 4).

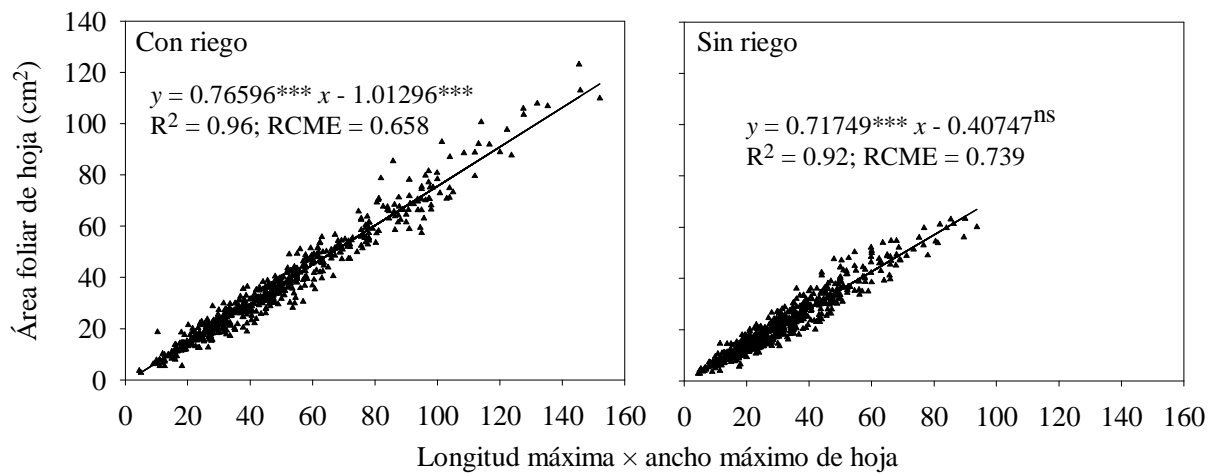


Figura 4. Relación lineal entre el área foliar de hoja (cm^2) y el producto entre la longitud y el ancho máximos de hoja (cm^2). R^2 : coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, ^{ns}: no significativo, ***: $P < 0,001$.

Las relaciones alométricas establecidas para la estimación del área foliar individual de hoja por genotipo entre condiciones de disponibilidad denotaron similitud de parámetros.

Entre condiciones con y sin riego sólo se observó una diferencia significativa a nivel de intercepto en los genotipos *EgAl* y *En*. En el caso de *EgAl* la diferencia en pendiente fue altamente significativa ($-0,08130 \pm 0,02532$, $P < 0,005$), similar a lo ocurrido con el intercepto cuya diferencia fue $2,35248 \pm 1,00396$ ($P < 0,05$). En el caso de *En* la diferencia en pendiente de $0,06327 \pm 0,03769$ resultó no significativa ($P > 0,05$), mientras que en intercepto fue de $-4,45431 \pm 1,45872$, y altamente significativa ($P < 0,005$) (tabla 1).

Identificados grupos de genotipos con alometría de hoja similar en la condición con riego a nivel de pendiente se identificaron tres subgrupos (a, b y c). Mientras que en intercepto se formó un solo gran grupo (a). Sin riego, en pendiente se identificaron tres subgrupos (A, B y C) y en intercepto dos (A y B). El coeficiente de determinación de las relaciones alométricas establecidas con riego superó para todos genotipos 0,94, en tanto que en condición sin riego superó un valor de 0,86. Para ambas condiciones la RCME fue menor a 1 cm^2 , excepto para *EcxEg* cuyo error medio sin riego fue de $1,025 \text{ cm}^2$ (tabla 1).

Tabla 1. Parámetros del modelo [1] de área foliar de hoja por genotipo de *Eucalyptus* y condición de disponibilidad hídrica. Grupos *dummy* de genotipos determinados por condición.

Condición	Genotipo	b_0	Grupo	b_1	Grupo	R ²	RCME
Con riego	EgA1	-0,92253 ^{ns}	a	0,75950***	a	0,98	0,642
	EgA2	0,77348 ^{ns}	a	0,73199***	a	0,95	0,763
	EgM1	-0,12837 ^{ns}	a	0,76897***	a	0,97	0,618
	EgM2	-1,26621 ^{ns}	a	0,76895***	a	0,94	0,800
	EgB1	-0,08407 ^{ns}	a	0,73617***	a	0,97	0,625
	EgB2	0,51249 ^{ns}	a	0,75287***	a	0,95	0,771
	En	1,37582 ^{ns}	a	0,78911***	b	0,96	0,869
	EnxEg	-0,84762 ^{ns}	a	0,77997***	a	0,98	0,619
	EnxEc	0,26293 ^{ns}	a	0,64797***	c	0,94	0,747
	EcxEg	0,22926 ^{ns}	a	0,64265***	c	0,94	0,919
Sin riego	EgA1	1,42995 ^{ns}	B	0,67819***	C	0,94	0,852
	EgA2	1,76160 ^{ns}	B	0,66642***	C	0,93	0,791
	EgM1	-1,34496*	A	0,77714***	A	0,93	0,707
	EgM2	0,87043 ^{ns}	B	0,71634***	A	0,89	0,839
	EgB1	-2,63259*	A	0,77682***	A	0,92	0,858
	EgB2	-0,45600 ^{ns}	B	0,72926***	A	0,91	0,912
	En	-3,07849**	A	0,85238***	A	0,93	0,757
	EnxEg	0,09388 ^{ns}	A	0,73021***	A	0,93	0,699
	EnxEc	0,13698 ^{ns}	B	0,61412***	B	0,97	0,668
	EcxEg	0,43034 ^{ns}	B	0,58470***	B	0,86	1,025

Modelo [1]: $y_i = b_0 + b_1 (x_i) + e_i$. y_i : corresponde al área foliar individual de hoja (cm²), x_i : producto entre la longitud máxima y el ancho máximos de hoja (cm²), b_0 y b_1 : coeficientes de regresión, e_i : residuo. R²: coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, ^{ns}: no significativo, *: $P < 0,05$, **: $P < 0,01$, ***: $P < 0,001$, Letras minúsculas y mayúsculas corresponden a grupos de genotipos similares en condición con riego y sin riego, respectivamente ($P < 0.05$). Códigos de *E. globulus* (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a *E. nitens* (En) e híbridos *E. nitens* × *E. globulus* (En x Eg), *E. nitens* × *E. camaldulensis* (En x Ec) y *E. camaldulensis* × *E. globulus* (Ec x Eg).

Reparametrizado el modelo [1] mediante segregación de pendiente e intercepción común, con riego se formaron tres grupos definitivos: el primero conformado por los genotipos *EgA1*, *EgA2*, *EgM1*, *EgM2*, *EgB1*, *EgB2* y *EnxEg*, el segundo por *En*, y el tercero por *EcxEg* y *EnxEc*. Sin riego se formaron cuatro: el primero conformado por *EgB1*, *EgM1*, *En* y *EnxEg*, el segundo por *EgB2* y *EgM2*, el tercero por *EcxEg* y *EnxEc*, y el cuarto por *EgA1* y *EgA2*. Para todos los grupos y ambas condiciones el coeficiente de determinación superó 0,94 y la RCME fue menor a 1 cm² (tabla 2).

Tabla 2. Parámetros de cada grupo homogéneo de estimación del área foliar de hoja individual mediante segregación de pendiente e intercepción común por condición de disponibilidad hídrica.

Condición	Parámetro	Grupo	Genotipo	Valor del parámetro	R ²	RCME
Con riego	b_0	a	EcxEg, EgA1, EgA2, EgM1, EgM2, EgB1, EgB2, En, EnxEc, EnxEg	0,16773 ($\pm 0,22396$) ^{ns}	0,94	0,748
		a	EgA1, EgA2, EgM1, EgM2, EgB1, EgB2, EnxEg	0,74800 ($\pm 0,00558$)***		
	b_1	b	En	0,80775 ($\pm 0,01579$)***		
		c	EcxEg, EnxEc	0,64715 ($\pm 0,01313$)***		
Sin riego	b_0	A	EgB1, EgM1, En, EnxEg	-0,62842 ($\pm 0,32710$) ^{ns}	0,94	0,836
		B	EcxEg, EgA1, EgA2, EgB2, EgM2, EnxEc	-0,13616 ($\pm 0,60488$) ^{ns}		
	b_1	A	EgB1, EgB2, EgM1, EgM2, En, EnxEg	0,74286 ($\pm 0,00986$)***		
		B	EcxEg, EnxEc	0,61288 ($\pm 0,02009$)***		
		C	EgA1, EgA2	0,71599 ($\pm 0,02068$)*		

Modelo [1]: $y_i = b_0 + b_1 (x_i) + e_i$. y_i : corresponde al área foliar individual de hoja (cm²), x_i : producto entre la longitud máxima y el ancho máximos de hoja (cm²), b_0 y b_1 : coeficientes de regresión, e_i : residuo. R²: coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, ^{ns}: no significativo, *: $P < 0,05$, **: $P < 0,01$, ***: $P < 0,001$. Paréntesis: Error estándar de estimación y valor t de probabilidad asociados al parámetro. Letras minúsculas y mayúsculas corresponden a grupos de genotipos similares en condición con riego y sin riego, respectivamente. Códigos de E. globulus (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a *E. nitens* (En) e híbridos *E. nitens* × *E. globulus* (En x Eg), *E. nitens* × *E. camaldulensis* (En x Ec) y *E. camaldulensis* × *E. globulus* (Ec x Eg).

3.3 Efecto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre las relaciones alométricas de estimación área foliar de agregada de rama

Sobre todos los genotipos de *Eucalyptus* evaluados se observó una relación lineal entre el producto del diámetro cuadrático y longitud total de rama, y el área foliar agregada de rama. La ponderación de la heterogeneidad de varianza favoreció la exactitud de las estimaciones realizadas a nivel general, por condición y por genotipo (detalles de ponderaciones por nivel de análisis se presentan en apéndice 6.2).

Ajustado el modelo [4] a nivel general mediante MCP se obtuvo una pendiente (b_0) de 5,64632 (\pm 0,31465) y un intercepto (b_1) de 0,57770 (\pm 0,00809). Ambos parámetros fueron altamente significativos ($P < 0.001$). El coeficiente de determinación del modelo ajustado fue de 0,79 y la raíz cuadrada media del error de 1,51 cm².

Las relaciones alométricas entre el producto del diámetro cuadrático y longitud de rama, y el área foliar agregada de rama resultaron significativamente distintas entre condiciones de disponibilidad hídrica. La diferencia en pendiente con y sin riego fue de 0,02411 (\pm 0,01174; $P < 0,05$). Esto sugiere al igual que lo observado a nivel de hoja, que a similar combinatoria de dimensiones lineales en la condición sin riego es menor la superficie foliar de la rama. En ambos casos el coeficiente de determinación resultó superior a 0,83 (Fig. 5).

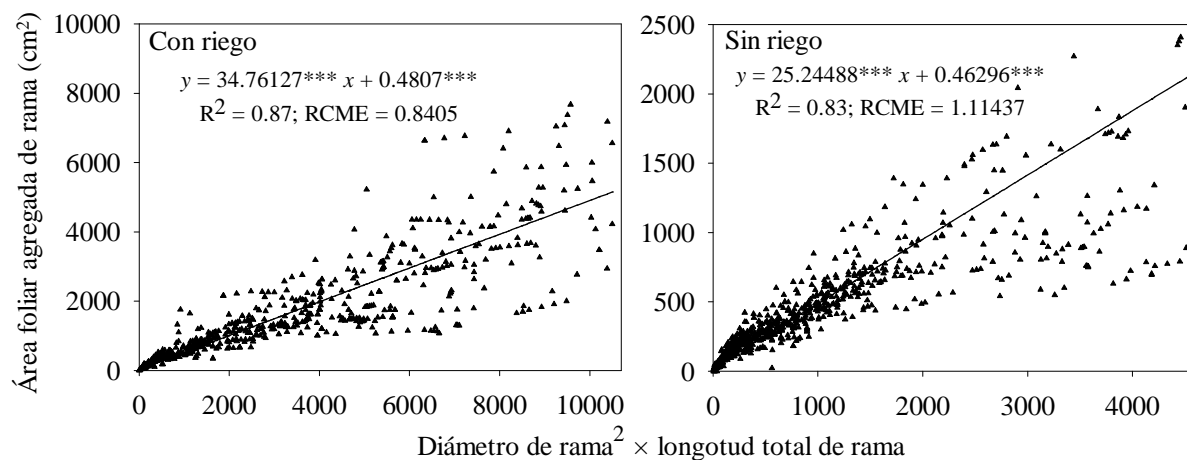


Figura 5. Relación lineal entre el área foliar de hoja (cm^2) y el producto entre el diámetro cuadrático (mm^2) y la longitud total de rama (cm). R^2 : coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, ***: $P < 0,001$. Nótese diferencias de escala entre gráficas.

Variaciones de relaciones alométricas utilizadas para la estimación del área foliar agregada de rama entre condiciones fueron observadas sobre los parámetros del modelo [4] (tabla 6). A nivel de pendiente se observaron diferencias significativas en los genotipos *EgM1*, *EgB1*, *EgB2*, *En*, *EnxEg* y *EnxEc*, siendo de $-0,15218 (\pm 0,03246; P < 0,001)$; $-0,12192 (\pm 0,01857; P = 0,001)$; $0,07517 (\pm 0,01741; P = 0,001)$; $0,15180 (\pm 0,03608; P = 0,001)$; $0,01461 (\pm 0,03020; P > 0,05)$; y $-0,15932 (\pm 0,03037; P = 0,001)$, respectivamente. A nivel de intercepto se observaron diferencias significativas en los genotipos *EgB2* y *En*, la diferencia en intercepto fue de $-30,92039 (\pm 14,64600; P < 0,05)$ y $-104,05938 (\pm 36,26733; P < 0,01)$, respectivamente (gráficas de ajuste se presentan en apéndice 6.3).

