



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# Productividad temprana de Eucalyptus con diferentes disponibilidades de nutrientes y agua

**Graciano, Corina**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Frangi, Jorge Luis

Co-dirección: Guiamet, Juan José

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2005

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000063>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP

**Universidad Nacional de la Plata**  
**Facultad de Ciencias Naturales y Museo**

**Productividad temprana de *Eucalyptus* con diferentes  
disponibilidades de nutrientes y agua**

**Corina Graciano**

**Ingeniera Forestal**

**Director: Dr. Jorge Luis Frangi**

**Co-director: Dr. Juan José Guiamét**

**Trabajo de Tesis**

**Para optar por el Título de Doctor en Ciencias Naturales**

**La Plata**

**2005**

El que tenga una canción tendrá tormenta.

El que tenga compañía, soledad.

El que siga buen camino tendrá sillas  
peligrosas que lo inviten a parar.

Pero vale la canción buena tormenta.

Y la compañía vale soledad.

Siempre vale la agonía de la prisa  
aunque se llene de sillas la verdad.

Silvio Rodríguez

*(Historia de la silla)*

## **Agradecimientos**

Presentar una tesis implica llegar a una meta en el camino de la formación profesional. Durante estos años, muchas personas fueron modelando este camino y me ayudaron a llegar a este punto, que sirve a la vez como final de una etapa, e inicio de la siguiente. A todos los que aportaron algo en la construcción de este camino les estoy muy agradecida, y quiero mencionar especialmente:

A Jorge L. Frangi por haberme acompañado durante estos años y haber puesto entusiasmo en los proyectos y resultados, factor indispensable para concretar la tesis.

A Juan José Guimet porque me adoptó de manera desinteresada. Sus aportes fueron fundamentales para el espíritu de esta tesis, pero también para la concreción de cada paso experimental y para mi formación científica en general. Su confianza en mí en los momentos más críticos hizo posible que esta tesis llegara a concretarse.

A Juan F. Goya, por haber estado siempre presente, desde el momento en que esta tesis empezó a gestarse, y por haber aportado intelectualmente pero también por haber compartido los viajes y trabajado con la pala para que el proyecto se realizara. Su aporte fundamental está presente en cada parte de esta tesis. Infinitas gracias.

A Daniel O. Caldiz, por ser quien me dirigió en los primeros pasos en la investigación científica. Esta tesis comenzó bajo su dirección. Siempre le voy a agradecer que me haya invitado a trabajar en el INFIVE.

Al CONICET, por haberme dado el soporte económico que me permitió dedicarme a la investigación durante estos años.

Al personal del INTA EEA Concordia, en especial a Martín Marcó, Federico Larocca, Natalia Tesón por haberme facilitado material, lugar y dedicado tiempo para que yo

pudiera llevar a cabo los experimentos y muy particularmente a Diego Moledo por haber colaborado con muy buena disposición en la instalación y cuidado de los ensayos. El apoyo del INTA es fundamental para llevar adelante estos proyectos.

A Adriana Di Blasi y Pablo Etchegaray por haberme facilitado plantas, espacio y atendido el ensayo de *Eucalyptus globulus* en su vivero en Batán. A José Garcés por su colaboración en tareas a campo.

Al International Institute of Tropical Forest (IITF- USDA FS) por los análisis químicos de vegetación efectuados en el marco del convenio de cooperación entre la UNLP (Unidad Ejecutora: LISEA) y el IIFT.

A los integrantes de la Cátedra de Manejo y Conservación de Suelos de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP, en particular a Cecilia Cerisola por su muy buena disposición para ayudarme a realizar las curvas de potencial hídrico de los suelos.

A los integrantes del INFIVE, que todos directa o indirectamente me estimulan a intentar superarme día a día. Muy especialmente a Laura Fernández con quien compartí los primeros proyectos en la investigación científica, pero fundamentalmente porque estuvo “a mi lado” durante todos estos años, ayudándome a crecer profesionalmente. A Eduardo Tambussi por sus importantísimos aportes en la discusión de resultados, por estar siempre dispuesto a compartir sus conocimientos y por entusiasmarse para colaborar en proyectos futuros. A Dana Martínez, por los proyectos que compartimos y la complicidad que nos da la coetaneidad. A Carlos Bartoli, Facundo Gómez y Virginia Lúquez por colaborar a que formemos un grupo de investigación heterogéneo pero muy lindo.

A los integrantes del LISEA, Marcelo Arturi, Marcelo Barrera, Mariana Dabadie, Victor Somoza, Pablo Yapura, que me permiten sentirme parte de ese agradable grupo de trabajo.

A Leonardo Quintana, por el soporte informático al que dedicó horas de trabajo en más de una oportunidad, pero fundamentalmente, por haberme “soportado” durante el

“estrés por tesis” de los últimos tiempos y haberse encargado de nuestros hijos tiempo completo. A Francisco y Julián, mis hijos adorados, que le donaron a esta tesis muchas horas que les correspondían.

Finalmente, a todos los que me ayudan a evitar las sillas de la mediocridad y me proponen desafíos que me estimulan a continuar en el camino interminable de crecer.



# **Productividad temprana en *Eucalyptus* con diferentes disponibilidades de nutrientes y agua**

## **Resumen**

Esta tesis presenta los resultados de experimentos que se llevaron a cabo para analizar el modo en que la fertilización afecta el crecimiento de *Eucalyptus* según el tipo de suelo en el que crece la planta. Se utilizaron tres tipos de suelo que poseían textura muy diferente y que ofrecían dotaciones de nutrientes muy diferentes. Se analizó la acumulación y distribución de materia seca y se observó que la fertilización con P producía mayor crecimiento que la fertilización con N, independiente de la dotación de N y P de los suelos. La magnitud de la respuesta y la dosis óptima dependió del tipo de suelo. En general, la fertilización con P incrementó la partición de materia seca a las ramas y disminuyó a las raíces.

La concentración de N y P en los tejidos no se asoció con la dotación de estos nutrientes en el suelo, aunque sí se incrementó con la aplicación de fertilizantes. La fertilización con N incrementó la concentración de N en los tejidos, aunque no la de P y S. La fertilización con P incrementó la concentración de N, P y S en los tejidos. La absorción total de N desde el suelo se incrementó con la fertilización con P, aún en los suelos con muy baja dotación de N.

Posteriormente se analizó si la fertilización afectaba la tolerancia al estrés hídrico. En una plantación de un año de edad, se observó que las plantas fertilizadas con P poseían menor potencial osmótico a turgencia máxima que las plantas sin fertilizar. Sin embargo, en un ensayo posterior con plantines en condiciones controladas, se observó que si bien las plantas fertilizadas con P tenían menor potencial osmótico a

turgencia máxima, estas plantas no realizaban ajuste osmótico cuando eran sometidas a condiciones de baja disponibilidad hídrica, como sus contrapartes sin fertilizar. Debido a eso y a la menor partición de materia seca hacia las raíces, el mayor crecimiento observado con la fertilización con P en condiciones de buena disponibilidad hídrica, dejaba de observarse en condiciones de baja disponibilidad de agua. Sin embargo, al analizar la interacción entre fertilización y estrés hídrico sobre otros dos tipos de suelo, se observó que en el suelo arcilloso, que posee mayor capacidad de retención hídrica y mayor dotación de nutrientes, el mayor crecimiento debido a la fertilización con P se mantenía aún en condiciones de baja disponibilidad hídrica. Asociado con esto, las plantas fertilizadas con P sobre este suelo aumentaron la partición de materia seca a las raíces bajo condiciones de estrés hídrico y realizaron ajuste osmótico.

Las conclusiones principales son que el crecimiento y partición de materia seca se modifica con la fertilización con P y con N, pero de diferente manera según el tipo de suelo en el que crece la planta. Las aplicaciones con P producen mayor crecimiento aún en suelos con baja dotación de N, y aumentan la extracción de N y P del suelo. La fertilización afecta la tolerancia al estrés hídrico. En condiciones de baja disponibilidad de agua, la fertilización con N no es recomendable, pero la fertilización con P es recomendable sólo en el suelo arcilloso.

## Índice

1. Introducción general .....	1
1.1. El género <i>Eucalyptus</i> .....	2
1.2. Las plantaciones de <i>Eucalyptus</i> en Argentina .....	3
1.3. La nutrición en <i>Eucalyptus</i> .....	6
1.4. La disponibilidad de agua en <i>Eucalyptus</i> .....	8
1.5. La interacción entre agua y nutrientes en <i>Eucalyptus</i> .....	10
1.6. La influencia del tipo de suelo en la disponibilidad de agua y nutrientes ..	12
1.7. Objetivo general .....	14
1.8. Hipótesis .....	14
1.9. Predicciones .....	15
1.10. Objetivos particulares .....	16
2. Distribución y acumulación de materia seca en <i>Eucalyptus globulus</i> y en diferentes suelos y bajo diferente oferta de fósforo .....	17
2.1. Resumen .....	18
2.2. Introducción .....	19
2.3. Materiales y métodos .....	20
2.4. Resultados .....	24
2.5. Discusión .....	31
2.5. Conclusiones .....	36
3. Distribución y acumulación de materia seca y nutrientes en <i>Eucalyptus grandis</i> sobre tres tipos de suelo y disponibilidad de nitrógeno y fósforo .....	38
3.1. Resumen .....	39
3.2. Introducción .....	40
3.3. Materiales y métodos .....	42
3.4. Resultados .....	44
3.4.1. Caracterización de los suelos .....	44
3.4.2. Acumulación de materia seca total .....	45
3.4.3. Partición de materia seca .....	47
3.4.4. Concentración de nutrientes y contenido de N .....	52
3.5. Discusión .....	55
3.5.1. Acumulación de materia seca total .....	55
3.5.2. Partición de materia seca .....	55
3.5.3. Concentración de nutrientes y contenido de N .....	58
3.6. Conclusiones .....	66
4. Efectos de la fertilización sobre la tolerancia al estrés hídrico en <i>Eucalyptus grandis</i> .....	67
4.1. Resumen .....	68
4.2. Introducción .....	70

4.3. Materiales y métodos .....	71
4.3.1. Mediciones a campo .....	71
4.3.2. Experimento con plantines .....	73
4.4. Resultados .....	74
4.4.1. Caracterización físico-química del suelo .....	74
4.4.2. Efecto de la fertilización en las mediciones hídricas en la plantación .....	76
.....	
4.4.3. Fertilización y tolerancia al estrés hídrico en plantines .....	77
4.5. Discusión .....	82
4.5.1. Efectos de la fertilización en las relaciones hídricas de <i>Eucalyptus</i> <i>grandis</i> en una plantación .....	82
4.5.2. El crecimiento y la partición de materia seca afectados por la fertilización y el estrés hídrico en plantines.....	82
4.5.3. Transpiración y relaciones hídricas .....	84
4.6. Conclusiones .....	86
5. Interacción entre fertilización, tipo de suelo y tolerancia al estrés hídrico en <i>Eucalyptus grandis</i> .....	87
5.1. Resumen .....	88
5.2. Introducción .....	90
5.3. Materiales y métodos .....	91
5.3.1. Material vegetal y tipos de suelo .....	91
5.3.2. Fertilización y tratamientos de déficit hídrico .....	92
5.3.3. Conductancia estomática y curvas de presión-volumen .....	94
5.4. Resultados .....	95
5.4.1. Análisis de suelos .....	95
5.4.2. Crecimiento y eficiencia del uso del agua .....	97
5.4.3. Conductancia estomática y ajuste osmótico .....	101
5.5. Discusión .....	103
5.5.1. Efectos de la fertilización y de la disponibilidad de agua en el crecimiento y en la eficiencia del uso del agua .....	103
5.5.2. Conductancia estomática y relaciones hídricas .....	106
5.6. Conclusiones .....	108
6. Discusión y conclusiones emergentes de esta tesis.....	110
6.1. Interacción entre fertilizante y tipo de suelo en el crecimiento .....	111
6.2. Interacción entre fertilizante y tipo de suelo en la distribución de materia seca .....	113
6.3. Interacción entre fertilizante y tipo de suelo en la acumulación de nutrientes .....	115
6.4. Interacción entre fertilizante y tolerancia al estrés .....	118
6.5. Contrastación de las predicciones derivadas de las hipótesis.....	120

6.6. Conclusiones .....	122
7. Bibliografía .....	124
8. Anexo .....	137



# **1. Introducción general**



## 1. Introducción general

### 1.1. El género *Eucalyptus*

El género *Eucalyptus* pertenece a la familia de las Mirtáceas y comprende alrededor de 700 especies. El porte de los *Eucalyptus* varía de árboles muy altos y arbustos ramificados, que ocupan hábitat muy variados, desde el nivel del mar a grandes altitudes, y desde el desierto a bosques (Rozefelds 1996). Todas las especies del género *Eucalyptus* son endémicas de Australia y Tasmania. Se han establecido plantaciones de especies de este género en muchos países en un rango muy variado de climas y suelos. El objetivo de esas plantaciones es la obtención de madera, papel y combustible. La selección de las especies y proveniencias más adecuadas para cada sitio es estudiada por muchos investigadores en el mundo, como así también la manera de mejorar el crecimiento brindando a las plantaciones la adecuada nutrición que permita producir más madera en menor superficie de suelo.

Las comunidades naturales de *Eucalyptus* se encuentran presente en todo el continente de Australia, en climas que van desde húmedo a árido, y regiones climáticas de templadas a tropicales, que se asocian con suelos de muy variada fertilidad (Specht 1996). En los trabajos de esta tesis se trabajó con dos especies: *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus grandis*. Ambas especies pertenecen al subgénero *Symphyomyrtus* que se distribuye en sitios subtropicales con suelos que presentan mayor disponibilidad de nutrientes (Specht 1996).

*Eucalyptus globulus* es originario de la costa este de Tasmania y de la costa sur de Victoria, Australia, desde el nivel del mar hasta 330 msnm. El clima en esa región es levemente caluroso a fresco, con precipitaciones anuales que varían de 500 a 1500 mm con un régimen invernal a uniforme. Esta especie crece muy bien en suelos muy

variados, pero se obtiene mejor crecimiento sobre suelos profundos arenoso-arcillosos (FAO 1981).

*Eucalyptus grandis* tiene una distribución natural en el sudeste y noreste de Australia, con precipitaciones que varían entre los 1000 a los 3500 mm anuales, y temperaturas máximas entre los 24 y 32 °C. Esta especie se ubica en las pendientes o las partes más bajas de los valles, sobre suelos fértiles, profundos y bien drenados (Barros et al. 1990a).

### 1.2. Las plantaciones de *Eucalyptus* en Argentina

Las plantaciones de *Eucalyptus* en la Argentina se han incrementado notablemente en los últimos años. El SE de la Provincia de Buenos Aires es una de las pocas áreas en el mundo capaces de producir *Eucalyptus globulus* en forma eficiente (Maradei 1997), mientras que en la región mesopotámica argentina se cultivan forestalmente más de 130.000 ha (Carpineti et al. 1995), correspondiéndole el primer lugar a *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden). A pesar de ello y de que el NE entrerriano es una de las zonas de mayor productividad de *Eucalyptus grandis* en el Hemisferio Sur (Goya et al. 1997a), son escasos los estudios ecológicos aplicados, realizados para estas especies y para estas regiones (Marcó 1988). La información disponible se refiere principalmente al mejoramiento genético, propiedades de la madera, silvicultura y tecnología (Carpineti et al. 1995).

En Argentina las plantaciones de *Eucalyptus* se llevan cabo mediante una silvicultura semi intensiva, caracterizada por rotaciones cortas (12 años) y elevada productividad (30-40 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) (Marcó 1988). Con este manejo silvicultural se ha estimado, en base a análisis preliminares, que la exportación de nutrientes del suelo a través de la madera cosechada, es elevada (ej. 3 kg P ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) (Goya et al. 1997b). Este

hecho, unido a la baja fertilidad de algunos suelos donde se instalan las plantaciones, genera incertidumbre en relación a la posibilidad de llevar adelante una producción sostenible a largo plazo. Por otra parte, un manejo forestal adecuado requiere del conocimiento de los factores básicos que afectan la disponibilidad de nutrientes, su interacción con el tipo de bosque y el efecto de las prácticas de manejo (Turner y Lambert 1996). El conocimiento de la ecología de las plantaciones y su interacción e integración con la ecofisiología de la productividad forestal, facilitan la toma de decisiones para alcanzar una productividad sostenible.

El sudeste de la provincia de Buenos Aires es una de las pocas áreas en el mundo donde se puede producir *Eucalyptus globulus* en forma eficiente (Maradei 1997), junto con Portugal, España, Uruguay, Chile, Colombia y Australia (Borralho 2000). Para esta especie el área tiene una aptitud climática adecuada y un mosaico de suelos de aptitud variable, desde suelos francos muy aptos a suelos arenosos no aptos (Culot 2000).

Las plantaciones de *Eucalyptus grandis* se realizan en Entre Ríos sobre suelos arenosos (Quartzipsamment Oxico), mestizos (Haplumbrept Fluvéntico) y arcillosos (Argiacuol Vértico); tres tipos de suelo donde se han observado parámetros dasométricos (i.e. diámetro a la altura del pecho, altura máxima, forma del fuste) y concentraciones de nutrientes en los tejidos que resultaron diferentes en los distintos suelos donde se asienta el rodal (Goya et al. 1997a; Goya et al. 1997b).

Es importante conocer el destino de los nutrientes, para evaluar si se produce inmovilización de los elementos esenciales en los compartimentos más lentamente reciclables, lo cual contribuiría a una mayor extracción de nutrientes en la cosecha, agravando el empobrecimiento de los sitios. La cantidad de nutrientes extraídos del suelo por plantaciones de *Eucalyptus grandis* es sustancial, por ejemplo, para una

plantación de 9,25 años con 274 t/ha de biomasa, el contenido de nutrientes fue de 549 kg/ha de N, 50,7 kg/ha de P y 1118 kg/ha de Ca. Estos valores sobrepasan los contenidos de otros eucaliptos con biomasa equivalente, por ejemplo, *Eucalyptus pilularis* con una biomasa de 278.8 t/ha, el contenido de nutrientes fue de 220,9 kg/ha de N; 9,2 kg/ha de P y 333,9 kg/ha de Ca (Birk y Turner 1992). En rodales de 7 años de edad de un híbrido interespecífico de *Eucalyptus* se calcula una remoción de 82 y 23 kg/ha de N y P respectivamente si se extrae sólo el tronco sin corteza, y de 159 y 48 kg/ha de N y P respectivamente si se extrae la biomasa aérea total (Laclau et al. 2000). Para minimizar los impactos negativos sobre el suelo, el objetivo debe ser maximizar la entrada y conservación de nutrientes en el ecosistema forestal y minimizar la salida mediante el correcto manejo del suelo y de la plantación. Esto podría lograrse a través del tratamiento de los residuos de la cosecha o la incorporación de otros residuos provenientes de la industria forestal, y aplicando dosis adecuadas de fertilizantes (Mendham et al. 2003).

La fertilización en el momento de la plantación es una práctica habitual en los programas de plantación de *Eucalyptus*. En Australia, 10-25 g de N y alrededor de 25 g de P por árbol son agregados en el momento de la plantación o poco tiempo después (Cromer 1996). La fertilización estándar en Nueva Zelanda incluye 27,6 g de N por árbol en sitios no preparados y 13,8 g por árbol en sitios trabajados con maquinaria, que son aplicados tres meses luego de la plantación y una aplicación similar un año más tarde (Knight y Nicholas 1996). Las aplicaciones óptimas en Sudáfrica varían entre 30 a 62 kg de P por hectárea según el tipo de suelo, las condiciones del suelo y el contenido de materia orgánica (Herbert 1996). En Brasil, la aplicación de 25-75 kg de N y 64-70 kg de P por hectárea son recomendados, dependiendo de la productividad del sitio (Barros y Novais 1996; Barros et al. 1990b). La práctica de fertilización habitual en

Argentina consiste en aplicar 50 kg de N y 58 kg de P por hectárea en el momento de la plantación (Dalla Tea y Marcó 1996).

### 1.3. La nutrición en *Eucalyptus*

Si bien existe información general sobre la respuesta de *Eucalyptus* al agregado de nutrientes en los primeros meses luego de la plantación, son escasos los conocimientos sobre los mecanismos fisiológicos responsables del incremento en el crecimiento como consecuencia de una mejora en la disponibilidad de nutrientes (Cromer et al. 1993).

La fertilización de *Eucalyptus grandis* al momento de la plantación incrementó el rendimiento final en diversas experiencias llevadas a cabo en Sudáfrica (Schönau 1977). En estas experiencias, el diámetro medio a la altura del pecho (DAP), que es un parámetro que está asociado al volumen del tronco, se incrementó como resultado de la fertilización al momento de la plantación, y el incremento absoluto se mantuvo hasta la cosecha. Asimismo, en plantaciones de esta especie las respuestas a los tratamientos de fertilización no sólo se mantienen hasta el momento de la cosecha, sino que, para los tratamientos en los que el crecimiento es mayor, estas respuestas mejoran a medida que el ciclo avanza hacia el momento de la cosecha (Herbert 1983).

