

Estructura xilológica de nuevos clones de *Eucalyptus* y su relación con la resistencia a heladas

Xylological structure of new clones of *Eucalyptus* and its relation to freeze resistance

Pablo Alejandro Cabanillas^{1*}

Cátedra de Dendrología, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina

Rocío Inés Monterubbianesi¹

Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible (OPDS), La Plata, Buenos Aires, Argentina

Natalia Tesón

Estación Experimental Agropecuaria Concordia, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA Concordia, Concordia, Entre Ríos, Argentina

Silvia Monteoliva

Cátedra de Dendrología, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina; Instituto de Fisiología Vegetal (INFIVE) (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas-Universidad Nacional de La Plata), La Plata, Buenos Aires, Argentina

Revista de la Facultad de Agronomía

Universidad Nacional de La Plata, Argentina

ISSN: 1669-9513

Periodicidad: Continua

vol. 123, 2024

redaccion.revista@agro.unlp.edu.ar

Recepción: 5 junio 2023

Aprobación: 2 enero 2024

Publicación: Octubre 2024

URL: <http://portal.amelica>

DOI: <https://doi.org/10.24215/16699513e141>

***Autor de correspondencia:** cabanillaspablo@gmail.com

¹Ambos son primer autor

Resumen

El objetivo de este trabajo fue caracterizar la anatomía cuali-cuantitativa de la madera juvenil de cuatro materiales genéticos de *Eucalyptus* (Myrtaceae) que se cultivan en Concordia, Entre Ríos, Argentina, y establecer relaciones teóricas entre anatomía y resistencia a las heladas. Se analizaron dos de clones híbridos: GC-INTA-24 y GC-INTA-27; y sus dos parentales: EG-INTA-36 (clon de *E. grandis*) y *E. camaldulensis* (proveniente de semilla). Los materiales presentaron diferencias en el tipo de disposición diagonal de los vasos, el tipo de parénquima axial y el ancho de los radios; pero no en su porosidad, placas de perforación, punteaduras radio-vaso, grosor de paredes y contorno de fibras, densidad y composición de los radios. El parental *E. camaldulensis* comparte más rasgos con el híbrido GC-INTA-24 y el parental EG-INTA-36 con el híbrido GC-INTA-27. Las características de menor diámetro de vasos y su mayor frecuencia, la mayor proporción de parénquima axial, el mayor espesor de las paredes de las fibras y el menor valor de índice de vulnerabilidad presentadas por el clon GC-INTA-24 serían indicadores anatómicos de una mayor tolerancia a las heladas. Según su anatomía, GC-INTA-27 sería más propenso a cavitarse bajo condiciones de heladas, aunque en ausencia de estrés presentaría mayor crecimiento asociado a su mayor diámetro medio de vasos. Ambos híbridos presentarían caracteres superadores frente al estrés por heladas respecto de su parental más vulnerable (EG-INTA-36). Los resultados aquí mostrados deberán complementarse con caracterizaciones anatómicas de ejemplares adultos y la medición en campo de la vulnerabilidad a la cavitación por frío para estos nuevos genotipos.

Palabras clave: *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus camaldulensis*, GC-INTA-24, GC-INTA-27, heladas, leño juvenil

Abstract

The objective was to characterize the qualitative-quantitative anatomy of the juvenile wood of four genetic materials of *Eucalyptus* (Myrtaceae) grown in Concordia, Entre Rios, Argentina, and to establish theoretical relationships between anatomy and frost resistance. Two hybrid clones (GC-INTA-24 and GC-INTA-27) and their parentals, EG-INTA-36 (clone of *E. grandis*) and *E. camaldulensis* (from seed), were analyzed. Each genetic material displayed differences in the type of diagonal arrangement of the vessels, the type of axial parenchyma and the width of the rays. However, there were no differences in porosity, perforation plates, radio-vessel pits, wall thickness and fiber contour, density and ray composition among the materials. The parental *E. camaldulensis* showed greater similarities with the hybrid GC-INTA-24, and the parental EG-INTA-36 more similarities with the hybrid GC-INTA-27. Smaller diameter and higher frequency of vessels, greater proportion of axial parenchyma, thicker fiber walls and lower vulnerability index presented by the GC-INTA-24, would be anatomical indicators of their greater tolerance to frost. Conversely, GC-INTA-27 might be prone to cavitation under freezing conditions due to its higher vulnerability index. However, under stress-free conditions it may exhibit greater growth associated with its larger vessel diameter. Both hybrids would have superior frost stress characteristics compared to their most susceptible parental (EG-INTA-36). The results presented here need to be complemented by anatomical characterizations of mature specimens and field measurements of vulnerability to frost cavitation.

Keywords: *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus camaldulensis*, GC-INTA-24, GC-INTA-27, frost, juvenile wood

INTRODUCCIÓN

En la actualidad existen alrededor de 255.000 ha de *Eucalyptus* con fines foresto-industriales en Argentina. Cerca de la mitad de estas forestaciones se encuentran en la Provincia de Entre Ríos y están dominadas por *Eucalyptus grandis* W. Mill ex Maiden y, en menor medida, por *E. dunnii* Maiden y *E. globulus* Labill. (Díaz y Tesón, 2001).

E. grandis constituye hoy la principal especie forestal latifoliada exótica cultivada en Argentina ya que combina rapidez de crecimiento, buena forma en sus fustes y una madera apta para gran variedad de usos industriales: madera para aserrado, laminado, postes, impregnaciones y construcciones rurales así como industrias papelera y de tableros (Marcó y Harrand, 2012). En los últimos años, se ampliaron sus usos, incluyendo su empleo para terminaciones, molduras y muebles (Aparicio et al., 2005). Las plantaciones clonales de *E. grandis* se están expandiendo, debido a la mayor oferta de materiales genéticos de mejor adaptación a diferentes condiciones edafo-climáticas; y al aumento de la productividad y homogeneidad de las plantaciones (Aparicio y Maggio, 2018). Esta misma homogeneidad genética conlleva una mayor susceptibilidad a problemas sanitarios o climáticos como las heladas. La principal limitante ecológica para el cultivo de *E. grandis* a gran escala es su alta sensibilidad al frío, en especial en su etapa juvenil, que causa quemado de los márgenes de las hojas, daño de la yema apical, grietas en la corteza y hasta la muerte (Paton, 1981; Marcó y Harrand, 2012).

Tras años de evaluación, en 2003, INTA inscribió 10 clones de *E. grandis* en el Registro Nacional de Cultivares, para su uso en plantaciones comerciales. Estos nuevos clones poseen características destacadas, lo que permite llevar a cabo forestaciones con igual o mayor productividad que las realizadas a partir de semillas (Marcó y Harrand, 2012). Según los resultados que se obtuvieron de las evaluaciones de los genotipos, el clon EG-INTA-36 destaca por sus características de crecimiento, sanidad, rectitud de fuste y densidad de la madera (Martínez, 2022; Marcó et al., 2016).

E. camaldulensis Dehnh es el eucalipto de más amplia distribución en su zona de origen, crece en gran parte del sector continental de Australia y a lo largo de los corredores fluviales. Si bien en Argentina está muy difundida, sus plantaciones comerciales no son tan comunes y en climas húmedos se prefieren especies de mayor crecimiento como *E. grandis* o *E. dunnii* (Ballesteros et al., 2006). *E. camaldulensis* es una especie resistente a condiciones frías y de heladas, que prospera en suelos húmedos pero también en suelos áridos y salinos (Salto, 2008). Pertenece al grupo de los *Eucalyptus* de crecimiento mediano a bajo y posee muy buenas características para madera sólida, debido a su resistencia mecánica, alta densidad y durabilidad natural, así como para usos energéticos y para la fabricación de tableros de fibra de alta densidad (Mangieri y Dimitri, 1961; Marcó y Harrand, 2005).

Las plantaciones a escala comercial con híbridos interespecíficos se realizan hace décadas con el fin de aprovechar la complementariedad, la adaptabilidad y la heterosis, o vigor híbrido, entre parentales selectos en regiones donde las especies puras tienen limitantes bióticas, como plagas y enfermedades, y abióticas como riesgo de heladas o sequías, y condiciones edáficas (Assis y Mafia, 2007; Harwood, 2011). El propósito de estos cruzamientos es lograr una combinación de la buena forma, rapidez de crecimiento, buena aptitud maderera y sanidad de *E. grandis*, con la mayor adaptabilidad a suelos secos, pobremente drenados, arcillosos y/o bajas temperaturas de *E. camaldulensis* (Marcó y Harrand, 2012).