Conformados grupos de genotipos con alometría similar con riego a nivel de pendiente se formaron tres subgrupos (a, b y c), y de intercepto sólo uno (a). Sin riego, en pendiente se identificaron cinco subgrupos (A, B, C, D y E), y en intercepto cuatro subgrupos (A, B, C y D). En ambas condiciones, la exactitud de las estimaciones superaron los $1,5 \text{ cm}^2$, excepto en el híbrido *EnxEc*, que con riego presentó un error medio de $1,99 \text{ cm}^2$ (tabla 3).

Tabla 3. Parámetros del modelo [4] de área foliar agregada de rama por genotipo de *Eucalyptus* sp. y condición de disponibilidad hídrica. Grupos *dummy* de genotipos determinados por condición.

Condición	Genotipo	b_0	Grupo	b_1	Grupo	R ²	RCME
Con riego	EgA1	279,00334ns	a	0,35416***	a	0,61	1,082
	EgA2	109,72335***	a	0,40329***	a	0,87	1,044
	EgM1	14,10877ns	a	0,44468***	a	0,91	0,750
	EgM2	161,65421ns	a	0,41778***	a	0,28	0,931
	EgB1	32,50275ns	a	0,57098***	b	0,97	0,779
	EgB2	48,04676**	a	0,49957***	b	0,98	0,434
	En	126,68256***	a	0,42034***	a	0,89	1,027
	EnxEg	118,10730*	a	0,40611***	a	0,85	0,791
	EnxEc	122,15993***	a	0,32210***	a	0,59	1,994
	EcxEg	56,38038ns	a	0,62736***	c	0,89	0,730
Sin riego	EgA1	33,25161***	B	0,31834***	C	0,91	1,478
	EgA2	74,47888***	C	0,42065***	D	0,98	0,495
	EgM1	32,12597***	B	0,29250***	B	0,98	1,700
	EgM2	69,26841***	C	0,34523***	C	0,93	1,109
	EgB1	37,60980***	B	0,44906***	D	0,95	0,649
	EgB2	17,12638***	B	0,42440***	D	0,94	0,319
	En	22,62317**	B	0,57214***	E	0,86	1,351
	EnxEg	54,34543***	B	0,42073***	D	0,88	0,827
	EnxEc	125,97536***	D	0,16279***	A	0,90	1,418
	EcxEg	22,77592***	A	0,56937***	E	0,95	0,585

Modelo [4]: $y_i = b_0 + b_1 (d_i^2 l_i) + e_i$. y_i : área foliar de rama (cm²), D : diámetro basal de rama (mm), L : longitud de total de rama (cm), b_0 y b_1 : coeficientes de regresión, e_i : residuo. R²: coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, ns: no significativo, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$, Letras minúsculas y mayúsculas corresponden a grupos de genotipos similares en condición con riego y sin riego, respectivamente ($P < 0.05$). Códigos de *E. globulus* (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a *E. nitens* (En) e híbridos *E. nitens* × *E. globulus* (En x Eg), *E. nitens* × *E. camaldulensis* (En x Ec) y *E. camaldulensis* × *E. globulus* (Ec x Eg).

Reparametrizado el modelo [4] mediante segregación de pendiente e intercepción común, en condición con riego se identificó tres subgrupos de pendientes, el primero conformado por *EgA1*, *EgA2*, *EgM1*, *EgM2*, *En*, *EnxEg* y *EnxEc*, el segundo por *EgB1* y *EgB2*, y el tercero por *EcxEg*. A nivel de intercepción se identificó un solo gran grupo. Mientras que sin riego en pendiente se identificó cinco sub grupos, el primero conformado por *EnxEc*, el segundo por *EgM1*, el tercero por *EgA1* y *EgM2*, el cuarto por *EgA2*, *EgB1*, *EgB2* y *EnxEg*, y el quinto por *En* y *EcxEg*. A nivel de intercepción se identificó cuatro sub grupos, el primero conformado por *EcxEg*, el segundo por *EgA1*, *EgM1*, *EgB1*, *EgB2*, *En* y *EnxEg*, el tercero por *EgA2* y *EgM2*, y el cuarto por *EnxEc*. El coeficiente de determinación para todos los subgrupos fue superior a 0.89, mientras que sin riego superó el 0.94 (tabla 4).

Tabla 4. Parámetros de cada grupo homogéneo de estimación el área foliar agregada de rama mediante segregación de pendiente e intercepción común por condición de disponibilidad hídrica.

Condición	Parámetro	Grupo	Genotipo	Valor	R ²	RCME
Con riego	b_0	a	EgA1, EgA2, EgM1, EgM2, EgB1, EgB2, En, EnxEc, EnxEg, EcxEg	53,70653 (\pm 7,96142)***	0,89	1,099
		a	EgA1, EgA2, EgM1, EgM2, En, EnxEg, EnxEc	0,41575 (\pm 0,00783)***		
	b_1	b	EgB1, EgB2	0,57059 (\pm 0,01524)***		
		c	EcxEg	0,628 (\pm 0,03593)***		
		A	EcxEg	24,22271 (\pm 12,56112) ^{ns}		
	Sin riego	b_0	B	EgA1, EgM1, EgB1, EgB2, En, EnxEg		
C			EgA2, EgM2	75,48239 (\pm 14,18695)***		
D			EnxEc	93,08089 (\pm 18,55687)***		
A			EnxEc	0,18315 (\pm 0,00590)***		
b_1		B	EgM1	0,29193 (\pm 0,00695)***		
		C	EgA1, EgM2,	0,32827 (\pm 0,00978)***		
		D	EgA2, EgB1, EgB2, EnxEg	0,4222 (\pm 0,01361)***		
		E	En, EcxEg	0,56039 (\pm 0,02026)***		

Modelo [4]: $y_i = b_0 + b_1 (d_i^2 l_i) + e_i$. y_i : área foliar de rama (cm²), D : diámetro basal de rama (mm), L : longitud total de rama (cm), b_0 y b_1 : coeficientes de regresión, e_i : residuo. R²: coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, ^{ns}: no significativo, ***: $P < 0.001$, Letras minúsculas y mayúsculas corresponden a grupos de genotipos similares en condición con riego y sin riego, respectivamente ($P < 0.05$). Códigos de *E. globulus* (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a *E. nitens* (En) e híbridos *E. nitens* \times *E. globulus* (En x Eg), *E. nitens* \times *E. camaldulensis* (En x Ec) y *E. camaldulensis* \times *E. globulus* (Ec x Eg).

3.4 Fenología del despliegue de área foliar

A partir del análisis gráfico de incrementos acumulados de área foliar de ramas de primera y segunda temporada se identificó entre sitios y genotipos diferencias en la existencia y extensión de las fases fenológicas (Fig. 6: Fig. 7).

i. Fenología del despliegue foliar de rama de primera temporada

Como tendencia general se observó que el despliegue foliar de las ramas de primera temporada en condición con riego se presentaron sucesivamente: una fase de pleno crecimiento inicial, una fase de recesión invernal, y una fase de senescencia. Para *En* no se observó una fase clara de recesión invernal, sino el inicio una fase de senescencia continua que se extendió desde mayo de 2009 hasta el final del período de evaluación. Sobre *EnxEc* se observó una segunda fase de crecimiento de segunda temporada, y sobre *EcxEg* se observó una fase de recesión entre septiembre de 2009 y marzo de 2010, precedida y seguida de senescencia (Fig. 6).

En condición sin riego se observó una fase de crecimiento inicial, una fase de recesión invernal, una fase de reactivación de crecimiento de segunda temporada (no observada con riego), y una fase final de senescencia. En el caso de *EgA1*, *EgM1* y *EgB2* se observó adicionalmente una fase de pérdida de follaje intermedia posterior a la fase de recesión inicial. De igual modo, sobre el genotipo *EcxEg* se observó una fase de abscisión invernal, coincidente con eventos de helada. Esta fase de pérdida de follaje no estuvo precedida por una fase de detención de crecimiento, y no se observó una fase de abscisión final durante el período de observación restante.

Evaluada la extensión de la fase de crecimiento inicial para ambos sitio se identificó similitud en la fecha de término entre genotipos, entre la segunda medición de mayo de 2009 (20-05-09) y primera medición de junio de 2009 (05-06-09). Sólo el genotipo *EnxEc* denotó una variación de extensión de fase significativa, culminando el periodo de despliegue foliar con un desfase anticipado aproximado de 45 días (20-04-09). Evaluada la extensión de la fase de recesión invernal con riego se observó similitud de término en los genotipos de *E. globulus* (*A1*, *A2*, *M1*, *M2*, *B1* y *B2*) y el genotipo *EnxEg* durante los primeros días de agosto de 2009 (05-08-09).

Comparados los incrementos acumulados de área foliar media de rama entre condiciones por genotipo con riego se observó una acumulación del 100% foliar durante la primera temporada, no así en el caso de los individuos establecidos sin riego, los cuales completaron la acumulación follaje total durante la segunda temporada de crecimiento. Excepciones fueron identificadas sobre los genotipos *EnxEc* y *EcxEg*. En el primer caso, en condición con riego constituyó el único genotipo cuyas ramas reactivaron crecimiento durante la segunda temporada acumulando el total relativo foliar durante la segunda quincena de enero de 2010. En el segundo caso, correspondió el único genotipo cuyo máximo relativo en condición sin riego lo alcanzó durante la primera temporada (mayo de 2009).



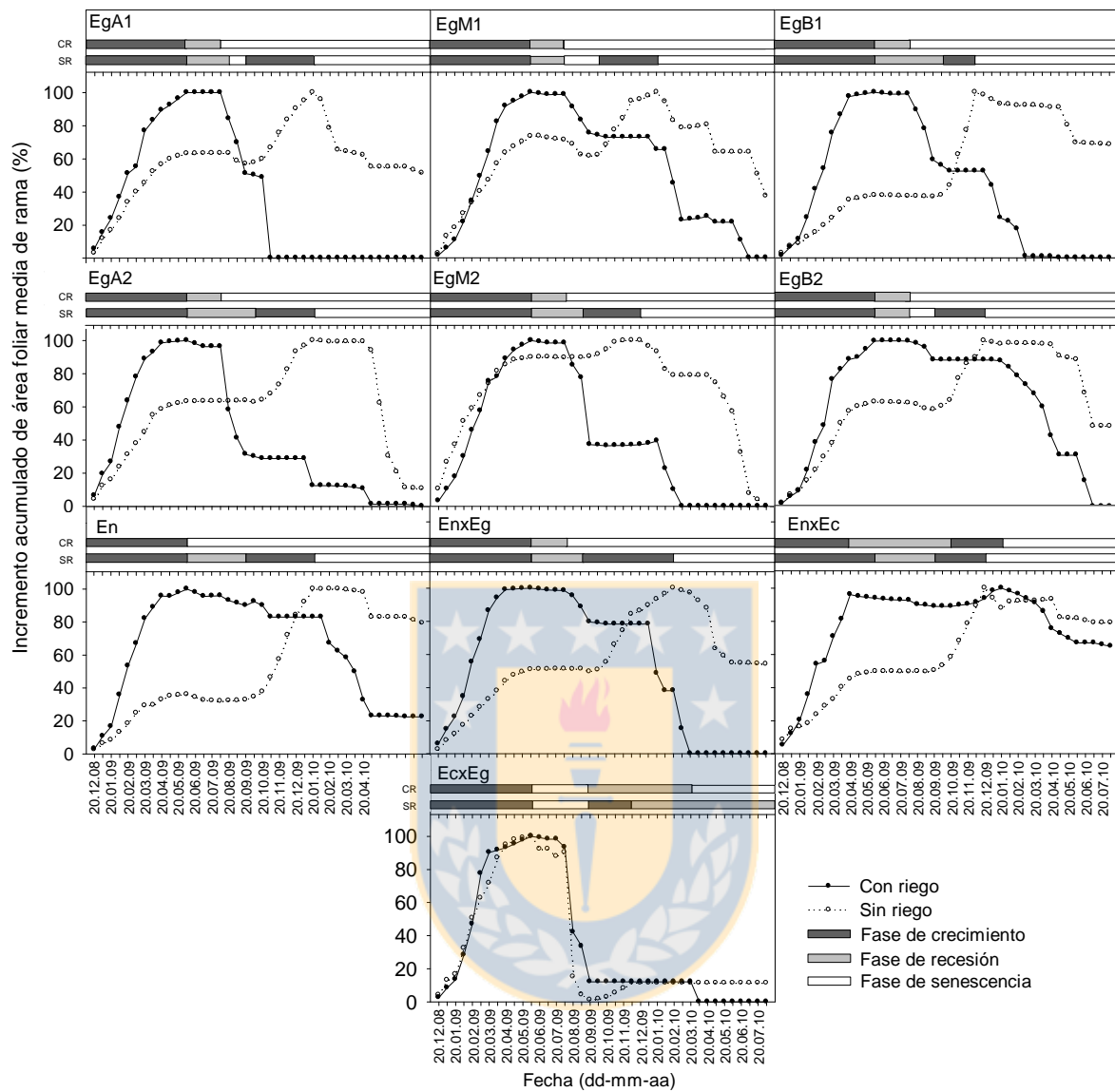


Figura 6. Fases del despliegue foliar e incrementos quincenales acumulados de área foliar relativa (%) de ramas de primera temporada de crecimiento por genotipo de *Eucalyptus* evaluado intensivamente en condiciones con riego (CR) y sin riego (SR). Códigos de *E. globulus* (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a *E. nitens* (En) e híbridos *E. nitens* × *E. globulus* (En x Eg), *E. nitens* × *E. camaldulensis* (En x Ec) y *E. camaldulensis* × *E. globulus* (Ec x Eg).

ii. Fenología del despliegue foliar de rama de segunda temporada

En ramas de segunda temporada de crecimiento fueron identificadas similitudes gráficas en la morfología de las curvas de incremento foliar acumulado entre genotipos por condición y diferencias entre condiciones de disponibilidad, a excepción del genotipo *EgB1* cuya curva resultó similar con y sin riego. En comparación a la regularidad de la morfología de las curvas de incremento foliar acumulado de las ramas de primera temporada observadas con riego, las de segunda temporada denotaron una mayor irregularidad, que se graficó con la detención del crecimiento entre el 20-10-09 y el 20-12-10 (Fig. 7). Esta detención del incremento foliar coincidió con una disminución gráfica aproximada del 10% del contenido medio de humedad del suelo, un aumento de temperaturas máximas superior a los 7 °C (23 a 30 °C), la ausencia de precipitaciones, un aumento de la radiación solar incidente media diaria (21 a 30 MJ m⁻² s⁻¹), y una disminución de la humedad relativa media diaria (92 a 70%) (Fig. 3). Sobre el genotipo *EcxEg* no se observó una posterior reactivación del crecimiento.