Un factor fundamental a tener en cuenta es que la respuesta a la fertilización de *Eucalyptus* depende, no sólo de la combinación de nutrientes aplicados sino también de las características del suelo. En experiencias llevadas a cabo en Australia, se observó que con la fertilización con N y P, el crecimiento de *Eucalyptus globulus* se incrementó más, en términos absolutos y relativos, en aquellos sitios más fértiles que en aquellos que poseían restricciones por textura o disponibilidad de agua y que las relaciones entre la concentración de los nutrientes foliares y el crecimiento dependieron de los sitios

(Judd et al. 1996b). Por el contrario, en *Eucalyptus grandis* el incremento en el rendimiento, como resultado de la fertilización, fue relativamente mayor en los sitios pobres; en esta especie los valores foliares coincidieron adecuadamente con la respuesta a los fertilizantes y fueron útiles para caracterizar sitios y determinar niveles óptimos de aplicación de fertilizantes (Herbert 1990). Asimismo, la mayor respuesta al crecimiento se registró con las aplicaciones de N y/o P; siendo el N adecuado en suelos arenosos con poca materia orgánica y el P en suelos con altos niveles de nitrógeno mineralizable. Por otra parte, los sitios con moderadas cantidades de materia orgánica requirieron la aplicación de ambos nutrientes (Herbert 1990). Esta estrecha relación entre el tipo de suelo, los nutrientes aplicados y los cambios en la productividad determinan la necesidad de llevar a cabo experiencias locales al respecto, dado que los resultados obtenidos en otros sitios son muy difícilmente extrapolables a las condiciones de cultivo en la Argentina.

Por otra parte, a pesar de la existencia de abundante literatura sobre la respuesta del crecimiento de *Eucalyptus* ante la fertilización, se han llevado a cabo escasas investigaciones a fin de determinar los mecanismos responsables de los cambios en la productividad en relación con los nutrientes (Kirschbaum et al. 1992). La tasa de aplicación de nutrientes a plantines de *Eucalyptus grandis* influye en la tasa de crecimiento a través de tres mecanismos principales: el efecto de la concentración de nutrientes en la partición de la biomasa (v.g., relación materia seca foliar: materia seca total), en el área foliar específica y en la asimilación (i.e., fijación de C) (Sands et al. 1992). En ensayos llevados a cabo con plantines creciendo en aeroponía se observó que con adición de N, se incrementaba la tasa de crecimiento de la masa del tallo, indicando que el tallo es el depósito preferido de carbono en *Eucalyptus grandis* (Cromer y Jarvis 1990). Estos mismos autores observaron que la tasa de crecimiento de la biomasa foliar,

y por lo tanto, el área disponible para interceptar energía radiante, es fuertemente dependiente de la disponibilidad de nutrientes. La eficiencia en el uso del N por la hoja para fijar carbono depende de la forma en la cual el N es particionado entre compuestos involucrados en la fotosíntesis (v.g., ribulosa 1,5 bifosfato) vs. otras sustancias, y la eficiencia en el uso del N por la planta entera para la acumulación de biomasa depende de la partición hacia los diferentes órganos y de la tasa de respiración (Sheriff y Nambiar 1991). Un aumento significativo en la concentración de Mg foliar y sus relaciones con K y Ca se observó como resultado de la aplicación de N, pudiendo deberse este incremento a la participación del Mg como constituyente de la molécula de la clorofila (Herbert 1983). El P es esencial para la fotosíntesis ya que limitaciones en la disponibilidad de P limitan la regeneración de la ribulosa 1,5 bifosfato, el aceptor primario de CO<sub>2</sub> y hay evidencias que muestran una disminución de la fotosíntesis en plantas deficientes en P (Kirschbaum y Tompkins 1990).

#### *1.4. La disponibilidad de agua en Eucalyptus*

El agua afecta prácticamente todos los procesos fisiológicos de las plantas, y es requerida en grandes cantidades. Sólo el 1% del agua absorbida es retenida en la biomasa, mientras que el resto se pierde por transpiración (Lambers et al. 1998). *Eucalyptus maculata* acumula un promedio anual de 5 g de materia seca por cada 1000 g de agua transpirada (Whitehead y Beadle 2004). La deficiencia hídrica es uno de los tipos de estrés abióticos más comunes en los ecosistemas agrícolas y forestales (Nilsen y Orcutt 1996). Muchos factores ambientales interactúan con la baja disponibilidad de agua para determinar la reducción del crecimiento debido a la sequía (White et al. 1996). Cuando el agua es limitante, en la mayoría de las plantas se produce pérdida de turgencia en los tejidos, lo que ocasiona una disminución en la expansión celular. La

pérdida de turgencia estimula el cierre estomático, que reduce la concentración interna de CO<sub>2</sub>, que de mantenerse incrementa la fotorrespiración. Además, concurrentemente con el control estomático, puede producirse fotoinhibición, que limita la disminución de la concentración interna de CO<sub>2</sub>. La síntesis de proteínas puede verse afectada por el estrés, y bajo condiciones más severas, puede afectarse la ultraestructura celular (Nilsen y Orcutt 1996). Todos estos sucesos determinan la reducción en el crecimiento debido al déficit de agua. Las plantas que poseen altas tasas de crecimiento máxima, en general presentan características morfológicas y fisiológicas que podrían resultar en menor productividad bajo condiciones de estrés hídrico severo (Fernández y Reynolds 2000). Este compromiso entre crecimiento y tolerancia al estrés se explica porque las plantas han desarrollado varios mecanismos para tolerar el estrés hídrico, pero el costo de esos mecanismos puede diferir en términos de productividad (Pita y Prados 2001). Plantines de *Eucalyptus* y de otras especies sujetos a un moderado estrés hídrico durante un período prolongado, pueden responder desarrollando mayor proporción de raíces, menos hojas y más pequeñas o aumentando la concentración de solutos en las células de las hojas (Snowdon 2000). Un mayor desarrollo de raíces permite a las plantas explorar un volumen mayor de suelo del cual extraer mayor cantidad de agua, aunque no siempre se observan incrementos de la masa radical bajo condiciones de sequía (Farrell et al. 1996). De todas maneras, la conductividad hidráulica (i.e., la capacidad de transportar agua) de las raíces puede modificarse en respuesta a factores internos, como el estado nutricional y el estatus hídrico de la planta, o a factores externos, como la sequía o la salinidad (Steudle 2000). La reducción en el área foliar como respuesta a la sequía se asocia con una menor transpiración, tal como fue observado en clones de *Eucalyptus globulus* sometidos a sequía (Osório et al. 1998; Pita y Prados 2001) y en un bosque abierto con mezclas de especies de *Eucalyptus* (O'Grady et al. 1999). La acumulación



neta de solutos (i.e., el ajuste osmótico) (Nguyen-Queyrens y Bouchet-Lannat 2003) permite a la planta absorber agua desde suelos con menor potencial hídrico, y así permitir a las células mantener la turgencia necesaria para mantenerse fisiológicamente activas (Lambers et al. 1998). El potencial hídrico de las hojas no baja hasta niveles letales porque los estomas censan o anticipan los cambios en el potencial hídrico de la planta a medida que cambian las condiciones de humedad del suelo o las demandas evaporativas de la atmósfera (Sperry et al. 2002). Frente a una disminución en la disponibilidad de agua en el suelo, las plantas denominadas isohídricas disminuyen la conductancia estomática antes de que la falta de agua se refleje en una caída del potencial hídrico de la hoja (Lambers et al. 1998). En las plantas anisohídricas, se observa, frente a una disminución de agua en el suelo, tanto una caída del potencial hídrico de las hojas como una disminución en la conductancia estomática. El grado de control estomático de la transpiración es muy variable entre diferentes especies de *Eucalyptus*, incluyendo algunas especies con elevado control estomático (por ejemplo, *E. pauciflora* y *E. obliqua*) y otras con nulo control estomático (por ejemplo, *E. microcarpa* y *E. marginata*) (White et al. 2000).

#### *1.5. La interacción entre agua y nutrientes en Eucalyptus*

La disminución del crecimiento por estrés hídrico es una causa importante en la reducción del rendimiento, pero la supervivencia posterior a la plantación es igualmente importante en la productividad de la plantación (Pita y Prados 2001). La expansión actual de plantaciones a sitios con precipitaciones cercanas a la tolerancia de las especies para sobrevivir y crecer hacen que la tolerancia al estrés hídrico sea un atributo importante de los plantines (Sasse y Sands 1996; Whitehead y Beadle 2004), y por lo

tanto es importante conocer de qué manera las prácticas silviculturales habituales, como la fertilización, afectan la resistencia de los plantines al estrés hídrico.

El agua y los nutrientes son dos de los factores más importantes que controlan el crecimiento de los árboles (Stoneman et al. 1996). Muchos estudios han mostrado que la fertilización es más efectiva cuando los árboles no están sometidos a déficit hídrico, y que el riego es más efectivo cuando no existen limitaciones de nutrientes (Sands y Mulligan 1990). La productividad de *Eucalyptus* está fuertemente influenciada por la disponibilidad de agua y nutrientes (Misra et al. 1998), pero en sitios mediterráneos, la adición de agua aumenta más la productividad que la adición de nutrientes sin irrigación (Madeira et al. 2002). Más aún, en sitios con precipitaciones adecuadas pero suelos poco estructurados, la disponibilidad de agua, más que la de nutrientes, determinan el crecimiento de los árboles (Judd et al. 1996b).

La fertilización puede afectar la tolerancia a la sequía a través de la modificación de la partición de materia seca. Los árboles fertilizados con N o con P invierten relativamente menos asimilados en raíces y más en hojas cuando los demás nutrientes no son limitantes (Sands y Mulligan 1990). La menor partición de materia seca a las raíces reduce el volumen de suelo explorado, mientras que la mayor superficie foliar aumenta el área transpirante. Estos cambios en la distribución de materia seca pueden ser críticos en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo. Por lo tanto, cambios en la eficiencia del uso del agua y de los nutrientes pueden ser observados en plantas fertilizadas. La fertilización puede también afectar la conductividad hidráulica del xilema. La conductividad hidráulica indica la capacidad del xilema de transportar agua para abastecer a las hojas. La cavitación es el mecanismo debido al cual los vasos xilemáticos reducen total o parcialmente la conductividad debido a la entrada de una burbuja de aire que los bloquea (Van Ieperen et al. 2001). Si la conductividad es mayor,

en general el diámetro de los vasos xilemáticos aumenta, por lo que el riesgo a la cavitación también aumenta (Meinzer et al. 2001). Algunos autores sostienen que el tamaño de los vasos no determina el riesgo a la cavitación provocada por sequía. La vulnerabilidad a la cavitación estaría determinada por la permeabilidad a la entrada de aire de la membrana de las punteadura que conecta un vaso embolizado de uno funcional. En un individuo, los vasos más grandes tienden a tener membranas más permeables, por lo que cavitación a menores tensiones (Sperry et al. 1994). En álamo fertilizado con N la vulnerabilidad a la cavitación del xilema aumentó, mientras que la fertilización con P redujo la vulnerabilidad a la cavitación (Harvey y Driessche 1997). La reducción en la conductividad hidráulica causada por la deficiencia de nutrientes puede ser revertida por la fertilización (Sands y Mulligan 1990), y por lo tanto modificar la respuesta al estrés hídrico. Finalmente, la acumulación de solutos para disminuir el potencial agua, i.e. el ajuste osmótico (Dichio et al. 2003), puede permitir a las plantas mantener el gradiente de potencial favorable para la entrada de agua a las células, a medida que el suelo se torna más seco. Este mecanismo permite a las plantas mantener la turgencia de las hojas indispensable para mantener los estomas abiertos y permitir el intercambio de gases y, por lo tanto, el crecimiento (White et al. 2000). La capacidad de realizar ajuste osmótico puede depender de la disponibilidad de nutrientes, dado que se observó que plantines de roble fertilizados realizaban mayor ajuste osmótico que plantines con menor disponibilidad de nutrientes (Kleiner et al. 1992).

#### *1.6. La influencia del tipo de suelo en la disponibilidad de agua y nutrientes.*

El suelo en el que crece la planta es un factor que afecta tanto la disponibilidad de nutrientes como la de agua. El contenido de los cationes en el suelo está determinado principalmente por la meteorización de los materiales parentales. La materia orgánica

contiene el 95% del nitrógeno en los suelos forestales y una gran proporción del fósforo (Khanna y Ulrich 1991). Los contenidos de arcilla y materia orgánica son las fracciones que otorgan al suelo capacidad de intercambio catiónico, que es muy importante en evitar la lixiviación de los fertilizantes y en amortiguar cambios bruscos en la acidez del suelo. Las características químicas del suelo determinan la disponibilidad de nutrientes, y por lo tanto afectan los resultados de la aplicación de fertilizantes. Los resultados pueden ser positivos, nulos o negativos, dependiendo de la interacción con los nutrientes disponibles, que en ciertos casos produce desbalances nutricionales que estresan a la planta y la hacen más susceptible al ataque de insectos y patógenos (Fisher y Binkley 2000).

Las características físicas de los suelos afectan la disponibilidad de agua (Arya et al. 1999). Los suelos de texturas más gruesas (i.e., con mayor proporción de arena) pierden el agua y la conductividad a potenciales hídricos más altos que los suelos con texturas más finas (i.e., mayor proporción de arcilla) debido a la menor fuerza capilar que retiene al agua en los poros más grandes (Hacke et al. 2000). A su vez, las plantas pueden diferir notablemente en su habilidad para extraer agua del suelo, determinada principalmente por la resistencia a la cavitación, la profundidad y densidad de raíces y la proporción de raíces con respecto a las hojas (Hacke et al. 2000). Estas características de las plantas pueden ser modificadas por la disponibilidad de nutrientes, tal como se detalla en la sección 1.4. En los suelos con textura más gruesa la conductividad hidráulica disminuye más abruptamente a medida que disminuye el potencial hídrico del suelo, en comparación con los suelos con texturas más finas (Arya et al. 1999; Sperry et al. 2002). Esta menor conductividad hidráulica del suelo puede aumentar la proporción de raíces con respecto a la de hojas y la sensibilidad estomática en los suelos arenosos debido al menor rango de potencial hídrico en que el agua está disponible, como se

observó en *Pinus taeda* (Hacke et al. 2000). Las plantas que crecen sobre suelos finos tienden a tener menor proporción de biomasa destinada a las raíces con respecto a la destinada a las hojas que las plantas que crecen sobre suelos de textura más gruesa. Esto se debe a que las plantas tienden a distribuir la materia seca a las raíces de manera que la rizosfera no limite la absorción de agua, pero sin exceder la proporción justa necesaria, dado que una mayor partición a las raíces no redundaría en mayor disponibilidad de agua. Sin embargo, una mayor proporción de raíces sobre el límite requerido en cada tipo de suelo puede reflejar requerimientos en la absorción de nutrientes, más que de agua (Sperry et al. 1998). Es por eso que el tipo de suelo interactúa con la disponibilidad de agua y la de nutrientes, de tal forma que altera la respuesta de las plantas tanto a la fertilización como al estrés hídrico.

### 1.7. Objetivo general

Considerando la complejidad de la interacción entre planta, tipo de suelo, fertilización y disponibilidad de agua, el objetivo de esta tesis es analizar los efectos de la fertilización de plantines de *Eucalyptus* creciendo en suelos con propiedades físicas y químicas diferentes que determinan distinta disponibilidad de agua y nutrientes, y evaluar cómo la fertilización afecta la tolerancia al estrés hídrico en cada tipo de suelo.

### 1.8. Hipótesis

- La fertilización con N y con P incrementa la acumulación de materia seca en diferente magnitud según el tipo de suelo en el que crezcan las plantas de *Eucalyptus grandis*.
- La distribución de materia seca en los diferentes órganos variará con el tipo de fertilizante aplicado y el tipo de suelo.

- La acumulación y distribución de nutrientes en los tejidos se verá afectada por la dosis de fertilizante aplicada, a la vez que se observarán diferencias entre las plantas no fertilizadas en los distintos tipos de suelo.
- Un mismo nivel de estrés hídrico producirá reducción en el crecimiento de las plantas y cambios en la distribución de materia seca de manera diferente sobre cada tipo de suelo.
- La fertilización afectará la tolerancia de las plantas al estrés hídrico, ya sea por la diferente distribución de materia seca o por modificaciones en las relaciones hídricas de los tejidos.

#### *1.9. Predicciones*

- La fertilización con P incrementará el crecimiento de las plantas en suelos con elevada disponibilidad de N.
- En los suelos con bajo contenido de N, la fertilización con N producirá mayor incremento en el crecimiento que la fertilización con P.
- La fertilización con N o con P provocará mayor partición de materia seca a las hojas y menor a las raíces en suelos donde los otros nutrientes no sean limitantes.
- La concentración de nutrientes en los tejidos será más elevada en los suelos con mayor fertilidad natural.
- La fertilización incrementará la concentración del nutriente aplicado en los tejidos.
- Las plantas con baja disponibilidad de agua crecerán menos que las plantas con adecuada disponibilidad de agua. La reducción en el crecimiento será mayor en los suelos con menor capacidad de retención de agua.

- Las plantas con baja disponibilidad de agua disminuirán la partición de materia seca a las hojas e incrementarán la partición a las raíces.
- Los cambios en la partición de materia seca en las plantas fertilizadas otorgarán a las plantas mayor sensibilidad al estrés hídrico.

#### 1.10. Objetivos particulares

- 1- Evaluar cómo la fertilización con fósforo afecta la acumulación y distribución de materia seca en plantines de *Eucalyptus globulus* plantados en tres tipos de suelo con propiedades físicas y químicas muy diferentes. (Capítulo 2)
- 2- Analizar las modificaciones en la acumulación y distribución de materia seca y nutrientes en plantines de *Eucalyptus grandis* fertilizados con nitrógeno o con fósforo sobre tres tipos de suelo con propiedades físicas y químicas muy diferentes. (Capítulo 3)
- 3- Evaluar si la fertilización modifica parámetros hídricos foliares en árboles de una plantación joven de *Eucalyptus grandis*, que puedan sugerir diferentes habilidades para tolerar episodios de estrés por falta de agua. (Capítulo 4)
- 4- Evaluar los efectos de la fertilización sobre la resistencia a la sequía, mediante la evaluación de parámetros hídricos en plantines *Eucalyptus grandis* en maceta con estrés controlado. Se analiza el crecimiento, partición de materia seca y parámetros hídricos en hojas. (Capítulo 4)
- 5- Evaluar la interacción entre tipo de suelo y los efectos de la fertilización sobre la resistencia a la sequía en plantines en maceta. Se analiza el crecimiento, partición de materia seca y parámetros hídricos de hojas en plantines sometidos al mismo estrés fisiológico sobre dos suelos diferentes. (Capítulo 5)

**2. Distribución y acumulación de materia seca en  
*Eucalyptus globulus* y en diferentes suelos y bajo  
diferente oferta de fósforo**



## **2. Distribución y acumulación de materia seca en *Eucalyptus globulus* en diferentes suelos y bajo diferente oferta de fósforo**

### **2.1. Resumen**

Se fertilizaron con superfosfato triple plantines de *Eucalyptus globulus* plantados en macetas que contenían tres tipos de suelo con características físicas y químicas diferentes: un suelo franco, un suelo arcilloso y un suelo arenoso. Las dosis aplicadas fueron de 0, 6, 12 y 24 gramos de fertilizante por planta, correspondientes a 0; 2,76; 5,52 y 11,04 gramos de  $P_2O_5$  respectivamente. Luego de 34, 76 y 126 días, se midió el área foliar y la acumulación de materia seca en hojas, tallo y ramas. Se analizó el aporte de cada compartimiento a la materia seca total, y se calculó el área foliar específica y el coeficiente de asimilación neta para cada tratamiento. Se observó interacción entre la dosis de P aplicada y el tipo de suelo 126 días luego de la aplicación. En el suelo arenoso la fertilización redujo el crecimiento, en el suelo franco no se observó efecto y en el suelo arcilloso se incrementó la materia seca a mayor dosis aplicada. El área foliar específica no se modificó en ninguno de los tratamientos. Para los tres suelos, al aumentar la dosis de P aplicada, la contribución del peso seco de las ramas al peso seco aéreo total aumentó, mientras que la del tallo disminuyó. El coeficiente de acumulación neta varió según la dosis aplicada y el tipo de suelo, aumentando con respecto al testigo en los suelos franco y arcilloso y disminuyendo en el arenoso, siendo en este último suelo, inferior a los valores registrados en los otros dos suelos de mayor fertilidad natural. Se concluye que la respuesta de *Eucalyptus globulus* a la fertilización con P es fuertemente dependiente del tipo de suelo. Por lo tanto, para recomendar la aplicación de fertilizantes, es indispensable realizar ensayos sobre cada tipo de suelo.

## **2.2. Introducción**

El P es uno de los principales nutrientes que imponen restricciones a la productividad en las plantaciones de especies del género *Eucalyptus* en muchas partes del mundo (Mc Laughlin 1996). En Argentina las plantaciones de *Eucalyptus* se han incrementado notablemente (Maradei 1997), desarrollándose sobre diferentes tipos de suelos, los cuales pueden restringir el crecimiento debido a limitantes de diferente naturaleza.

