



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | **Plasencia**
Cáceres, Extremadura

7CFE01-026

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Morfología foliar y estomática y transpiración cuticular en clones de eucalipto

CARIGNATO, A.¹, VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.¹, TAPIAS, R.¹, RUIZ, F.² y FERNÁNDEZ, M.¹

¹ Departamento de Ciencias Agroforestales. Escuela Técnica Superior de Ingeniería. Universidad de Huelva. 21071. Huelva.

² ENCE, energía y celulosa, S.A. I+D+i Forestal. Ctra A-5000, Km. 7,5. Apdo. 223. 21007 HUELVA

Resumen

El estrés hídrico es uno de los principales limitantes del desarrollo en las plantaciones de *Eucalyptus*. El objetivo de este trabajo fue evaluar aspectos de la morfología foliar relacionados con el consumo de agua en clones de *Eucalyptus* procedentes de programas de mejora genética. Se utilizaron cinco clones de *E. globulus* y cuatro clones de híbridos de diversas especies de *Eucalyptus*. Se cultivaron en vivero al exterior, en contenedores. En 4 épocas del año, coincidentes con las 4 estaciones y en hojas desarrolladas durante cada estación, se evaluó la tasa de transpiración cuticular (E_c), el contenido hídrico relativo (CHR_c) y el contenido de humedad en el momento del cierre estomático (H_c), el área foliar específica (SLA) y el tamaño y densidad de los estomas. Se obtuvieron diferencias significativas entre clones y entre fechas de medición. Los rangos de valores obtenidos fueron: densidad de estomas = 171 a 546 mm⁻²; SLA = 7.3 a 20.4 m² kg⁻¹; H_c = 51 a 71 %; E_c = 0.07 a 0.59 mmol m⁻² s⁻¹. Ello indica que no solo hay variabilidad genética en dichos parámetros sino que los individuos modifican sus parámetros morfo-fisiológicos durante el año para acomodarse a las condiciones ambientales.

Palabras clave

1. Introducción

Eucalyptus es un género muy diverso dentro de las angiospermas, con más de 700 especies, que domina la flora arbórea del continente australiano y se cultiva ampliamente en todo el mundo (ALMEIDA et al., 2007). La ampliación de las áreas implantadas tiene riesgos importantes de pérdida de productividad debido al efecto de los estreses ambientales, siendo el estrés hídrico y el estrés térmico relacionados con las bajas temperaturas los principales (WHITEHEAD & BEADLE, 2004). Las plantaciones y cultivos realizados con fines energéticos, como en el caso de muchos eucaliptos, suponen una nueva oportunidad para paliar el abandono paulatino de superficies agrícolas y forestales poco productivas, contribuyendo de este modo al desarrollo de la economía rural y evitando el despoblamiento de estas zonas (MALLETA, 2009). Más aún cuando se prevén escenarios de cambio climático que impactarán negativamente en el ámbito mediterráneo, al incrementarse la ocurrencia de eventos climáticos extremos de sequía y heladas (IPCC, 2014).

La provincia de Huelva posee los requisitos ecológicos requeridos por diversas especies del género *Eucalyptus* para su buen desarrollo, siendo la sequía estival, que ronda los 4 meses de duración, y la incidencia periódica de temperaturas bajas durante los meses de invierno los principales factores ambientales limitantes del crecimiento de las plantaciones (FERNÁNDEZ et al., 2012). La transpiración de las plantas puede ser considerada como un proceso físico de difusión de agua en estado gaseoso, proporcional a la diferencia de presión de vapor de agua entre el interior de la planta y la atmósfera, así como a la superficie evaporante y a la impermeabilidad de ésta. Es la demanda evaporativa del aire la que provoca la principal pérdida de agua por medio de la

transpiración, siendo necesaria la reposición continua del agua para que la planta mantenga un nivel apropiado de hidratación en sus tejidos (LARCHER, 2006).