El Departamento de Concordia en Entre Ríos (31°23'34,7" S 58°1'15,2"O) presenta un periodo medio libre de heladas meteorológicas de sólo 298 días, lo cual representa una limitante para el cultivo de *E. grandis* (Ramos et al., 2018). En la Estación Experimental Agropecuaria Concordia del INTA, desde la década de 1990 se realizan selecciones de ejemplares de *Eucalyptus* dentro del Programa de Mejoramiento Genético Forestal. Allí se dispone de más de 500 clones de *E. grandis* y de híbridos interespecíficos, en diferentes niveles de evaluación (Marcó y Harrand, 2012). Entre estos ensayos se destacan dos clones híbridos de *E. grandis* x *E. camaldulensis*: GC-INTA-24 y GC-INTA-27 (Oberschelp, 2019).

Las heladas producen ciclos de congelación y descongelación del agua en el interior de los vasos xilemáticos que pueden interrumpir la conducción hidráulica por cavitación. Diversos estudios han demostrado que cuando el xilema se congela bajo tensión, se producen extensos embolismos a medida que las burbujas de aire formadas durante el congelamiento se expanden durante el descongelamiento (Tyree y Sperry, 1989; Ogasa et al., 2012). Carlquist (1977) sugiere una fuerte correlación entre la anatomía del xilema y las condiciones en la que las plantas crecen y propuso el índice de vulnerabilidad como indicador de la capacidad que tiene un individuo o una especie para sobrellevar eventos de estrés abiótico, como las heladas.

Algunos autores (Salleo et al., 2009; Nardini et al., 2011) consideran que las células vivas del xilema, en especial parénquima y fibras nucleadas, tienen la capacidad de hidrolizar el almidón de reserva. Esto provocaría el aumento de la presión osmótica en las proximidades de los vasos cavitados forzando

la entrada de agua a los vasos y reparando los embolismos. La presencia de células vivas en torno a los vasos, conocidas en conjunto como *halo* (Barotto et al., 2016), condicionaría la capacidad de la planta de reparar embolismos (Salleo et al., 2009; Nardini et al., 2011). Jacobsen et al. (2005) hallaron una relación positiva entre la resistencia a embolismos por heladas y el grosor de las paredes de las fibras, que funcionarían como un refuerzo para resistir la tensión generada dentro de los vasos.

El objetivo del presente trabajo es caracterizar y comparar la anatomía de la madera juvenil de dos clones híbridos interespecíficos (*E. grandis* EG-INTA-36 x *E. camaldulensis*) que se comercializan en Concordia: GC-INTA-24 y GC-INTA-27, y de sus parentales e identificar indicadores xilológicos de una mayor tolerancia a heladas de los nuevos híbridos, con respecto a *E. grandis*.

METODOLOGÍA

Las muestras provienen de un ensayo clonal demostrativo de 2 años de edad, establecido con un marco de plantación de 3 x 2 m en la Estación Experimental Agropecuaria INTA Concordia (Ruta Provincial 22 y vías del Ferrocarril 3200; Entre Ríos, Argentina). Los ejemplares fueron apeados y se obtuvieron rodajas a 1,3 m de altura del fuste (que oscilaron entre 8,5 y 11 cm de diámetro). Se extrajeron tres individuos (repeticiones) de cada uno de los cuatro materiales genéticos:

Eucalyptus grandis EG-INTA-36. Repeticiones: 3, 5 y 7.

Eucalyptus camaldulensis EC semilla obtenida del Huerto Semillero INTA Famaillá, Tucumán, Argentina. Repeticiones: 5, 7 y 11.

Eucalyptus grandis x *E. camaldulensis* GC-INTA-24. Repeticiones: A, B y C.

Eucalyptus grandis x *E. camaldulensis* GC-INTA-27. Repeticiones: 3, 6 y 9.

Se obtuvieron cubos de 1 cm de lado extraídos de la zona más periférica del xilema de cada rodaja, que fueron hervidos en agua durante 2 horas. Se realizaron cortes histológicos de 30 μm de espesor en las secciones estándar (transversal, tangencial y radial), que fueron diafanizados en hipoclorito de sodio, teñidos con safranina 1% en alcohol 80° y con safranina 1% en alcohol 80° / fast-green 1% en alcohol 100°, y montados con Bálsamo de Canadá sintético (Johansen, 1940). Asimismo, se realizaron macerados para el análisis de material disociado de una muestra por genotipo, seleccionadas al azar, en partes iguales de ácido acético y agua oxigenada. El procesamiento de imágenes se realizó con ImagePro (Media Cybernetics, EEUU).

Las descripciones anatómicas siguieron la terminología IAWA Comitee, (Wheeler et al., 1989), así como los aportes específicos para *Eucalyptus* de Dadswell (1972) ajustada a las especies plantadas en Argentina por Villegas y Rivera (2002): tipos de disposición diagonal, ordenamiento radial y contorno de las fibras. El arreglo de los vasos en diferentes tipos de disposición diagonal según Dadswell (1972) (ver Figs. 1-4) comprende: a, muy común, marcada o pronunciada localmente; b, común o común en sectores; c, poco común, pero evidente en ciertas áreas; d, rara o sólo presente en algunos parches locales.

En las secciones transversales de *Eucalyptus*, en general, resulta difícil distinguir entre traqueidas y parénquima vasicéntricos. A este conjunto de elementos en torno a los vasos, y en estrecha conexión con éstos, se los llama halo (Barotto et al., 2016). La composición celular del halo se analizó con el auxilio de las secciones longitudinales y los macerados.

Se midieron en sección transversal: diámetro tangencial medio de los vasos DTM (μm) vistos con 40X, diámetro tangencial medio máximo de los vasos (DTMx) en los que se promediaron los 10 mayores valores de DTM, frecuencia de vasos FV ($\text{n}^\circ/\text{mm}^2$), espesor doble de pared EDP de fibras (μm) que al dividirlo por dos se obtuvo el espesor de pared EP de fibras (μm), el diámetro de lumen de las fibras DLF (μm) vistos con 400x. Se midió también el número de radios por mm lineal (densidad) en cortes transversales a 40X. En material disociado se midió las longitudes de los elementos de vaso LV (μm) y de fibras Long. F (μm) vistos con 100X y 400X. Se realizó un mínimo de 25 lecturas para cada rasgo anatómico (Villegas y Rivera, 2002).

Se calculó el índice de vulnerabilidad IV: $\text{DTM} (= \text{diámetro promedio de los vasos}) / \text{FV} (= \text{número de vasos por } \text{mm}^2)$ (Carlquist, 1977). Este índice establece que cuánto más numerosos y angostos son los vasos por mm^2 , menor será la interrupción en la conducción de agua causada por la formación de embolias, ya sea por congelación o por deshidratación.

Se testeó si los genotipos eran la fuente o no de la variación cuantitativa observada mediante ANOVA, previa confirmación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad (caso contrario se procedió a su transformación). La comparación de medias se llevó adelante mediante test de Tukey ($p < 0,05$). Los análisis estadísticos se realizaron con InfoStat/L 2018 (Di Rienzo et al., 2018).

RESULTADOS

CARACTERES XILOLÓGICOS CUALITATIVOS

***Eucalyptus camaldulensis* (Figura 1, 5A)**

Anillos de crecimiento no demarcados. *Porosidad* difusa. *Disposición de vasos diagonal* de tipo C/D. *Vasos* exclusivamente solitarios. *Placas de perforación* simple. *Punteaduras intervasculares* alternas, ovals y de apertura elíptica. *Punteaduras vaso-radio* simples, de forma circular a oval, frecuentes en los márgenes de los radios. *Paredes de las fibras* finas a medias. *Contorno de las fibras* rectangular, cuadrangular, oval y angular. *Ordenamiento de fibras* en hileras radiales notables. *Parénquima axial* paratraqueal vasicéntrico, apotraqueal difuso y difuso en agregados. *Células del parénquima axial* paratraqueal en series de 3-4, y apotraqueal de 2 células. *Traqueidas vasicéntricas* presentes. *Composición de los radios* homogéneos, células procumbentes, con procumbentes de mayor altura en los márgenes. *Ancho de los radios* uniseriados, parcialmente biseriados con una altura de 1-2 células biseriadas y con la porción biseriada del mismo ancho que la uniseriada. *Altura de los radios* de 4 a 14 células.