La respuesta positiva de *Eucalyptus* al agregado de nutrientes en los primeros 18 meses luego de la plantación está bien documentada (Barros y Novais 1996; Cromer 1996; Fernandez et al. 2000; Herbert 1996; Judd et al. 1996b; Knight y Nicholas 1996; Sheriff y Nambiar 1991; Xu et al. 2002). Un factor fundamental a tener en cuenta es que la respuesta a la fertilización de *Eucalyptus* depende, no sólo de la combinación de nutrientes aplicados sino también de las características del suelo (Fisher y Binkley 2000). La interacción natural entre las diversas características del suelo resulta en un balance determinado que se reflejará en un potencial o en limitaciones del suelo para el crecimiento (Carmo et al. 1990). En experiencias llevadas a cabo en Australia, se observó que luego de la fertilización con N y P, *Eucalyptus globulus* incrementó más su crecimiento, en términos absolutos y relativos, en los sitios más fértiles que en aquellos con restricciones físicas o de disponibilidad de agua (Judd et al. 1996a). En sitios donde el agua no era limitante, el incremento en el rendimiento en *Eucalyptus grandis*, como resultado de la fertilización, fue relativamente mayor en los sitios de menor productividad (Herbert 1990). Este autor también indicó que la mayor respuesta al crecimiento se registró con las aplicaciones de N y/o P; siendo el N adecuado en suelos arenosos con poca materia orgánica y el P en suelos con altos niveles de N mineralizable, según cual fuera el elemento limitante en cada sitio. Además, los sitios

con moderadas cantidades de materia orgánica requirieron la aplicación de ambos nutrientes. Esto sugiere que existe una fuerte relación entre el tipo de suelo, los nutrientes aplicados y la productividad.

El objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos de la aplicación de dosis suplementarias de P sobre la acumulación y distribución de la materia seca en plantines de *Eucalyptus globulus* en tres tipos de suelo con características diferentes en cuanto a su fertilidad. La hipótesis es que se observarán respuestas diferenciales a las dosis de P según el tipo de suelo sobre el que se lleva a cabo la plantación.

### **2.3. Materiales y métodos**

El ensayo se realizó en la localidad de Batán, Mar del Plata (37,93°S; 57,50°W) Argentina. La temperatura media anual es de 13.8°C y las precipitación media anual es de 808 mm con un régimen isohigro (Servicio Meteorológico Nacional). Se utilizaron plantines de *Eucalyptus globulus* de aproximadamente 60 días producidos en vivero comercial mediante las técnicas clásicas para producir material con fines de plantación comercial, que comprenden a grandes rasgos 40 días en invernáculo con fertilización diaria en el agua de riego con macro y micronutrientes y 20 días de rusticación a la intemperie con riego solamente. El material fue plantado en macetas cilíndricas de 2,5 litros de capacidad, 7 cm de radio y 18 cm de altura, colocándose una planta por envase. Estos contenedores fueron rellenos con tres tipos de suelo provenientes de sitios que estaban siendo preparados para plantar *Eucalyptus globulus*, utilizándose 160 macetas por tipo de suelo, totalizando 480 macetas. Estos suelos del sudeste de la provincia de Buenos Aires poseen propiedades físicas y químicas y de fertilidad bien diferenciadas (Tabla 1). Comprenden un suelo franco, de muy buena aptitud agrícola (Argiudol

típico); un suelo franco arcilloso (denominado arcilloso en este trabajo) utilizado principalmente para ganadería (Argiacuol típico) y un suelo arenoso, desarrollado en dunas fijas con comunidades de gramíneas principalmente, con una orientación paralela a la costa y a una distancia variable del mar (Udipsament típico) (SAGyP 1989). El suelo franco es muy apto para la agricultura con un IP (índice de productividad) de 71, que corresponde a tierras con aptitud agrícola de alta productividad y es descrito como apto para *Eucalyptus globulus* (Culot 2000), ya que cuenta con textura y estructura superficial favorables, adecuada retención de humedad y fertilidad natural (SAGyP 1989). El suelo arcilloso posee un valor de IP de 54 y corresponde a tierras con aptitud agrícola ganadera, aunque debido a su deficiente drenaje, es un suelo marginal para la agricultura, aunque muy utilizado para implantar pasturas. Es considerado poco apto para *Eucalyptus globulus* (Culot 2000). El suelo arenoso posee un valor de IP de 17 y corresponde a suelos con aptitud ganadera. Este suelo excesivamente drenado no es apto para la agricultura y es considerado poco apto para *Eucalyptus globulus* (Culot 2000). El material edáfico se obtuvo de los 20 cm superficiales de suelo. Si bien las raíces de los árboles exploran mayor profundidad, más del 70 % de las raíces finas encargadas de la absorción de nutrientes se desarrollan en los primeros centímetros (Luy et al. 1997). Para conocer las propiedades de los suelos utilizados se tomaron tres muestras compuestas de cada suelo y se determinó pH en pasta, resistencia en pasta, conductividad eléctrica, C orgánico por el método de Walkley-Black, materia orgánica, N total por el método de Kjeldal, P por el método Bray-Kurtz I y el Na, el K, el Ca y el Mg se extrajeron con acetato de amonio y ácido acético y las concentraciones se leyeron por absorción atómica. Se determinó la textura con el método granulométrico de Bouyoucos y la proporción de arena, limo y arcilla. Se calculó la media de las tres repeticiones para cada suelo.

En cada tipo de suelo se aplicaron, al momento de plantar, tres dosis de P como superfosfato triple de calcio (0-46-0), dejándose testigos de cada suelo sin fertilizar. Las dosis aplicadas fueron 0, 6, 12 y 24 gramos de superfosfato triple de calcio por maceta, equivalentes a 0; 2,76; 5,52 y 11,04 gramos de  $P_2O_5$  respectivamente. Estas dosis fueron elegidas en base a la bibliografía (Kirschbaum et al. 1992; Neves et al. 1990) y a experiencias de productores locales. El fertilizante se enterró en dos puntos, a 5 cm del tallo de la planta. Las plantas fueron fertilizadas a principio de enero y recibieron riego dos veces al día, por lo que no estuvieron sometidas a estrés hídrico en ningún momento. Las plantas estuvieron a la intemperie durante todo el ensayo. Los muestreos se realizaron en el momento de la fertilización y a los 34, 76 y 126 días luego de la fertilización, cosechándose 20 plantas al inicio del ensayo, 9 plantas por tratamiento en las dos primeras fechas y 20 en la última. El número de plantas muestreadas en cada fecha varió por cuestiones operativas. En cada muestreo se determinó el área foliar total de todas las plantas, mediante un integrador de área foliar Licor (Licor, Nebraska, USA). La materia seca se determinó separando y pesando los compartimentos hojas, tallo principal y ramas de todas las plantas, secando el material en estufa a 70°C hasta peso constante. El área foliar específica (AFE) se calculó dividiendo el área foliar de cada planta por el peso seco del compartimento hojas.

Se realizaron las comparaciones entre las relaciones peso del tallo principal:peso aéreo total (tallo:total), peso de las ramas:peso aéreo total (ramas:total) y peso de las hojas:peso aéreo total (hojas:total). Se calculó además el coeficiente de asimilación neta entre el muestreo al momento de la fertilización y a los 126 días. Se utilizó la fórmula (Causton y Venus 1981):

$$CAN_{ae} = \frac{(P_2 - P_1)(\ln A_2 - \ln A_1)}{(A_2 - A_1)T}$$

Donde  $CAN_{ae}$  es el coeficiente de asimilación neta (en  $g\ cm^{-2}\ sem^{-1}$ ),  $P_2$  es el peso seco aéreo total a los 126 días (en g),  $P_1$  es el peso seco aéreo total al inicio del ensayo (en g),  $A_2$  es el área foliar a los 126 días (en  $cm^2$ ),  $A_1$  es el área foliar al inicio del ensayo (en  $cm^2$ ) y  $T$  es el tiempo en semanas entre las dos mediciones (en semanas). A cada planta del muestreo final se le asignó una del muestreo inicial por secuencia de pesos, tal como lo describen Causton & Venus (1981). Si bien la fórmula utilizada es aplicable a plantas con crecimiento exponencial, el valor medio obtenido con la aplicación de esta fórmula es igualmente verdadero independientemente de la variación de la tasa de crecimiento durante el período considerado, siendo válido aún si esta tasa se mantiene constante (Evans 1972).

El cálculo del cociente de área foliar (CAF) se realizó dividiendo el área foliar (en  $cm^2$ ) por el peso seco aéreo total (en g) de cada planta, quedando expresado este indicador en  $cm^2/g$ .

La tasa relativa de crecimiento se calculó con la fórmula sugerida por Causton & Venus (1981):

$$TRC = \frac{\ln P_2 - \ln P_1}{T}$$

Donde TRC es la tasa relativa de crecimiento (en  $sem^{-1}$ ),  $P_2$  es el peso seco aéreo total a los 126 días (en g),  $P_1$  es el peso seco aéreo total al inicio del ensayo (en g) y  $T$  es el tiempo entre las dos mediciones (en semanas).

Los datos se analizaron mediante análisis de la varianza de dos vías, tomando como factores al tipo de suelo y a las dosis de P aplicadas, analizando también la interacción de estos factores. Las medias se compararon mediante la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ). La homogeneidad de varianzas se determinó mediante la prueba de Levene

(Sokal y Rohlf 1979). Las variables peso seco total, peso seco de las hojas, peso seco del tallo, área foliar y coeficiente de asimilación neta fueron transformadas aplicando logaritmo natural para corregir la heterocedasticidad. En los casos en que no se observaron diferencias significativas, pero sí una tendencia en los datos, se realizaron regresiones del parámetro versus la dosis aplicada para verificar la existencia de la tendencia, tal fue el caso del peso seco aéreo total en los suelos arenoso y arcilloso. Los análisis estadísticos se realizaron mediante el programa Statistica 5.1, StatSoft, Inc.

## 2.4. Resultados

Los tres suelos presentan características físicas y químicas que los diferencian notablemente (Tabla 2.1).

El suelo franco posee un alto porcentaje de materia orgánica, y adecuada dotación de N y de P, como así también de bases de intercambio. El suelo arcilloso presenta buena dotación de materia orgánica y cationes de intercambio, menor dotación de P y buena dotación de N, aunque levemente menor a la del suelo franco. El suelo arenoso posee escasa materia orgánica, muy bajo contenido de N, alto contenido de P y bajo contenido de K.

Tabla 2.1. Características de los tres suelos del SE de la provincia de Buenos Aires utilizados para evaluar los efectos de la fertilización con P en *Eucalyptus globulus*. Los valores presentados son las medias de tres repeticiones por tipo de suelo.

	arenoso	franco	arcilloso
pH (pasta)	8,25	5,6	7,39
Resistencia en pasta (ohm/cm)	1616	538	488
C orgánico (%)	0,258	3,97	2,82
Materia orgánica (%)	0,44	6,84	4,85

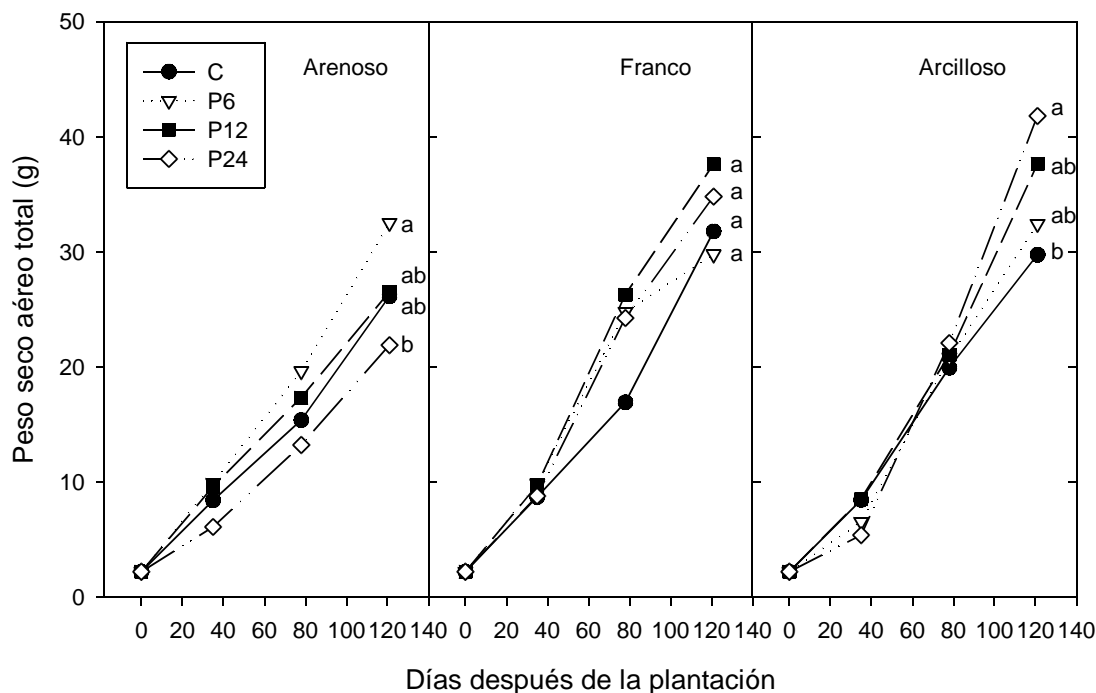
N orgánico (%) (Kjeldahl)	0,030	0,303	0,256
P (ppm) (Bray-Kurtz I)	5,1	5,2	2,3
Na (meq %)	0,3	0,4	1,3
K (meq %)	0,2	1,6	1,6
Ca (meq %)	8,1	5,2	18,2
Mg (meq %)	1,1	1,3	4,2
Textura: Arena (%)	95,33	34,67	30,00
Limo (%)	2,00	40,00	37,33
Arcilla (%)	2,67	25,33	32,67
C/N	8,54	13,10	10,38
C/P	514,96	7968,60	14845,17
N/P	60,21	604,26	1304,75

Se observó una respuesta diferencial de *Eucalyptus globulus* a la fertilización con P según el tipo de suelo (Figura 2.1). En los muestreos a los 34 y 76 días la acumulación de materia seca total y por compartimiento no presentó diferencias significativas entre los tratamientos. A los 126 días se observó interacción significativa entre la dosis aplicada y el tipo de suelo para la materia seca aérea total ( $F(6,418)=4,02$ ;  $p<0,0006$ ) y para el área foliar ( $F(6,418)=12,00$ ;  $p<0,0001$ ).

En el suelo arenoso se observó una tendencia ( $R^2= 0,035$ ;  $P= 0,026$ ) del tratamiento P6 a producir mayor acumulación de materia seca total que los tratamientos P12 y C, siendo P24 el de menor acumulación. En el suelo franco no se observaron diferencias entre los tratamientos, y en el suelo arcilloso los valores tendieron ( $R^2= 0,056$ ;  $P= 0,006$ ) a aumentar a partir de C, que presentó el menor valor de peso seco, mientras que P24 presentó una mayor acumulación de materia seca.

*Figura 2.1. Materia seca total acumulada por Eucalyptus globulus para las aplicaciones de 0 (C), 6 (P6), 12 (P12) y 24 (P24) gramos de superfosfato triple de calcio, en tres tipos de suelo. En la última fecha, letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ). En las fechas restantes, no hay diferencias significativas entre los tratamientos en ninguno de los suelos.*





En los muestreos a los 34 y 76 días los distintos niveles de P aplicados no produjeron modificaciones en la distribución de materia seca (datos no mostrados).

A los 126 días se observó (Tabla 2.2), en las plantas del suelo franco y del franco arcilloso, un incremento del peso seco de las ramas en los tratamientos fertilizados con respecto a los testigos ( $F(6,417)=2,69$ ;  $p<0,0143$ ) y un aumento de la materia seca acumulada en el tallo a medida que aumentó la dosis de P aplicada ( $F(6,417)=4,72$ ;  $p<0,0001$ ). Sin embargo, las relaciones tallo:total y ramas:total se vieron afectados por la dosis aplicada y por el tipo de suelo, aunque no se observó interacción dosis-suelo en ninguna de estas dos variables. Por lo tanto, se analizaron los factores principales. La relación tallo:total disminuyó al aumentar la dosis aplicada ( $F(3,417)=6,66$ ;  $p<0,0002$ ) considerando los tres suelos, mientras que ramas:total mostró el comportamiento inverso ( $F(3,417)=7,81$ ;  $p<0,0001$ ). En el suelo arenoso se observó la menor relación ramas:total ( $F(2,417)=22,17$ ;  $p<0,0001$ ) y la mayor relación

tallo:total ( $F(2,417)=8,60$ ;  $p<0,0002$ ), mientras que en el suelo arcilloso se observó la máxima proporción de ramas y la mínima de tallo.

El peso seco de las hojas y el área foliar total mostraron el mismo patrón que el peso seco total, y por lo tanto se observó que la relación hojas:total no se vio afectada por la dosis de P aplicada, aunque sí por el tipo de suelo ( $F(2,417)=10,53$ ;  $p<0,0001$ ), siendo menor en el suelo franco que en los otros dos suelos.

Las dosis aplicadas no modificaron el AFE en ninguno de los suelos ( $F(6,228)=1,02$ ;  $p<0,4130$ ) (Figura 2.2).

Figura 2.2. Área foliar específica (AFE) en *Eucalyptus globulus*, para 0 g (C), 6 g (P6), 12 g (P12) y 24 g (P24) de superfosfato triple de calcio, aplicado sobre los tres tipos de suelo. Las barras indican la desviación estándar.

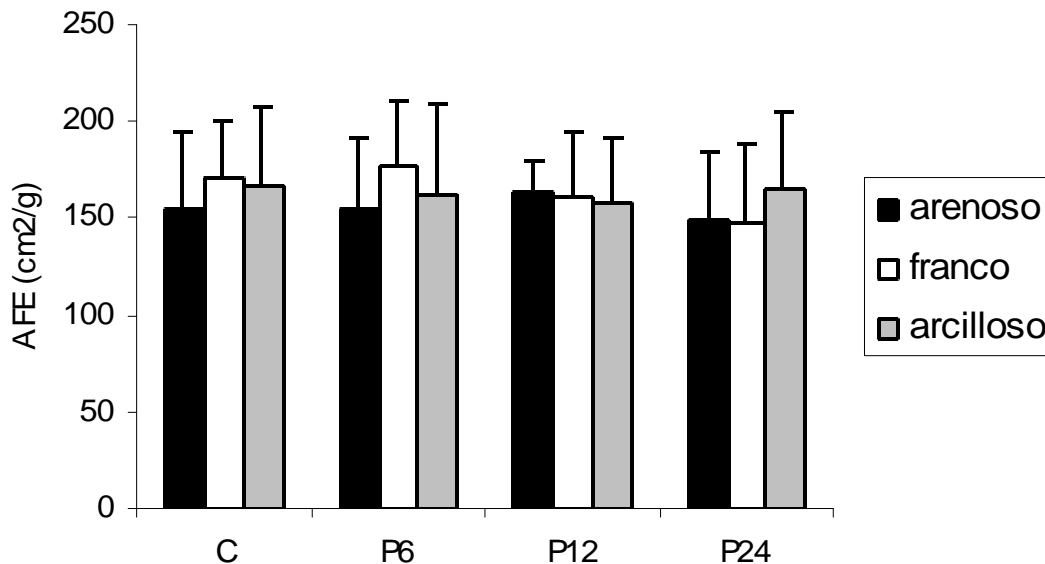


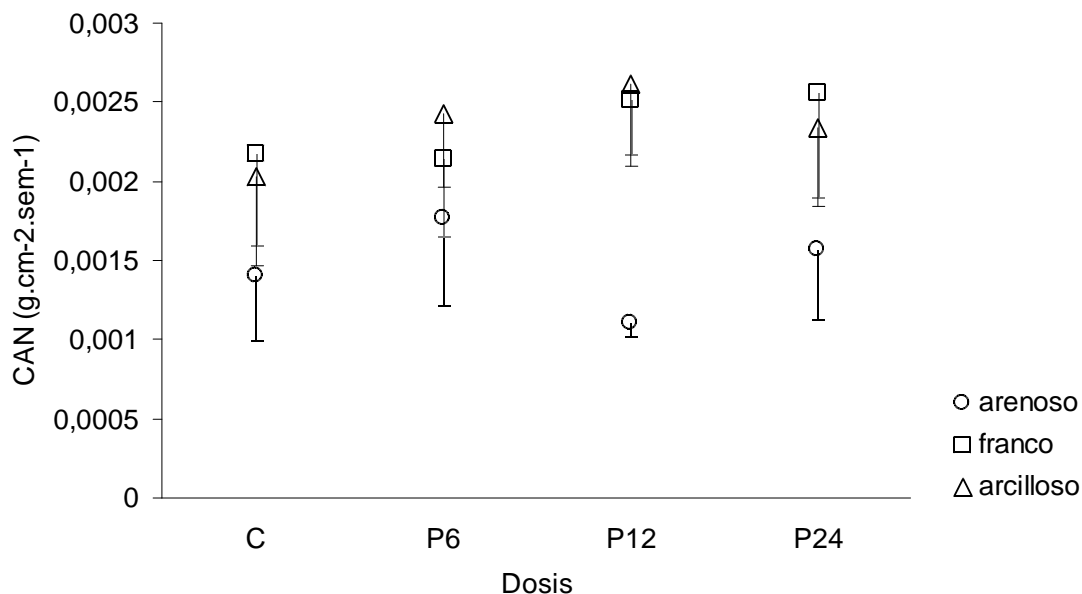
Tabla 2.2. Área foliar media por planta (AF) y materia seca aérea total y en los compartimentos tallo, hojas y ramas y cocientes de la materia seca de estos compartimentos

con la materia seca aérea total, en *Eucalyptus globulus* 126 días después de la fertilización con 0g (C), 6 g (P6), 12 g (P12) y 24 g (P24) de superfosfato triple de calcio sobre tres tipos de suelo. El desvío estándar de cada media se indica entre paréntesis (n=20).