La anatomía y morfología foliar (grosor, área foliar específica, distribución de estomas, impermeabilización de la epidermis, etc.) están, por tanto, fuertemente relacionadas con la actividad fisiológica y el control de la transpiración, relacionadas éstas a su vez con el crecimiento y la supervivencia. El movimiento estomático es el principal mecanismo que controla los intercambios de gases de las plantas terrestres, entre ellos el vapor de agua, y contribuye a mantener la turgencia celular (TAFUR *et al.*, 2014). Aparte de los estomas, principal vía de salida del agua cuando están abiertos, también se produce transpiración a través de los tejidos en contacto con la atmósfera (principalmente de las hojas), habitualmente denominada transpiración cuticular y representada por la medición de la pérdida de agua a través de la epidermis foliar cuando los estomas están cerrados, como ocurre en condiciones ambientales de escasez de agua.

Por todas estas razones, es necesario seguir implementando programas de mejora en resistencia a estrés hídrico en eucaliptos, con el fin de mejorar las producciones en lugares limitantes, ampliar las plantaciones y ayudar a mitigar el impacto futuro del clima sobre ellas (FERNÁNDEZ *et al.*, 2010).

2. Objetivos

El objetivo principal de este estudio, comparando clones monoespecíficos e híbridos de *Eucalyptus* a edad temprana (plantas de vivero menores de 1 año de edad) en distintas épocas del año, fue evaluar el tamaño y distribución de estomas en las hojas, el área foliar específica y la tasa de transpiración con estomas abiertos y cerrados en condiciones de laboratorio.

3. Metodología

El material vegetal utilizado fueron plantas de cinco clones de *E. globulus* (códigos de referencia: 334, 225, 227, 358, 437) y cuatro clones de híbridos (*E. x urograndis*, 12; *E. x urograndis x globulus*, 85; *E. dunnii-grandis x globulus*, 87; *E. saligna x maidenii*, 89), obtenidas a partir del enraizamiento de estaquillas en vivero comercial y procedentes del programa de selección y mejora vegetal de la empresa ENCE, energía y celulosa S.A. Las plantas fueron cultivadas en contenedores de 10 L de capacidad, entre diciembre de 2014 y diciembre de 2015. Se usaron 4 plantas por clon y tipo de envase, situadas al aire libre, totalmente expuestas a la luz solar, en una parcela experimental de la Universidad de Huelva, en el Campus de La Rábida.

En cuatro épocas del año (hojas de primavera, verano, otoño e invierno) se tomaron 2-4 hojas por clon, completamente desarrolladas pero de estado juvenil. De dichas hojas se extrajeron huellas o impresiones (impresión foliar) hechas con laca base de uñas teñida de color rosa o naranja. Las impresiones se obtuvieron de la cara abaxial de las hojas, una vez comprobado que en el lado adaxial no habían estomas o eran extremadamente escasos. La imagen grabada en la película de laca de uñas se montó sobre un portaobjetos que permitía su visualización al microscopio óptico. Una cámara de vídeo, acoplada a un software capturador de imágenes (Leica LAS EZ, Leica Microsystems), montada sobre el microscopio nos permitió tomar fotos de las preparaciones realizadas. Fue necesaria la captura de fotos con aumento 100x para la densidad (d ; número de estomas por mm^2), y 400x para las dimensiones de ancho y largo de las células oclusivas (AO , LO , respectivamente). Las muestras fueron tomadas de tres zonas de la hoja (base, centro y ápice), con el objetivo de constatar si existen diferencias entre zonas. De cada hoja y zona se tomaron dos fotos aleatoriamente. Para determinar la densidad, se contabilizaron el número de estomas presentes en cuadrículas tomadas al azar de tamaño 250 x 250 micras (0.0625 mm^2). Se midieron 10 cuadrículas por zona y hoja; y para

las dimensiones, fueron medidos 31 estomas de cada zona de cada hoja, escogidos aleatoriamente. El software utilizado para ambas mediciones fue ImageJ.