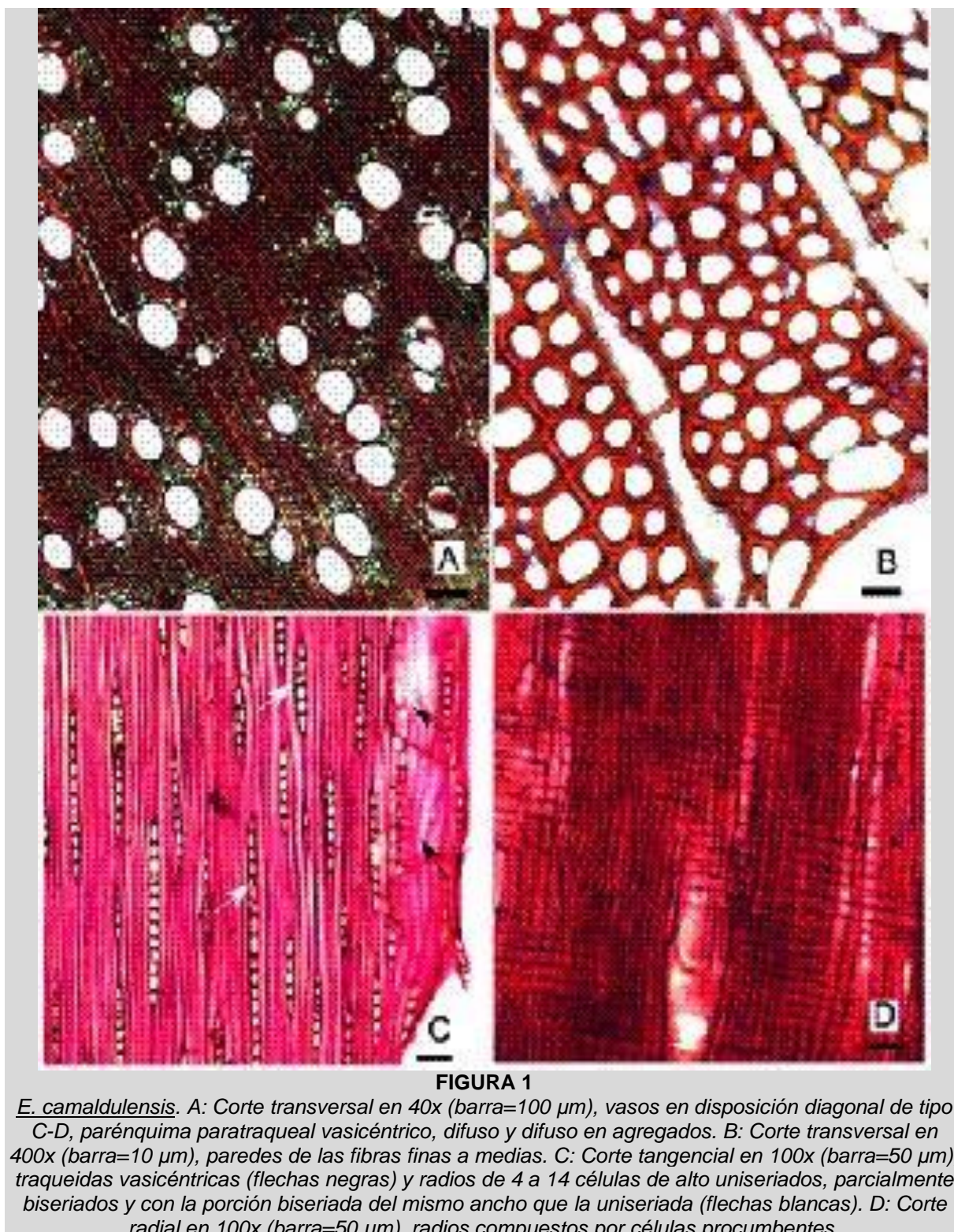


FIGURA 1

E. camaldulensis. A: Corte transversal en 40x (barra=100 µm), vasos en disposición diagonal de tipo C-D, parénquima paratraqueal vasicéntrico, difuso y difuso en agregados. B: Corte transversal en 400x (barra=10 µm), paredes de las fibras finas a medias. C: Corte tangencial en 100x (barra=50 µm), traqueidas vasicéntricas (flechas negras) y radios de 4 a 14 células de alto uniseriados, parcialmente biseriados y con la porción biseriada del mismo ancho que la uniseriada (flechas blancas). D: Corte radial en 100x (barra=50 µm), radios compuestos por células procumbentes.

Genotipo EG-INTA-36 (Figura 2, 5B)

Anillos de crecimiento no demarcados. Porosidad difusa. Disposición de diagonal de tipo C/D. Vasos exclusivamente solitarios. Placas de perforación simple. Punteaduras intervasculares alternas, ovales y de apertura circular a elíptica. Punteaduras vaso-radio simples, de forma circular a oval.

Paredes de las fibras finas a medias. Contorno de las fibras rectangular, cuadrangular, oval y angular. Ordenamiento de fibras en hileras radiales muy comunes. Parénquima axial paratraqueal escaso, a veces vasicéntrico, a veces unilateral. Células del parénquima axial en series de 3-4. Traqueidas vasicéntricas presentes. Composición de los radios homogéneos, células procumbentes, con procumbentes de mayor altura en los márgenes. Ancho de los radios exclusivamente uniseriados. Altura de los radios de 3 a 27 células.

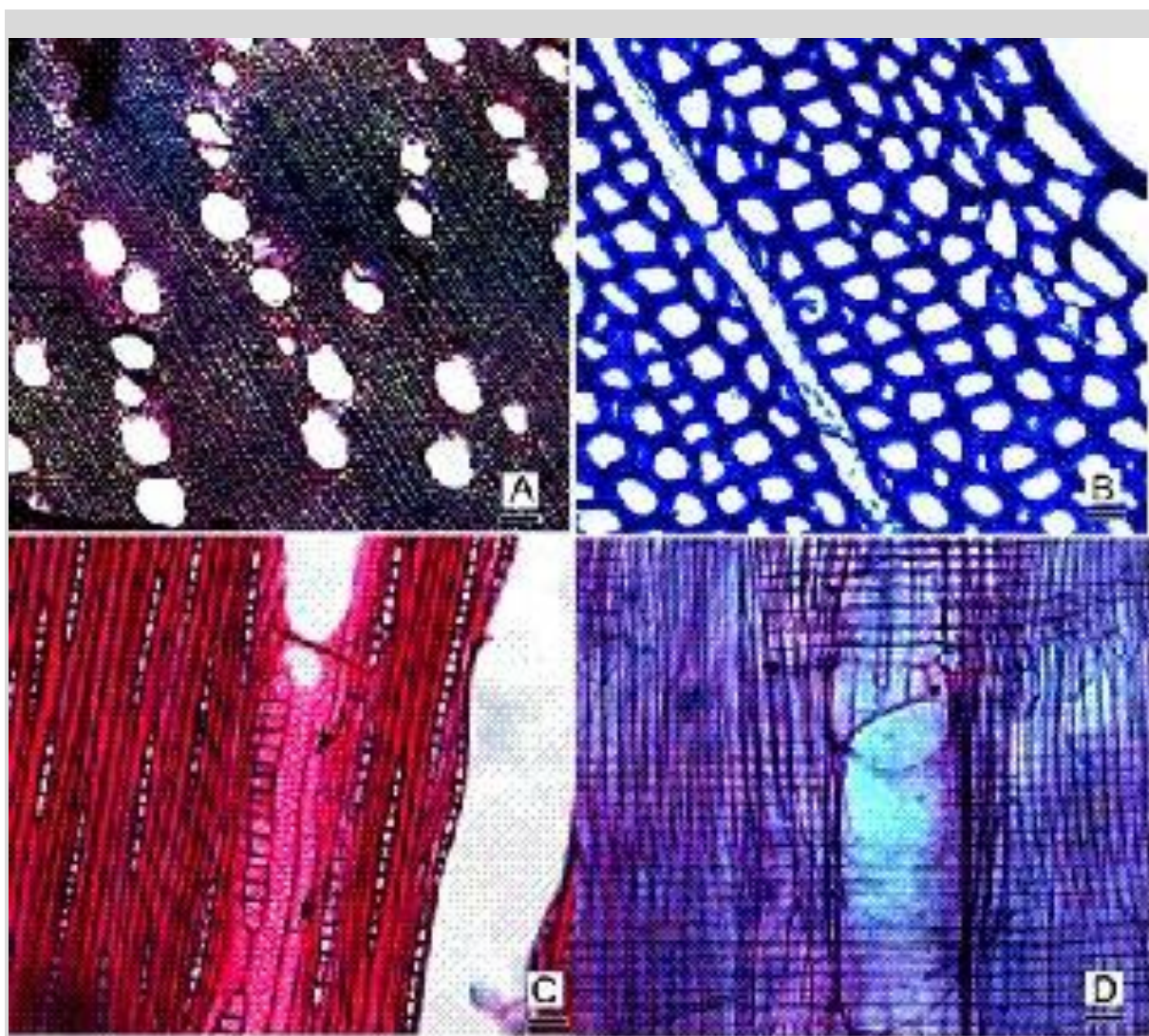


FIGURA 2

E. grandis EG-INTA-36. A: Corte transversal en 40x (barra=100 μ m), vasos en disposición diagonal de tipo C-D. B: Corte transversal en 400x (barra=20 μ m), paredes de las fibras finas a medias. C: Corte tangencial en 10x (barra=50 μ m), radios exclusivamente uniseriados, frecuentes de más de 10 células de alto, parénquima vasicéntrico en series (flechas negras). D: Corte radial en 100x (barra=50 μ m), radios de células procumbentes.