Sobre los genotipos en condición sin riego se observó una continuidad general en la fase de crecimiento inicial y similitud en la fecha de término cercana a la segunda quincena de marzo (2010). No obstante, similarmente a lo ocurrido sobre las ramas de primera temporada se observó una tendencia generalizada de culminación del crecimiento foliar posterior a aquellos individuos establecidos con riego. Excepciones en la fecha de término se observaron sobre el genotipo *EgB2* cuyo incremento foliar terminó entre la segunda quincena de febrero y primera quincena de marzo (2010), y los genotipos *EnxEc* y *EcxEg* de culminación cercana a la segunda quincena de mayo (2010).

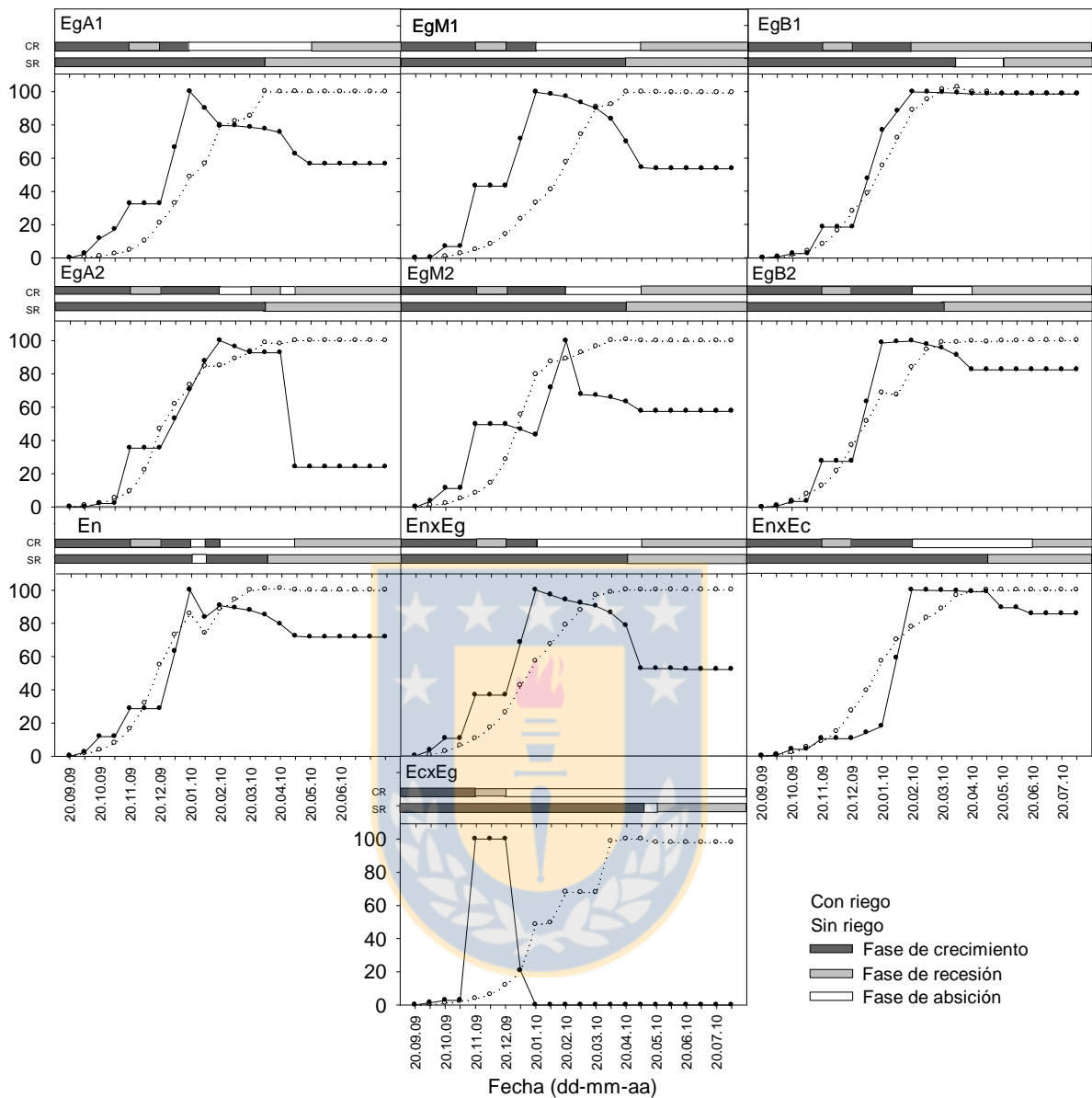


Figura 7. Fases del despliegue foliar e incrementos quincenales de área foliar relativa (%) de ramas seleccionadas durante la segunda temporada de crecimiento por genotipo de *Eucalyptus* evaluado intensivamente en condiciones con riego (CR) y sin riego (SR). Códigos de *E. globulus* (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a *E. nitens* (En) e híbridos *E. nitens* × *E. globulus* (En x Eg), *E. nitens* × *E. camaldulensis* (En x Ec) y *E. camaldulensis* × *E. globulus* (Ec x Eg).

iii. Máximo acumulado de área foliar de rama por temporada de crecimiento

Comparados los totales absolutos promedios de área foliar de ramas de primera temporada desplegadas en el período de evaluación completo (diciembre de 2008 – agosto de 2010) se observó que los genotipos establecidos con riego *EgA1*, *EgM1*, *EgB1*, *EgB2*, *En*, *EnxEg* y *EcxEg*, superaron los 3000 cm². Sin embargo, sólo el área foliar total de los genotipos *EgM1*, *EgB1*, *EgB2* y *EcxEg* resultó significativamente superior a sus pares establecidos en condición sin riego ($P < 0,05$). Sin riego, los genotipos *EgB1*, *En*, *EnxEg* y *EnxEc* desplegaron una superficie foliar superior al 50% del total durante la segunda temporada de crecimiento (Fig. 8a). Esto sugiere que el crecimiento de segunda temporada se vio favorecido por el crecimiento preexistente y que la baja diferenciación total de la copa ocurrida durante el primer período permitió la continuidad de un ambiente lumínico favorable para el despliegue foliar. No así, lo ocurrido con riego donde la diferenciación exponencial de la copa (vertical y lateral) y la menor radiación disponible en estratos inferiores equivalentes al nivel de crecimiento de las ramas evaluadas correlacionó un escaso crecimiento foliar de segunda temporada (Fig. 8a).

Evaluados los despliegues de área foliar total de ramas de segunda temporada se identificaron dos grupos de genotipos, el primero conformado por *EgA1*, *EgA2*, *EgM1*, *EgM2*, *EnxEc* y *EcxEg*, y el segundo por *EgB1*, *EgB2*, *En* y *EnxEg* (Fig. 8b). En el primer caso, los mayores despliegues foliares totales de rama se observaron en aquellos individuos establecidos en condición sin riego, contrariamente a lo sucedido en ramas de primera temporada. En el segundo, caso los mayores valores foliares de ramas se identificaron en aquellos establecidos con riego. El área foliar máxima alcanzada superó los 6000 cm² en los genotipos *EgA1-S*, *EgM1-S*, *EgB1-R* y *EgB2-R*.

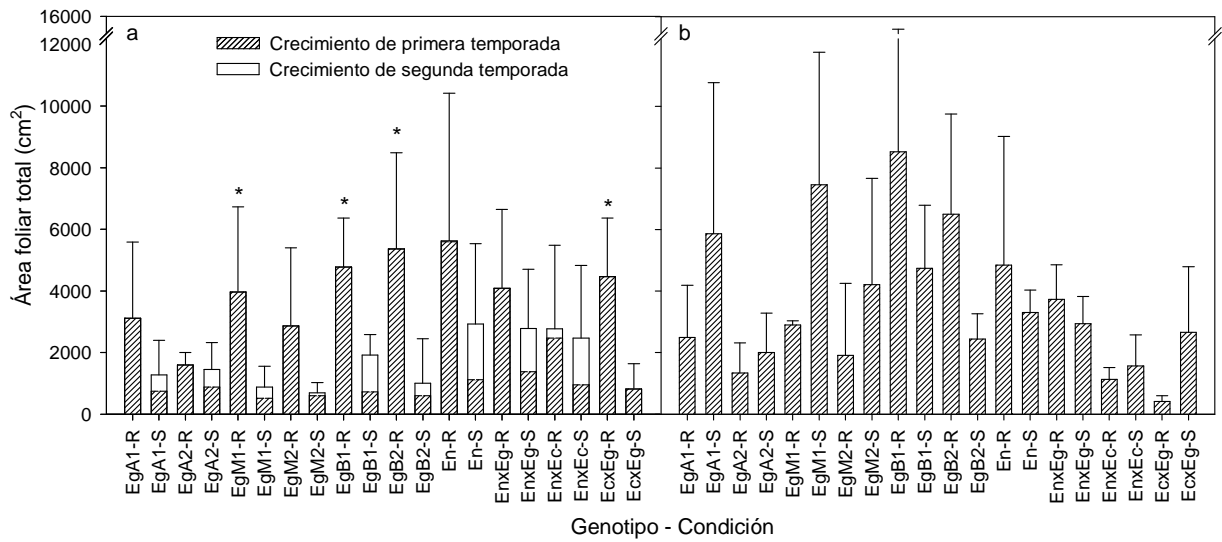


Figura 8. Área foliar total de rama promedio de primera temporada (a) y de segunda temporada (b) por genotipo de *Eucalyptus* evaluado en condiciones con riego (R) y sin riego (S). Códigos de *E. globulus* (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a *E. nitens* (En) e híbridos *E. nitens* × *E. globulus* (En x Eg), *E. nitens* × *E. camaldulensis* (En x Ec) y *E. camaldulensis* × *E. globulus* (Ec x Eg). Barras indican desviaciones estándar; *, indica diferencias significativas entre totales de área foliar (crecimiento de primera + crecimiento de segunda temporada) por genotipo entre condiciones ($P < 0,05$).

3.5 Efecto de la disponibilidad hídrica y temperatura sobre el despliegue foliar

Evaluated the effect of soil water availability and 15-day average temperature on the 15-day increments of leaf area of the first branch during the initial growth phase, categorized into deciles, two limiting conditions of maximum growth rates were identified for the set of genotypes analyzed. The first at a ratio of the combination of average 25% soil moisture and 25.5 °C, and the second at a ratio of 30% moisture and 21.5 °C (Fig. 9).

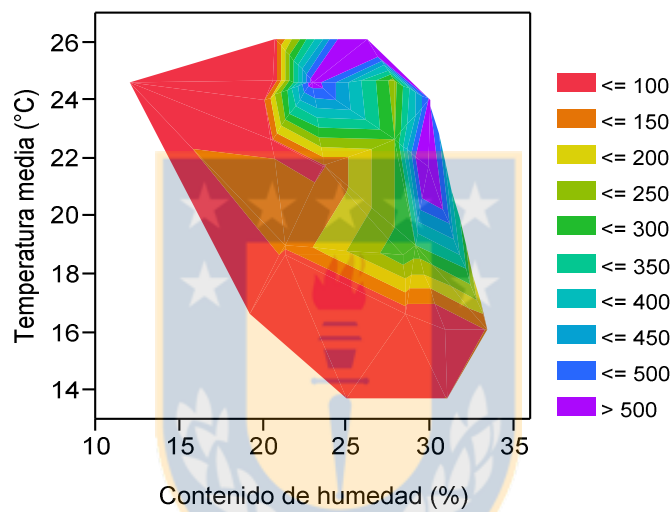


Figura 9. Efecto del contenido de humedad del suelo y temperatura media quincenal sobre el incremento de área foliar promedio durante la fase de crecimiento inicial de rama de primera temporada para todos los genotipos evaluados y para ambas condiciones de disponibilidad hídrica del suelo. Colores indican deciles de incrementos foliares de rama (cm²/quincena).

Evaluado el efecto de la disponibilidad hídrica del suelo y la temperatura media quincenal sobre los incrementos foliares quincenales de ramas de primera temporada durante la fase de crecimiento inicial entre condiciones de disponibilidad hídrica del suelo fueron identificadas diferencias significativas en magnitud generales para el conjunto de genotipos analizados (Fig. 10).

A la vez, categorizados los incrementos foliares quincenales en deciles, con riego se identificaron dos condiciones límites de expresión de máximas tasas de crecimiento, la primera a razón de 30% de humedad de suelo y 21,5°C, y la segunda a razón de 26% de humedad y 25,5°C. Mientras que sin riego, se identificó solo una gran condición óptima de crecimiento. No obstante, aun cuando en términos de superficie de respuesta resultó significativamente de mayor amplitud (12-24% de humedad y 18,5-25 °C) la magnitud del décimo decil de incremento foliar resultó significativamente inferior al primer decil de incremento con riego (Fig. 10).

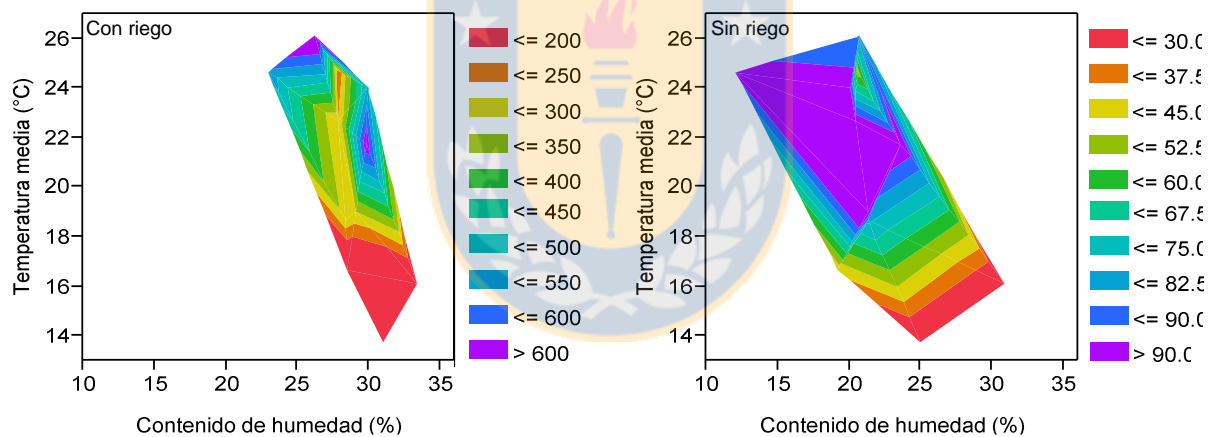


Figura 10. Efecto del contenido de humedad del suelo y temperatura media quincenal sobre el incremento de área foliar promedio durante la fase de crecimiento inicial de rama de primera temporada para todos los genotipos evaluados por condición de disponibilidad hídrica del suelo. Colores indican deciles de incrementos foliares (cm²/quincena) por condición (con y sin riego).