Para la medición de la transpiración cuticular, siguiendo metodología estándar (CAREVIC *et al.*, 2010), se realizaron asimismo mediciones en hojas juveniles bien desarrolladas, crecidas en cuatro épocas del año, correspondientes al tercer verticilo superior de los tallos. Se tomaron tres hojas por clon, de tres plantas diferentes, en cada fecha de medición. Una vez recolectadas e hidratadas hasta saturación (en oscuridad, a 4 °C durante 16 h), se tomaron pesos sucesivos en intervalos de tiempo reducidos (cada 5 minutos durante la primera hora, cada 10 minutos las 2 horas siguientes y cada 20 minutos posteriormente, hasta la comprobación de una caída constante de peso). Las hojas se exponían a la luz, con la cara abaxial hacia abajo y sobre una rejilla, para permitir la libre circulación del aire por ambas caras, en ambiente climatizado a (20-23) °C y (45-60) % de humedad relativa. Con los datos tomados (peso fresco con precisión ± 0.1 mg, y tiempo en minutos) se pudo representar gráficamente la pérdida de agua o transpiración de la hoja en el tiempo. En la primera fase, la transpiración ocurre a través de los estomas (transpiración estomática, E_e) y de la epidermis foliar (transpiración cuticular, E_c), pero tras el cierre de los estomas provocado por la deshidratación, solo queda E_c . Posteriormente, terminado el pesaje, las hojas fueron escaneadas para determinar el área foliar (AF) con la ayuda del software ImageJ. Asimismo, seguidamente, se llevaron a estufa hasta peso constante a 80 °C para determinar su peso seco (PS). Con estos últimos datos se pudo calcular el área foliar específica ($SLA = AF/PS$, $m^2 kg^{-1}$). Con las mediciones tomadas y la representación gráfica realizada se pudieron estimar varios parámetros, tales como: tasa de transpiración total al inicio ($E_t = E_e + E_c$) y tasa de transpiración cuticular, referidas tanto a peso seco (E_{t-dw} , E_{c-dw}) como a área foliar (E_{t-la} , E_{c-la}); tiempo transcurrido hasta el cierre de los estomas (t_c); contenido hídrico relativo y contenido de humedad en el momento del cierre estomático (CHR_c y H_c , respectivamente).

El análisis de los datos se realizó siguiendo un Modelo Lineal General. Se llevó a cabo mediante un ANOVA de dos (clon, fecha) o tres factores (clon, fecha, zona), dependiendo de la variable analizada. Todos los factores se consideraron fijos. Las diferencias significativas entre los grupos de los distintos factores fueron analizadas mediante el test de Tukey HSD o T3 de Dunnett, en función de si las varianzas eran iguales o no, respectivamente, tras aplicarles la prueba de Levene. Todas las diferencias significativas se consideraron para un $\alpha = 0.05$. El análisis estadístico fue llevado a cabo mediante el software SPSS 15.0 (IBM).

4. Resultados

En cuanto a la densidad estomática (d), se detectaron diferencias significativas entre los distintos clones ($p < 0.001$) y entre fechas ($p < 0.001$) pero no entre las tres zonas de las hojas ($p = 0.369$). Asimismo, para las distintas interacciones entre los tres factores, solamente la interacción Clon x Fecha resultó significativa ($p < 0.001$) (Figura 1).

Para todos los clones estudiados se encontró una cantidad muy baja de estomas en la superficie adaxial, 2-3 por milímetro cuadrado. Respecto a la longitud (LO) y anchura (AO) de las células oclusivas, se detectaron diferencias significativas entre los distintos clones, fechas y zonas de la hoja ($p < 0.001$), aunque muy pequeñas en valor absoluto para este último factor. Respecto a la ratio AO/LO, se detectaron diferencias significativas entre los distintos clones y fechas ($p < 0.001$), pero no entre las zonas de la hoja ($p = 0.329$). Asimismo, para la interacción Clon x Fecha, se encontraron diferencias significativas en estos parámetros para estos tres factores ($p < 0.001$) (Figura 1)

Respecto a SLA y los parámetros derivados de la transpiración foliar, se detectaron diferencias significativas entre clones y entre fechas para CHR_c , H_c , SLA , E_{c-la} y E_{t-la} (Tabla 1), pero no para t_c ($p = 0.137$). Los valores estimados de E_{c-dw} (1.85 ± 0.11 $mmol kg^{-1} s^{-1}$) se diferenciaron

significativamente entre clones ($p < 0.001$) pero solamente se diferenciaron entre sí los dos clones de valores más extremos (85: $3.13 \pm 0.47 \text{ mmol kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$; y 358: $1.19 \pm 0.10 \text{ mmol kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$). Por otro lado, para E_{t-la} y E_{t-dw} , medidos en condiciones de laboratorio, a pesar de que el ANOVA mostró diferencias significativas entre clones, las diferencias entre ellos fueron tan pequeñas que el análisis estadístico no discriminó entre grupos homogéneos (Tabla 1). El valor de E_{t-dw} para el conjunto de clones y fechas fue $8.24 \pm 0.57 \text{ mmol kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$.