Genotipo GC-INTA-27 (Figura 3, 5C)

Anillos de crecimiento no demarcados. Porosidad difusa. Disposición de vasos diagonal de tipo C. Vasos exclusivamente solitarios. Placas de perforación simple. Punteaduras intervasculares alternas, de gran tamaño, ovales y de apertura elíptica. Punteaduras vaso-radio simples, de forma circular a oval, frecuentes en los márgenes de los radios. Paredes de las fibras finas a medias. Contorno de las fibras rectangular, cuadrangular, oval y angular. Ordenamiento de fibras en hileras radiales muy comunes.

Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, a veces unilateral, a veces escaso y apotraqueal difuso y difuso en agregados. *Células del parénquima axial* paratraqueal en series de 3-4, y apotraqueal de 2 células. *Traqueidas vasicéntricas* presentes. *Composición de los radios* homogéneos, células procumbentes, con procumbentes de mayor altura en los márgenes. *Ancho de los radios* uniseriados, parcialmente biseriados con una altura de 1-2 células biseriadas y con la porción biseriada del mismo ancho que la uniseriada, y muy raro biseriados. *Altura de los radios* de 4 a 19 células.

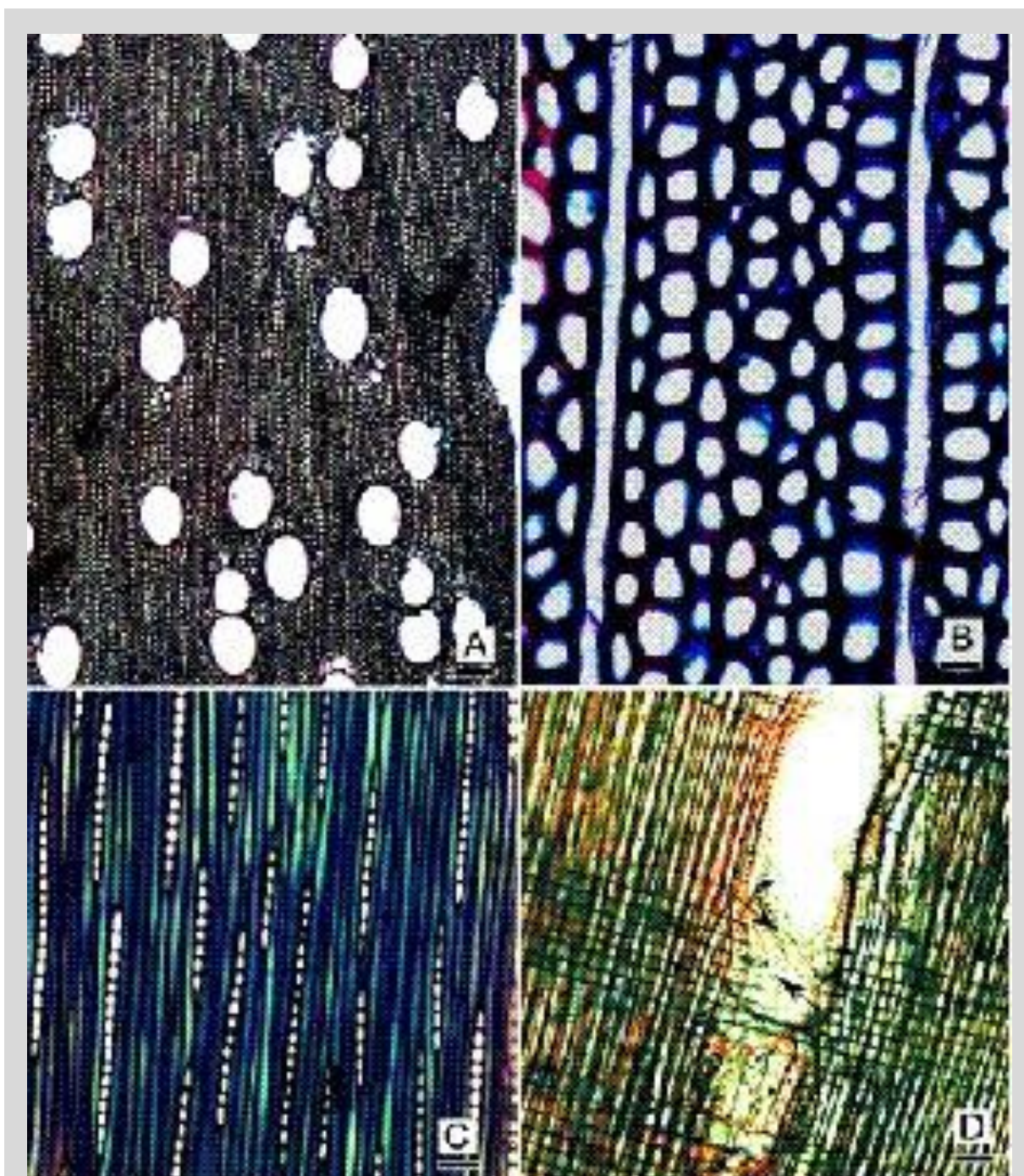


FIGURA 3

E. grandis x *E. camaldulensis* 'GC-INTA-27'. A: Corte transversal en 40x (barra=100 µm), vasos en disposición diagonal, ordenamiento radial de las fibras muy común. B: Corte transversal en 400x (barra=20 µm), espesor de las paredes de las fibras finas a medias. C: Corte tangencial en 100x (barra=50 µm), radios uniseriados de 4 a 14 células de altura. D: Corte radial en 100x (barra=50 µm), traqueidas vasicéntricas (flechas negras) y radios de células procumbentes.

Genotipo GC-INTA-24 (Figura 4, 5D)

Anillos de crecimiento no demarcados. *Porosidad* difusa. *Disposición de vasos diagonal* de tipo C. *Vasos* exclusivamente solitarios. *Placas de perforación* simple. *Punteaduras intervasculares* alternas, de apertura elíptica. *Punteaduras vaso-radio* simples, de forma circular a oval, iguales en todo el radio. *Paredes de las fibras* finas a medias. *Contorno de las fibras* rectangular, cuadrangular, oval y angular. *Ordenamiento de fibras* en hileras radiales muy comunes. *Parénquima axial* paratraqueal escaso, a veces vasicéntrico, a veces unilateral. *Apotraqueal* difuso y escaso. *Células del parénquima axial* paratraqueal en series de 3-4, y apotraqueal de 2 células. *Traqueidas vasicéntricas* presentes. *Composición de los radios* homogéneos, células procumbentes, con procumbentes de mayor altura en los márgenes. *Ancho de los radios* uniseriados, más raro biseriados. *Altura de los radios* de 2 a 28 células.

CARACTERES XILOLÓGICOS CUANTITATIVOS

Según el ANOVA y posterior prueba de Tukey se observaron diferencias significativas entre los genotipos para todas las variables anatómicas excepto el número de radios por mm lineal ($p=0,36$), de modo que el material genético sería la fuente de variación anatómica. En la Tabla 1 se muestra los valores promedio y desvíos estándar de las variables xilológicas consideradas, así como los valores que presentaron diferencias significativas con distintas letras.

Los materiales parentales difirieron significativamente entre sí en el DTM, DTMx y AF, y respecto a los clones híbridos en DTM, FV, DLF, Long. F. El número de radios por mm lineal no mostró diferencias significativas entre los cuatro materiales genéticos.