Suelo		AF	Total	Tallo	tallo:total	Hojas	hojas:total	Ramas	ramas:total
		(cm <sup>2</sup> )	(g)	(g)		(g)		(g)	
Arenoso	C	1163	26,2	12,3	0,48	10,8	0,41	3,0	0,11
		(339)	(9,1)	(3,6)	(0,06)	(4,5)	(0,08)	(3,2)	(0,08)
	P6	1595	32,5	14,6	0,45	13,6	0,42	4,2	0,13
		(572)	(12,1)	(5,8)	(0,08)	(5,8)	(0,06)	(2,0)	(0,06)
	P12	1808	26,5	11,5	0,44	11,8	0,44	3,2	0,12
		(566)	(7,7)	(3,5)	(0,07)	(3,9)	(0,05)	(1,6)	(0,05)
	P24	994	21,9	9,2	0,42	9,8	0,44	2,9	0,14
		(350)	(9,3)	(4,8)	(0,10)	(4,6)	(0,07)	(1,5)	(0,07)
	C	1991	31,8	14,8	0,46	12,6	0,41	4,3	0,13
		(541)	(9,3)	(5,3)	(0,08)	(3,7)	(0,08)	(3,1)	(0,07)
Franco	P6	1862	29,8	13,3	0,44	11,5	0,39	4,9	0,18
		(841)	(12,7)	(6,6)	(0,09)	(5,6)	(0,07)	(2,4)	(0,08)
	P12	2111	37,6	16,5	0,44	14,9	0,39	6,2	0,17
		(766)	(13,2)	(6,1)	(0,07)	(5,9)	(0,06)	(2,8)	(0,06)
	P24	1554	34,8	15,1	0,43	13,8	0,39	6,0	0,18
		(630)	(17,8)	(7,9)	(0,08)	(7,6)	(0,06)	(3,1)	(0,07)
Arcilloso	C	1774	29,8	12,0	0,43	12,7	0,42	5,1	0,15
		(1500)	(24,0)	(7,4)	(0,08)	(11,5)	(0,06)	(5,7)	(0,06)
	P6	1834	32,4	13,4	0,42	13,5	0,41	5,5	0,17
		(728)	(13,1)	(5,5)	(0,08)	(5,9)	(0,06)	(3,2)	(0,06)
	P12	2035	37,6	15,5	0,41	15,0	0,40	7,1	0,19
		(773)	(15,1)	(7,0)	(0,10)	(7,0)	(0,08)	(3,5)	(0,06)
	P24	2792	41,8	15,8	0,37	18,0	0,43	8,00	0,20
		(1283)	(19,4)	(8,4)	(0,09)	(8,7)	(0,07)	(4,2)	(0,07)

El CAN fue afectado por la dosis y por el tipo de suelo, observándose interacción significativa entre los dos factores (F (6,417)=16,32; p<0,001) (Figura 2.3). Para todas las dosis, los valores en el suelo arenoso fueron menores que en los otros dos suelos, los cuales no difirieron entre si.

Figura 2.3. Coeficiente de asimilación neta (CAN) en *Eucalyptus globulus* entre el inicio del ensayo y a los 126 días, para 0g (C), 6 g (P6), 12 g (P12) y 24 g (P24) de superfosfato triple de calcio, aplicado sobre los tres suelos del SE de la provincia de Buenos Aires. Las barras indican la desviación estándar.



Las plantas del suelo arenoso tuvieron un CAF mayor al de los otros dos suelos ( $F(6,417)=24,87$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 2.4), alcanzando el valor máximo la dosis P12 y disminuyendo con respecto a C en P6 y P24. En el suelo arcilloso el CAF no varió entre los distintos tratamientos de fertilización. En el suelo franco P24 presentó menor CAF que C, P6 y P12 que no difirieron entre sí.

La TCR en el suelo arcilloso se incrementa con respecto a C con la dosis aplicada, en el suelo franco no se modifica y en el suelo arenoso aumenta en P6, no se modifica en P12 y disminuye en P24 ( $F(6,417)=23,87$ ;  $p<0,0001$ ). El valor máximo de TRC es el de P24 del suelo arcilloso, mientras que el mínimo es el de la dosis P24 del suelo arenoso.

Figura 2.4. Cociente de área foliar (CAF) en *Eucalyptus globulus* a los 126 días de la fertilización con 0g (C), 6g (P6), 12g (P12) y 24 g (P24) de superfosfato triple de calcio, sobre los tres tipos de suelo del SE de la provincia de Buenos Aires. Las barras indican la desviación estándar.

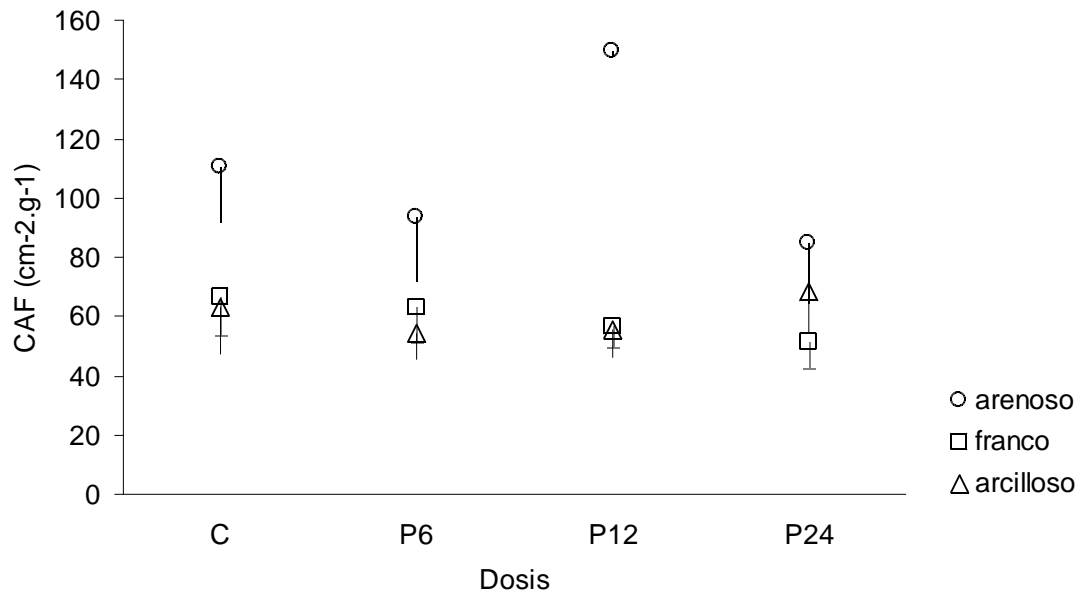
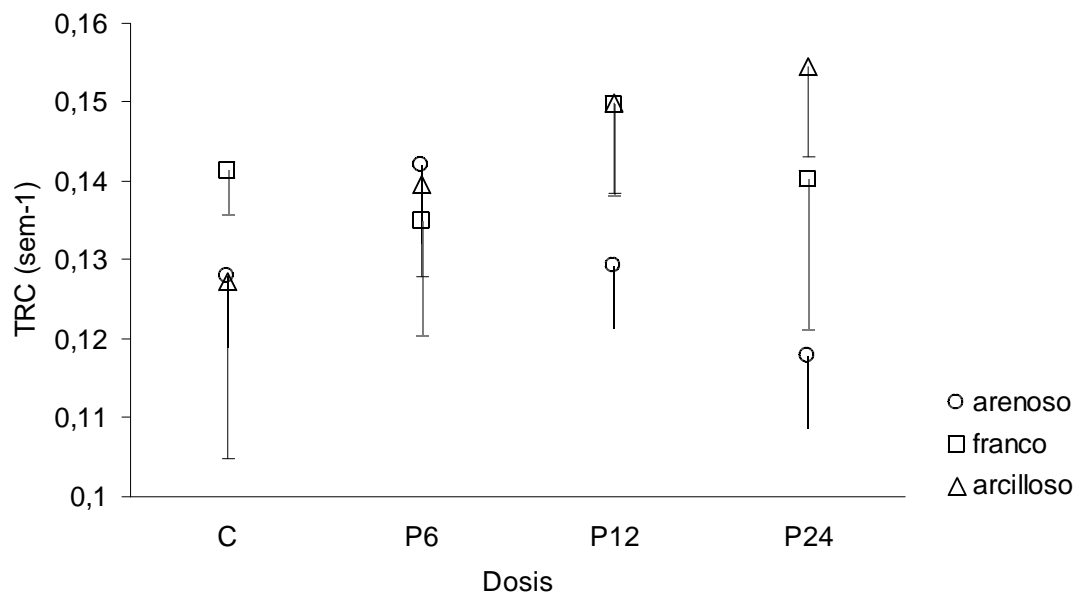


Figura 2.5. Tasa relativa de crecimiento (TRC), en *Eucalyptus globulus* entre el inicio del ensayo y a los 126 días de la fertilización con 0g (C), 6g (P6), 12g (P12) y 24 g (P24) de superfosfato triple de calcio, sobre los tres tipos de suelo del SE de la provincia de Buenos Aires. Las barras indican la desviación estándar.



## 2.5. Discusión

La disminución en el crecimiento en las plantas fertilizadas con las dosis mayores de P en el suelo arenoso podrían atribuirse al muy bajo contenido de N total

(0,03%), y al alto contenido de P (5,06 ppm) (relación N/P= 60). Por lo tanto, sólo P6 tuvo un efecto positivo sobre el peso seco; en tanto que P12 y P24 tuvieron un efecto depresivo sobre el crecimiento. Los efectos negativos de la aplicación de P sobre este suelo, se manifestaron abruptamente de P6 a P12 por la elevada disponibilidad de este nutriente en la solución del suelo. El bajo contenido de materia orgánica y arcillas otorga a este suelo muy baja capacidad de adsorción de P, que queda fácilmente lixiviable del suelo (Novais et al. 1990), aunque en las condiciones en las que se realizó este ensayo, la lixiviación fue mínima, y el P quedó en solución disponible para las plantas. Una respuesta similar en una plantación de *Eucalyptus grandis* fertilizada con P fue encontrada en Brasil (Barros et al. 1990b), y los autores atribuyen el efecto negativo a la limitación por otro nutriente. Para un crecimiento óptimo se requiere un adecuado balance de N y P, dado que cuando uno de ellos resulta limitante, el otro es utilizado en forma proporcional a la concentración del elemento limitante (Sands et al. 1992). En este sentido, se recomienda aplicar relaciones N:P en los fertilizantes que varían entre 3:1 y 5:2 dependiendo del tipo de suelo (Herbert 1990). Se observó también que en suelos con bajo contenido de N mineralizable, como el suelo arenoso de nuestro ensayo, la aplicación de P ejercía un efecto depresivo, recomendando en este tipo de suelo sólo la aplicación de N, a razón de 20 gramos por planta (Herbert 1990). Los resultados observados en el suelo franco podrían indicar que el contenido de N y P (0,30% y 5,20 ppm, respectivamente) no son las limitantes para el crecimiento sobre este suelo, por lo tanto la adición de P no redundó en mayor crecimiento. Las diferencias encontradas entre los tratamientos en el suelo arcilloso indicarían que en este caso, el P resultó limitante y la respuesta positiva a su aplicación se debió al adecuado contenido de N total (0,26%) y bajo contenido de P (2,30 ppm). Por lo tanto en este caso la materia seca aumentó a medida que se incrementó la dosis de P. Por lo tanto, cuando la cantidad de

N mineralizable en el suelo es alta, se requiere la aplicación de P, a razón de 15 gramos por árbol (Herbert 1990). El tratamiento P24 en el suelo arcilloso presentó el mayor valor medio de materia seca acumulada para todos los tratamientos y para los tres tipos de suelo estudiados, coincidiendo con lo descrito por este autor. Según los resultados obtenidos se puede mencionar que existiría un gradiente de respuesta a la fertilización relacionada con el tipo de suelo, que va del suelo arenoso con bajo contenido de N (N/P 60,2), suelos franco con una relación N/P 604,3 al suelo arcilloso con una N/P de 1304,8 (Tabla 2.1).

La menor proporción de hojas en el suelo franco que en los otros dos suelos se debe probablemente a que en este suelo no hay restricciones de P para el crecimiento, por lo que el P no es el factor que limita la producción de hojas ni el crecimiento. En el suelo arenoso la proporción de hojas es elevada porque las plantas son muy pequeñas y no acumularon materia seca en tallos y ramas, manteniendo la arquitectura de plantas más pequeñas. En el suelo arcilloso la fertilización estimuló la producción de hojas y el crecimiento de las plantas por ser el P limitante en este tipo de suelo. El área foliar de la planta modula la tasa de crecimiento (Lambers et al. 1998) y los árboles destinan más materia seca a las hojas y menos a las raíces cuando los nutrientes no son limitantes (Sands y Mulligan 1990).

El AFE similar en todos los tratamientos puede indicar que no se manifestó una diferencia significativa en la estructura de las hojas debido a la fertilización. Dado que se ha reportado una relación entre el contenido de nutrientes foliares y su AFE en *Eucalyptus grandis* en Australia (Cromer y Jarvis 1990), es probable que las diferencias en contenidos de nutrientes en nuestro experimento sean pequeñas.

En plantines de *Eucalyptus grandis* en hidroponia suplementados con P, se observó que al aumentar la dosis aplicada, se incrementaba la materia seca acumulada

en tallo y hojas, al igual que las relaciones tallo:total y hojas:total, aunque el tallo se incrementaba más que las hojas (Lacey et al. 1966). Sin embargo, en ensayos en aeroponía con esta misma especie, se observó que la proporción de tallo no se modificaba al aumentar la dosis de P aplicada, mientras que la proporción de hojas aumentaba y la de raíces disminuía (Kirschbaum et al. 1992). En un clon de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* en un suelo con dotación de nutrientes similar al suelo franco de este trabajo, se observó que, luego de 75 meses, la materia seca acumulada en el tallo y la relación tallo:total se incrementaba al aumentar la dosis de P aplicada, al igual que la materia seca acumulada en hojas y ramas, aunque las relaciones hojas:total y ramas:total disminuían al aumentar la dosis aplicada (Xu et al. 2002). Sin embargo, en *Eucalyptus grandis* fertilizado con N y P, la materia seca acumulada en hojas y ramas se incrementaba con respecto al control inmediatamente luego de iniciar el tratamiento, mientras que el incremento en el tallo se comenzaba a notar más tardíamente (Cromer et al. 1993). En la misma dirección, en una plantación con la misma especie en su lugar de origen, encontraron que la fertilización con N y P combinados aumentaba la biomasa de hojas, ramas, tallo y sus contribuciones a la materia seca total; no obstante, al separar el tallo en corteza, albura y duramen, observaron que la proporción de corteza y de albura disminuía al aumentar la dosis de fertilizante, mientras que la proporción de duramen se incrementaba (Birk y Turner 1992). En este trabajo, debido al tamaño de las plantas, no existe duramen, por lo que la reducción de tallo:total al aumentar la dosis de P aplicada, coincide con lo encontrado por Birk & Turner (1992), no así por lo expresado por Xu et al. (2002). Por lo tanto, la distribución de materia seca varía en diferente dirección según el suelo sobre el que se aplique la fertilización con P.

En el suelo arcilloso, el CAN fue máximo en P12, disminuyendo luego en P24. Esto puede deberse a que el tamaño de las plantas y la ramificación aumentó el

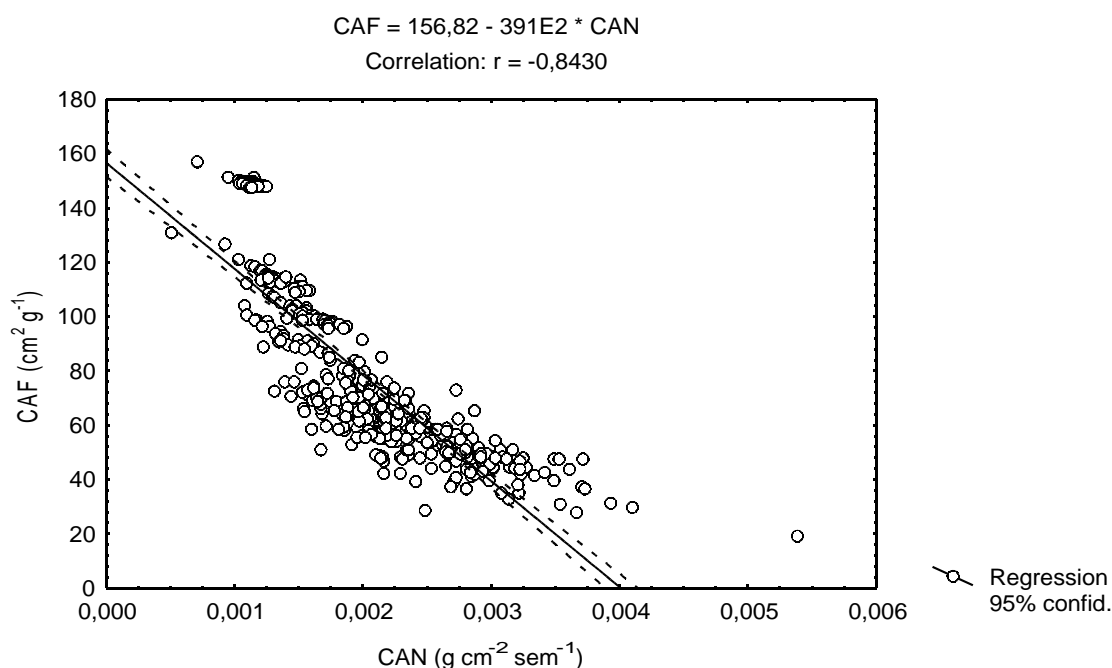


autosombreado, disminuyendo la actividad fotosintética de las hojas de los estratos inferiores. En el suelo franco el CAN máximo se observó en P12 y se mantuvo en P24, porque las plantas alcanzaron menor tamaño que en el suelo arcilloso, por lo tanto el sombreado fue menor. El CAN máximo en el suelo franco y en el suelo arcilloso fue igual, probablemente debido a que ambos suelos presentan condiciones de buena disponibilidad de nutrientes inicial. En el suelo arenoso el CAN máximo se observó en P6, correspondiendo con las plantas más grandes sobre este suelo. En P12 el valor disminuyó abruptamente a valores menores que el testigo, debido a que si bien el peso seco total disminuyó con respecto a P6, el área foliar fue mayor, por lo que la eficiencia del área fotosintetizante fue muy baja. Evidentemente, esta dosis no afectó la producción de hojas aunque sí la acumulación de materia seca en tallo y ramas. En P24 el CAN aumentó nuevamente a valores cercanos al máximo para este suelo, debido a que el área foliar se redujo fuertemente. Se deduce que los efectos depresivos comienzan afectando la acumulación de materia seca en el tallo, y con dosis mayores se afecta la producción de hojas. Los valores de CAN observados en este suelo fueron menores que los observados sobre los otros dos suelos. Como las plantas de este suelo tuvieron una elevada proporción de hojas con respecto a los órganos heterótrofos, indicado por el cociente de área foliar (CAF) y no hubo modificación en el área foliar específica, se deduce que la disminución en el CAN se debe a una disminución en la fijación de carbono y no en un aumento en la respiración. El suelo arenoso presenta limitantes nutricionales que no le permiten a las plantas alcanzar una alta eficiencia en la fijación de carbono por unidad de área foliar. La tasa de asimilación por unidad de área foliar en plantines de *Eucalyptus grandis* en aeroponía se duplica al aumentar la disponibilidad de P (Kirschbaum et al. 1992).