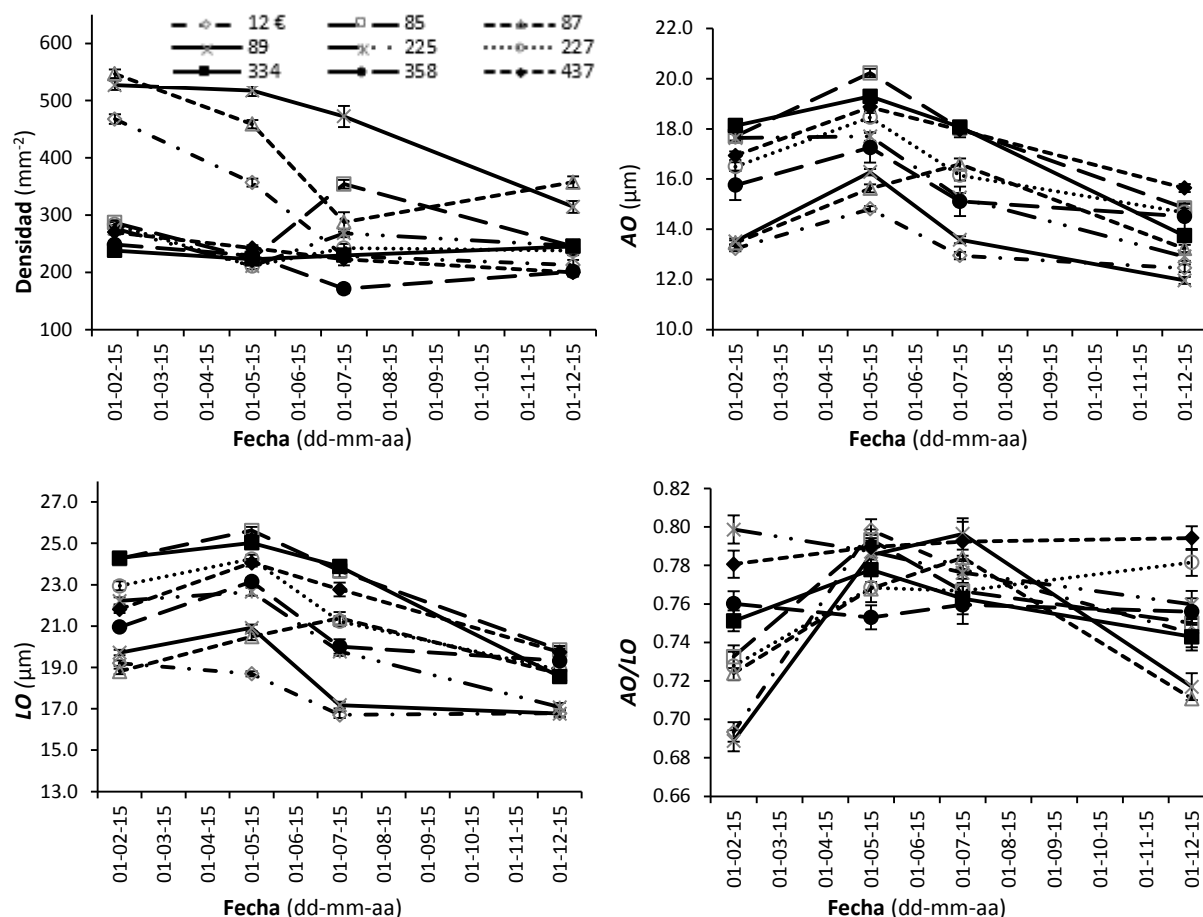


Figura 1. Longitud (LO), ancho (AO) y ratio entre el ancho y la longitud de las células oclusivas (AO/LO) de los nueve clones estudiados en las cuatro fechas de medición (media $\pm$ ET).