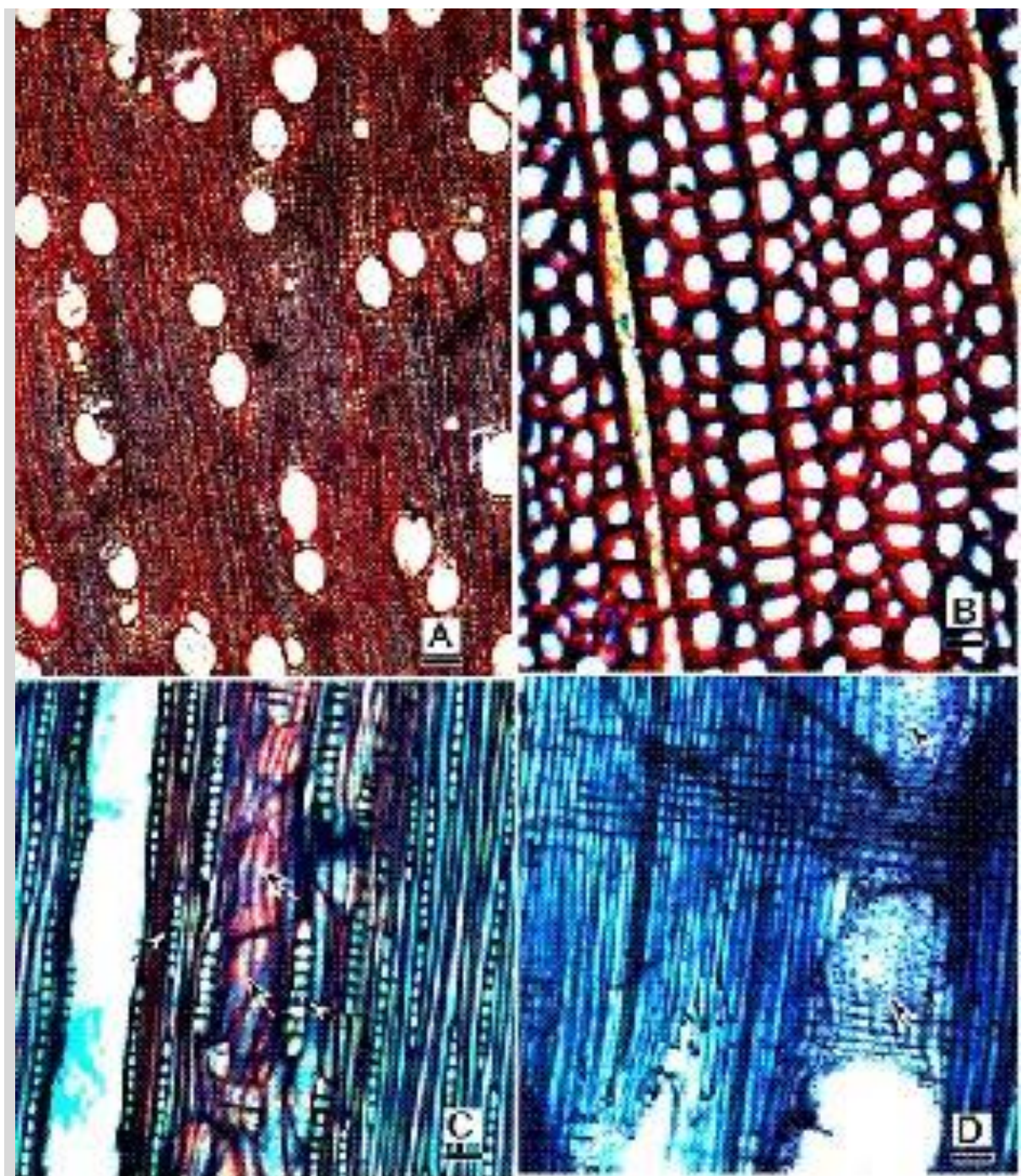


FIGURA 4

E. grandis x *E. camaldulensis* 'GC-INTA-24'. A: Corte transversal en 40x (barra=100 µm), se observa porosidad difusa, vasos en disposición diagonal de tipo C, parénquima paratraqueal vasicéntrico y unilateral. B: Corte transversal en 400x (barra=20 µm), espesor de las paredes de las fibras finas a medias. C: Corte tangencial en 100x (barra=50 µm), traqueidas vasicéntricas (flechas negras) y radios uniseriados y parcialmente biseriados, de 2 a 28 células de alto (flechas blancas). D: Corte radial en 100x (barra=50 µm), traqueidas vasicéntricas (flechas negras) y radios compuestos de células procumbentes.

Los cuatro materiales genéticos presentaron diferencias tan sólo en el valor de diámetro de vasos (DTM). EG-INTA-36 presentó el valor más alto y EC presentó el más bajo, un valor 1,39 veces menor. Ambos híbridos presentaron valores intermedios. EC con el valor más bajo de DTMx, se mantuvo

diferente a los otros tres materiales que no presentaron diferencias entre sí. Ambos híbridos se diferenciaron en los rasgos de vasos DTM, FV y LV; y de fibras DLF, AF y Long. F.

GC-INTA-24 y el parental EC presentan similitudes en la frecuencia de vasos (FV), en la longitud de los elementos de vaso (LV) y en las características de sus fibras (EP, DLF y Long. F) excepto por el ancho de sus paredes (AF). Por otra parte, GC-INTA-27 y el parental EG-INTA-36 presentan similitudes en las características de sus vasos (DTMx, FV, LV) y el ancho de las paredes de las fibras (AF).

ÍNDICE DE VULNERABILIDAD (IV)

El más bajo IV lo presentó el parental *E. camaldulensis* con un valor de 3, seguido del híbrido GC-INTA-24 con 4. En los casos del clon de *E. grandis* y del híbrido GC-INTA-27 los valores fueron, en ambos casos, de 8. La frecuencia de vasos (FV) en EC y GC-INTA-24 fueron muy similares y sus diferencias no resultaron significativas, lo mismo ocurrió con los otros dos materiales. El DTM mostró diferencias significativas entre cada material con el resto (Tabla 1).

TABLA 1

Caracteres cuantitativos (media y desvío estándar) separados por genotipo EC: *E. camaldulensis* (parental), EG-INTA-36 (parental, clon de *E. grandis*), GC-INTA-27 y GC-INTA-24 (clones híbridos). Para vasos: diámetro tangencial medio DTM (μm), diámetro tangencial máximo DTMx (μm), Frecuencia de vasos (FV, n° vasos/ mm^2), Longitud de los elementos de vaso LV (μm). Para fibras: espesor de fibras (EP, μm), diámetro del lumen de fibras (DLF, μm), ancho de fibras (AF, μm) y longitud de fibras (Long. F, μm). Para radios; Número de radios por mm. Las letras iguales no son significativamente diferentes (Test de Tukey, P valor > 0,05).

CARÁCTER	GENOTIPOS			
	Parentales		Clones híbridos	
	EC	EG-INTA-36	GC-INTA-27	GC-INTA-24
DTM (μm)	81,9 a $\pm 7,1$	114,5 d $\pm 18,0$	99,1 c $\pm 20,5$	90,6 b $\pm 5,5$
DTMx (μm)	107,6 a $\pm 8,9$	132,6 b $\pm 20,2$	132,2 b $\pm 8,9$	125,6 b $\pm 7,6$
FV (n°/ mm^2)	24,4 b $\pm 4,1$	14,1 a $\pm 2,8$	12,7 a $\pm 1,7$	24,1 b $\pm 3,7$
LV (μm)	298,3 a $\pm 84,7$	376,01 bc $\pm 80,5$	416,1 c $\pm 107,1$	315,9 ab $\pm 88,2$
EP (μm)	2,1 b $\pm 0,6$	1,8 a $\pm 0,4$	2,1 b $\pm 0,5$	1,9 ab $\pm 0,5$
DLF (μm)	6,7 a $\pm 1,5$	10,0 c $\pm 2,1$	9,0 b $\pm 2,4$	6,3 a $\pm 1,3$
AF (μm)	10,8 a $\pm 1,7$	13,5 c $\pm 2,1$	14,0 c $\pm 2,5$	11,8 b $\pm 1,6$
Long. F (μm)	676,2 a $\pm 140,7$	828,3 b $\pm 140,7$	906,5 c $\pm 150,1$	714,7 a $\pm 159,9$
n° radios/mm	13,9 a $\pm 0,7$	11,7 a $\pm 1,9$	12,4 a $\pm 5,3$	12,6 a $\pm 7,0$

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo describen por primera vez la anatomía de la madera de dos nuevos clones híbridos desarrollados por INTA Concordia. Los cuatro materiales genéticos presentaron similitudes cualitativas en la porosidad difusa, elementos de vasos solitarios con placas de perforación simple con punteaduras intervasculares alternas, de apertura elíptica; fibras finas a medias de contornos rectangular, cuadrangular, oval y angular; y radios compuestos exclusivamente por células

procumbentes, con procumbentes de mayor tamaño en los márgenes, con punteaduras radio-vaso circular a oval. El tipo de disposición diagonal mostró diferencias entre los parentales (C/D) y los híbridos (C). El parénquima axial permite agrupar a EC y GC-INTA-27 ya que ambos presentan parénquima paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso y difuso en agregados; en tanto que EG-INTA-36 y GC-INTA-24 presentan parénquima axial escaso. Ambos híbridos se parecen al parental EC por sus radios en parte biseriados y células del parénquima axial paratraqueal en series de 3-4, y apotraqueal en series de 2 células de alto. En tanto que el parental EG-INTA-36 presenta radios exclusivamente uniseriados y parénquima axial apotraqueal en series de 3-4 células de alto (Fig. 5).

Los materiales parentales *E. grandis* EG-INTA-36 y *E. camaldulensis* se ajustan a las descripciones cuali-cuantitativas realizadas por Villegas y Rivera (2002). Las únicas excepciones fueron: (a) la disposición diagonal de tipo A observado por las autoras en *E. grandis* pero de tipo C/D en el clon EG-INTA-36; (b) no se observaron radios triseriados en *E. camaldulensis*; y (c) contrario a lo observado de forma previa *E. camaldulensis* presentó menor diámetro promedio de vasos (DTM) que *E. grandis*.