En los suelos arcilloso y franco, las diferencias en CAF entre dosis fueron pequeñas. Los valores observados en el CAF indican que las plantas del suelo arenoso poseen una gran proporción de hojas, aunque con baja eficiencia en la acumulación de materia seca por unidad de área foliar, tal como lo indica el CAN. Aunque el CAN es mayor en las plantas de los suelos arcilloso y franco, la proporción de hojas fue menor. El CAN y el CAF se combinan en la TRC (Figura 5). Cuando se comparan especies de rápido crecimiento con especies de crecimiento más lento, se observa que la mayor TRC se asocia con un mayor CAF y con menor CAN, siendo por lo tanto la distribución de materia seca a las hojas un factor más importante en determinar el crecimiento que la eficiencia de asimilación de cada unidad de superficie de hoja (Poorter 1989). En los tratamientos analizados en este capítulo, la TRC mostró un patrón idéntico al peso seco aéreo total, esto se debe a que este estimador del crecimiento considera el peso final y el inicial, y en este ensayo, el peso inicial fue idéntico para todos los tratamientos. Lo que permite el análisis de los componentes de la TRC es visualizar el motivo del mayor crecimiento debido a la fertilización. En el suelo arcilloso, el mayor crecimiento se debió a una mayor eficiencia de fijación por unidad de área foliar (CAN) debido a la fertilización, sin modificación de la partición a las hojas (CAF). En el suelo franco, el leve aumento en el CAN se contrarrestó con una disminución en el CAF, por lo que la TRC no se modificó. Finalmente, en el suelo arenoso la TRC fue mayor en el tratamiento P6 que indujo a un leve aumento del CAN y a una disminución del CAF. El tratamiento P12 sobre este suelo que incrementó la partición hacia las hojas (mayor CAF) resultó en una menor TRC porque estas hojas tuvieron baja eficiencia de asimilación neta (bajo CAN). Considerando todos los tratamientos juntos, se observó una correlación negativa entre CAN y CAF (Figura 2.6), indicando que un aumento del CAN conlleva invariablemente a una disminución del CAF, posiblemente debido a que

el aumento del CAN requiere de una mayor cantidad de enzimas y y complejos colectores de luz por unidad de área foliar, que hace disminuir el área foliar específica y consecuentemente, el CAF (Poorter 1989).

Figura 2.6. Regresión lineal entre CAN y CAF para todos los tratamientos juntos aplicados en *Eucalyptus globulus* consistentes en la fertilización con 0g (C), 6g (P6), 12g (P12) y 24 g (P24) de superfosfato triple de calcio, sobre los tres tipos de suelo del SE de la provincia de Buenos Aires. La regresión es significativa  $p < 0,01$ .



## 2.6. Conclusiones

La respuesta diferencial a la aplicación de P en los suelos del sudeste de la provincia de Buenos Aires determina que no se podría adoptar una única estrategia de fertilización para la región, debido a que la aplicación de iguales dosis de P produce resultados diferentes según el tipo de suelo. Existe una marcada interacción entre las dosis de fertilizante y los tipos de suelo analizados, que puede determinar la necesidad o no de fertilización temprana. Por otra parte, la mayor ramificación observada en respuesta a la aplicación de P podría contribuir a una temprana cobertura del suelo, con

efectos benéficos sobre la intercepción de la radiación y la consecuente crecimiento, tal como se ha observado en este trabajo.

Para suelos considerados con contenido de N moderado (franco o arcilloso), existiría una respuesta positiva en crecimiento de los plantines al agregado de P. Para suelos de muy bajo contenido de N (arenosos) existiría un umbral de relación N/P determinado por el bajo contenido de N más que de P, que determinaría que el agregado de bajas dosis de P provoque un aumento del crecimiento y una dosis media provoque una depresión del crecimiento por un desbalance en la disponibilidad de N.

**3. Distribución y acumulación de materia seca y  
nutrientes en *Eucalyptus grandis* sobre tres  
tipos de suelo y disponibilidad de nitrógeno y  
fósforo**

### **3. Distribución y acumulación de materia seca y nutrientes en *Eucalyptus grandis* sobre tres tipos de suelo con diferente disponibilidad de nitrógeno y fósforo**

#### **3.1. Resumen**

El nitrógeno (N) y el fósforo (P) son dos de los nutrientes que habitualmente limitan el crecimiento de los árboles. La interacción entre la fertilización y el tipo de suelo es bien conocida. En general, en suelos con moderada disponibilidad de N, se recomienda la aplicación de fertilizantes nitrogenados para mejorar el estado nutricional de los árboles.

El objetivo de este capítulo es analizar cómo diferentes dosis de N y P aplicadas en tres tipos de suelo muy diferentes física y químicamente, afectan la acumulación y partición de materia seca y nutrientes en plantines de *Eucalyptus grandis*.

La fertilización se realizó mediante la aplicación de 1, 2 y 4 g de urea (46 % de N) o de 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (48 % de  $P_2O_5$ ). Los suelos utilizados fueron un suelo arenoso, un franco arenoso y uno arcilloso. Se analizó la acumulación y distribución de materia seca y nutrientes en los tejidos a los 44, 72 y 84 días después de la plantación. Se observó interacción entre el tipo de suelo y la fertilización. La relación raíz:total disminuyó con la aplicación de P en todos los suelos. La fertilización con P incrementó el crecimiento y mejoró el contenido de N más que la fertilización con N, a pesar de la baja disponibilidad de N de alguno de los suelos utilizados.

### 3.2. Introducción

Los nutrientes que habitualmente limitan el crecimiento de las plantaciones forestales son el N y el P (Fisher y Binkley 2000). La disponibilidad de nutrientes puede modificar la tasa de crecimiento a través de cambios en la partición de materia seca, en el área foliar específica o en la tasa de asimilación por unidad de área foliar (Kirschbaum et al. 1992; Madeira et al. 2002; Sands et al. 1992; Xu et al. 2002). La demanda de P durante el primer año de crecimiento es elevada, mientras que en etapas posteriores la demanda disminuye debido en parte al reciclaje interno de nutrientes (Fernandez et al. 2000). La interacción entre nutrientes es importante en determinar un nivel de nutrición óptimo en *Eucalyptus grandis* (Dighton et al. 1993). Muchos experimentos con plantines de *Eucalyptus* demostraron que la respuesta a la aplicación de N depende de la disponibilidad de P, y que el crecimiento puede incluso disminuir con la aplicación de N si el P disponible no es suficiente (Neves et al. 1990). La respuesta a la aplicación de P es frecuente y de gran magnitud en plantaciones de *Eucalyptus* porque los suelos usados para plantar especies de este género poseen en general muy baja disponibilidad natural de P (Neves et al. 1990). Si la productividad de la plantación se incrementa, la remoción de N y P debida a la cosecha se puede incrementar también (Harrison et al. 2000) lo que tendría implicancias para mantener y mejorar la productividad del suelo forestal (Fisher y Binkley 2000).

Para determinar si es necesario fertilizar, se pueden analizar las características químicas del suelo. Pero, la eficiencia del análisis de suelo para predecir los requerimientos de fertilización es más reducida en suelos forestales que en los agrícolas, debido al menor contenido de nutrientes de los suelos forestales, a las menores tasas de absorción de P por unidad de tiempo, al mayor volumen de tierra explorado por las raíces de los árboles, a la mayor infección de raíces con micorrizas y al mayor reciclaje

de nutrientes del mantillo (Mc Laughlin 1996). Por lo tanto es importante evaluar la respuesta a la fertilización en cada tipo de suelo, porque las respuestas a la fertilización dependen tanto de los nutrientes aplicados como de las características del suelo (Fisher y Binkley 2000).

Las plantas tienen altos contenidos de nutrientes en los tejidos cuando las condiciones son favorables para el crecimiento. Cuando la disponibilidad de nutrientes es menor que los requerimientos de las plantas, se produce una secuencia de modificaciones fisiológicas. Primero disminuyen las reservas vacuolares con poco efecto en el crecimiento. Si continúa la disminución de nutrientes en los tejidos, especialmente hojas viejas y tallo, se afecta la tasa de crecimiento y la tasa de fotosíntesis, se incrementa la concentración de carbohidratos no estructurales, se produce la senescencia de las hojas más viejas y las reservas se redistribuyen para compensar la falta de nutrientes, mediante el incremento de la partición de materia seca a las raíces y de la capacidad de absorción de las raíces. Finalmente, disminuye más la fotosíntesis y la absorción de nutrientes, y se produce dormición o muerte de los meristemas (Lambers et al. 1998). La mayor absorción de nutrientes después de la fertilización, no siempre se refleja en un mayor crecimiento. El mayor crecimiento se obtiene sólo si la planta logra un balance de nutrientes óptimo, reflejado principalmente por adecuadas relaciones N:P, N:K, N:S, P:K y Ca:Mg (Herbert 1996).

El objetivo de este capítulo es analizar cómo diferentes dosis de N y de P aplicadas sobre tres tipos de suelo muy diferentes afectan la acumulación y distribución de materia seca y nutrientes en plantines de *Eucalyptus grandis*.



### 3.3. Materiales y métodos

Los ensayos de este capítulo y de los posteriores de esta tesis emplearon como sustrato el suelo superficial de 0-20 cm de profundidad, extraído de la EEA INTA Concordia y de un establecimiento de Forestal Argentina S.A., cerca de la localidad de Concordia, Entre Ríos. Las extracciones se realizaron en septiembre de 2000 en tres tipos de suelo. Ellos son: un suelo arenoso rojo profundo (Oxic Quartzipsamment, llamado “arenoso”), un suelo franco arenoso marrón oscuro (Haplumbrept Inceptisols, llamado “mestizo”) y un suelo arcilloso limoso (Argiacuol Vertico, llamado “arcilloso”). Estos suelos son aptos para la plantación de *Eucalyptus grandis*, habiéndose reportado rendimientos de 328, 505 y 256 m<sup>3</sup>/ha respectivamente en plantaciones de 10 años (Dalla Tea y Marcó 1996; Goya et al. 1997a). Para conocer las propiedades físico-químicas de los suelos se tomaron 3 muestras compuestas de cada tipo de suelo. Los métodos utilizados para realizar las determinaciones fueron: pH en agua 1:2.5 p/v, conductividad hidráulica en pasta de suelo, P por el método de Bray and Kurtz, C por el método de Walkley Black, N por microKjeldhal, y Ca, Mg, Na, K y cationes de intercambio (CEC) en acetato de amonio (pH=7) por absorción atómica.

Plantines de *Eucalyptus grandis* de tres meses de edad fueron plantados el 17 de octubre de 2000 (día 0) en macetas de 4.5 litros que contenían uno de los tres tipos de suelo utilizados. Una semana más tarde, fueron fertilizados con N o con P. El N fue aplicado como 1g (N1), 2g (N2) y 4g (N4) de urea (46 % de N) y el P fue aplicado como 6g (P6), 12g (P12) y 24g (P24) de superfosfato triple de calcio (48 % de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>). En cada tipo de suelo se dejaron plantas controles (C) sin fertilizar. Las plantas crecieron a cielo abierto y fueron regadas diariamente durante todo el experimento. Las plantas fueron distribuidas al azar. Se muestrearon plantas al inicio del experimento y a los 44, 72 y 84 días luego de la plantación. En el primero y en el último muestreo se analizaron

20 plantas, mientras que en el segundo y tercero se analizaron 10 plantas por tratamiento.

En cada muestreo se determinó materia seca por planta, área foliar por planta y contenido de nutrientes en los tejidos de las plantas. La materia seca total fue dividida en raíces, tallo principal, ramas y hojas. Las raíces se separaron del suelo a mano cuidando de no dañar la cabellera principal y se lavaron con agua corriente sobre una malla de 2 mm. El material se secó en estufa a 70 °C hasta peso constante. El área foliar de cada planta se midió, previamente al secado del material, con un integrador de área (Li-3100, Licor, Nebraska). El área foliar específica se calculó dividiendo el área foliar total de cada planta por el peso seco de todas las hojas de esa planta. Las muestras de cada tipo de órgano fueron secadas y molidas a partículas menores a 1 mm con un molino Wiley, preparándose 3 muestras compuestas de cada órgano para realizar los análisis de concentración de N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, C y S. Para realizar las determinaciones, alícuotas de cada muestra fueron digeridas en medio ácido (HNO<sub>3</sub> conc. y H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> al 30%) (Luh Huang y Schulte 1985). La concentración de P, K, Ca, Mg, Mn y Fe en las soluciones fueron determinados con un espectrómetro de emisión de plasma Beckman Spectra-Span V. La concentración de C, S y N totales se analizó mediante el método de combustión seca (LECO 1993), usando un LECO CNS-2000, según recomendaciones de Tabatabai y Bremner (1991). El contenido de N se calculó multiplicando la concentración media de N de cada compartimiento por el peso seco de cada compartimiento de cada planta.

Los datos se analizaron mediante ANOVA ( $P < 0,05$ ) con el tipo de suelo y la dosis aplicada como factores principales. Cuando las interacciones fueron significativas, se analizó cada tipo de suelo por separado. Las medias se compararon con la prueba de Tukey ( $P < 0,05$ ).

### 3.4. Resultados

#### 3.4.1. Caracterización de los suelos

Los tres suelos utilizados presentan dotaciones de nutrientes muy diferentes (Tabla 3.1). El suelo arcilloso es el que contiene mayor concentración de N, P, C y cationes de intercambio con respecto al suelo mestizo y al arenoso. El suelo mestizo contiene mayor cantidad de P y cationes de intercambio que el suelo arenoso, aunque estos dos suelos contienen igual cantidad de N y de K. Los pH de estos suelos medidos en solución acuosa (1:2,5) son superiores a los registrado por el método de extracción en agua (1:1), con el cual se registraron valores de pH de 5,7 para el suelo arenoso y 4,6 para el suelo mestizo (JF Goya, comunicación personal).

*Tabla 3.1. Propiedades físicas y químicas de los tres suelos utilizados en *Eucalyptus grandis*. Se emplearon muestras obtenidas de 0-20 cm de profundidad. Los métodos usados para las determinaciones fueron: pH en agua 1:2,5 p/v, conductividad hidráulica en pasta de suelo, P por el método de Bray and Kurtz, C por el método de Walkley Black, N por microKjeldhal, y Ca, Mg, Na, K y cationes de intercambio (CEC) en acetato de amonio (pH=7) por absorción atómica.*

Denominación local	Arenoso	Mestizo	Arcilloso
Clasificación USDA	Oxic Quartzipsamment	Fluventic Haplumbrept	Argiudolic Pelludert
pH	6,44	6,3	6,92
Conductividad eléctrica (dS/m)	0,08	0,08	0,9
P (ppm)	3,74	5,84	7,99
C (%)	0,45	0,41	1,67
N total (%)	0,03	0,03	0,15
Ca (meq/100g)	1,78	2,14	18,12
Mg (meq/100g)	0,46	0,87	1,65
Na (meq/100g)	0,23	0,56	0,33
K (meq/100g)	0,31	0,35	1,14
CEC (meq/100g)	6,95	8,25	23,14
% arcilla	7,5	12,5	42,5
% limo	5	10,0	27,5
% arena	87,5	77,5	30
Textura	arenoso	franco arenoso	franco arcilloso

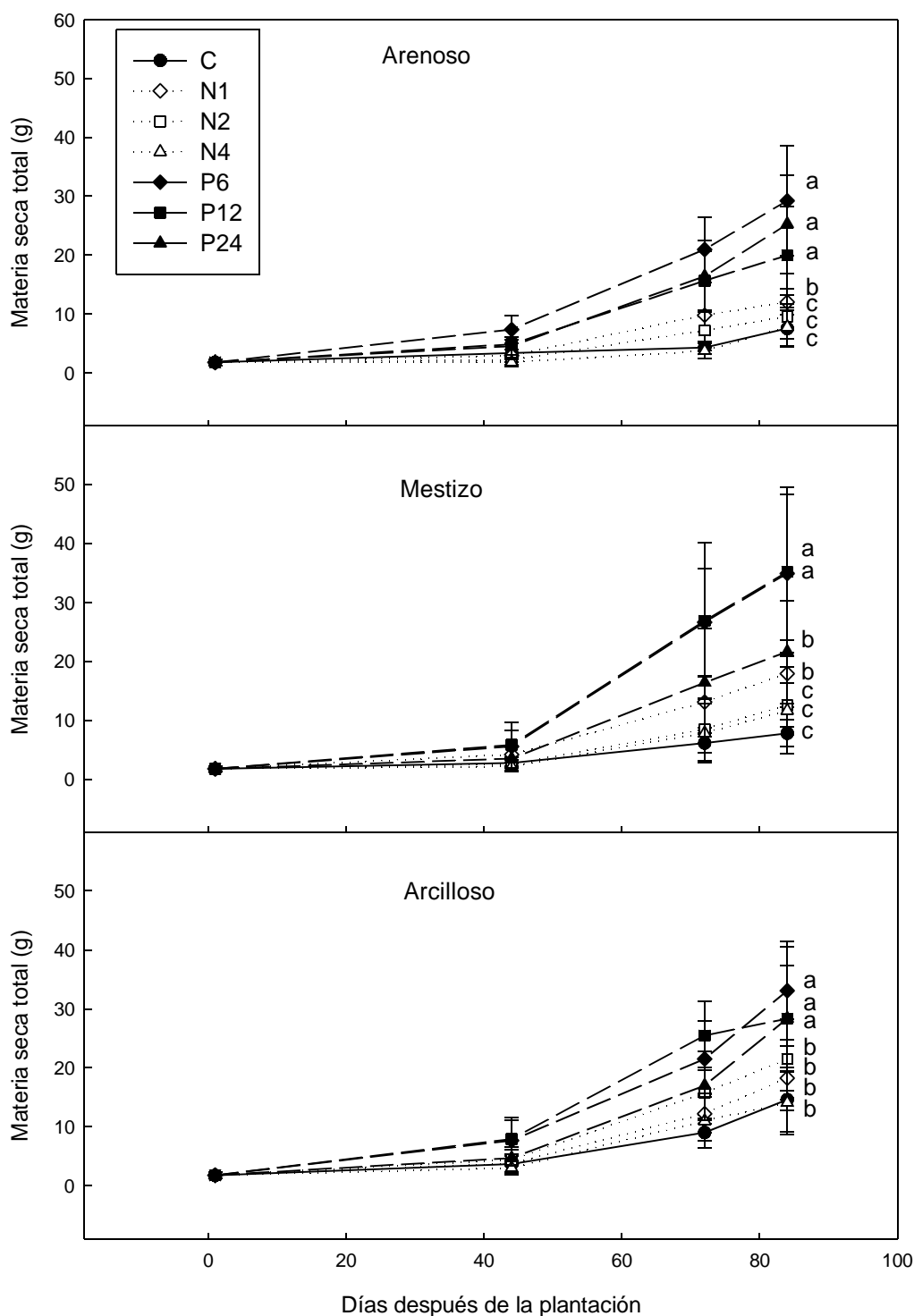
#### 3.4.2. Acumulación de materia seca total

Las plantas controles crecieron más en el suelo arcilloso que en los otros dos suelos. A los 44 días de realizada la plantación, no se observó interacción entre el tipo

de suelo y el fertilizante aplicado ( $F(12,185)=1,29$ ;  $p<0,2257$ ), aunque el peso seco total fue mayor en el suelo arcilloso que en el mestizo y arenoso ( $F(2,185)=7,56$ ;  $p<0,0007$ ) y los tratamientos P6 y P12 incrementaron la acumulación de materia seca con respecto al control ( $F(6,185)=19,53$ ;  $p<0,0001$ ). A los 72 días después de la plantación, se observó interacción entre el tipo de suelo y la dosis aplicada ( $F(12,184)=2,16$ ;  $p<0,0154$ ) que también se observó en el último muestreo ( $F(12,348)=3,49$ ;  $p<0,0001$ ). En el muestreo final, en el suelo arenoso y en el suelo mestizo, todas las aplicaciones de P y N1 incrementaron el crecimiento. En el suelo arenoso cualquier aplicación de P aumentó el crecimiento por igual, pero más que N1. Sin embargo, en el suelo mestizo, P6 y P12 tuvieron mayor efecto que P24. En el suelo arcilloso, ninguna aplicación de N produjo incremento en el crecimiento, mientras que todas las dosis de P lo incrementaron en igual magnitud (Figura 3.1). En consecuencia, se observó interacción suelo/fertilizante, con una respuesta generalizada a la aplicación de P.

La aplicación de fertilizante incrementó el ritmo de crecimiento luego de los 44 días de realizada la aplicación. Se observa que la pendiente de acumulación de materia seca se incrementa a partir de los 44 días más en los tratamientos fertilizados con P que en los fertilizados con N, manteniéndose baja en los controles (Figura 3.1).

Figura 3.1. Acumulación total de materia seca en *Eucalyptus grandis* a lo largo del experimento en cada tipo de suelo, en plantas controles y fertilizadas con N (1, 2 y 4 g de urea) y con P (6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio). Las barras indican las desviaciones estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) al final del experimento en cada tipo de suelo.



### 3.4.3. Partición de materia seca

En el área foliar por planta se observó interacción entre el fertilizante aplicado y el tipo de suelo en todos los muestreos ( $F(12,139)=2,05$ ;  $p<0,0243$  a los 44 días;  $F(12,82)=2,25$ ;  $p<0,0162$  a los 72 días y  $F(12,83)=3,75$ ;  $p<0,0002$  a los 84 días después de la plantación) (Figura 3.2). Por lo tanto, la formación de hojas fue más prontamente afectada por la fertilización que la acumulación de materia seca, aunque al final del experimento, se observan diferencias en la acumulación de materia seca total y no en el área foliar por planta.

El número de hojas se incrementó con N1 y todas las dosis de P en los suelos arenoso y mestizo, y con todas las dosis de P y N2 en el arcilloso (Tabla 3.2). El número de ramas se incrementó con la aplicación de P en el suelo arenoso y el arcilloso, mientras que en el mestizo se incrementó con todas las aplicaciones menos N2. Todos los tratamientos de fertilización incrementaron la altura total en el suelo mestizo, mientras que solo las aplicaciones de P incrementaron la altura en los suelos arenoso y arcilloso (Tabla 3.2).