5. Discusión

La densidad estomática del conjunto de clones resultó mayor en las hojas crecidas en invierno y primavera que en verano y primera parte del otoño. Esta estrategia resulta en un incremento de los puntos de salida del agua cuando la demanda atmosférica es menor y viceversa, una disminución cuando hay limitación de agua y mayor demanda atmosférica, haciendo posible que las plantas ahorren agua y resistan mejor los eventos de sequía (LARCHER, 2006). Cabe señalar que el año 2015 fue atípico en la zona, ya que las altas temperaturas y la escasez de lluvias se prolongaron más allá del verano, ocupando todo el otoño. La presencia de estomas se concentró en la superficie abaxial de la hoja. Esto es debido a que se han utilizado hojas completamente desarrolladas pero de plantas en estado juvenil, por su corta edad y reducido tamaño. Los valores medios (232 a 483 estomas por

mm²) están dentro del rango medido en hojas esclerófilas (100 a 500 mm²) o en *Eucalyptus* sp. (LARCHER, 2006; TUFFI SANTOS *et al.*, 2006). Los clones con mayor densidad estomática, fueron los híbridos 89 y 87, con una media en torno a 400 estomas, mientras que la densidad estomática para los clones 358, 334 y 437 de *E. globulus* fue la mitad que para los anteriores. Por tanto, la menor densidad estomática de *E. globulus* entre los clones estudiados, podría estar relacionada con una mejor adaptación a la sequía. Por otro lado, los clones de *E. globulus* y el clon 85 tendieron a mantener la densidad estomática a lo largo del año, mientras que los otros tres clones disminuyeron su densidad del invierno al otoño. Esto nos indica una menor plasticidad de *E. globulus* en cuanto a la densidad estomática.

Tabla 1. Valores medios ($\pm$ ET) del contenido hídrico relativo (CHR_c) y el contenido de humedad (H_c) en el cierre de los estomas, el área foliar específica (SLA), la tasa de transpiración total al inicio (E_t) y de la tasa de transpiración cuticular (E_c) de las hojas de los distintos genotipos ensayados y fechas de medición. p = nivel de significación. Para cada factor principal (clon, fecha) letras distintas en cada columna indican diferencias significativas.

	CHR_c (%)	H_c (%)	SLA (m ² kg ⁻¹)	E_{t-la} (mmol m ⁻² s ⁻¹)	E_{c-la} (mmol m ⁻² s ⁻¹)
Total	79.23 $\pm$ 0.79	61.19 $\pm$ 0.52	11.26 $\pm$ 0.27	0.72 $\pm$ 0.04	0.17 $\pm$ 0.01
Clon					
12	79.35 $\pm$ 1.72 a	62.52 $\pm$ 1.75 ab	14.56 $\pm$ 0.93 b	0.78 $\pm$ 0.11 a	0.10 $\pm$ 0.01 a
85	72.19 $\pm$ 2.51 a	59.22 $\pm$ 1.39 a	9.70 $\pm$ 0.55 a	0.74 $\pm$ 0.15 a	0.33 $\pm$ 0.05 b
87	81.16 $\pm$ 2.30 a	65.16 $\pm$ 0.76 b	13.84 $\pm$ 0.43 b	0.72 $\pm$ 0.16 a	0.16 $\pm$ 0.02 ab
89	81.18 $\pm$ 2.19 a	60.90 $\pm$ 1.55 ab	11.21 $\pm$ 0.83 ab	0.74 $\pm$ 0.11 a	0.15 $\pm$ 0.02 a
225	79.50 $\pm$ 2.52 a	59.43 $\pm$ 2.24 ab	9.90 $\pm$ 0.75 a	1.01 $\pm$ 0.18 a	0.15 $\pm$ 0.03 ab
227	77.01 $\pm$ 2.80 a	59.27 $\pm$ 2.13 ab	10.03 $\pm$ 0.89 ab	0.70 $\pm$ 0.13 a	0.26 $\pm$ 0.07 ab
334	79.70 $\pm$ 2.16 a	61.15 $\pm$ 1.16 ab	9.71 $\pm$ 0.52 a	0.68 $\pm$ 0.11 a	0.14 $\pm$ 0.02 a
358	80.72 $\pm$ 2.42 a	60.74 $\pm$ 1.24 ab	10.71 $\pm$ 0.41 a	0.60 $\pm$ 0.08 a	0.11 $\pm$ 0.01 a
437	82.29 $\pm$ 2.12 a	60.96 $\pm$ 1.58 ab	10.16 $\pm$ 0.50 a	0.60 $\pm$ 0.12 a	0.15 $\pm$ 0.02 a
p	0.002	0.005	<0.001	0.014	<0.001
Fecha					
Feb.	73.15 $\pm$ 1.17 a	58.68 $\pm$ 0.58 a	11.54 $\pm$ 0.29 b	0.63 $\pm$ 0.03 b	0.16 $\pm$ 0.01 b
May.	82.87 $\pm$ 0.76 b	60.38 $\pm$ 0.61 a	10.07 $\pm$ 0.33 a	0.48 $\pm$ 0.05 a	0.12 $\pm$ 0.01 a
Jul.	79.16 $\pm$ 1.68 b	59.37 $\pm$ 1.49 a	9.92 $\pm$ 0.73 ab	1.24 $\pm$ 0.08 c	0.22 $\pm$ 0.04 ab
Nov.	81.38 $\pm$ 2.51 b	67.71 $\pm$ 1.09 b	14.12 $\pm$ 0.72 c	0.88 $\pm$ 0.13 bc	0.24 $\pm$ 0.03 b
p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