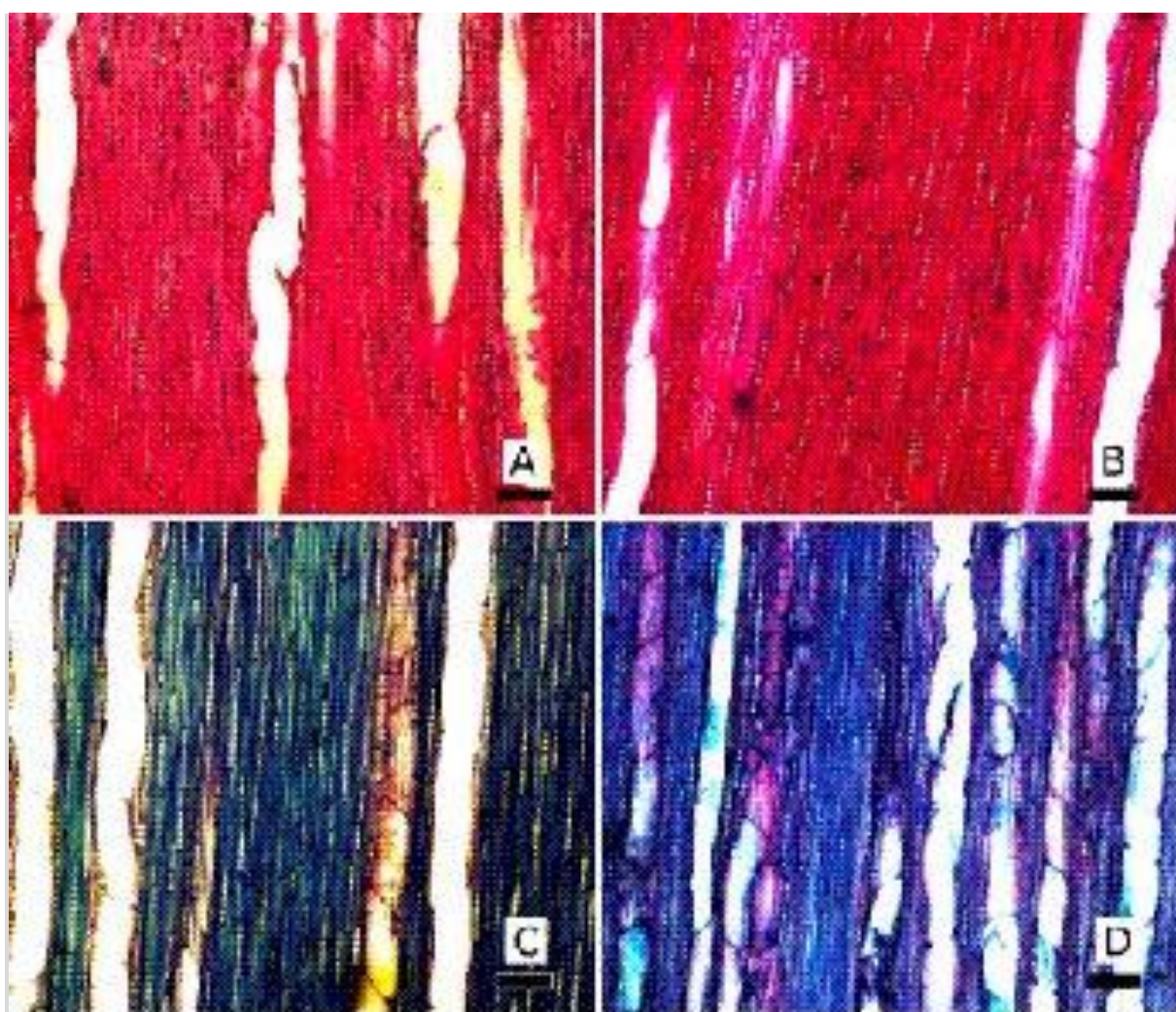


FIGURA 5

Comparación de los cortes tangenciales en 40x (barras=100 μ m). A: *E. camaldulensis*; B: *E. grandis* EG-INTA-36; C: *E. grandis* x *E. camaldulensis* 'GC-INTA-27'; D: *E. grandis* x *E. camaldulensis* 'GC-INTA-24'.

Materiales de fustes adultos provenientes de plantaciones comerciales en Concordia, Entre Ríos (Monteoliva et al., 2015, 2017) de *E. grandis* presentaron similares diámetro y frecuencia de vasos pero

mayores espesor de pared y ancho de las fibras que los aquí registrados. En tanto que las ramas presentaron una frecuencia mayor de vasos pero de menor diámetro, y fibras de menor ancho pero mayor espesor de pared. Fustes de *E. grandis* provenientes de Tandil (Provincia de Buenos Aires) mostraron un menor DTM y mayor AP (Monteoliva et al., 2017).

Por su parte, los resultados publicados para fustes de *E. camaldulensis* de Tandil (Provincia de Buenos Aires), coinciden en el DTMx pero el DTM es alrededor de la mitad que los aquí presentados (Fernandez et al., 2019), en tanto que las ramas presentaron similitudes en sus fibras pero un menor DTM y mayor FV (Monteoliva et al., 2017).

Los caracteres xilológicos de ramas y fuste de un mismo árbol pueden diferir. Monteoliva et al. (2017) comparan la anatomía en ramas y fustes de 4 especies de *Eucalyptus* de edad adulta. *E. grandis* presenta en ese estudio diferencias en la estructura anatómica de ramas y fuste, siendo el diámetro de vasos muy diferente en ambos órganos mientras que el número de vasos es similar. Esto sugiere una diferente estrategia hidráulica en ramas vs fuste para esta especie.

El diámetro de los vasos es una importante variable anatómica en el xilema de las angiospermas ya que la conductividad hidráulica es proporcional a la cuarta potencia de su radio (Zanne et al., 2010). El diámetro de los vasos y su frecuencia son rasgos que influyen en la vulnerabilidad de un tallo a sufrir embolismos (Davis et al., 1999; Carlquist, 2001; Lens et al., 2010; Christman et al., 2012). Los vasos más grandes del xilema serían más vulnerables a la cavitación por congelación que los vasos más pequeños y las traqueidas (Carlquist, 1977; Améglio et al., 2002; Moraga et al., 2006). Existen muy pocos antecedentes de medición de resistencia a heladas en madera de *Eucalyptus*, que se realiza en las ramas. Barotto et al. (2019) y Barotto (2021) midieron la resistencia a la cavitación por frío en xilema de tres especies de *Eucalyptus*, entre ellos *E. camaldulensis*, y demostraron que la resistencia a la cavitación por frío en esas especies depende de las características morfométricas de los vasos y, en particular, de su distribución de diámetros, siendo los de mayor diámetro más vulnerables.

Carlquist (1977) desarrolló el índice de vulnerabilidad para relacionar dos variables importantes de los vasos (diámetro/densidad). Es una interpretación fisiológica teórica derivada de la medición de variables anatómicas y establece que cuanto más numerosos son los vasos por mm² y cuanto menor sea su diámetro, menor será el riesgo de interrupción en la conducción de agua causada por la formación de embolias por congelación o stress hídrico. En este trabajo, el menor valor de índice de vulnerabilidad lo presentó *E. camaldulensis* (conocido por su resistencia a heladas a campo) seguido por el híbrido GC-INTA-24. Los restantes materiales podrían presentar, en base a sus valores teóricos, la menor resistencia (mayor vulnerabilidad) a este tipo de estrés.

Las diferencias en el índice de vulnerabilidad de Carquist (1977) deben considerarse con cautela ya que existen variaciones entre ramas y fustes dentro del mismo individuo de *E. grandis* (Monteoliva et al., 2017) y otras especies del género (Barotto, 2021). En esta misma línea, algunos estudios han demostrado que el principal factor que afecta la resistencia al frío y a la supervivencia en las especies de *Eucalyptus* sería la formación de hielo en las hojas. Este proceso estaría regulado por la presencia de diferentes compuestos de diversas vías metabólicas, en especial azúcares solubles, que, a través de un aumento en la presión osmótica, protegerían a las membranas celulares del daño causado por la formación de hielo extracelular. La presencia de estos compuestos depende, en gran medida, del material genético y la etapa de desarrollo de la planta, aunque puede ser incrementada a través de la rustificación, por aclimatación al frío (Fernández et al., 2006; Moraga et al., 2006). Será necesaria la determinación empírica de la resistencia a la cavitación por frío de estos nuevos clones híbridos.