Evaluado el efecto de la disponibilidad hídrica del suelo y la temperatura media quincenal sobre los incrementos foliares quincenales de ramas de primera temporada durante la fase de crecimiento inicial por genotipo y condición de disponibilidad hídrica fueron identificados patrones de respuesta similares para los genotipos de *E. globulus* según preclasificación de productividad volumétrica, y para los genotipos *EnxEc* y *EcxEg*. No obstante, las magnitudes de incremento fueron significativamente distintas entre condiciones de disponibilidad hídrica para todos los genotipos evaluados (Fig. 11 y 12).

En la condición con riego los genotipos *EgA1* y *EgA2* denotaron una condición límite de expresión de las máximas tasas de crecimiento acotada por la razón de un 27% de humedad de suelo y 25,5°C. Sin riego, la condición óptima varió entre un 15 y un 25% de humedad, y los 19 y 24°C. Con riego, los genotipos *EgM1* y *EgM2* denotaron dos condiciones óptimas, la primera a razón de un 26% de humedad y 25 °C, y la segunda a un 30% de humedad y 20°C. Sin riego, la condición óptima se observó entre el 13 y 22% de humedad, y los 19 y 24°C. Con riego, los genotipos *EgB1* y *EgB2* denotaron dos condiciones óptimas, la primera a razón de un 25,5% de humedad y 25°C, y la segunda a un 30% de humedad y 22°C. Sin riego, el óptimo fue definido ente el 17 y 22% de humedad, y los 18 y 22°C (Fig. 11).

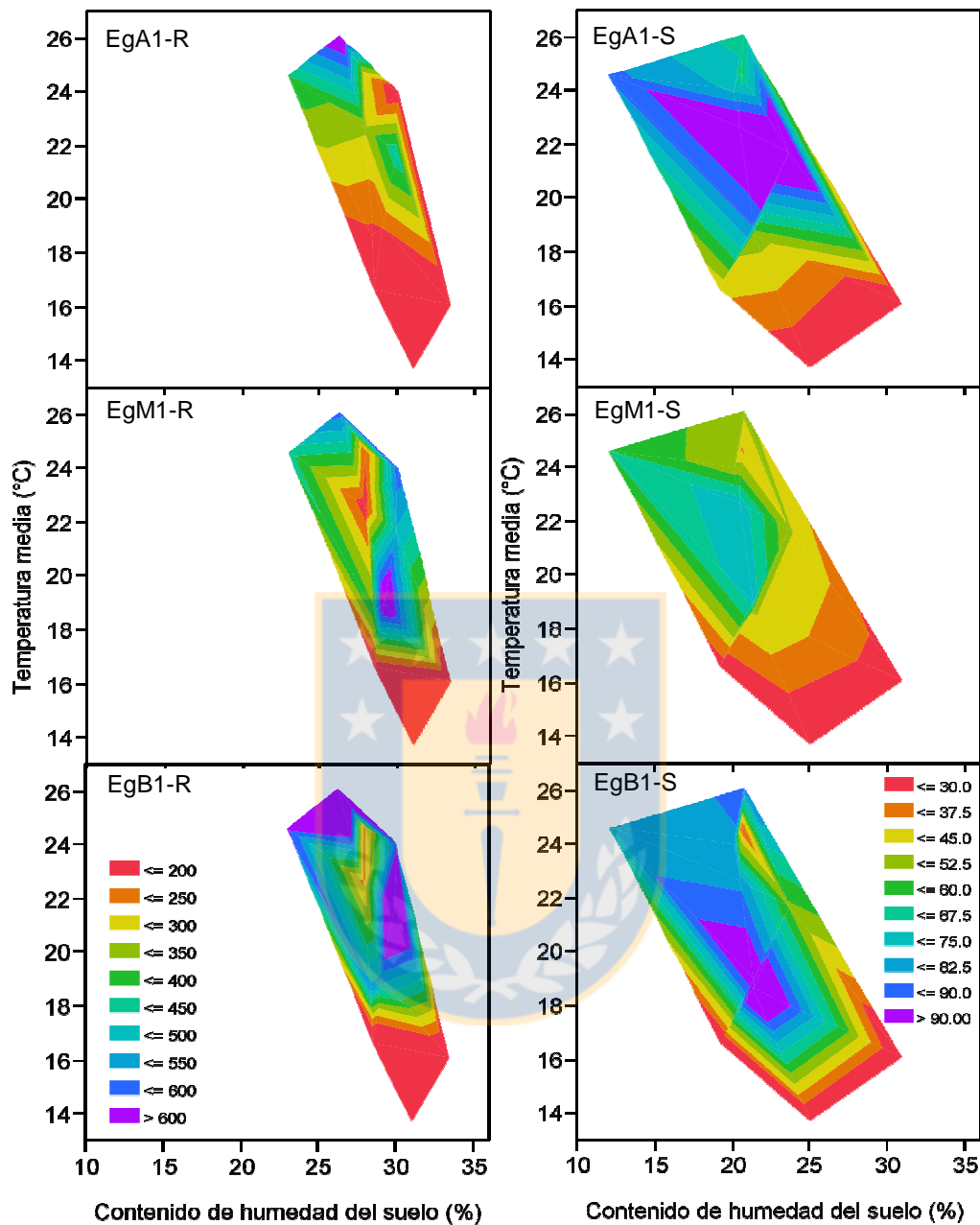
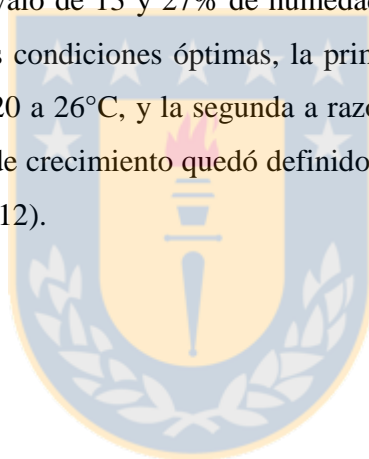


Figura 11. Efecto del contenido de humedad del suelo y temperatura media quincenal sobre el incremento de área foliar promedio durante la fase de crecimiento inicial de rama de primera temporada por genotipo de *Eucalyptus globulus* (Eg), y condición de disponibilidad hídrica evaluadas. Códigos de productividad corresponden a alta (A), media (M) y baja (B), establecida previamente en ensayos clonales. Colores indican deciles de incrementos foliares (cm²/quincena), con riego (R) y sin riego (S).

Evaluado el efecto de la disponibilidad hídrica del suelo y la temperatura media quincenal sobre los incrementos foliares para los genotipos híbridos *EnxEc* y *EcxEg*, se identificó dos condiciones límites de expresión de máximas tasas de crecimiento, a razón de 30% de humedad y 21,5°C, y 26% de humedad y 25°C. Mientras que sin riego se identificó una mayor amplitud de las condiciones óptimas definidas por la razón 17-25% de humedad y 17,5 y 25°C. De todos los genotipos evaluados *EnxEg* y *En* fueron aquellos que presentaron una mayor rango de humedad de suelo y temperatura con incrementos foliares quincenales de rama en el decil superior (mayores a 600 cm², con riego, y mayores a 90 cm², sin riego). Siguiendo la tendencia general, *EnxEg* establecido con riego, también denotó dos condiciones de máxima de crecimiento, la primera a razón de 26% de humedad y 25°C, y la segunda a razón de 30% de humedad y 21°C. Sin riego, la condición de máxima de crecimiento (el mayor de todos los genotipos evaluados) quedó definido a razón del intervalo de 13 y 27% de humedad, y 16 y 26°C. Por otra parte, *En* establecido con riego denotó dos condiciones óptimas, la primera a razón del intervalo de 24 a 26% de humedad de suelo y de 20 a 26°C, y la segunda a razón de 28 y 33% de humedad, y de 19 a 25,5°C. Sin riego, el rango de crecimiento quedó definido a razón del intervalo de 13 y 27% de humedad, y 17,5 y 26°C (Fig. 12).



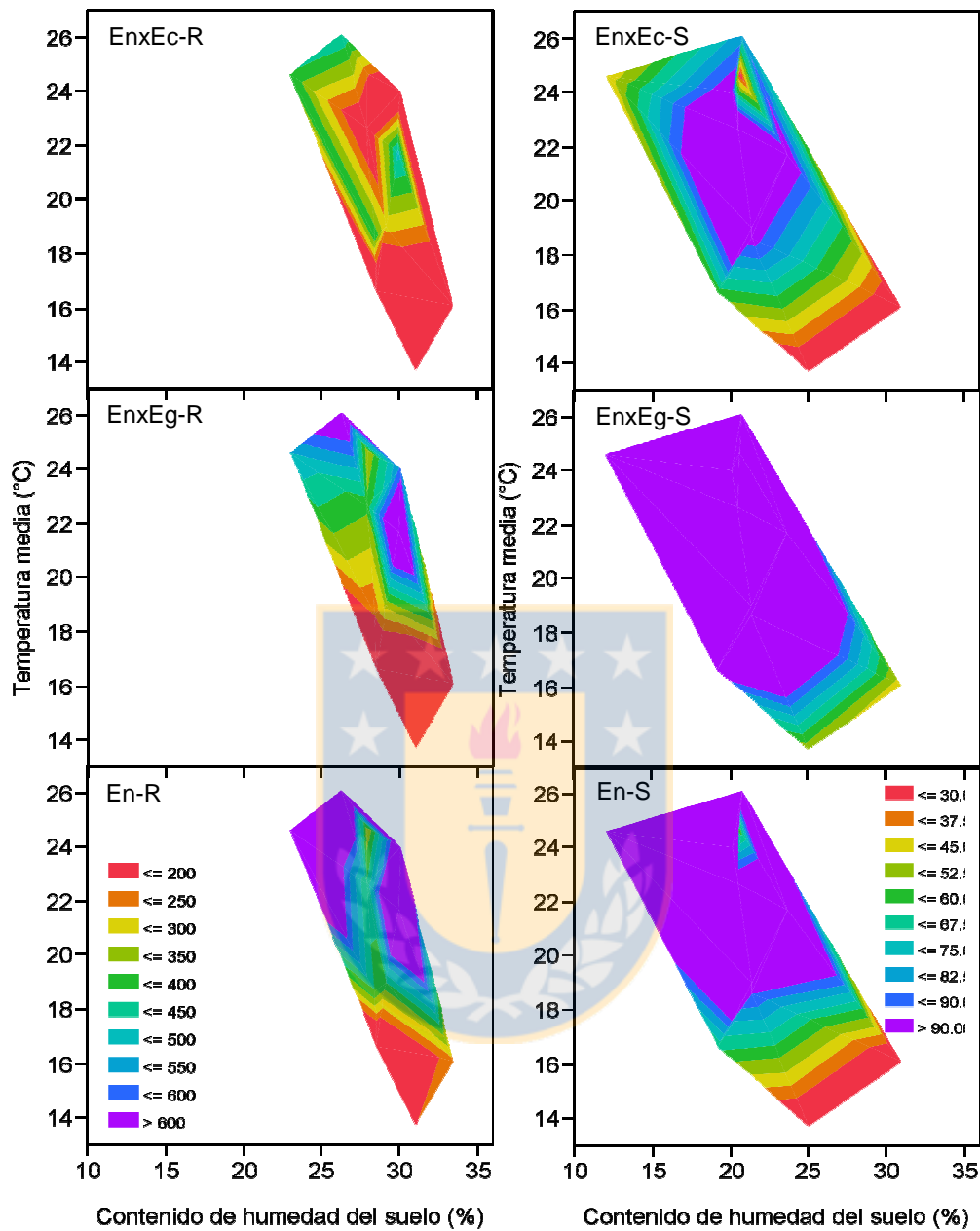


Figura 12. Efecto del contenido de humedad del suelo y temperatura media quincenal sobre el incremento de área foliar promedio durante la fase de crecimiento inicial de rama de primera temporada de los híbridos de *E. nitens* × *E. camaldulensis* (EnxEc), *E. nitens* × *E. globulus* (EnxEg), y *E. nitens* (En). Colores indican deciles de incrementos foliares (cm²/quincena), con riego (R) y sin riego (S).

3.6 Efecto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre tasa de incremento foliar relativa de rama de primera temporada según temperatura media relativa acumulada durante la fase de crecimiento inicial

Evaluados los incrementos relativos acumulados de área foliar por genotipo y condición, relativizada respecto al periodo de tiempo equivalente a la fase de crecimiento inicial comprendida entre el 20-12-08 y el 05-06-09, se identificaron grupos de genotipos con similar tasa de incremento relativa, y similar temperatura relativa acumulada requerida para lograr el máximo despliegue foliar (tabla 5).