Analizando el tamaño de los estomas, podemos destacar que algunos de los clones que presentaron menores densidades estomáticas fueron los que presentaron estomas de mayor tamaño. Por tanto, una mayor densidad estomática fue acompañada de una reducción en el tamaño de los estomas, siendo esto frecuente en hojas anfiestomáticas e hipostomáticas (HETHERINGTON & WOODWARD, 2003). En el conjunto de todas las fechas, los clones monoespecíficos de *E. globulus* y el híbrido 85 presentaron mayor tamaño que los demás híbridos estudiados. En general, los valores de longitud y ancho de las células oclusivas mostraron una evolución decreciente a lo largo del año, en particular LO, lo que indica un cierto grado de aclimatación del aparato estomático al cambio en las condiciones ambientales, que origina estomas más grandes en invierno y menores en épocas más cálidas y secas.

El contenido hídrico relativo (CHR_c) y el contenido de humedad (H_c) son indicadores del estado hídrico de las hojas en condiciones de sequía, están estrechamente relacionados con la turgencia celular y reflejan el equilibrio entre el contenido de agua interno, la tasa de transpiración y la tolerancia de la hoja a la deshidratación (ANDIVIA *et al.*, 2012). Presentaron mínimas diferencias entre clones en valor absoluto, pero mayores diferencias entre fechas, indicando que los nueve clones de *Eucalyptus*, utilizaron adaptaciones foliares fisiológicas para reducir la pérdida de agua en las épocas de mayor demanda, pues tienden a mantener un CHR_c alto en los períodos más cálidos y secos y un H_c relativamente constante durante el año, aspecto útil para la supervivencia en climas como el mediterráneo (CAREVIC *et al.*, 2010).

Área foliar específica (SLA) está altamente relacionada con las condiciones hídricas del ambiente y los niveles de radiación durante el desarrollo de las hojas, más alta a mayor humedad y menor radiación (POORTER & ROZENDAAL, 2008). Los menores valores encontrados para los clones de *E. globulus* y el clon 85 (diferenciados significativamente de 12 y 87) indicarían hojas más gruesas para los primeros, propias de su mayor adaptación a climas secos, comparado con *E. grandis* o *E. urophylla*, típicos de climas más húmedos. En la evolución estacional de los clones estudiados, hubo una caída progresiva en SLA de las hojas formadas en febrero ($11.5 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$) hasta las formadas en julio ($9.9 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$), aumentando en las de noviembre ($14.1 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$), que debió ser resultado de la variación de las condiciones climáticas (radiación, principalmente, y humedad relativa) ya que estuvieron bien regadas, lo que demuestra su sensibilidad y capacidad de reacción a las condiciones meteorológicas (NOUVELLON *et al.*, 2010).