Sin embargo, estudios recientes han mostrado que la resistencia al embolismo podría estar asociada a otros rasgos (Gleason et al., 2016), como la cantidad de células vivas que rodean a los vasos solitarios (halo) (Barotto et al., 2016; Fernández et al., 2019), o el tamaño y densidad de las punteaduras (Hacke et al., 2006). Según Jacobsen et al. (2005) la resistencia a la implosión del vaso, causada por el evento de helada, puede incrementarse con un menor diámetro de vasos y/o un aumento en el espesor de su pared. Las paredes de las fibras acomodarían parte de la tensión que se produce durante el evento de modo que también favorecerían la resistencia a la cavitación. Los valores más elevados de espesor de pared de fibra fueron observados en GC-INTA-24, seguido por EC. Mientras que el ancho de fibra de GC-INTA-24 superó a los otros tres materiales. EC y GC-INTA-24 presentaron los menores valores de longitud de fibras.

La reparación de embolismos es el proceso fisiológico de recarga de los vasos embolizados (Brodersen y Mc Elrone, 2013), si bien estudios recientes sugieren que sería un proceso mucho menos común de los que se pensaba (Cochard y Delzón, 2013; Charrier et al., 2016) y que podría ser, en parte, un artefacto de los métodos de medición (Torres-Ruiz et al., 2015). En general, se considera que la reparación depende del propio xilema aunque podría depender de la actividad del floema (Nardini et al., 2011). La recarga activa de los vasos resultaría a través de la intervención de las células de parénquima que rodean los vasos. De acuerdo con este modelo, las células de parénquima serían las

encargadas de liberar grandes cantidades de azúcares dentro de los vasos, lo cual aumentaría la presión osmótica dentro de los mismos y produciría la subsecuente reparación del embolismo (Decourteix et al., 2006). La cantidad de células vivas en torno a los vasos (halo) condicionaría la capacidad de la planta de reparar embolismos (Salleo et al., 2009; Nardini et al., 2011; Barotto et al., 2016; Fernández et al., 2019).

Según Carlquist (2012), las células de parénquima radiales procumbentes conducen en sentido horizontal y acumulan fotoasimilados, mientras que las células radiales erectas conducen en sentido vertical y proveen una buena interrelación con el parénquima axial, permitiendo que se forme una red de células vivas en la madera. Las punteaduras vaso-radiales establecen un íntimo contacto entre parénquima radial y elementos de conducción, transfiriendo iones o azúcares que prevendrían cavitaciones o contribuirían a su reparación (Brodersen y McElrone, 2013). Así, todas las células conductivas tienen un íntimo contacto con las células vivas (Carlquist, 2012).

Los materiales genéticos de *Eucalyptus* aquí estudiados presentan parénquima axial asociado a los vasos (paratraqueal) y traqueidas vasicéntricas en todos los casos, lo que permitiría junto con el parénquima radial procumbentes y procumbentes de mayor altura en los márgenes (que podrían cumplir las funciones de células erectas), y las punteaduras vaso-radio, formar una matriz interconectada en el sistema hidráulico con la capacidad de reparación de embolismos. EC y GC-INTA-27 presentan parénquima paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso y difuso en agregados; en tanto que EG 36 y GC-INTA-24 presentan parénquima axial escaso. Además, ambos híbridos y el parental EC presentan radios en parte biseriados, frente a los radios exclusivamente uniseriados del parental EG-36. Estas diferencias, en la cantidad y distribución de células vivas, podría resultar en una ventaja de los genotipos EC y GC-INTA-27 frente al estrés abiótico de heladas y la posibilidad de reparar embolismos.

La anatomía del leño juvenil difiere respecto al leño adulto, en especial en longitud y grosor de la pared de las fibras y diámetro de los vasos. Estos rasgos, donde se registraron las principales diferencias entre este estudio y la bibliografía, influyen en la resistencia a la cavitación por heladas. Entender las propiedades del leño juvenil es relevante ya que buena parte de la madera proveniente de forestaciones de rápido crecimiento es leño juvenil, en buena medida debido a los tempranos turnos de corte, que apenas superan la edad de transición juvenil-adulto del leño (Palermo et al., 2015; Balboni et al., 2020).

CONCLUSIONES

La estructura xilológica del fuste de los dos nuevos clones híbridos resultó intermedia respecto de sus parentales en la mayoría de las variables medidas, al menos a la edad de 2 años. Se puede concluir que, dentro de los materiales genéticos estudiados, el clon GC-INTA-24 sería, en teoría, más resistente al estrés abiótico por heladas dadas las características encontradas de: menor índice de vulnerabilidad, menor diámetro de vasos, mayor frecuencia de los mismos, abundante parénquima axial y mayor espesor de pared en las fibras. A su vez el clon híbrido GC-INTA-27 sería más susceptible a estos eventos por presentar mayor índice de vulnerabilidad, aunque en condiciones libres de estrés, obtendría mejores crecimientos gracias a sus vasos de mayor diámetro. Ambos híbridos presentan caracteres xilológicos que serían superadores frente al estrés ocurrido por heladas respecto de su parental más vulnerable, *E. grandis* (EG-INTA-36).

Cabe remarcar la complejidad del proceso conductivo a través del árbol que depende de diferentes órganos que se integran en una estructura hidráulica determinada y cuya acción está coordinada dentro de una estrategia ecológica particular. Por lo tanto, los resultados aquí mostrados deberían complementarse con las caracterizaciones anatómicas de ejemplares adultos y con la medición en campo de la vulnerabilidad a la cavitación por frío para estos nuevos genotipos. Asimismo, se deberían relacionar con los contenidos de azúcares solubles en hojas respecto de sus parentales para establecer el aporte real de cada órgano en el proceso de reparación de embolismos por congelamiento.

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a la FCAyF y al INTA en cuyos establecimientos se realizaron los trabajos. Asimismo, queremos agradecer a ambos revisores y al editor, cuyas sugerencias enriquecieron el manuscrito. El presente aporte fue realizado como parte de la tesis de grado para optar al título de Ingeniera Forestal por Rocío Inés Monterubbianesi en la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (UNLP). Los resultados de este trabajo fueron subsidiados por el proyecto de investigación A354/2020 (FCAyF, UNLP).

BIBLIOGRAFÍA

- Améglio, T., Bodet, C., Lacoite, A. y Cochard, H.** (2002). Winter embolism, mechanisms of xylem hydraulic conductivity recovery and springtime growth patterns in walnut and peach trees. *Tree Physiology*, 22(17), 1211- 1220. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.17.1211>
- Aparicio, J. L. y Maggio, A.D.** (4-5 de octubre de 2018). Respuesta a la fertilización con NPK en 5 clones de *Eucalyptus grandis* en planicies arenosas de Corrientes [Póster]. *XXII Jornadas Forestales de Entre Ríos*. Concordia, Argentina.
- Aparicio, J. L., Larocca, F. y Dalla Tea, F.** (2005). Silvicultura de establecimiento de *Eucalyptus grandis*. *Revista IDIA XXI*, 8, 64-67.
- Assis, T. F. y Mafia, R. G.** (2007). Hibridação e clonagem. En A. Borém (Ed.), *Biocologia florestal* (pp. 93-121). Editorial UFV.
- Ballesteros, S. I., Berton, J. A., Collado, A. D., Echeverría, J. C., d' Hiriart, A., Giuletti, J. D., Gómez, M. M., Gómez Hermida, V. F., Jobbagy, E. G. y Noretto, M. D.** (2006). *Aptitud Forestal de la Provincia de San Luis*. INTA EEA , Gobierno de la Provincia de San Luis.
- Balboni, B. M., Batista, A. S., de Aguiar Rodrigues, R. y Garcia, J. N.** (2020). Relationship between strength and density in juvenile and mature *Eucalyptus* sp. wood. *Brazilian Journal of Animal and Environmental Research*, 3(3), 983-991. <https://doi.org/10.34188/bjaerv3n3-019>
- Barotto, A. J.** (2021). *Significado funcional de la madera en el género Eucalyptus: relaciones entre microestructura y mecanismos de resistencia a estrés por sequía y heladas*. [Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata]. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/119758>
- Barotto, A. J., Fernandez, M. E., Gyenge, J., Meyra, A., Martinez-Meier, A. y Monteoliva, S. M.** (2016). First insights into the functional role of vasicentric tracheids and parenchyma in *Eucalyptus* species with solitary vessels: Do they contribute to xylem efficiency or safety? *Tree Physiology*, 36(12), 1485-1497. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw072>
- Barotto, A. J., Monteoliva, S. y Fernandez, M. E.** (29 de septiembre - 5 de octubre de 2019). Análisis interespecífico de la relación entre vulnerabilidad a la cavitación por frío y características anatómicas de la madera en *Eucalyptus* [Póster]. XXV IUFRO Congress. Curitiba, Brazil.
- Brodersen, C. R. y McElrone, A. J.** (2013). Maintenance of xylem network transport capacity: A review of embolism repair in vascular plants. *Plant Science*, 4, 1-11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00108>
- Carlquist, S.** (1977). Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American Journal of Botany*, 64(7), 887-896. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1977.tb11932.x>
- Carlquist, S.** (2001). *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. (2ª ed.). Springer.
- Carlquist, S.** (2012). How wood evolves: A new synthesis. *Botany*, 90 (10), 901-940. <https://doi.org/10.1139/b2012-048>
- Charrier, G., Torres-Ruiz, J. M., Badel, E., Burlett, R., Choat, B., Cochard, H., Delmas, C. E., Domec, J. C., Jansen, S., King, A. y Lenoir, N.** (2016). Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of xylem refilling under tension. *Plant Physiology*, 172(3), 1657–1668. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01079>
- Christman, M. A., Sperry, J. S. y Smith, D. D.** (2012). Rare pits, large vessels and extreme vulnerability to cavitation in a ring-porous tree species. *New Phytologist*, 193(3), 713–720. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03984.x>
- Cochard, H. y Delzon, S.** (2013). Hydraulic failure and repair are not routine in trees. *Annals of Forest Science*, 70, 659–661. <http://dx.doi.org/10.1007/s13595-013-0317-5>
- Dadswell, H. E.** (1972). *The Anatomy of Eucalypt Woods*. CSIRO .
- Davis, S. D., Ewers, F. W., Wood, J., Jamie, J. J. y Kolb, R.** (1999). Differential susceptibility to xylem cavitation among three pairs of *Ceanothus* species in the Transverse Mountain Ranges of southern California. *Écoscience*, 6 (2), 180-186. <https://doi.org/10.1080/11956860.1999.11682519>
- Decourteix, M., Alves, G., Brunel, N., Améglio, T., Guillot, A., Lemoine, R., Pétel, G. y Sakr, S.** (2006). JrSUT1, a putative xylem sucrose transporter, could mediate sucrose influx into xylem parenchyma cells and be up-regulated by freeze-thaw cycles over the autumn-winter period in walnut tree (*Juglans regia* L.). *Plant, Cell and Environment*, 29 (1), 36-47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01398.x>
- Díaz, D. y Tesón, N.** (2001). *Unidades de manejo forestal en los departamentos Federación, Concordia y Colón, del Nordeste de Entre Ríos*. INTA EEA.

- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C. W.** (2018). *InfoStat versión 2018 - Grupo InfoStat, FCA.* Universidad Nacional de Córdoba. <http://www.infostat.com.ar>
- Fernández, M., Valenzuela, S. y Balocchi, C.** (2006). RAPD and freezing resistance in *Eucalyptus globulus*. *Electronic Journal of Biotechnology*, 9 (3), 303-309. <http://dx.doi.org/10.2225/vol9-issue3-fulltext-9>
- Fernández, M. E., Barotto, A. J., Martínez Meier, A., Gyenge, J. E., Tesón, N., Quiñones Martorello, A. S., Merlo, E., Dalla Salda, G., Rozenberg, P. y Monteoliva, S.** (2019). New insights into wood anatomy and function relationships: How *Eucalyptus* challenges what we already know. *Forest Ecology and Management*, 454, 117638. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117638>
- Gleason, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U. G., Pratt, R. B., Bhaskar, R., Brodribb, T. J., Bucci, S. J., Cao, K. F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J. C., Fan, Z. X., Field, T. S., Jacobsen, A. L., Johnson, D. M., Lens, F., Maherali, H., y Zanne, A. E.** (2015). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytology*, 209(1), 123-136.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Wheeler, J. K. y Castro, L.** (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26 (6), 689-701. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.6.689>
- Harwood, C.** (2011). *New introductions—doing it right. Developing a Eucalypt resource: Learning from Australia and elsewhere.* Wood Technology Research Centre.
- Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., Brandon Pratt, R., Paddock, W. A. y Davis, S. D.** (2005). Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiologist*, 139(1), 546-556. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.104.058404>
- Johansen, D.** (1940). *Plant microtechnique.* McGraw-Hill Book Company.
- Lens, F., Sperry, S., Chrisman, M., Choat, B., Rabaey, D. y Jansen, S.** (2010). Testing hypotheses that link Wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 190(3), 709-723. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03518.x>
- Mangieri, H. R. y Dimitri, M. J.** (1961). *Los eucaliptos en la silvicultura.* ACME.
- Marcó, M. A. y Harrand, L.** (16-17 de junio de 2005). Valor potencial de los Eucaliptos colorados en combinaciones híbridas [Póster]. *I Jornada sobre Potencialidad Foresto Industrial del Eucalipto en Santiago del Estero.* Santiago del Estero, Argentina.
- Marcó, M. A. y Harrand, L.** (2012). El Programa de Mejora de Eucaliptos del INTA en la Mesopotamia Argentina. En J.A. López (Ed.), *Jornadas de actualización técnica. Mejoramiento de pinos y eucaliptos subtropicales* (pp. 44-48) Ediciones INTA.
- Marcó, M. A., Cortizo, S. C., Fornes L. F., Gauchat, M. E., López, J. A., Lauenstein, D. L. y Poltri, S. M.** (2016). *Domesticación y mejoramiento de especies forestales.* (1ª. ed.). INTA, Buenos Aires.
- Martinez, M. S.** (2022). *Caracterización tecnológica de clones de Eucalipto.* [Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Misiones]. <http://handle.net/20.500.12123/13622>
- Monteoliva, S., Barotto, A. J. y Fernandez, M. E.** (2015). Anatomía y densidad de la madera en *Eucalyptus*: variación interespecífica e implicancia en la resistencia al estrés abiótico. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 114 (2), 209-217.
- Monteoliva, S., Barotto, A. J., Alarcón, P., Tesón, N. y Fernández, M. E.** (2017). Densidad de la madera como variable integradora de la anatomía del leño: análisis de ramas y fuste en cuatro especies de *Eucalyptus*. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 116 (1), 1-11.
- Moraga, P., Escobar, R. y Valenzuela, S.** (2006). Resistance to freezing in three *Eucalyptus globulus* Labill subspecies. *Electronic Journal of Biotechnology*, 9 (3), 310-314. <http://dx.doi.org/10.2225/vol9-issue3-fulltext-24>
- Nardini, A., Gullo, M. A. L. y Salleo, S.** (2011). Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? *Plant Science*, 180(4), 604-611. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.12.011>
- Ogasa, M., Naoko, H. M., Yuki, M. y Yoshikawa, K.** (2012). Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. *Tree Physiology*, 33, 335-344. <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpt010>
- Oberschelp, G. P. J.** (17 de octubre de 2019). Presentan clones de eucalipto con mayor potencial productivo. INTA informa. <https://intainforma.inta.gob.ar/presentan-clones-de-eucalipto-con-mayor-potencial-productivo/>
- Palermo, G. D. M., Latorraca, J. D. F., De Carvalho, A. M., Calonego, F. W. y Severo, E. T.** (2015). Anatomical properties of *Eucalyptus grandis* wood and transition age between the juvenile and mature woods. *European Journal of Wood and Wood Products*, 73, 775-780. <http://dx.doi.org/10.1007/s00107-015-0947-4>

- Paton, D.M.** (1981). Eucalyptus physiology. III. Frost Resistance. *Australian Journal of Botany*, 29(6), 675-688. <https://doi.org/10.1071/BT9810675>
- Ramos, S., De Ruyver, R., Gattinoni, N., Garin, R. y Garran, S.** (2018). *Síntesis agrometeorológica* INTA Concordia.
- Salleo, S., Trifilò, P., Esposito, S., Nardini, A. y Lo Gullo, M. A.** (2009). Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? *Functional Plant Biology*, 36(9), 815–825. <http://dx.doi.org/10.1071/FP09103>
- Salto, C.S.** (2008). *Variación genética en progenies de polinización abierta de Eucalyptus tereticornis Smith*. [Tesis de grado, Universidad Nacional de Santiago del Estero].
- Torres-Ruiz, J. M., Jansen, S., Choat, B., McElrone, A. J., Cochard, H., Brodribb, T. J., Badel, E., Burlett, R., Bouche, P. S., Brodersen, C. R., Li, S., Morris, H. y Delzon, S.** (2015). Direct X-Ray microtomography observation confirms the induction of embolism upon xylem cutting under tension. *Plant Physiology*, 167(1), 40–43. <https://doi.org/10.1104/pp.114.249706>
- Tyree, M. T. y Sperry, S.** (1989). Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Physics in Molecular Biology*, 40, 19-38. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.000315>
- Villegas, M. S. y Rivera, S. M.** (2002). Revisión xilológica de las principales especies del género *Eucalyptus* L'Herit. cultivadas en Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 105(1), 9-28.
- Wheeler, E. A., Baas, P. y Gasson, P. E.** (1989). IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin*, 10 (3), 219-332. <http://dx.doi.org/10.1163/22941932-90000496>
- Zanne, E. A., Westoby, M., Falster, D. S., Ackerly, D. D., Loarie, S. R., Arnold, S. E. y Coomes, D. A.** (2010). Angiosperm Wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to Wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 7(2), 207–215. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0900178>