Con riego, el grupo de genotipos con mayor tasa de incremento relativa foliar lo conformaron *EgB1*, *EgB2* y *EcxEg*, seguidos de *EgA1*, *EgA2*, *EgM1*, *EgM2*, *En*, *EnxEg*, y *EnxEc*. Sin riego se observó un sólo gran grupo que incluyó a todos los genotipos a excepción de *EnxEc* con una tasa de incremento significativamente menor. Con riego, se identificó dos grupos con temperatura relativa acumulada requerida distinta, el primero conformado por los genotipos *EgM1*, *EgB1*, *EgB2* y *EcxEg*, y el segundo conformado por los genotipos *EgA1*, *EgA2*, *EgM2*, *En*, *EnxEg* y *EnxEc*. Sin riego, se observó la existencia de tres grupos, el primero conformado por los genotipos *EgB2* y *En*, el segundo por *EgA1*, *EgA2*, *EgM1*, *EgB1*, *EnxEg* y *EcxEg*, y el tercero por *EgM2* y *EnxEc*. Entre condiciones de disponibilidad hídrica los genotipos *EgA2*, *EgM1*, *EgB1*, *EgB2*, *EnxEg*, *EnxEc* y *EcxEg* variaron en tasa de incremento. Mientras que sólo los genotipos *EgM2*, *EgB1* y *EcxEg*, variaron significativamente en temperatura relativa acumulada.

Tabla 5. Parámetros del modelo [5] de despliegue de área foliar relativa media de rama de primera temporada durante la fase de crecimiento inicial por genotipo de *Eucalyptus* y condición de disponibilidad hídrica.

Genotipo	Condición			
	Con riego		Sin riego	
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
EgA1	0,057479 □ a	8,20730 □ a	0,054820 ■ a	9,63550 □ a
EgA2	0,070912 □ a	12,8741 □ a	0,055299 ■ b	10,0232 □ a
EgM1	0,065195 □ a	22,3516 ■ a	0,051248 ■ b	11,1679 □ a
EgM2	0,059167 □ a	11,8755 □ a	0,052074 ■ a	5,01520 ▲ b
EgB1	0,075818 ■ a	41,8791 ■ a	0,052910 ■ b	11,5843 □ b
EgB2	0,071938 ■ a	33,1406 ■ a	0,056636 ■ b	19,3007 ■ a
En	0,067164 □ a	13,3302 □ a	0,063433 ■ a	22,2803 ■ a
EnxEg	0,069242 □ a	14,5235 □ a	0,052454 ■ b	12,6186 □ a
EnxEc	0,059058 □ a	10,5643 □ a	0,044226 □ b	5,81370 ▲ a
EcxEg	0,094623 ■ a	55,6283 ■ a	0,059265 ■ b	10,1149 □ b

Modelo [1]: $y=100/(1+b*\exp(-a*x))$, donde *y*: área foliar media de rama relativa acumulada durante la fase de crecimiento inicial (%/quincenal), *x*: temperatura relativa acumulada del total requerido para lograr el máximo despliegue foliar (%/quincenal), *a* y *b*: parámetros de ajuste (tasa de incremento, y escala de temperatura acumulada relativa quincenal, respectivamente), *exp*: inversa del logaritmo natural. Símbolos distintos indican diferencias de parámetro entre genotipos por condición de disponibilidad hídrica. Letras distintas indican deferencias de parámetro por genotipo entre condiciones de disponibilidad hídrica. Códigos de *E. globulus* (*Eg*) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a *E. nitens* (*En*) e híbridos *E. nitens* × *E. globulus* (*En x Eg*), *E. nitens* × *E. camaldulensis* (*En x Ec*) y *E. camaldulensis* × *E. globulus* (*Ec x Eg*).



IV. DISCUSIÓN

4.1 Efecto de la disponibilidad hídrica sobre el área foliar de hoja y agregada de rama

El área foliar es determinante sobre el balance de agua y carbono de las plantas, siendo esencial su cuantificación exacta para estimar con un bajo nivel de error las tasas de evapotranspiración, fijación de carbono, y la productividad actual y potencial de especies de interés como *Eucalyptus*. Sin embargo, debido a que existe una estrecha relación entre el follaje y muchos de sus procesos fisiológicos, es frecuentemente necesaria la innovación e implementación de nuevas o mejoradas metodologías de estimación no destructivas. Las existentes son en general específicas y poseen escasas posibilidades de extrapolación a sitios y especies diferentes a las originales (Whitford *et al.* 1995, Serdar y Demirsoy 2006, Cristofori *et al.* 2007, Spann y Heerema 2010).

La existencia de diferencias en los parámetros de las relaciones alométricas de hoja ajustadas por condición de disponibilidad hídrica sugieren un efecto positivo de la disponibilidad hídrica del suelo sobre la superficie de hoja. Esto es concordante con lo descrito previamente sobre la morfología y anatomía de las hojas de *E. globulus*, *E. camaldulensis*, *E. viminalis*, *E. sideroxylon*, y otras especies. En ellas se ha demostrado la existencia de una estrecha relación entre la división, expansión y organización celular, morfología y elongación total de las hojas, y la disponibilidad hídrica del medio de crecimiento, debido a que el agua es fundamental como medio facilitador de la absorción de nutrientes y la mantención de la turgencia celular, presión determinante sobre el crecimiento de células y tejidos (Abrams 1994, James y Bell 1995, Beadle 1997, Warren *et al.* 2005, Souza *et al.* 1999, Alí *et al.* 2009).

La identificación de genotipos de *Eucalyptus* cuyas relaciones alométricas resultaron dependientes de la disponibilidad hídrica del suelo junto con demostrar la eficiencia del método permitió la identificación de variedades cuya morfología de hoja es significativamente sensible a cambios en las condiciones hídricas de medio, entre ellos *EgA1* y *En*. Esto concuerda con lo descrito para *E. globulus* y *E. camaldulensis* donde se han identificado respuestas intraespecíficas en la morfología y funcionalidad de las hojas de plantas sometidas a estrés hídrico. Estas respuestas se explican como una reducción de la superficie y biomasa de hoja a fin de reducir la

superficie de evapotranspiración, y por consiguiente la pérdida de agua (Abrams 1994, James y Bell 1995, Pita y Pardos 2001, Costa e Silva *et al.* 2004, Migalina *et al.* 2009, Coopman *et al.* 2010).

La posibilidad de conformar grupos de genotipos con alometría de hoja similares favorece una certera clasificación de la tipología de lóbulo foliar. Estudios previos establecen que el agrupamiento se explica por la forma lanceolada u oblonga de las hojas de cada genotipo de *Eucalyptus* (Pincheira 2011). No obstante, para el caso de evaluaciones del despliegue de área foliar agregada de rama no destructivas y de alta precisión, los resultados sugieren en concordancia con otros autores, que a fin de minimizar los errores de estimación debiesen ser implementadas relaciones alométricas particulares a cada genotipo y condición de disponibilidad hídrica (Whitford *et al.* 1995).

Aun cuando la estimación directa del área foliar de rama a partir de sus dimensiones lineales, diámetro y longitud total, supera las limitaciones prácticas de la medición secuencial de cada hoja en el tiempo, queda restringida en aplicabilidad sólo a las fases de pleno crecimiento previas al cierre de copa. Esto debido a que el aumento de la captura lumínica de los estratos superiores de la copa inducen la senescencia foliar de las ramas inferiores, por lo que se sugiere la incorporación en el modelo de estimación de área foliar de rama parámetros tales como su posición relativa en la longitud de la copa, la profundidad y forma de la copa, la edad de la planta, y caracteres descriptivos del sitio (Maguire y William 1996, Baldwin *et al.* 1997, Pereira *et al.* 1997, Maguire *et al.* 1998, Medhurst *et al.* 1999, Weiskittel *et al.* 2010).

Así mismo, la existencia de diferencias significativas entre las pendientes de las relaciones alométricas de área foliar de rama establecidas por condición de disponibilidad hídrica ratifican su naturaleza de fuerte dependencia e influencia de las condiciones de disponibilidad del sitio de crecimiento (Espinosa-Bancalari *et al.* 1987, Berninger y Nikinmaa 1997, Medhurst y Beadle 2002, Porté *et al.* 2002, Montagu *et al.* 2007). Mientras que las diferencias y similitudes inter e intraespecíficas identificadas entre genotipos por condición de disponibilidad hídrica permiten la identificación certera de patrones comunes de captura lumínica y crecimiento foliar. Del mismo modo, esto facilita la conformación de grupos de genotipos cuyas relaciones de área foliar y

dimensiones de rama dependen de la condición de disponibilidad hídrica. Esto es coincidente con lo encontrado en *Eucalyptus pilularis* y *Picea abies* cuya plasticidad morfológica de rama ha sido definida en expresión directa del genotipo y la disponibilidad de recursos del medio de crecimiento, y en plantaciones jóvenes de *E. globulus* donde un aumento en los coeficientes alométricos han sido asociados a un aumento de tamaño de los componentes de la biomasa (Reed y Tomé 1998, Medhurst y Beadle 2001, Montagu *et al.* 2007).

4.2 Fenología del despliegue foliar

La evaluación de las magnitudes de variación del área foliar entre condiciones de disponibilidad hídrica del suelo y térmicas del sitio con énfasis en los patrones fenológicos se limitan en su mayoría a condiciones de crecimiento controladas, en condiciones de campo han sido puntualmente documentadas (Williams *et al.* 1997, Osorio *et al.* 1998, Chaves *et al.* 2002, Chaves *et al.* 2003, Costa e Silva *et al.* 2004). No obstante, aun cuando la extensión de las fases fenológicas del despliegue de área foliar observadas en este estudio (condiciones de secano, Chile) difieren de los escasos patrones de crecimiento foliar reportados para plantaciones de *Eucalyptus* en su región de origen, su dependencia respecto a las variaciones estacionales tiende a ser común.

Entre las experiencias previamente evaluadas se encuentran poblaciones naturales de *E. globulus* y *E. nitens* creciendo al sureste de Darwin, en el extremo más húmedo de la sabana Australia, y plantaciones de *E. maculata* establecidas en el Distrito de New South Wales, Australia (condición climática con influencia marina). En el primer caso, se ha identificado un patrón de despliegue foliar típico de plantas de climas tropicales y subtropicales donde los periodos de crecimiento se concentraron en ventanas de tiempo acotadas a la estación seca y la estación lluviosa (Williams *et al.* 1997). Mientras que en el segundo, contrario a lo observado en este estudio, las plantaciones de *Eucalyptus* presentan un comportamiento de la caída de follaje juvenil del tipo bimodal, identificándose un máximo de abscisión a fines de la primavera y otro a principios de otoño (Pook 1984). Siendo que, en este estudio se observó una regularidad en la forma de las curvas de crecimiento, donde la existencia y los límites de extensión de las distintas fases se vincularon directamente a los cambios ambientales producto de la estacionalidad. Una disminución de la

temperatura media asoció una disminución directa de los incrementos foliares e inicio del periodo de recesión vegetativo de otoño e invierno, y un aumento paulatino de la temperatura junto con un aumento progresivo de la radiación incidente se correlacionó con el inicio de la segunda temporada de crecimiento.

Por otra parte, las diferencias generales observadas respecto extensión del período de tiempo requerido por los genotipos *En* y *EnxEc* para desplegar el 100% del área foliar resultan coincidentes con las observadas en *E. miniata* y *E. treodonata*. Entre ambas especies han sido cuantificadas diferencias significativas en la longitud del periodo de tiempo requerido para desplegar el máximo de área foliar, comenzando anticipadamente y siendo más corto en el primer caso (Williams *et al.* 1997). Esto sugiere diferencias de sensibilidad entre genotipos a cambios en las condiciones térmicas y de disponibilidad hídrica del suelo, que se traducen en variaciones en la extensión de las fases fenológicas de incremento foliar.

Las diferencias absolutas en incremento foliar acumulado observadas entre *En* y los restantes genotipos coincide con un mayor crecimiento descrito para la especie bajo similares condiciones de temperaturas, en especial respecto a *E. globulus*, especie que típicamente a ha sido descrita como altamente sensible al frío y con una mayor incidencia potencial de daño por helada (Bataglia *et al.* 1996, Bataglia *et al.* 1998, Shvaleva *et al.* 2008). Mientras que la pérdida exponencial de follaje observada sobre el híbrido *EcxEg* ocurrida entre mayo y junio de 2009 sugiere alta sensibilidad a bajas temperaturas genotipo-específica, al resultar coincidente con el periodo de menor temperatura observado durante la fase de recesión invernal donde se registraron aproximadamente diez eventos de temperatura bajo cero grados.

Las diferencia absolutas en el total de área foliar promedio de rama desplegada por genotipo entre condiciones de disponibilidad hídrica resultan coincidentes con lo descrito por Pook (1985) y Shvaleva *et al.* (2005), quienes establecieron magnitudes de diferencia en el área foliar total de la copa varían para *E. maculata* entre condiciones de alta y baja disponibilidad hídrica cercana al 50%, y entre un 10 y un 90% para *E. globulus*.

La existencia de una segunda fase de crecimiento en las ramas de primera temporada sin riego y su inexistencia en aquellos establecidos con riego se vincula potencialmente con diferencias en la ocupación del sitio, y es coincidente con un aumento del tiempo en que la hoja es funcionalmente eficiente, respuesta ampliamente generalizada en la literatura para ambientes pobres en recursos (Warren *et al.* 2005). Del mismo modo, la tendencia a la cuadruplicación del follaje total de rama observado con riego respecto a sin riego de los genotipos *EgM1* y *EgB2* coincide con un crecimiento de las plantas que se vio favorecido por una mayor captura lumínica y una actividad meristemática exponencial de la copa.

El tamaño de la copa acumulado durante la primera temporada de crecimiento y los cambios en el particionamiento de la biomasa, previamente descritos como consecuencia de las variaciones de las condiciones lumínicas dentro de la copa, explicarían la magnitud de los diferenciales de crecimiento foliar total entre las ramas de primera y segunda temporada (Beadle 1997, Medhurst *et al.* 1999). El crecimiento de las ramas de segunda temporada estuvo limitado básicamente por la biomasa aérea previamente acumulada, siendo que sin riego no se observó una competencia de captura lumínica extrema entre noviembre de 2009 y marzo de 2010 permitiendo la duplicación y triplicación del crecimiento foliar total de la temporada según el genotipo, entre ellos *EgA1*, *EgA2*, *EgM1*, *EgM2*, *EnxEc* y *EnxEg*.