Las diferencias encontradas entre clones para E_t y E_c , sugieren variabilidad clonal en esta faceta de la estrategia de ahorro de agua, destacando el clon 85 como menos eficiente en relación a los otros clones citados en estas condiciones (EAMUS *et al.*, 2008; ANDIVIA *et al.*, 2013). El rango de valores encontrado en este estudio está dentro del rango habitual para este género y en las condiciones medidas (VELLINI *et al.*, 2008). No obstante, cabe señalar que las condiciones de medición en laboratorio que se han utilizado en este estudio (baja radiación luminosa, sin viento y temperatura moderada) pudieran no ser las más idóneas para que los clones muestren su potencial de respuesta en términos de tasa de transpiración total (E_t), siendo aconsejable someter las plantas a condiciones ambientales un poco más extremas, bien en laboratorio, bien en condiciones naturales al exterior.

6. Conclusiones

La presencia de estomas se concentró en la superficie abaxial de la hoja para todos los clones estudiados. La densidad estomática varió en función de la época del año, mayor en las hojas desarrolladas durante el invierno y menor en las de verano, pudiendo significar estrategias de control de la pérdida de agua a través de los estomas, y se correlacionó negativamente con el tamaño de los estomas. Los clones monoespecíficos de *E. globulus* y el híbrido 85 presentaron menor densidad estomática, mayor tamaño y menor variación temporal de la densidad que los demás híbridos estudiados. Los nueve clones de *Eucalyptus* tendieron a mantener altos contenidos hídricos relativos (CHR_c) en el momento del cierre estomático en los períodos más secos, con el fin de mantener constante el contenido de humedad (H_c). Valores más altos de SLA en época húmeda y bajos en la más seca indican sensibilidad y capacidad de reacción a las variables meteorológicas por parte de los clones de *Eucalyptus* estudiados. Los valores más altos de SLA de los clones 12 y 87 indican hojas más delgadas y propias de climas con mayor humedad ambiente. Se detectó variabilidad clonal en las tasas de transpiración cuticular (E_c), indicador de la impermeabilidad de la epidermis cuando los estomas están cerrados, aunque no muy diferentes en valor absoluto. En conclusión, se pusieron de manifiesto variabilidad en las estrategias morfo-fisiológicas de los clones para el ahorro de agua en situaciones de estrés. El ahorro de agua y la resistencia a la sequía implica a varios parámetros

morfo-fisiológicos que deben ser estudiados en conjunto a la hora de poder extraer conclusiones sobre el comportamiento de cada genotipo.

7. Agradecimientos

El presente trabajo fue realizado con apoyo del CNPq, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – Brasil, de la empresa ENCE, energía y celulosa S.A., a través de un contrato de investigación sobre clones de eucaliptos, y del Plan Nacional de Investigación I+D+i a través del proyecto de referencia CTQ2013-46804-C2-1R que, a su vez, contó con financiación FEDER.

8. Bibliografía

ALMEIDA, A.C.; SOARES, J.V.; LANDSBERG, J.J.; REZENDE, G.D.; 2007. Growth and water balance of *Eucalyptus grandis* hybrid plantations in Brazil during a rotation for pulp production. *For. Ecol. Manage.* 251: 10-21.

ANDIVIA, E.; FERNÁNDEZ, M.; ALEJANO, R.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; 2012. Diferencias en el estado hídrico entre dos procedencias de encina. Implicaciones para futuros programas de restauración forestal. En: II Reunión conjunta AEET-SECF. Asociación Española de Ecología Terrestre y Sociedad Española de Ciencias Forestales. Palencia.

ANDIVIA, E.; FERNÁNDEZ, M.; ALAEJOS, J.; TAPIAS, R.; 2013. Consumo de agua de distintas especies leñosas utilizables como cultivos energéticos. In: S.E.C.F. - Junta de Castilla y León (Ed.), 6º Congreso Forestal Español. Montes: Servicios y desarrollo rural. Sociedad Española de Ciencias Forestales, Vitoria-Gasteiz.