No se observaron diferencias en el área foliar específica entre los tratamientos de fertilización en cada suelo. Pero el área foliar específica fue mayor en el suelo mestizo ( $155 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ) que en el arenoso ( $139 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ), mientras que el suelo arcilloso tuvo un valor intermedio ( $145 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ) ( $F(2,84)=5,26$ ;  $p<0,0071$ ) (Tabla 3.2).

La partición de materia seca fue modificada por la fertilización (Figura 3.2). La relación materia seca de hojas: materia seca total no se modificó con la fertilización en ningún suelo. La relación materia seca de ramas: materia seca total se incrementó con la fertilización (excepto N4) en el suelo arenoso. Los efectos de las aplicaciones de P en la partición hacia las ramas fueron mayores que las aplicaciones de N en todos los suelos. La relación materia seca de tallo: materia seca total no se modificó con la fertilización,

excepto N4 en el suelo arenoso que disminuyó la partición de materia seca al tallo. En los suelos arenoso y mestizo, la relación materia seca de raíz: materia seca total disminuyó con la aplicación de los fertilizantes, mientras que en el suelo arcilloso sólo la aplicación de P disminuyó la proporción de raíces. La reducción en la partición a las raíces fue mayor debido a las aplicaciones de P que a las de N.

Figura 3.2. Área foliar media por planta en *Eucalyptus grandis* en las fechas de muestreo a lo largo del experimento en cada tipo de suelo, en plantas controles y fertilizadas con N (1, 2 y 4 g de urea) y con P (6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio). Las barras indican la desviación estándar de cada tratamiento. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) al final del experimento en cada tipo de suelo.

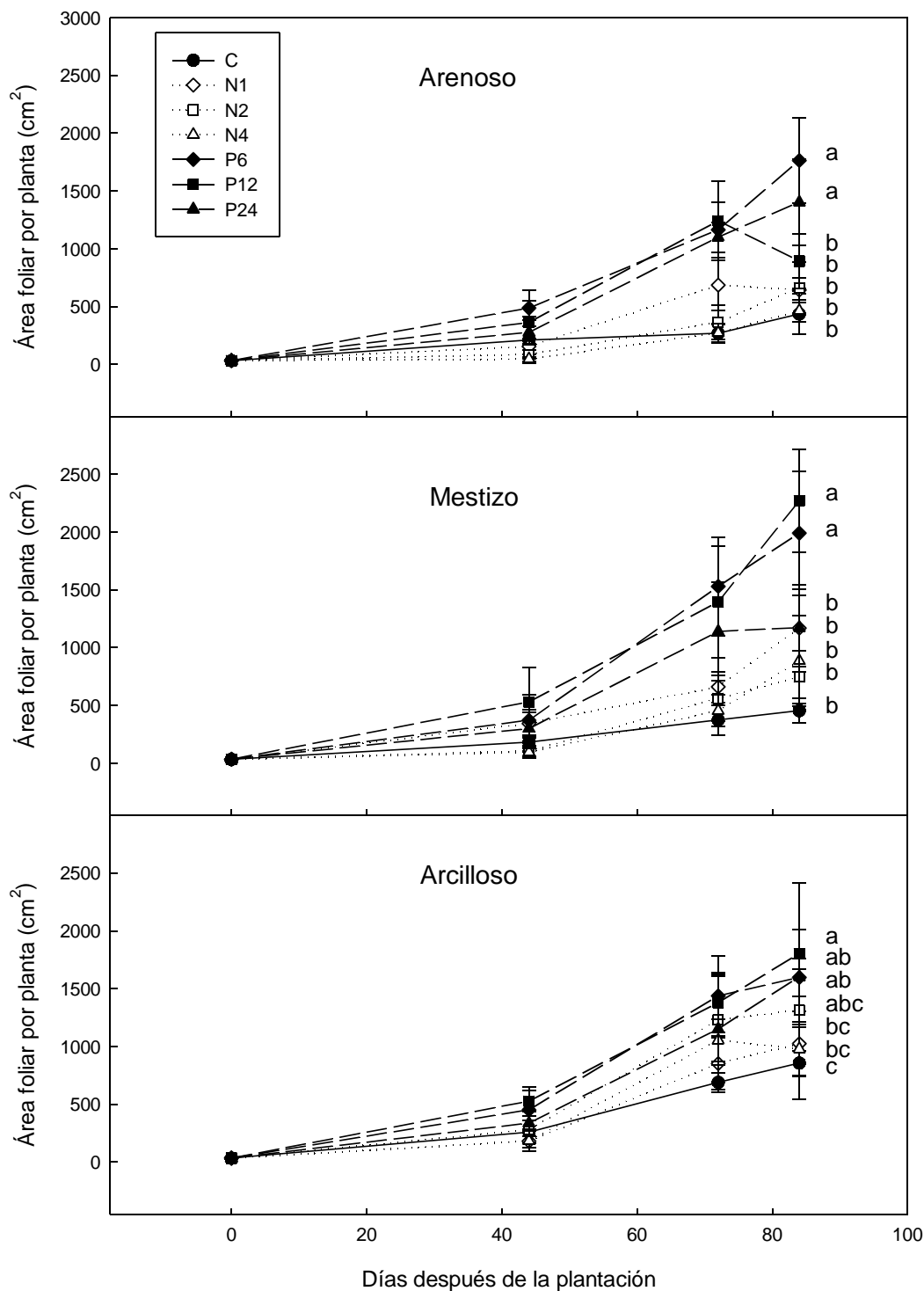
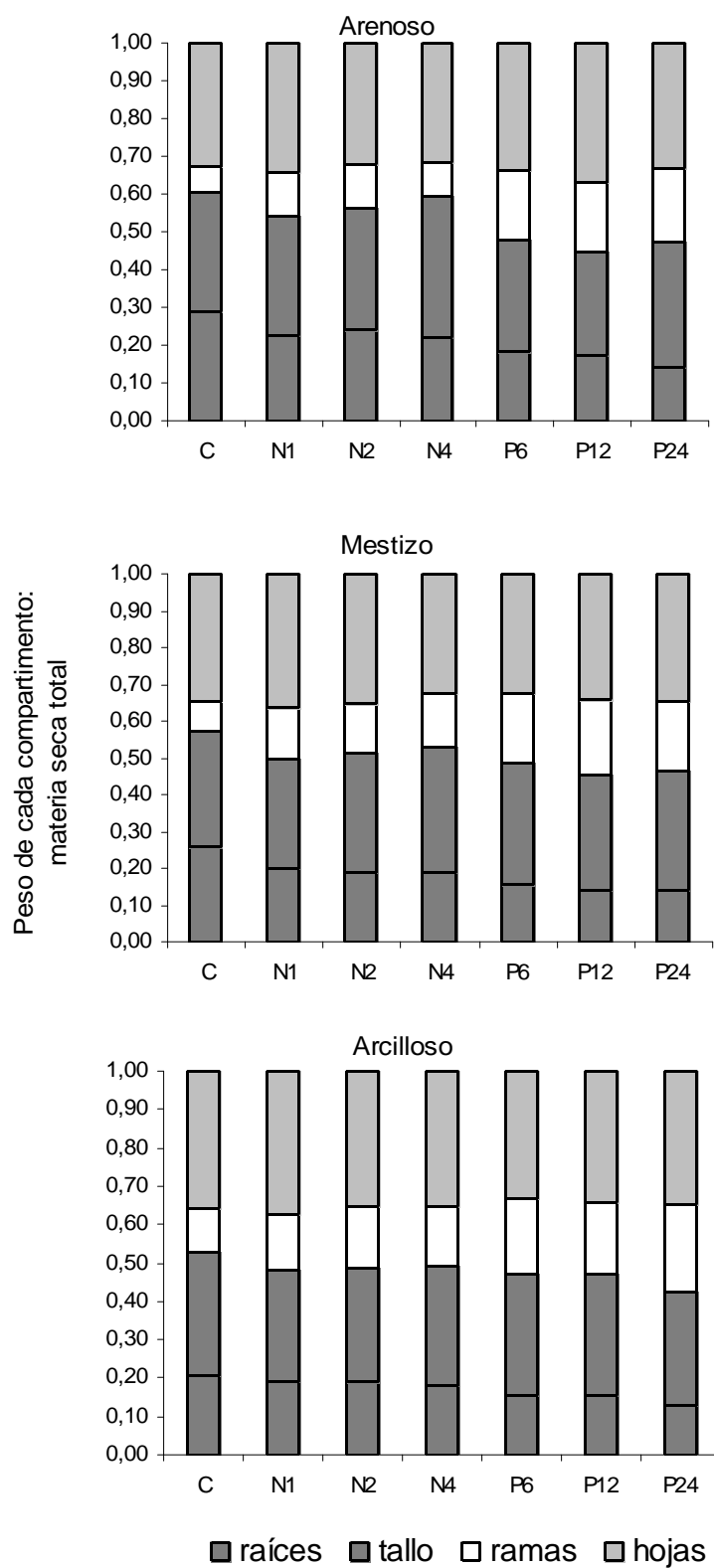




Tabla 3.2. Área foliar total por árbol, área foliar específica (AFE), número de hojas y ramas por árbol y altura total en *Eucalyptus grandis* en plantas controles, fertilizadas con N (1, 2 y 4 g de urea) y con P (6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio) en los tres tipos de suelo al final del experimento. Los valores son medias  $\pm$  desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) de cada parámetro en cada tipo de suelo.

	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> )	Nº hojas	Nº ramas	Altura total (cm)
<b>Arenoso</b>					
C	436 $\pm$ 175 b	146 $\pm$ 14	61 $\pm$ 20 c	7 $\pm$ 3 c	51 $\pm$ 7 d
N1	643 $\pm$ 105 b	133 $\pm$ 12	107 $\pm$ 39 b	10 $\pm$ 2 b	53 $\pm$ 6 d
N2	662 $\pm$ 225 b	145 $\pm$ 21	79 $\pm$ 27 bc	9 $\pm$ 2 bc	50 $\pm$ 5 d
N4	463 $\pm$ 93 b	144 $\pm$ 15	69 $\pm$ 29 c	8 $\pm$ 3 bc	56 $\pm$ 7 cd
P6	1763 $\pm$ 366 a	148 $\pm$ 7	244 $\pm$ 90 a	17 $\pm$ 3 a	80 $\pm$ 17 ab
P12	892 $\pm$ 237 b	123 $\pm$ 39	227 $\pm$ 93 a	15 $\pm$ 3 a	67 $\pm$ 11 bc
P24	1403 $\pm$ 370 a	133 $\pm$ 14	261 $\pm$ 105 a	18 $\pm$ 3 a	90 $\pm$ 18 a
<b>Mestizo</b>					
C	454 $\pm$ 105 b	147 $\pm$ 22	71 $\pm$ 17 c	8 $\pm$ 2 c	49 $\pm$ 5 d
N1	1169 $\pm$ 376 b	146 $\pm$ 10	138 $\pm$ 31 b	14 $\pm$ 1 b	61 $\pm$ 9 c
N2	745 $\pm$ 228 b	156 $\pm$ 9	104 $\pm$ 25 bc	11 $\pm$ 2 bc	63 $\pm$ 9 bc
N4	885 $\pm$ 394 b	164 $\pm$ 28	111 $\pm$ 72 bc	11 $\pm$ 3 b	65 $\pm$ 14 bc
P6	1989 $\pm$ 537 a	146 $\pm$ 37	307 $\pm$ 135 a	18 $\pm$ 4 a	86 $\pm$ 15 a
P12	2270 $\pm$ 444 a	160 $\pm$ 21	342 $\pm$ 190 a	17 $\pm$ 4 a	88 $\pm$ 15 a
P24	1173 $\pm$ 332 b	164 $\pm$ 14	265 $\pm$ 147 a	18 $\pm$ 3 a	76 $\pm$ 15 ab
<b>Arcilloso</b>					
C	856 $\pm$ 308 c	135 $\pm$ 10	112 $\pm$ 34 d	12 $\pm$ 3 c	62 $\pm$ 10 b
N1	1024 $\pm$ 280 bc	139 $\pm$ 12	149 $\pm$ 48 cd	13 $\pm$ 1 c	56 $\pm$ 4 b
N2	1312 $\pm$ 354abc	152 $\pm$ 21	179 $\pm$ 58 bc	14 $\pm$ 2 bc	65 $\pm$ 8 b
N4	979 $\pm$ 234 bc	150 $\pm$ 7	136 $\pm$ 54 cd	13 $\pm$ 2 c	59 $\pm$ 7 b
P6	1597 $\pm$ 160 ab	147 $\pm$ 11	265 $\pm$ 94 a	17 $\pm$ 2 a	84 $\pm$ 9 a
P12	1802 $\pm$ 613 a	157 $\pm$ 38	230 $\pm$ 102 ab	17 $\pm$ 2 a	84 $\pm$ 13 a
P24	1602 $\pm$ 411 ab	137 $\pm$ 17	281 $\pm$ 97 a	17 $\pm$ 3 ab	75 $\pm$ 7 a

Figura 3.3. Partición de materia seca al final del experimento en *Eucalyptus grandis* en plantas controles y fertilizadas con N (1, 2 y 4 g de urea) y con P (6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio), en los tres tipos de suelo.



#### *3.4.4. Concentración de nutrientes y contenido de N*

La totalidad de los análisis de nutrientes se presentan en el Anexo de esta tesis. En esta sección se presentan los valores más relevantes.

La concentración de N en hojas, ramas y tallo fue máxima a los 44 días posteriores a la plantación en todos los tratamientos (Figura 3.4). El patrón de aumento y disminución de la concentración de N durante el experimento en los tres tipos de suelo fue similar tanto en plantas controles como fertilizadas, aunque los valores absolutos alcanzados por las plantas fertilizadas con P o con N fueron mayores, siendo máximos los valores alcanzados por las plantas fertilizadas con P.

A los 84 días de la plantación, la concentración de N en hojas fue similar en las plantas control de los tres suelos, a pesar de tener los suelos disponibilidades de N muy diferentes (Tabla 3.3). La concentración de N en las hojas aumentó significativamente con la fertilización con P en todos los suelos, mientras que la fertilización con N aumentó la concentración de N pero sólo con las aplicaciones de dosis mayores. La concentración de P en hojas aumentó sólo con la aplicación de P, a pesar de que para algunas dosis las diferencias no fueron significativas. La concentración de K fue mayor en el suelo arcilloso y menor en el arenoso. Para los tres suelos, la fertilización con N o con P no modificó la concentración de K en las hojas. La concentración de S en hojas fue mayor en los tratamientos fertilizados con P en los tres suelos, mientras que la fertilización con N no tuvo efecto en la concentración de S. La concentración de Ca fue mayor en el suelo arcilloso que en el mestizo y el arenoso, aunque no fue modificado por la fertilización en cada suelo.

El contenido total de N fue mayor en los tratamientos fertilizados con P en los tres suelos. A pesar de que el patrón de respuesta fue similar en los tres suelos, el contenido total de N fue menor en el suelo arenoso y máximo en el arcilloso. Pero en

todos los suelos, el contenido total de N fue mayor en las plantas fertilizadas con P que en las fertilizadas con N (Figura 3.4).

Figura 3.4. Concentración media de N en hojas, ramas, tallo y raíces de *Eucalyptus grandis* en plantas sin fertilizar (C) y fertilizadas con N (1, 2 y 4 g de urea) y P (6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio), en los diferentes muestreos, en cada tipo de suelo. Las barras indican las desviaciones estándar.

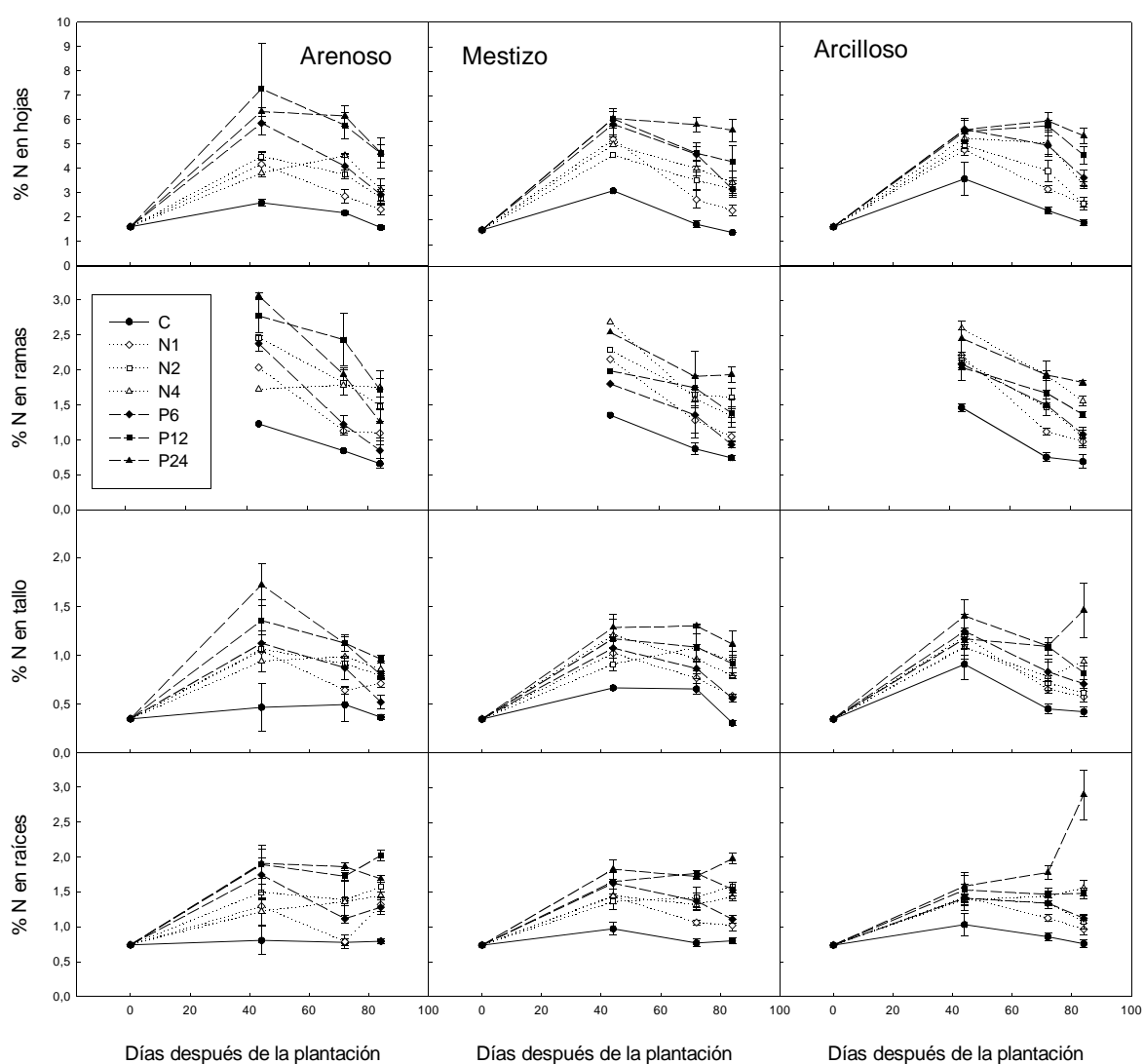


Tabla 3.3. Concentración de nutrientes en las hojas de *Eucalyptus grandis* al final del experimento en plantas sin fertilizar (C) y fertilizadas con N (1, 2 y 4 g de urea) y P (6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio) en los tres tipos de suelo. Los valores son medias  $\pm$  desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) de cada nutriente en cada tipo de suelo.