4.3 Efecto de la humedad de suelo y temperatura sobre el despliegue foliare

Ha sido ampliamente analizada y demostrada la relación de dependencia entre la intercepción lumínica y la productividad de la planta. No obstante, aun cuando existe un gran número de estudios que evalúan las modificaciones morfo-fisiológicas de follaje y de crecimiento como respuesta a cambios en las condiciones ambientales y aplicación de prácticas silvícolas, en que se incluye la evaluación de gran número de especies y gradientes ambientales, la cuantificación y definición de las condiciones de disponibilidad hídricas del suelo y térmicas del sitio límites de crecimiento, en especial para plantas de *Eucalyptus* es escasa (Battaglia *et al.* 1996, Battaglia *et al.* 1998, Shvaleva *et al.* 2005). Lo anterior, aun cuando en un escenario de cambio climático y de acentuación de las condiciones ambientales restrictivas para el crecimiento debiese ser prioridad la selección de especies, variedades y genotipos con alta plasticidad, capaces de optimizar su

crecimiento bajo condiciones contrastantes de alta y baja disponibilidad hídrica, y de altas y bajas temperaturas (Kikuzawa 1995, Hughes *et al.* 1996, Jump y Peñuelas 2005). En este sentido, la identificación de dos condiciones límites de expresión del máximo crecimiento foliar de rama generales para el conjunto de genotipos de *Eucalyptus* analizados constituye un parámetro de caracterización que permite identificar, en función de la disponibilidad hídrica del suelo y la temperatura media, sitios de establecimiento que favorezcan la maximización de la productividad de futuras plantaciones de *Eucalyptus*. Debido a que el análisis exhaustivo del incremento foliar de rama constituye una herramienta de aproximación representativa de la dinámica de crecimiento y diferenciación de la copa, y cuantifica como esta se ve restringida por la disponibilidad de recursos en el tiempo determinando la productividad o crecimiento potencial total de la planta (Maguire y Bennett 1996, Albaugh *et al.* 2006). Así, la condición general de temperatura límite de expresión de máximas tasas de crecimiento foliar es coincidente con lo planteado por Pook (1984), quien definió un máximo térmico de crecimiento de las especies vegetales dominantes de Australia (*Eucalyptus*) en 25°C, valor sobre el cual la temperatura se vuelve un factor limitante para la fotosíntesis (Battaglia *et al.* 1996).

No obstante, las diferencias de incremento foliar observadas con y sin riego denotan claramente que los genotipo de *Eucalyptus* evaluados son altamente sensibles a cambios en la disponibilidad hídrica del suelo. Esto es concordante con lo demostrado en estudios previos realizados sobre clones de *E. globulus*, donde ha sido reportada una reducción significativa del área foliar total desplegada entre condiciones de alta y baja disponibilidad hidria, que en algunos casos supera el 50% (Osorio *et al.* 1998, Pita y Pardos 2001). Esta respuesta que se extiende a plantaciones donde ha sido establecido que individuos de *E. globulus* creciendo a bajas temperaturas desarrollan bajos valores de índice de área foliar producto de una reducción de las tasas fotosintéticas (Battaglia *et al.* 1998). Del mismo modo, la existencia condiciones límites de expresión de máximas tasas de crecimiento foliar similares entre genotipos de *E. globulus* según ranking de productividad volumétrica es coincidente con lo establecidos sobre *Pinus radiata*, especie sobre la cual ha sido reportada una relación lineal y positiva entre los incrementos de índice de área foliar y la productividad volumétrica fustal, según la disponibilidad de recursos del sitio de crecimiento (Rubilar *et al.* 2013).

Si bien los valores de temperatura óptimos de incremento foliar tanto para los genotipos de *E. globulus* y *E. nitens* evaluados difieren de los reportados previamente (Battaglia *et al.* 1998), la mayor amplitud térmica de crecimiento de *E. nitens* y sus híbridos es constante. Del mismo modo, los resultados de este estudio, respecto a la evaluación de incrementos foliares según disponibilidad hídrica y temperatura media ratifican la alta sensibilidad al frío y una dependencia de las condiciones de disponibilidad hídrica del suelo de *E. globulus* (Battaglia *et al.* 1996). Mientras que *E. nitens* resulta una especie con mayor plasticidad a cambios en la disponibilidad hídrica, ya que los genotipos *En*, *EnxEc* y *EnxEg* fueron asociados con una tendencia a la optimización del crecimiento foliar para el rango de disponibilidad hídrica relativo evaluado, y una menor sensibilidad a cambios en las condiciones de temperatura media.

Las diferencias de sensibilidad térmicas observadas entre los genotipos de distinta productividad de *E. globulus* e híbridos de *E. nitens* se explican potencialmente por las variaciones de aclimatación asociadas a cada especie desde su lugar de origen. Tal que ha sido demostrada una mayor amplitud del rango temperatura donde *E. nitens* es capaz de maximizar su tasa fotosintética, respecto a la capacidad de *E. globulus*. *E. nitens* es encontrado originalmente entre los 600 y 1600 m, en ambientes susceptibles a heladas, cuyas temperaturas mínimas fluctúan entre los -5 y 2°C, y las máximas entre los 21 y 26°C. Mientras que *E. globulus* es encontrado típicamente entre los 0 y 450 m, donde las temperaturas mínimas van desde los 0 a los 8°C, y las temperaturas máximas entre los 20 y 23°C (Battaglia *et al.* 1996).

A su vez, el rango óptimo de crecimiento observado sobre los híbridos de *E. camaldulensis*, es coincidente con lo documentado para la especie por White *et al.* 2000, quienes categorizan a *E. camaldulensis*, igual que *E. pauciflora*, como una especie que bajo condiciones de estrés hídrico es capaz de exhibir un fuerte control de la transpiración en comparación a *E. globulus*, mecanismo que favorece su crecimiento durante la sequía. No obstante, el óptimo térmico de crecimiento observado en este estudio cercano a los 22°C resulta inferior a lo reportado por Farrell *et al.* 1996, quienes señalan la existencia de antecedentes que indican un óptimo de crecimiento de plántulas de *E. camaldulensis* en Australia entre 25 y 30 °C.

Finalmente, la reducción general de las tasas de incremento foliar relativas observadas durante la fase de crecimiento inicial entre condiciones de disponibilidad hídrica del suelo denotan una adaptación significativa y general de los genotipos evaluados a las condiciones hídricas del medio de crecimiento. No obstante la magnitud y significancia de las respuestas en tasa de incremento foliar relativa observadas entre condiciones de disponibilidad resultan particulares a cada genotipo evaluado. Esto es coincidente con lo descrito por Osorio *et al.* (1998) sobre clones de *E. gobulus* sobre los que se estableció la existencia de tasas de incremento foliares particulares a cada genotipo. Siendo esto extensible a la temperatura media acumulada necesaria para alcanzar el máximo despliegue foliar, tal que los resultados de este estudio sugieren que las temperaturas medias acumuladas son genotipo-específicas, destacándose los genotipos *EgM2*, *EgB1* y *EcxEg* que requieren de una menor temperatura acumulada para alcanzar el máximo foliar.



V. CONCLUSIONES

El uso de relaciones alométricas para la estimación del área foliar individual de hoja y agregada de rama establecidas a partir de sus dimensiones lineales resultó precisa, exacta y consistente. No obstante, la selección del nivel de análisis (general, por condición, por genotipo y condición) debe ser evaluada según el objetivo de cada estudio.

Un aumento en la disponibilidad hídrica del suelo favorece el incremento de área foliar absoluta de hoja individual y rama de *Eucalyptus*. Sin embargo, la magnitud de las diferencias de producción de superficie foliar es particular a cada genotipo y condición de disponibilidad evaluada.

Existe para la mayoría de los genotipos evaluados una regularidad en la fenología del despliegue de área foliar por condición de disponibilidad hídrica. Una mayor disponibilidad hídrica favorece un incremento exponencial del área foliar, que se traduce en una diferenciación y estructuración del área foliar de rama anticipada de todos los genotipos de *Eucalyptus* evaluados.

Por condición de disponibilidad hídrica se denotó la existencia de fases regulares del crecimiento cuyos límites de extensión en el tiempo son coincidentes con cambios de disponibilidad de recursos asociados a la estacionalidad y la propia disponibilidad del sitio de crecimiento. No obstante, la sensibilidad del genotipo a cambios en la disponibilidad hídrica del suelo y temperatura media no guardó relación directa sobre la forma de las curvas fenológicas de despliegue de área foliar. Aun cuando el híbrido *E. nitens* × *E. camaldulensis* con riego denotó una menor longitud de tiempo necesaria para alcanzar el máximo incremento foliar acumulado, por ende una diferenciación fenológica respecto a los restantes genotipos, esto constituyó una respuesta genotipo-específica, que no se repitió en los genotipos *E. nitens* y *E. nitens* × *E. globulus*, sobre los cuales se observó una mayor amplitud de las condiciones de humedad de suelo y temperatura media límites de expresión de máxima producción foliar. Similar respuesta se observó sobre los genotipos de *E. globulus* evaluados, quienes denotaron diferencias en la amplitud de rangos óptimos de humedad y temperatura de crecimiento foliar entre niveles de preclasificación de productividad volumétrica pero similar forma fenológica.

Por la relación de representatividad existente entre el crecimiento de las ramas evaluadas y dinámica general de crecimiento las copas, la existencia de condiciones límites de expresión de máximo incremento foliare generales a razón de combinación de contenido de humedad de suelo y temperatura media pudiesen ser consideradas para la definición de sitios de establecimiento potenciales de la especie. No obstante, debido a la variación de condiciones límites entre genotipos y condiciones de disponibilidad hídrica se sugiere una aproximación particular *genotipo* × *condición* como herramienta objetiva de definición temprana de sitios potenciales, debiendo ser monitoreadas y evaluadas las respuestas observadas en este estudio en futuros estudios de campo, que incluyan nuevas y contrastantes micro y macro condiciones de crecimiento.

El híbrido de *E. calamdulensis* × *E. globulus* resultó altamente sensible a heladas.



VI. APÉNDICES

6.1 Ponderación de la heterogeneidad de varianza para la estimación y comparación de área foliar de hoja individual

La ponderación de la heterogeneidad de varianza observada sobre la relación alométrica establecida entre el producto de las dimensiones lineales de la hoja (longitud y ancho máximo) y su área foliar individual consideró la obtención de factores de ponderación según nivel de ajuste.

i. Ponderación general

Tabla 6.1.1 Factor de ponderación de desvíos (w_i) ajustado para corrección de heterogeneidad de varianza observada sobre la relación área foliar de hoja (cm^2) y la variable explicatoria conformada por el producto entre la longitud (l) y el ancho (a) máximos de hoja (cm^2).

Variable explicatoria	$w_i = 1/f(s^2)$	R^2	RCME
$l \cdot a$	$w_i = 1/(1.00360(l \cdot a) - 0.0046(l \cdot a)^2)$	0.99***	0.133

$f(s^2)$: función de varianza, R^2 : coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, ***: $P < 0.001$.

ii. Ponderación por condición

Tabla 6.1.2 Factores de ponderación de desvíos (w_i) ajustados para la corrección de heterogeneidad de varianza observada sobre la relación área foliar de hoja y la variable explicatoria conformada por el producto entre la longitud (l) y el ancho (a) máximos de hoja (cm^2).

Condición	$w_i = 1/f(s^2)$	R^2	RCME
Con Riego	$w_i = 1/(0.92960(l \cdot a) - 0.00368(l \cdot a)^2)$	0.99***	1.760
Sin Riego	$w_i = 1/(0.46870(l \cdot a) + 0.00448(l \cdot a)^2)$	0.99**	2.350

$f(s^2)$: función de varianza, R^2 : coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$.

iii. Ponderación por genotipo y condición

Tabla 6.1.3 Factores de ponderación de desvíos (w_i) para corrección de heterogeneidad de varianza sobre la relación área foliar de hoja y la variable explicatoria conformada por el producto entre la longitud (l) y el ancho (a) máximos de hoja (cm^2), por genotipo y condición.

Condición	Genotipo	$w_i = 1/f(s^2)$	R^2	RCME
Con riego	EgA1	$w_i = 1/(0.316096 (l \cdot a))$	0.78*	12.362
	EgA2	$w_i = 1/(0.630482 (l \cdot a))$	0.92**	12.340
	EgM1	$w_i = 1/(0.305774 (l \cdot a))$	0.91*	4.095
	EgM2	$w_i = 1/(0.409406 (l \cdot a))$	0.82*	8.077
	EgB1	$w_i = 1/(0.595050 (l \cdot a))$	0.85*	18.834
	EgB2	$w_i = 1/(0.347216 (l \cdot a))$	0.93*	2.778
	En	$w_i = 1/(0.641718 (l \cdot a))$	0.91*	14.160
	EnxEg	$w_i = 1/(0.374179 (l \cdot a))$	0.96**	5.167
	EnxEc	$w_i = 1/(0.398764 (l \cdot a))$	0.98**	1.741
	EcxEg	$w_i = 1/(0.205554 (l \cdot a))$	0.86*	2.093
Sin riego	EgA1	$w_i = 1/(0.365011 (l \cdot a))$	0.81*	6.766
	EgA2	$w_i = 1/(0.502756 (l \cdot a))$	0.96**	3.966
	EgM1	$w_i = 1/(0.399136 (l \cdot a))$	0.96**	1.998
	EgM2	$w_i = 1/(0.349028 (l \cdot a))$	0.83*	4.430
	EgB1	$w_i = 1/(0.501865 (l \cdot a))$	0.84*	6.821
	EgB2	$w_i = 1/(0.242103 (l \cdot a))$	0.92**	1.557
	En	$w_i = 1/(0.459955 (l \cdot a))$	0.84*	7.054
	EnxEg	$w_i = 1/(0.847599 (l \cdot a))$	0.97**	6.429
	EnxEc	$w_i = 1/(0.348330 (l \cdot a))$	0.96**	2.347
	EcxEg	$w_i = 1/(0.176904 (l \cdot a))$	0.94**	1.292

$f(s^2)$: función de varianza, R^2 : coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$. Códigos de E. globulus (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a E. nitens (En) e híbridos E. nitens \times E. globulus (En \times Eg), E. nitens \times E. camaldulensis (En \times Ec) y E. camaldulensis \times E. globulus (Ec \times Eg).