CAREVIC, F.S.; FERNÁNDEZ, M.; ALEJANO, R.; VÁZQUEZ PIQUÉ, J.; TAPIAS, R.; CORRAL, E.; DOMINGO, J.; 2010. Plant water relations and edaphoclimatic conditions affecting acorn production in a holmoak (*Quercus ilex* L. ssp. *ballota*) open woodland. *Agrofor. Syst.* 78(3): 299–308.

EAMUS, D.; TAYLOR, D.T.; MACINNIS-NG, C.M.; SHANAHAN, S.; DE SILVA, L.; 2008. Comparing model predictions and experimental data for the response of stomatal conductance and guard cell turgor to manipulations of cuticular conductance, leaf-to-air vapour pressure difference and temperature: feedback mechanisms are able to account for all observations. *Plant Cell Environ.* 31(3): 269–277.

FERNÁNDEZ, M.; TAPIAS, R.; ALESSO, P.; 2010. Adaptación a la sequía y necesidades hídricas de *Eucalyptus globulus* Labill. en Huelva. *Boletín del CIDEU*, 8-9: 31-41.

FERNÁNDEZ, M.; TAPIAS, R.; ALESSO, P.; RUIZ, F.; LÓPEZ, G.; 2012. Variación estacional del incremento diametral diario de cuatro clones de *Eucalyptus globulus* Labill. en Huelva medido con dendrómetros de precisión. *Cuad. Soc. Cien. For.* 35: 143-149.

HETHERINGTON, A.M.; WOODWARD, F.I.; 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424(6951): 901–908.

IPCC; 2014. Cambio climático 2014: Impactos, adaptación y vulnerabilidad – Resumen para responsables de políticas. Contribución del Grupo de trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [FIELD, C.B.; BARROS, V.R.; DOKKEN, D.J.; MACH, K.J.; MASTRANDREA, M.D.; BILIR, T.E.; CHATTERJEE, M.; EBI, K.L.; ESTRADA, Y.O.; GENOVA, R.C.; GIRMA, B.; KISSEL, E.S.; LEVY, A.N.; MACCRACKEN, S.; MASTRANDREA, P.R.; WHITE, L.L. (eds.)]. Organización Meteorológica Mundial, Ginebra, Suiza, 34p.

LARCHER, W.; 2006. Ecofisiología Vegetal. Rima. 532 pp. São Carlos.

MALETTA, E.; 2009. Cultivos energéticos: una respuesta a los objetivos energéticos y medioambientales. *The Bioenergy* 4: 18-19.

NOUVELLON, Y.; LACLAU, J.P.; EPRON, D.; KINANA, A.; MABIALA, A.; ROUPSARD, O.; BONNEFOND, J.M.; LE MARIE, G.; MARSDEN, C.; BONTEMPS, J.D.; SAINT-ANDRÉ, L.; 2010. Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal *Eucalyptus* plantation in the Republic of Congo. *For. Ecol. Manage.* 259(9): 1796-1807.

POORTER, L.; ROZENDAAL, D.M.A.; 2008. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecol.* 158(1): 35-46.

TAFUR, M.S.M.; DÍAZ, R.A.B.; DÍAZ, M.A.G.; GARCÍA, D.B.; 2014. Respuesta fotosintética de *Eucalyptus grandis* W. Hill a la disponibilidad de agua en el suelo y a la intensidad de luz. *Acta Agron.* 63(4): 311-317.

TUFFI SANTOS, L.D.; IAREMA, L.; THADEO, M.; FERREIRA, F.A.; MEIRA, R.M.S.A.; 2006. Características da epiderme foliar de eucalipto e seu envolvimento com a tolerância ao glyphosate. *Planta Daninha* 24(3): 513-520.

VELLINI, A.L.T.T.; PAULA, N.F.; ALVES, P.L.C.A.; PAVANI, L.C.; BONINE, C.A.V.; SCARPINATI, E. A.; PAULA, R.C.; 2008. Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. *Rev. Árvore* 32(4): 651-663.

WHITEHEAD, D.; BEADLE, C.L.; 2004. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. *For. Ecol. Manage.* 193(1-2): 113-140.