	N (%)	P (mg,g <sup>-1</sup> )	K (mg,g <sup>-1</sup> )	Ca (mg,g <sup>-1</sup> )	S (%)
<b>Arenoso</b>					
C	1,57 $\pm$ 0,07c	0,99 $\pm$ 0,10c	3,99 $\pm$ 0,22c	6,43 $\pm$ 0,26ab	0,18 $\pm$ 0,01c
N1	2,31 $\pm$ 0,20bc	1,07 $\pm$ 0,09c	4,06 $\pm$ 0,17bc	5,95 $\pm$ 0,86b	0,13 $\pm$ 0,01c
N2	2,79 $\pm$ 0,32b	1,39 $\pm$ 0,12c	5,44 $\pm$ 0,45a	7,55 $\pm$ 0,60ab	0,14 $\pm$ 0,01c
N4	3,11 $\pm$ 0,47b	1,49 $\pm$ 0,27c	5,16 $\pm$ 0,87ab	8,22 $\pm$ 0,63a	0,21 $\pm$ 0,04c
P6	2,92 $\pm$ 0,35b	3,66 $\pm$ 0,53b	3,27 $\pm$ 0,29c	7,45 $\pm$ 1,42ab	0,41 $\pm$ 0,04b
P12	4,61 $\pm$ 0,36a	5,50 $\pm$ 1,02a	3,63 $\pm$ 0,21c	6,18 $\pm$ 0,49b	0,63 $\pm$ 0,05a
P24	4,64 $\pm$ 0,62a	5,51 $\pm$ 0,55a	3,58 $\pm$ 0,35c	6,68 $\pm$ 0,29ab	0,63 $\pm$ 0,09a
<b>Mestizo</b>					
C	1,49 $\pm$ 0,01e	1,12 $\pm$ 0,06d	5,26 $\pm$ 0,07ab	5,90 $\pm$ 0,15a	0,16 $\pm$ 0,00c
N1	2,38 $\pm$ 0,21de	1,02 $\pm$ 0,19d	6,19 $\pm$ 0,85a	6,45 $\pm$ 1,23a	0,13 $\pm$ 0,01c
N2	3,24 $\pm$ 0,24cd	1,28 $\pm$ 0,16d	6,88 $\pm$ 0,68a	6,53 $\pm$ 1,38a	0,15 $\pm$ 0,01c
N4	3,52 $\pm$ 0,46bc	1,49 $\pm$ 0,23cd	6,13 $\pm$ 0,63a	6,32 $\pm$ 0,67a	0,23 $\pm$ 0,04c
P6	3,25 $\pm$ 0,33bcd	2,42 $\pm$ 0,23bc	3,71 $\pm$ 0,80b	5,51 $\pm$ 0,35a	0,39 $\pm$ 0,04b
P12	4,35 $\pm$ 0,66b	3,27 $\pm$ 0,46ab	3,83 $\pm$ 0,38b	4,54 $\pm$ 0,72a	0,50 $\pm$ 0,06b
P24	5,63 $\pm$ 0,46a	4,34 $\pm$ 1,21a	4,45 $\pm$ 0,46b	4,63 $\pm$ 1,16a	0,66 $\pm$ 0,09a
<b>Arcilloso</b>					
C	1,77 $\pm$ 0,12e	1,56 $\pm$ 0,19d	7,32 $\pm$ 0,63a	12,63 $\pm$ 0,69a	0,20 $\pm$ 0,02c
N1	2,55 $\pm$ 0,27d	1,53 $\pm$ 0,17d	8,00 $\pm$ 0,70a	12,70 $\pm$ 1,59a	0,17 $\pm$ 0,03c
N2	2,54 $\pm$ 0,13d	1,56 $\pm$ 0,20d	8,45 $\pm$ 0,25a	13,29 $\pm$ 2,24a	0,15 $\pm$ 0,02c
N4	3,31 $\pm$ 0,13c	1,95 $\pm$ 0,67cd	8,69 $\pm$ 2,59a	11,66 $\pm$ 4,02a	0,16 $\pm$ 0,03c
P6	3,61 $\pm$ 0,30c	2,96 $\pm$ 0,25bc	5,97 $\pm$ 0,44a	11,44 $\pm$ 0,77a	0,38 $\pm$ 0,03b
P12	4,54 $\pm$ 0,36b	3,56 $\pm$ 0,79b	7,21 $\pm$ 0,25a	10,34 $\pm$ 1,80a	0,46 $\pm$ 0,03a
P24	5,34 $\pm$ 0,32a	4,93 $\pm$ 0,58a	7,17 $\pm$ 0,84a	9,88 $\pm$ 0,96a	0,54 $\pm$ 0,05a

### 3.5. Discusión

#### 3.5.1. Acumulación de materia seca total

La interacción entre el tipo de suelo y la aplicación de fertilizante es bien conocida (Judd et al. 1996b). La adquisición de nutrientes depende de la concentración de nutrientes en la solución del suelo, el área absorbente de las raíces y de la cinética de la absorción (Fisher y Binkley 2000). Se han observado respuestas positivas en el crecimiento de *Eucalyptus grandis* con la fertilización con P aún en suelos con concentración de P mayor a la de los suelos utilizados en este experimento (Herbert 1983). En suelos con moderados contenidos de materia orgánica, las respuestas a la

aplicación de N y P no son sorprendentes (Herbert 1990). En este trabajo, las mismas dosis aplicadas en cada tipo de suelo produjeron diferentes respuestas. En general, las aplicaciones de P tuvieron un mayor efecto que las aplicaciones de N en la acumulación de materia seca (Figura 3.1) y en la altura total (Tabla 3.2), a pesar de que alguno de los suelos utilizados tienen contenidos de N muy bajos (Tabla 3.1). Cuando el contenido de N en el suelo es muy bajo, es esperable que la aplicación de P no produzca efectos o produzca efectos depresivos (Herbert 1990). Asimismo, se han reportado extensamente falta de respuesta o incluso disminución en el crecimiento a las aplicaciones de N sin una adecuada disponibilidad de P (Neves et al. 1990). Sin embargo, se observaron incrementos en la altura total tres meses después de la plantación, debidos a la fertilización con P en suelos con adecuada disponibilidad de N (Xu et al. 2002).

### 3.5.2. Partición de materia seca

Los tratamientos de fertilización que incrementaron la acumulación de materia seca total (Figura 3.1), incrementaron también el número de hojas y de ramas por árbol (Tabla 3.2), debido a que plantas con mejor nivel nutricional destinan una mayor proporción de materia seca a tallos y hojas, en detrimento de las raíces (Sands et al. 1992). Una productividad elevada depende de mantener una elevada área foliar para interceptar una alta proporción de la radiación solar disponible (Cromer et al. 1993). En condiciones de poca disponibilidad de N, las plantas destinan más carbono a las raíces y desarrollan hojas con menor área por unidad de masa (Cromer y Jarvis 1990). Pero en *Eucalyptus grandis*, la fertilización en la mayoría de los tratamientos incrementó el número de hojas, pero sólo la fertilización con P incrementó significativamente el área foliar total por planta y ningún tipo de fertilización modificó el área foliar específica en ningún tipo de suelo (Tabla 3.2). Por lo tanto, la fertilización con P no modificó la

anatomía de cada hoja (Lambers et al. 1998). No obstante se ha reportado una elevada asociación entre concentración de nutrientes y área foliar específica para plantines de esta especie (Cromer y Jarvis 1990; Kirschbaum et al. 1992), el área foliar específica fue similar en todos los tratamientos, a pesar de que las concentraciones foliares de N y de P variaron entre 1,5 a 5,6 % de N y 1,0 a 5,5 mg.g<sup>-1</sup> de P. Más aún, de acuerdo a la concentración de P en las hojas (Kirschbaum et al. 1992) y a la concentración de N en las hojas (Cromer y Jarvis 1990), el área foliar específica debería ser mayor a la encontrada en este trabajo. Pero los experimentos reportados fueron llevados a cabo en invierno, en cámaras iluminadas naturalmente, y nuestros experimentos fueron realizados en verano, en la misma latitud. Por lo tanto, en nuestro experimento la luz no fue limitante, y las plantas tuvieron el menor área foliar específica para la especie, no habiéndose modificado por la fertilización. Si la luz hubiera sido limitante, las plantas hubieran utilizado los nutrientes para incrementar el área foliar e interceptar mayor radiación (Lambers et al. 1998). En la misma dirección, la fertilización incrementó la proporción de ramas en los tres suelos (Figura 3.3), porque la adición de nutrientes puede estimular el crecimiento axilar, que permite expandir la copa, y por lo tanto interceptar más radiación, lo que permite mayor asimilación de carbono (Grove et al. 1996).

La relación raíz:total disminuyó con la fertilización en los dos suelos más pobres (Figura 3.3). La fertilización con N y con P disminuyó la producción de materia seca subterránea en una plantación de *Eucalyptus nitens* sobre un suelo franco arcilloso con mayores contenidos de N y P (Misra et al. 1998). En ambientes con baja disponibilidad de nutrientes, la absorción de iones está determinada por la densidad de raíces, porque en la mayoría de los suelos la difusión de los nutrientes es el principal factor que limita la absorción, por lo que existe poca presión selectiva que favorezca una alta capacidad

de absorción. Por lo tanto, la mayoría de las plantas se han adaptado a la deficiencia nutricional incrementando la densidad de raíces, y no mejorando la capacidad de extraer nutrientes del suelo (Grove et al. 1996). Más aún, *Eucalyptus grandis* creció poco y fue ineficiente extrayendo P desde un medio pobre en nutrientes (Kirschbaum et al. 1992). Cuando el crecimiento está limitado por la deficiencia de nutrientes, una mayor área foliar no mejora la fijación de carbono, mientras que un mayor crecimiento de las raíces le permite a la planta acceder a más nutrientes y así revertir las limitaciones al crecimiento impuestas por la falta de nutrientes (Kirschbaum et al. 1992). En el suelo arcilloso, que tiene mayor contenido de N comparado con los otros dos suelos (Tabla 3.1), la fertilización con N no redujo la relación raíz:total (Figura 3.3), probablemente porque el crecimiento no estaba limitado por N sino por P, y la partición hacia las raíces en plantas con limitaciones de P es menos sensible a realizar cambios frente a la adición de N, que en plantas con limitaciones de N (Sands et al. 1992).

### *3.5.3. Concentración de nutrientes y contenido de N*

La distinta disponibilidad de nutrientes debido a la dotación de nutrientes del suelo o a la adición de nutrientes afecta la distribución de nutrientes en los diferentes órganos (Grove et al. 1996). La concentración de N máxima en todos los tratamientos fue mayor en hojas que en ramas, y menor aún en tallo y raíces (Figura 3.4). En plantines jóvenes de *Eucalyptus*, las hojas contienen la mayor parte del N y del P de la biomasa aérea, aunque el tallo puede ser depósito de una elevada proporción de P en las especies que poseen lignotubérculos (Grove et al. 1996). La concentración de N en los tejidos, especialmente en hojas, ramas y tallo (Figura 3.4) se incrementó inmediatamente después de la fertilización, con anterioridad a que se observaran efectos en el crecimiento (Figura 3.1), indicando que se produjo una acumulación de N. Cuando



el ritmo de crecimiento se incrementó debido a la fertilización, la concentración de N en los tejidos disminuyó . La utilización de los elementos nutritivos limitantes es optimizada en *Eucalyptus* a través del almacenamiento de nutrientes en exceso a los requerimientos y la posterior retranslocación desde los tejidos senescentes a los que están en crecimiento (Grove et al. 1996). Sin embargo, el N acumulado en hojas no fue la única fuente de N que sostuvo el nuevo crecimiento, porque el contenido total de N se incrementó con el tiempo (Figura 3.5). Las plantas perennes tienen elevada capacidad de acumular nutrientes y carbohidratos, que le permiten una rápida expansión foliar sin depender exclusivamente del carbono y los nutrientes adquiridos en el corto plazo (Lambers et al. 1998).

Figura 3.5. Contenido de N total por planta de *Eucalyptus grandis* en los distintos muestreos para las plantas controles y las fertilizadas con N (1, 2 y 4 g de urea) y con P (6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio), sobre los tres suelos. Las barras indican la desviación estándar de la media de cada tratamiento. El contenido de N de las plantas iniciales es de  $12,76 \pm 3,53$  mg. La fertilización con N implicó agregar 460 mg, 920 mg y 1840 mg de N por planta en los tratamientos N1, N2 y N4 respectivamente.

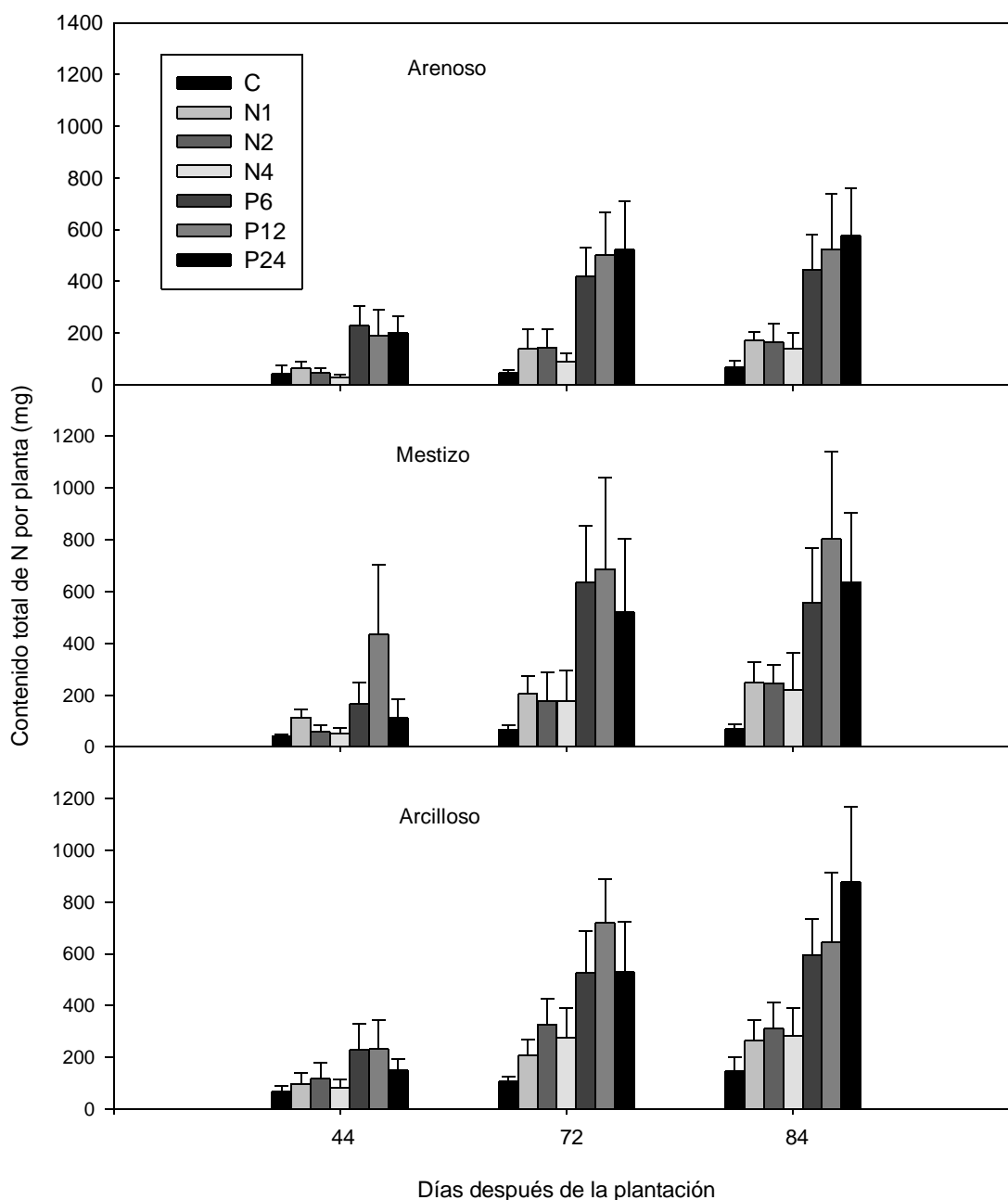
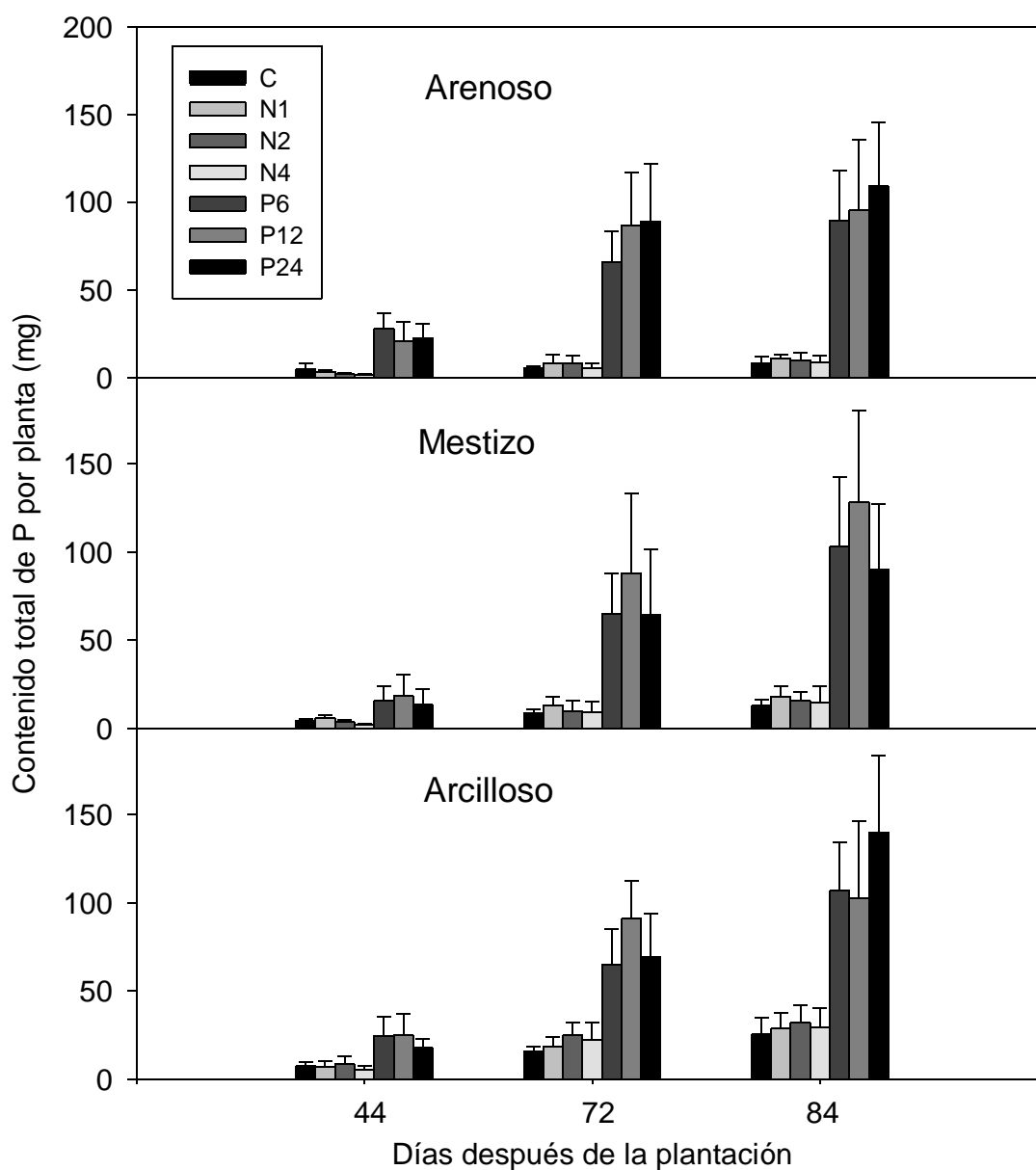


Figura 3.6. Contenido de P total por planta de *Eucalyptus grandis* en los distintos muestreos para las plantas controles y las fertilizadas con N (1, 2 y 4 g de urea) y con P (6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio), sobre los tres suelos. Las barras indican la desviación estándar de la media de cada tratamiento. El contenido de P de las plantas iniciales es de  $1,82 \pm 0,44$  mg. La fertilización con P implicó el agregado de 1380, 2760 y 5520 mg de P por planta en los tratamientos P6, P12 y P24 respectivamente.



Las diferentes dotaciones de N y P en el suelo no se reflejaron en concentraciones foliares diferentes, pero la concentración de nutrientes en hojas se incrementó con la fertilización con P o N. La concentración de N y P en las hojas al final del experimento se incrementó en todos los suelos con la fertilización con P, mientras que la fertilización con N sólo mejoró la concentración foliar de N (Tabla 3.3). La concentración de P en algunos tratamientos fue superior a la máxima encontrada en ensayos en aeroponía, en los cuales las dosis máximas de P aplicadas produjeron concentraciones de 3,49 mg g<sup>-1</sup> en hojas maduras (Kirschbaum et al. 1992). Sin embargo, las dosis máximas encontradas en este experimento son similares a los valores medios reportados en hojas de plantines (Judd et al. 1996a) y a las encontradas en *Eucalyptus grandis* con de elevada disponibilidad de P (Dighton et al. 1993).

La concentración en hojas de Ca fue mayor a la concentración mínima requerida por plantines de la especie (Snowdon 2000) y fue mayor en el suelo arcilloso, que contiene mayor dotación natural de Ca, que en el mestizo y el arenoso. No obstante, no se incrementó con la fertilización con P en ningún suelo, a pesar de que el fertilizante fosforado utilizado contenía Ca.

La concentración de S es un buen indicador del contenido foliar de proteínas, por lo tanto, cada gramo de hoja de plantas fertilizadas con P contienen más proteínas que las hojas de las plantas no fertilizadas o fertilizadas con N. La concentración de S encontrada en las plantas no fertilizadas y las fertilizadas con N en los suelos arenoso y mestizo fueron cercanas a la concentración mínima por debajo de la cual se observan síntomas de deficiencia (Snowdon 2000). La fertilización con P elevó esta concentración al nivel de aquel de plantas saludables.

Tabla 3.4. Concentración de nutrientes óptimas en hojas de *Eucalyptus grandis* en diferentes países. Los valores fueron reportados por los autores de cada trabajo como dosis óptimas para el crecimiento de esta especie.