6.2 Ponderación de la heterogeneidad de varianza para la estimación y comparación de área foliar de agregada de rama

La corrección de la heterogeneidad de varianza observada sobre la relación alométrica establecida entre el producto del diámetro cuadrático y longitud total de rama, y su área foliar agregada consideró la obtención de factores de ponderación según nivel de ajuste.

i. Ponderación general

Tabla 6.2.1 Factor de ponderación de desvíos (w_i) ajustado para corrección de heterogeneidad de varianza observada sobre la relación área foliar agregada de rama (cm^2) y la variable explicatoria conformada por el producto entre el diámetro cuadrático la longitud (mm^2) y la longitud máxima de rama (cm).

Variable explicatoria	$w_i = 1/f(s^2)$	R^2
$l \cdot a$	$w_i = 1/(0.0.3757(d^2 \cdot l))$	0.99***

$f(s^2)$: función de varianza, R^2 : coeficiente de determinación, ***: $P < 0.001$.

ii. Ponderación por condición

Tabla 6.2.2 Factores de ponderación de desvíos (w_i) ajustados para la corrección de heterogeneidad de varianza observada sobre la relación área foliar agregada de rama y la variable explicatoria conformada por el producto entre el diámetro cuadrático la longitud (mm^2) y la longitud máxima de rama (cm).

Condición	$w_i = 1/f(s^2)$	R^2
Con Riego	$w_i = 1/(60.49145(d^2 \cdot l) + 0.02482(d^2 \cdot l)^2)$	0.99*
Sin Riego	$w_i = 1/(9.19400(d^2 \cdot l) + 0.01485(d^2 \cdot l)^2)$	0.99**

$f(s^2)$: función de varianza, R^2 : coeficiente de determinación, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$.

iii. Ponderación por genotipo y condición

Tabla 6.2.3 Factores de ponderación de desvíos (w_i) para corrección de heterogeneidad de varianza sobre la relación área foliar agregada de rama y la variable explicatoria conformada por el producto entre el diámetro cuadrático la longitud (mm^2) y la longitud máxima de rama (cm).

Condición	Genotipo	$w_i = 1/f(s^2)$	R^2
Con riego	EgA1	$w_i = 1 / (-71.48918 (d^2 \cdot l) + 0.02933 (d^2 \cdot l)^2)$	0.99
	EgA2	$w_i = 1 / (58.68198 (d^2 \cdot l) - 0.00505 (d^2 \cdot l)^2)$	0.98
	EgM1	$w_i = 1 / (98.33351 (d^2 \cdot l) + 0.00356 (d^2 \cdot l)^2)$	0.98
	EgM2	$w_i = 1 / (-382.12556 (d^2 \cdot l) + 0.12074 (d^2 \cdot l)^2)$	0.99
	EgB1	$w_i = 1 / (111.10253 (d^2 \cdot l) - 0.00606 (d^2 \cdot l)^2)$	0.92
	EgB2	$w_i = 1 / (96.64595 (d^2 \cdot l) - 0.00512 (d^2 \cdot l)^2)$	0.94
	En	$w_i = 1 / (57.61237 (d^2 \cdot l) - 0.00116 (d^2 \cdot l)^2)$	0.99
	EnxEg	$w_i = 1 / (145.31548 (d^2 \cdot l) - 0.00181 (d^2 \cdot l)^2)$	0.92
	EnxEc	$w_i = 1 / (26.22794 (d^2 \cdot l) + 0.00413 (d^2 \cdot l)^2)$	0.88
	EcxEg	$w_i = 1 / (319.89481 (d^2 \cdot l) - 0.00495 (d^2 \cdot l)^2)$	0.95
Sin riego	EgA1	$w_i = 1 / (18.06805 (d^2 \cdot l) - 0.00399 (d^2 \cdot l)^2)$	0.59
	EgA2	$w_i = 1 / (66.35601 (d^2 \cdot l) - 0.01635 (d^2 \cdot l)^2)$	0.57
	EgM1	$w_i = 1 / (10.27185 (d^2 \cdot l) - 0.00356 (d^2 \cdot l)^2)$	0.50
	EgM2	$w_i = 1 / (4.67465 (d^2 \cdot l) + 0.00016 (d^2 \cdot l)^2)$	0.75
	EgB1	$w_i = 1 / (61.08894 (d^2 \cdot l) - 0.02359 (d^2 \cdot l)^2)$	0.87
	EgB2	$w_i = 1 / (91.26833 (d^2 \cdot l) - 0.02052 (d^2 \cdot l)^2)$	0.97
	En	$w_i = 1 / (9.45847 (d^2 \cdot l) + 0.01139 (d^2 \cdot l)^2)$	0.78
	EnxEg	$w_i = 1 / (48.36320 (d^2 \cdot l) - 0.00404 (d^2 \cdot l)^2)$	0.99
	EnxEc	$w_i = 1 / (6.24840 (d^2 \cdot l) - 0.00123 (d^2 \cdot l)^2)$	0.63
	EcxEg	$w_i = 1 / (52.31712 (d^2 \cdot l) - 0.01185 (d^2 \cdot l)^2)$	0.80

$f(s^2)$: función de varianza, R^2 : coeficiente de determinación. Códigos de E. globulus (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a E. nitens (En) e híbridos E. nitens × E. globulus (En x Eg), E. nitens × E. camaldulensis (En x Ec) y E. camaldulensis × E. globulus (Ec x Eg).

6.3 Visualización gráfica de la relación establecida entre producto del diámetro cuadrático y la longitud total y el área foliar agregada de rama por genotipo de *Eucalyptus* analizado

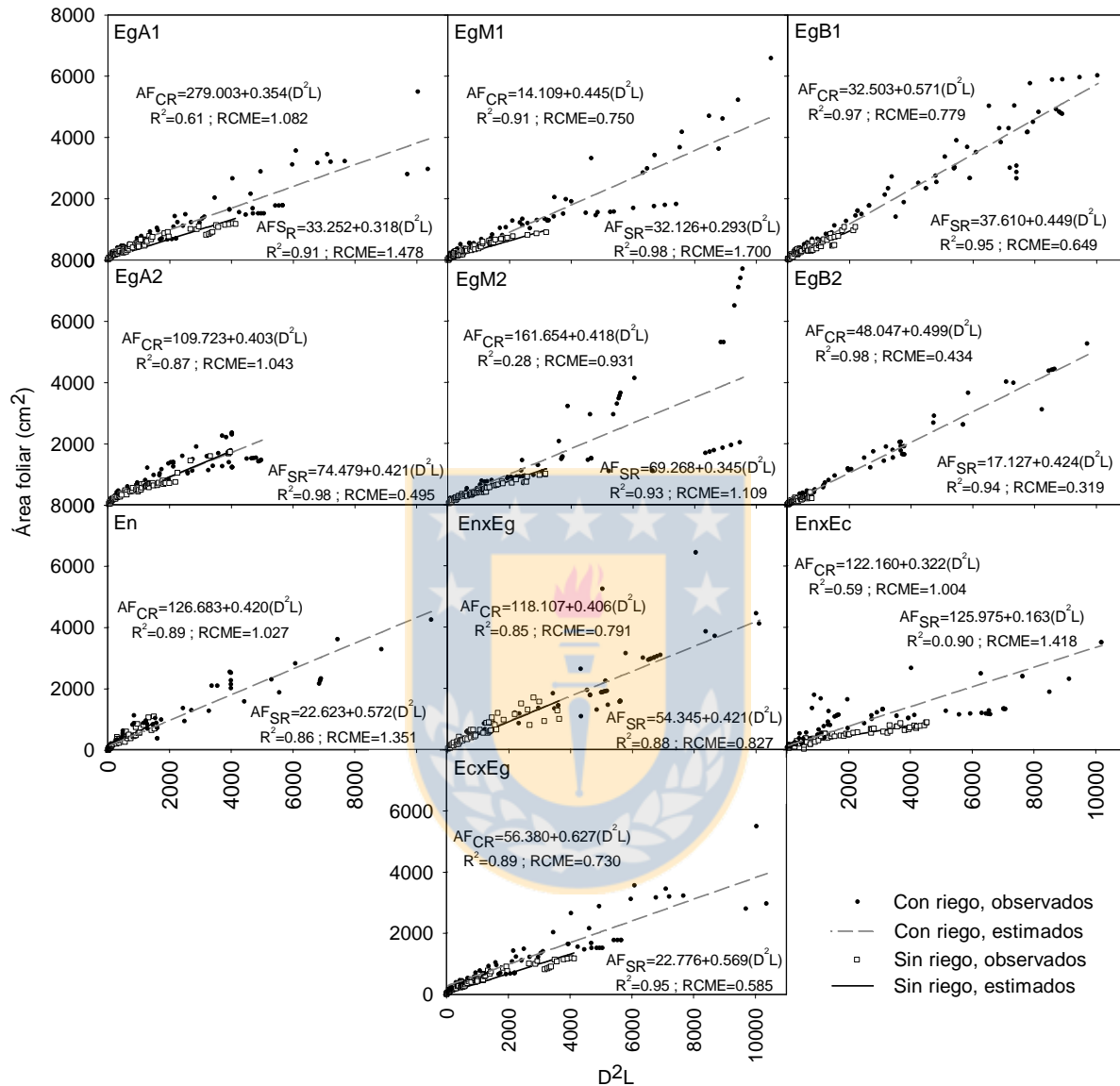


Figura 6.3. Ajustes lineal de la relación entre el producto del diámetro cuadrático (D²) y la longitud total (L), y el área foliar de rama (AF). Se presentan valores observados y estimados por genotipo y condición de disponibilidad hídrica analizada. CR: con riego, SR: sin riego, R²: coeficiente de determinación, RCME: raíz cuadrada media del error, códigos de *E. globulus* (Eg) corresponden a alta (A), media (M) y baja (B) productividad, establecida previamente en ensayos clonales. Otros genotipos corresponden a *E. nitens* (En) e híbridos *E. nitens* × *E. globulus* (En x Eg), *E. nitens* × *E. camaldulensis* (En x Ec) y *E. camaldulensis* × *E. globulus* (Ec x Eg).

VII. REFERENCIAS

- Abrams M. 1994. Genotypic and phenotypic variation as stress adaptations in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree Physiology* 14: 833-842.
- Albaugh T, L Allen, T Fox. 2006. Individual tree crown and stand development in *Pinus taeda* under different fertilization and irrigation regimes. *Forest Ecology and Management* 234: 10-23.
- Albaugh T, L Allen, J Stape, T Fox, R Rubilar, Carlson C, Pezzutti R. 2010. Leaf area duration in natural range and exotic *Pinus taeda*. *Canadian Journal of Forest Research* 40: 224-234.
- Ali I, S Abbas, M Hameed, M Naz, S Zafar, S Kanwal. 2009. Leaf anatomical adaptations in some exotic species of *Eucalyptus* L'Hér. (Myrtaceae). *Pakistan Journal of Botany* 41(6): 2717-2727.
- Almeida A, A Siggins, T Batista, C Beadle, S Fonseca, R Loos. 2010. Mapping the effect of spatial and temporal variation in climate and soils on *Eucalyptus* plantation production with 3-PG, a process-based growth model. *Forest Ecology and Management* 259: 1730-1740.
- Allen H, T Albaugh. 1999. Ecophysiological basis for plantation production: A loblolly pine case study. *Bosque* 20(1): 3-8.
- Allen R. 2000. Using the FAO-56 dual crop coefficient method over an irrigated region as part of an evapotranspiration intercomparison study. *Journal of Hydrology* 229: 27-41.
- Allen R, L Pereira, M Smith, D Raes, J Wright. 2005. FAO-56 Dual Crop Coefficient Method for Estimating Evaporation from Soil and Application Extensions. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering* 131: 2-13.
- Baldwin V, J Peterson, H Burkhart, T Amateis, P Dougherty. 1997. Equations for estimating loblolly pine branch and foliage weight and surface area distributions. *Canadian Journal of Research* 27: 918-927.

- Battaglia M, C Beadle, S Loughhead. 1996. Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology* 16: 81-89.
- Battaglia M, M Cherry, L Beadle, J Sands, A Hingston. 1998. Prediction of leaf area index in eucalypt plantations: effects of water stress and temperature. *Tree Physiology* 18: 521-528.
- Beadle C. 1997. Dynamics of Leaf and Canopy Development. In Nambiar S, Brown A. Management of Soil Nutrients and Water in Tropical Plantation Forest. Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra, Australia. P. 169-212.
- Berninger F, E Nikinmaa. 1997. Implications of varying pipe model relationships on scots pine growth in different climates. *Functional Ecology* 11: 146-156.
- Binkley D, J Stape, W Bauerle, M Ryan. 2010. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management* 259: 1704–1713.
- Borchert R. 1994. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology* 75(5): 1437-1449.
- Boyden S, D Binkley, J Stape. 2008. Competition among *Eucalyptus* trees depends on genetic variation and resource supply. *Ecology* 89(10): 2850-2859.
- Camargo I, N Rodríguez. 2006. Nuevas perspectivas para el estudio de la asignación de biomasa y su relación con el funcionamiento de plantas en ecosistemas neotropicales. *Acta Biológica Colombiana* 11:75-87.
- Chaves M, J Pereira, J Maroco, M Rodrigues, C Ricardo, M Osório, I Carvalho, T Faria, C Pinheiro. 2002. How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany* 89 (7): 907-916.
- Chaves M, J Maroco, J Pereira. 2003. Understanding plant responses to drought- from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239-264

- CIREN. 1999. Estudio Agrologico VIII Región. Descripciones de suelos: Materiales y símbolos. Santiago, Chile. Publicación CIREN N° 121 (2). 586 p.
- Coopman R, J Jara, L Bravo, K Sáez, G Mella, R Escobar. 2008. Changes in morpho-physiological attributes of *Eucalyptus globulus* plants in response to different drought hardening treatments. *Electronic Journal of Biotechnology*.11(2): 30-39.
- Coopman R, J Jara, R Escobar, L Corcuera, L Bravo. 2010. Genotypic variation in morphology and freezing resistance of *Eucalyptus globulus* seedlings subjected to drought hardening in nursery. *Electronic Journal of Biotechnology* 13: 5-6.
- Costa e Silva F, A Shvaleva, J Maroco, M Almeida, M Chaves, J Pereira. 2004. Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. *Tree Physiology* 24 (10): 1165-72.
- Cristofori V, Y Roupael, E Mendoza-De Gyves, C Bigniami. 2007. A simple model for estimating leaf area of hazelnut from linear measurements. *Scientia Horticulturae* 113:221-225.
- Douglas A, W Bennett. 1996. Patterns in vertical distribution of foliage in young coastal Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 26 (11): p1991.
- Douglas A, J Brissette, L Gu. 1998. Crown structure and growth efficiency of red spruce in uneven-aged, mixed-species stands in Maine. *Canadian Journal of Research* 28: 1233-1240.
- England J, P Attiwill. 2011. Changes in stomatal frequency, stomatal conductance and cuticle thickness during leaf expansion in the broad-leaved evergreen species, *Eucalyptus regnans*. *Trees* 25:987–996.
- Espinosa-Bancalari M, D Perry, J Marshall. 1987. Leaf area–sapwood area relationships in adjacent young Douglas-fir stands with different early growth rates. *Canadian Journal of Research* 17: 174-180.
- Ewers B, R Oren, J Sperry. 2000. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*. *Plant, Cell and Environment* 23: 1055-1066.

- Farrell R, D Bell, K Akilan, J Marshall. 1996. Morphological and Physiological Comparisons of Clonal Lines of *Eucalyptus camaldulensis*. I. Responses to Drought and Waterlogging. *Australian Journal Plant Physiology* 23: 497-507.
- Fernández M. 2005. Estado del arte en modelación funcional-estructural de plantas. *Bosque* 26 (2):71-79.
- Flores F, Allen L. 2004. Efectos del clima y capacidad de almacenamiento de agua del suelo en la productividad de rodales de pino radiata en Chile: un análisis utilizando el modelo 3-PG. *Bosque* 25(3): 11-24.
- Geldres E, J Schlatter. 2004. Crecimiento de las plantaciones de *Eucalyptus globulus* sobre suelos rojo arcillosos de la provincia de Osorno, Décima Región. *Bosque* 25(1): 95-101.
- Gonçalves J, J Stape, J Laclau, J Bouillet, J Ranger. 2008. Assessing the effects of early silvicultural management on long-term site productivity of fast-growing eucalypt plantations: the Brazilian experience. *Southern Forests* 70(2): 105-118.
- Gujarati D. 2003. Econometría. México, México. McGraw-Hill Interamericana. 1002 p.
- Guarnaschelli A, Lemcoff J, Prystupa P, Basci S. 2003. Responses to drought preconditioning in *Eucalyptus globulus* Labill. Provenances. *Trees* (2003) 17:501–509.
- Guarnaschelli A, P Prystupa, J Lemcoff. 2006. Drought conditioning improves water status, stomatal conductance and survival of *Eucalyptus globulus* subsp. *bicostata* seedlings. *Annals of forest Science* 63: 941-950.
- Hovenden M, J Vander Schoor. 2003. Nature vs nurture in the leaf morphology of Southern beech, *Nothofagus cunninghamii*(Nothofagaceae). *New Phytologist* 161: 585-594.
- Hubbard R, J Stape, M Ryan, A Almeida, J Rojas. 2010. Effects of irrigation on water use and water use efficiency in two fast growing *Eucalyptus* plantations. *Forest Ecology and Management* 259: 1714–1721.

- Hughes L, E Cawsey, M Westoby. 1996. Climatic Range Sizes of *Eucalyptus* Species in Relation to Future Climate Change. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5(1): 23-29
- James S, D Bell. 1995. Morphology and Anatomy of Leaves of *Eucalyptus camaldulensis* Clones: Variation Between Geographically Separated Locations. *Australian Journal of Botany* 43: 415-433.
- Jiménez J, O Aguirre, H Kramer. 2006. Tree crown structure indicators in a natural uneven-aged mixed coniferous forest in northeastern Mexico. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 649-654.
- Jonckheere I, S Fleck, K Nackaerts, B Muys, P Coppin, M Weiss, F Baret. 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 121: 19-35.
- Jump A, J Peñuelas. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8:1010-1020.
- King D. 1999. Juvenile Foliage and the Scaling of Tree Proportions, with Emphasis on *Eucalyptus*. *Ecology* 80(6): 1944-1954.
- Kikuzawa K. 1995. The basis for variation in leaf longevity of plants. *Vegetatio* 121: 89-100
- Landsberg J. 2003. Physiology in forest models: history and the future. *Forest Biometry, Modelling and Information Science* 1: 49-63.
- Li C. 2000. Population differences in water-use efficiency of *Eucalyptus microtheca* seedlings under different watering regimes. *Physiologia Plantarum* 108(2): 134-139.
- Maguire D, Bennett W. 1996. Patterns in vertical distribution of foliage in young coastal Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 26(11): p1991.
- Maguire D, J Brissette, G Lianhong. 1998. Crown structure and growth efficiency of red spruce in uneven-aged, mixed-species stands in Maine. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1233-1240.

- Medhurst J, M Battaglia, M Cherry, M Hunt, D White, C Beadle. 1999. Allometric relationships for *Eucalyptus nitens* (Deane and Maiden) Maiden plantations. *Trees* 14: 91-101.
- Medhurst J, C Beadle. 2001. Crown structure and leaf area index development in thinned and unthinned *Eucalyptus nitens* plantations. *Tree Physiology* 21: 989-999.
- Medhurst J, C Beadle. 2002. Plant, Cell and Environment Sapwood hydraulic conductivity and leaf area – sapwood area relationships following thinning of a *Eucalyptus nitens* plantation. *Plant, Cell and Environment* 25:1011-1019.
- Merchant A, A Callister, S Arndt, M Tausz, M Adams. 2007. Contrasting Physiological Responses of Six *Eucalyptus* Species to Water Deficit. *Annals of Botany* 100: 1507-1515.
- Migalina S, L Ivanova, A Makhnev. 2009. Size of the Leaf as a Marker of Birch Productivity at a Distance from the Climatic Optimum. *Russian journal of plant physiology* 56 (6). p858.
- Miehle P, M Battaglia, P Sands, D Forrester, P Feikema, S Livesley, J Morris, S Arndt. 2009. A comparison of four process-based models and a statistical regression model to predict growth of *Eucalyptus globulus* plantations. *Ecological Modelling* 220: 734-746.
- Migalina S, L Ivanova, A Makhnev. 2008. Size of the Leaf as a Marker of Birch Productivity at a Distance from the Climatic Optimum. *Russian Journal of Plant Physiology* 56(6): 858-862.
- Montagua K, K Duttmera, C Bartona, A Cowiea. 2005. Developing general allometric relationships for regional estimates of carbon sequestration—an example using *Eucalyptus pilularis* from seven contrasting sites. *Forest Ecology and Management* 204 (2005) 113-127.
- Navarrete-Campos D, L Bravo, R Rubilar, V Emhart, R Sanhueza. 2012. Drought effects on water use efficiency, freezing tolerance and survival of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus globulus* × *nitens* cuttings. *New Forests* 43: 1-16.
- Osório J, M Osório, M Chaves, J Pereira. 1998. Water deficits are more important in delaying growth than in changing patterns of carbon allocation in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology* 18: 363-373.

- Peng C. 2000. Growth and yield models for uneven-aged stands: past, present and future. *Forest Ecology and Management* 132: 259-279.
- Peng C, J Liu, Q Dang, M Apps, H Jiang. 2002. TRIPLEX: a generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics. *Ecological Modelling* 153: 109-130.
- Pereira J, M Tomé, J Carreiras, J Tomé, J Pereira, J David, A Faviao. 1997. Leaf area estimation from tree allometrics in *Eucalyptus globulus* plantations. *Canadian Journal of Research* 27(2): 166-173,
- Pincheira M. 2011. Estimación y comparación de área foliar de hoja individual para *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* e híbridos. Tesis Ingeniero Forestal. Concepción, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad De Concepción. 39 p.
- Pita P, J Pardos. 2001. Growth, leaf morphology, water use and tissue water relations of *Eucalyptus globulus* clones in response to water deficit. *Tree Physiology* 21: 599-607.
- Pook E. 1984. Canopy Dynamics of *Eucalyptus maculata* Hook. II. Canopy Leaf Area Balance. *Australian Journal of Botany* 32: 405-413.
- Pook E. 1985. Canopy Dynamics of *Eucalyptus maculata* Hook. III. Effects of Drought. *Australian Journal of Botany* 32: 405-413.
- Porte A, P Trichet, D Bert, D Loustau. 2002. Allometric relationships for branch and tree woody biomass of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management* 158 (13):71-83.
- Reed D, M Tomé. 1998. Total aboveground biomass and net dry matter accumulation by plant component in young *Eucalyptus globulus* in response to irrigation. *Forest Ecology and Management* 103: 21-32.
- Reich B. 1993. Reconciling Apparent Discrepancies Among Studies Relating Life Span, Structure and Function of Leaves in Contrasting Plant Life Forms and Climates: 'The Blind Men and the Elephant Retold'. *Functional Ecology* 7(6):721-725.

- Reich P, M Walters. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. *Oecologia* 97: 73-81.
- Reich P. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73: 164-174.
- Reich P, D Ellsworth, M Walters. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12: 948-958.
- Reich P, Ellsworth D, Walters M, Vose J, Gresham C, Volin J, Bowman W. 1999. Generality of Leaf Trait Relationships: A Test across Six Biomes. *Ecology* 80(6): 1955-1969.
- Reich P. 2002. Root-shoot relations: optimality in acclimation and adaptation or the "Emperor's New Clothes"? En Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U, editors. *Plant Roots, The hidden half*. New York: Marcel Dekker, Inc. 205-220 p.
- Reich P, I Wright, J Cavender-Bares, J Craine, J Oleksyn, M Westoby, M Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: 143-S164.
- Roberts S, T Dean, D Evans, J McCombs, R Harrington, P Glass. 2005. Estimating individual tree leaf area in loblolly pine plantations using Li DAR-derived measurements of height and crown dimensions. *Forest Ecology and Management* 213: 54-70.
- Rubilar R, T Albaugh, L Allen, J Alvarez, TH Fox, J Stape. 2013. Influences of silvicultural manipulations on above-and belowground biomass accumulations and leaf area in young *Pinus radiata* plantations, at three contrasting sites in Chile. *Forestry An International Journal of Forest Research* 86: 27-38.
- Sampson D, T Albaugh, K Johnsen, H Allen, S Zarnoch. 2003. Monthly leaf area index estimates from point in time measurements and needle phenology for *Pinus taeda*. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2477-2490.

- Serdar Ü, H Demirsoy. 2006. Non-destructive leaf area estimation in chestnut. *Scientia Horticulturae* 108: 227-230.
- Shvaleva A, F Costa e Silva, E Breia, L Jouve, J Hausman, M Almeida, J Maroco, M Rodrigues, J Pereira, M Chaves. 2006. Metabolic responses to water deficit in two *Eucalyptus globulus* clones with contrasting drought sensitivity. *Tree Physiology* 26: 239-248.
- Shvaleva A, F Costa e Silva, P Scotti, M Oufir, J Hausman, G Cedric, P Ramos, M Almeida, L Rodrigues, J Pereira, M Chaves. 2008. Physiological and biochemical responses to low non-freezing temperature of two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought resistance. *Annals of Forest Science* 65 p 204.
- Skovsgaard J, J Vanclay. 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry* 81(1): 13-29.
- Souza G, N Villa Nova, A Gonçalves. 1999. Entropia, informação e estresse hídrico em *Eucalyptus camaldulensis* in vitro. *Revista Brasileira de Biologia* 59(3): 471-476
- Spann T, R Heerema. 2010. A simple method for non-destructive estimation of total shoot leaf area in tree fruit crops. *Scientia Horticulturae* 125: 528-533.
- Stape J, D Binkley, M Ryan. 2004. Eucalyptus production and the supply, use and the efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management* 193: 17-31.
- Terashima I, K Hikosaka. 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* 18: 1111-1128.
- Torri S, C Descalzi, E Frusso. 2009. Estimation of leaf area in pecan cultivars (*Carya illinoensis*). *Ciencia e Investigación Agraria* 36(1): 53-58.
- Turner J, M Lambert, P Hopmans, J Mcgrath. 2001. Site variation in *Pinus radiata* plantations and implications for site specific management. *New Forests* 21: 249-282.

- Warren CH., Tausz M., Adams M. 2005. Does rainfall explain variation in leaf morphology and physiology among populations of red ironbark (*Eucalyptus sideroxylon* subsp. *Tricarpa*) grown in a common garden?. *Tree Physiology* 25: 1369-1378.
- Weiskittel A, R Seymour, P Hofmeyer, J Kershaw. 2010. Modelling primary branch frequency and size for five conifer species in Maine, USA. *Forest Ecology and Management* 259: 1912–1921
- White D, L Beadle, D Worledge. 1996. Leaf water relations of *Eucalyptus globulus* ssp. *Globulus* and *E. nitens*: seasonal, drought and species effects. *Tree Physiology* 16: 469-476.
- White D, N Turner, J Galbraith. 2000. Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in Mediterranean southwestern Australia. *Tree Physiology* 20: 1157-1165.
- White D, M Battaglia, D Mendham, D Crombie, J Kinal, J McGrath. 2010. Observed and modelled leaf area index in *Eucalyptus globulus* plantations: tests of optimality and equilibrium hypotheses. *Tree Physiology* 30: 831-844.
- Whitehead D, C Beadle. 2004. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. *Forest Ecology and Management* 193: 113-140.
- Whitford K, I Colquhoun, A Lang, B Harper. 1995. Measuring leaf area index in a sparse eucalypt forest: a comparison of estimates from direct measurement, hemispherical photography, sunlight transmittance and allometric regression. *Agricultural and Forest Meteorology* 74: 237-249.
- Wikberg J, E Ögren. 2007. Variation in drought resistance, drought acclimation and water conservation in four willow cultivars used for biomass production. *Tree Physiology* 27: 1339-1346
- Williams J, B Myers, W Muller, G Duff, D Eamus. 1997. Leaf Phenology of Woody Species in a North Australian Tropical Savanna. *Ecology* 78(8): 2542-2558.