	Sud África (a)	China (b)	India (c)	Plantines bien nutridos (c)
N (%)	2,8	2,51	1,9	2,38
P (%)	0,15	0,18	0,15	0,21
K (%)	0,75	1,12	1,03	0,80
Ca (%)	1,0	0,61	1,45	0,84
Mg (%)	0,35	0,11	0,29	0,29
S (%)	0,20	-	-	-
N:P	18	14	13	11
N:K	3,5	2,2	1,8	3,0
N:S	14	-	-	-
P:K	0,2	0,16	0,26	0,26
Ca: Mg	3,3	5,5	5,0	2,9

(a) (Herbert 1996), (b) (Wang Huoran y Zhou Wenlong 1996), (c) (Negi y Sharma 1996)

La relación entre la concentración de N y de P foliar se mantiene sorprendentemente constante entre especies vegetales, variando entre 8 a 10:1. Cuando la relación N:P se aparta del óptimo, está reflejando un desbalance nutricional debido a la limitación de algún nutriente o al consumo de lujo de otro que no limita el crecimiento (Lambers et al. 1998). Si la relación N:P es menor al óptimo para la especie, definida entre 11 y 18 para *Eucalyptus grandis* (Tabla 3.4), se espera respuesta positiva a la fertilización con N. Por el contrario, si la relación es mayor, se espera respuesta positiva a la fertilización con P (Herbert 1996).

Tabla 3.5. Relación entre las concentraciones de nutrientes en hojas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C), y fertilizados con N o con P sobre los tres suelos. Las relaciones derivan de los datos presentados en la Tabla 3 de este capítulo. Se tomaron los controles sin fertilizar para cada suelo y la dosis de N y la de P que produjeron mayor crecimiento en cada suelo.

	Arenoso			Mestizo			Arcilloso		
	C	N1	P6	C	N1	P12	C	N2	P6
N:P	16	22	8	13	24	13	11	16	12
N:K	3,9	5,7	8,9	2,8	3,9	11,5	2,4	3,0	6,1
N:S	8,8	17,8	7,1	9,5	18,1	8,7	8,9	16,6	9,5
P:K	0,25	0,26	1,13	0,21	0,16	0,86	0,21	0,18	0,50
Ca: Mg	2,62	2,46	2,81	2,37	2,48	2,06	6,52	6,69	5,95

En los suelos arenoso y mestizo la relación N:P se incrementó con la fertilización con N, indicando que el P se tornó el elemento limitante (Tabla 3.5). Sin embargo, sobre estos suelos, la relación N:P se mantuvo dentro del rango adecuado para la especie en las plantas fertilizadas con P, indicando que el N no fue limitante en estas plantas. Las elevadas relaciones N:K y P:K encontradas en las plantas fertilizadas con P indican que el K fue limitante en estos suelos, dado que las concentraciones de N y de P en estos tratamientos son adecuadas (Tabla 3.3). En el suelo arcilloso la relación N:P fue adecuada en las plantas controles y en las fertilizadas con N y con P (Tabla 3.5). El K pudo haberse tornado limitante con la fertilización con P, tal como lo indica el aumento de las relaciones N:K y P:K. Sin embargo, la elevada relación Ca:Mg en todos los tratamientos de este suelo, unido a la alta concentración de Ca foliar, indican que el Mg puede ser el elemento limitante en este suelo. La elevada relación N:S en los tres suelos en las plantas fertilizadas con N no puede explicarse por déficit de S porque la relación N:S disminuyó en plantas fertilizadas con P que contenían mayor concentración foliar de N que las plantas fertilizadas con N. Por tanto, el S disponible en el suelo parece ser suficiente. Esta elevada relación parecen indicar que la acumulación de N foliar no redundó en la formación de proteínas metabólicamente activas que contienen S, sino que el N fue acumulado en moléculas de reserva.

En general, la fertilización con P mejoró el estado nutricional de las hojas, y presumiblemente, la capacidad fotosintética (Kirschbaum et al. 1992; Kirschbaum y Tompkins 1990; Sheriff y Nambiar 1991). Estos resultados indican que la fertilización

con P mejoró el estado nutricional de las plantas más que la fertilización con N, lo que puede explicar el mayor efecto sobre el crecimiento de este tipo de fertilización. De todas maneras, la asociación entre nutrientes foliares y crecimiento varía marcadamente en *Eucalyptus globulus*, de acuerdo al sitio y a la edad de la planta (Judd et al. 1996b).

El contenido total de N fue mayor en las plantas fertilizadas con N que en las controles (Figura 3.5). Sin embargo, 72 días después de la plantación las plantas fertilizadas con N no recuperaron la totalidad del N aplicado. El contenido de P en las plantas aumentó con la fertilización con P, debido al aumento de la concentración de P en los tejidos y a la mayor materia seca acumulada (Figura 3.6). Es interesante notar que el contenido de N fue superior en plantas fertilizadas con P que en las fertilizadas con N. Como la fertilización con P incrementó la concentración de N en hojas, pero también el peso seco de las hojas, las plantas fertilizadas con P tuvieron mayor contenido total de N (Figura 3.5) y por lo tanto la absorción total de N fue mayor, aún en suelos con baja disponibilidad de N como son el arenoso y el mestizo. Sin embargo, las plantas fertilizadas con P fueron capaces de extraer más N del suelo que las plantas fertilizadas con N, a pesar de que no fueron suplementadas con N.

En plantaciones de híbridos de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* se ha reportado que si bien la fertilización con P no incrementó la concentración de N en los tejidos, incrementó cuatro veces la acumulación de N por hectárea debido al mayor crecimiento de los tratamientos fertilizados (Xu et al. 2002). En las plantas no fertilizadas de los experimentos realizados en esta tesis, el contenido total de N fue mayor en el suelo con mayor disponibilidad de nutrientes y menor en el suelo con menor disponibilidad de nutrientes, porque la absorción de nutrientes depende tanto de la demanda de la planta como de la habilidad del suelo para suplir esa demanda (Nambiar y Sands 1993). Pero la fertilización con P mejoró el estado nutricional y la

absorción de nutrientes en todos los suelos. En el suelo arenoso y el mestizo, se hubiera esperado una respuesta positiva a la fertilización con N, debido al bajo contenido de N de estos suelos. Pero sólo N1 y la fertilización con P incrementaron el crecimiento y la absorción de N. Por lo tanto, la fertilización con P, más que la de N, permitió a las plantas absorber N y S del suelo a pesar de la baja disponibilidad de nutrientes de estos suelos, probablemente debido al mayor desarrollo de raíces que incrementó el volumen de suelo explorado.

La mayor absorción de N con la sola aplicación de P es un factor a tener en cuenta en los planes silvícolas. Se ha reportado que los efectos de la fertilización al momento de la plantación continúan hasta la cosecha (Schönau 1977), por lo tanto, si la mayor absorción de N por árbol continúa a lo largo del ciclo forestal, la disponibilidad de N en el suelo se reduciría (Laclau et al. 2000). La mayor extracción de N que se realizaría con la cosecha de la madera (Fisher y Binkley 2000) podría afectar la productividad futura de estos suelos forestales en ausencia de aportes externos. Se hace imprescindible por lo tanto realizar estudios durante el ciclo completo de aplicaciones combinadas de ambos nutrientes y de métodos de cosecha y replantación, a fin de asegurar el mantenimiento de la dotación de nutrientes en estos suelos de elevada productividad de *Eucalyptus grandis*.

### **3.6. Conclusiones**

La fertilización con N y con P afecta el crecimiento en diferente magnitud según el tipo de suelo sobre el que crece la planta. Sin embargo, el análisis químico de la dotación de nutrientes del suelo no permite predecir los efectos sobre el crecimiento, debido a que la interacción entre nutrientes es compleja, y al fertilizar con un elemento



se produce consumo de lujo de algunos nutrientes y se tornan limitantes nutrientes que antes no lo eran.

La fertilización con P permitió mayor crecimiento que la fertilización con N sobre los tres suelos en estudio, a pesar de la baja dotación natural de N de los suelos arenoso y mestizo. Sobre estos suelos, la extracción de N del suelo se incrementó notablemente en las plantas fertilizadas con P.

Las concentraciones de nutrientes en los tejidos no reflejan necesariamente la disponibilidad de esos nutrientes en el suelo, y las mayores concentraciones en los tejidos no se asocian necesariamente con un mayor crecimiento de la planta.

#### **4. Efectos de la fertilización sobre la tolerancia al estrés hídrico en *Eucalyptus grandis***

## 4. Efectos de la fertilización sobre la tolerancia al estrés hídrico en *Eucalyptus grandis*

### 4.1. Resumen

La disponibilidad de agua y nutrientes controla el crecimiento de los árboles. La fertilización puede alterar la tolerancia al estrés por sequía a través de cambios en la partición de materia seca o la capacidad de realizar ajuste osmótico. El objetivo de este capítulo es determinar si la fertilización con N o P afecta las relaciones hídricas, y por lo tanto la tolerancia al estrés hídrico, en plantines de *Eucalyptus grandis*.

Se midió potencial hídrico antes del amanecer y al mediodía y se ajustaron curvas de presión-volumen de ramas terminales de árboles de *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) de una plantación de un año de edad fertilizada con N y con P. El potencial osmótico de las ramas terminales disminuyó con la fertilización con P. Para evaluar si la fertilización podría mejorar el ajuste osmótico bajo estrés, plantines de *Eucalyptus grandis* de 3 meses de edad fueron plantados en macetas que contenían el mismo tipo de suelo de la plantación previamente medida, y fueron fertilizados con N (1 g de urea) o con P (12 g de superfosfato triple de calcio). Las plantas fueron mantenidas a dos condiciones hídricas: a capacidad de campo y a  $-0,8$  MPa. Veinte días después se midió la conductancia estomática y se ajustaron curvas de presión-volumen. Se midió la acumulación y partición de materia seca y se calculó la transpiración media diaria y la eficiencia del uso del agua (EUA). La fertilización con P en condiciones de buena disponibilidad de agua incrementó la acumulación de solutos, lo que puede mejorar la tolerancia al estrés hídrico. De todas maneras, bajo estrés hídrico, las plantas no fertilizadas realizaron ajuste osmótico, mientras que las fertilizadas con P no

disminuyeron su potencial osmótico más que bajo condiciones de buena disponibilidad de agua. Estos resultados pueden explicar por qué la fertilización con P aumenta el crecimiento cuando el agua no es limitante, mientras que no tiene efecto benéfico bajo condiciones de estrés hídrico. Es importante remarcar que el ajuste osmótico, como otras estrategias de tolerancia al estrés por sequía, dependen de la fertilización aplicada y del tipo de suelo, y que no son una característica de la especie en cualquier ambiente, sino que son una respuesta a las condiciones de crecimiento.

## 4.2. Introducción

El crecimiento de los árboles está determinado por la disponibilidad de agua y nutrientes (Sands y Mulligan 1990; Stoneman et al. 1996; van den Driessche et al. 2003). La dotación natural de nutrientes en el suelo y la fertilización con N y con P afecta el crecimiento tal como se observó en los Capítulos 2 y 3 de esta tesis. Las plantas que crecen bajo condiciones de alta disponibilidad de nutrientes pueden exhibir una mayor capacidad de mantener el crecimiento, la conductancia estomática y la fotosíntesis durante períodos de sequía que plantas que crecen sobre sitios infértiles (Kleiner et al. 1992). La mayoría de las plantas leñosas pueden soportar períodos con déficit hídrico en el suelo, y, debido al sistema radical profundo, pueden aclimatarse a la falta de agua y sufrir estrés no letal (Osório et al. 1998), a pesar de que el crecimiento se reduce severamente por la sequía. Los cambios en la disponibilidad de agua afectan fuertemente el crecimiento y la fisiología de los *Eucalyptus*. Por ejemplo, la tasa de fotosíntesis es severamente limitada por la falta de agua y de nutrientes (Whitehead y Beadle 2004). Tanto la adición de N como de P estimula el crecimiento en los plantines de *Eucalyptus grandis*, aunque por diferentes mecanismos. El N tiene una mayor influencia en la tasa de crecimiento de los plantines a través de cambios en la partición de materia seca a las hojas y la manera en que esa materia seca se distribuye para interceptar la luz, más que en la tasa de ganancia de carbono por unidad de área foliar (Sheriff y Nambiar 1991). Por otro lado, el P modifica la tasa relativa de crecimiento a través de cambios en la fisiología de la hoja (esto es, área foliar específica y tasa de asimilación por unidad de área foliar) más que debido a cambios en la distribución de materia seca (Kriedemann y Cromer 1996). Los cambios en la partición de biomasa, el área foliar específica y la capacidad fotosintética por unidad de área foliar debido a la fertilización (Sands et al. 1992), pueden también alterar la tolerancia al estrés por déficit

hídrico (Sperry et al. 2002). Por ejemplo, los factores que permiten una mayor capacidad fotosintética por unidad de área foliar pueden también incrementar la eficiencia del uso del agua (EUA), de tal manera que la EUA puede variar ampliamente de acuerdo a las condiciones de crecimiento (Whitehead y Beadle 2004). Más aún, si la fertilización disminuye la partición de materia seca a las raíces e incrementa la partición hacia las hojas, puede reducir el acceso al agua en un suelo seco, y de esa manera incrementar la sensibilidad a la sequía (Sperry et al. 2002).

La reducción del crecimiento debido a la sequía es una causa importante en la reducción del rendimiento, pero la supervivencia de los individuos es igualmente importante en la productividad de la plantación (Pita y Prados 2001). La expansión actual de plantaciones a sitios con precipitaciones cercanas al límite de supervivencia de las especies, hace que la tolerancia al estrés hídrico de los plantines sea una cualidad importante (Sasse y Sands 1996; Whitehead y Beadle 2004).

El objetivo de este capítulo es analizar si la fertilización con N y con P afecta las relaciones hídricas en una plantación joven de *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden), y si la tolerancia al estrés hídrico es igualmente afectada por la fertilización en plantines de *Eucalyptus grandis*.

### **4.3. Materiales y métodos**

#### *4.3.1. Mediciones a campo*

Las mediciones fueron hechas en una plantación de un año de edad de *Eucalyptus grandis* en la provincia de Entre Ríos, una de las áreas más productivas para *Eucalyptus* en Argentina (Dalla Tea y Marcó 1996). El suelo es arenoso pardo oscuro (Fluventic Haplumbrept), de 70 cm de profundidad, dado que poseen sedimentos franco arcillosos a arcilloso arenosos de permeabilidad más lenta y mayor retención de humedad (Tasi y Bourband 1990). Las propiedades físicas y químicas de este suelo, localmente denominado mestizo, se dan en la Tabla 1. Sobre este suelo, *Eucalyptus grandis* produce  $505 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  en plantaciones de 10 años, la mayor productividad para esta especie en el área (Dalla Tea y Marcó 1996; Goya et al. 1997a). Los árboles fueron fertilizados 30 días después de la plantación con 120 gramos de urea (57,6 g de N) o 120 gramos de superfosfato triple de calcio (55,2 g de  $\text{P}_2\text{O}_5$ ) en parcelas de 49 individuos plantados a una densidad de 3m x 3m. Un año después de haber sido plantados se realizaron determinaciones en los árboles dominantes de cada parcela para evaluar si la fertilización modificó sus relaciones hídricas. Se midió el potencial hídrico al amanecer y al mediodía de 5 ramas terminales con una cámara de presión (Cochard et al. 2001) y la conductancia estomática en 5 hojas con un porómetro de flujo estacionario (Li-1600, Li-cor, Nebraska). Se ajustaron las curvas de presión-volumen de 5 ramas terminales cortadas al amanecer, midiendo el potencial hídrico y el contenido relativo de agua (CRA) a diferentes contenidos de agua de los tejidos (Tyree y Richter 1982). Las mediciones comenzaron luego de mantener las ramas con el extremo cortado en agua y cubiertas con bolsas plásticas durante dos horas con el objetivo de que alcanzaran el contenido de agua máximo (peso aturgencia máxima). Posteriormente, se dejó a las ramas transpirar libremente en el laboratorio y se midió el potencial hídrico y peso de las ramas (peso fresco) siete veces más durante la deshidratación. Luego de



completar las lecturas, el material se secó a estufa hasta peso constante (peso seco). Para cada lectura, el CRA se calculó como:

$$\text{CRA} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco} / \text{peso a turgencia máxima} - \text{peso seco}) * 100$$

Las curvas se ajustaron utilizando el programa Pressure-Volume Analysis Program (Paul J. Schulte, 1998, University of Nevada, Las Vegas), con una tolerancia al error de los parámetros de 0,01. El potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia, el potencial osmótico a turgencia máxima y el CRA en el punto de pérdida de turgencia fueron derivados de estas curvas.

#### 4.3.2. Experimento con plantines

Plantines de *Eucalyptus grandis* de tres meses de edad fueron transplantados con raíz cubierta en macetas de 4 litros que contenían el mismo tipo de suelo (mestizo) que la plantación donde se realizaron las mediciones previamente referidas. Las plantas fueron fertilizadas con N o con P. Las dosis aplicadas fueron las óptimas para este suelo de acuerdo al experimento de fertilización previo (Capítulo 2). El N se aplicó como 1 g de urea (46-0-0) (0,46 g of N) por maceta, mientras que el P se aplicó como 12 g de superfosfato triple de calcio (48-0-0) (5,76 g of P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>). Se incluyeron macetas sin fertilizar como controles. El fertilizante se aplicó en el momento del transplante, y el tratamiento de estrés hídrico comenzó 5 días después de la fertilización, para simular estrés hídrico en el momento del transplante. Diez macetas por tratamiento de fertilización fueron mantenidas con el suelo a capacidad de campo (-0,03 MPa) (no estresadas), mientras que a otras diez plantas por tratamiento se les mantuvo el suelo a -0,8 MPa durante todo el experimento (estresadas). Para prevenir la evaporación de agua

desde el suelo, las macetas se colocaron en bolsas plásticas que fueron rellenas con bolitas de poliestireno expandido, de tal forma que toda la superficie de la maceta quedó cubierta. Las macetas fueron pesadas tres o cuatro veces por semana durante los 20 días del tratamiento de estrés hídrico. Las plantas no estresadas fueron regadas día por medio hasta llegar a capacidad de campo, esto es el 11,15 % del contenido gravimétrico de agua del suelo. Las plantas estresadas fueron regadas hasta alcanzar  $-0,8$  MPa en el suelo, i.e., 4,15 % del contenido gravimétrico de agua (Figura 4.1).

La relación entre el contenido de agua gravimétrico y el potencial hídrico del suelo fue determinado con el método del plato de presión a presiones de balance de 0; 0,05; 0,1; 0,3 y 0,8 MPa (Richards et al. 1956).

El peso seco de las plantas fue medido al comienzo y al final del experimento, luego de secar el material a estufa  $60^{\circ}\text{C}$  hasta peso constante. El incremento en materia seca se calculó restando al peso total final, el peso total medio inicial. La transpiración media diaria se calculó considerando la diferencia en el peso de las macetas entre dos pesadas consecutivas y los días transcurridos entre las pesadas. La transpiración en base al peso de hojas fue calculada dividiendo la cantidad de agua transpirada durante los últimos cuatro días, por el peso seco de las hojas al final del experimento. La eficiencia del uso del agua (EUA) se calculó dividiendo el incremento en materia seca total por el peso de agua transpirada durante el experimento. El peso seco total de las plantas fue dividido en hojas, ramas, tallo principal y raíz, para analizar la partición de materia seca.

Al final del experimento, se midió conductancia estomática (con el LI-1600, Licor, Nebraska) de una hoja superior completamente expandida de seis plantas por tratamiento elegidas al azar. Se ajustaron curvas de presión-volumen, mediante la medición del CRA y del potencial hídrico de seis ramas terminales por tratamiento, con

la misma metodología descrita en el apartado de las mediciones realizadas en la plantación.

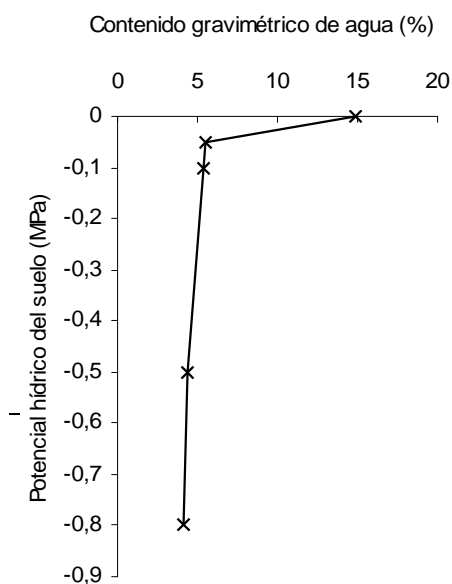
#### 4.4. Resultados

##### 4.4.1. Caracterización físico-química del suelo

El suelo posee moderado contenido de P y muy bajo contenido de N, C y capacidad de intercambio catiónico (Tabla 4.1). La textura del suelo es franco arenosa y posee por tanto baja capacidad máxima de retención de agua (Figura 4.1).

*Tabla 4.1. Características físicas y químicas del suelo mestizo usado en este capítulo. Los métodos usados para las determinaciones fueron: pH en agua 1:2,5 p/v, conductividad hidráulica en pasta de suelo, P por el método de Bray and Kurtz, C por el método de Walkley Black, N por microKjeldhal, y Ca, Mg, Na, K y cationes de intercambio (CEC) en acetato de amonio (pH=7) por absorción atómica.*

Clasificación USDA	Fluventic Haplumbrept
pH	6,3
Conductividad eléctrica (dS/m)	0,08
P (ppm)	5,84
C (%)	0,41
N total (%)	0,03
Ca (meq/100g)	2,14
Mg (meq/100g)	0,87
Na (meq/100g)	0,56
K (meq/100g)	0,35
CEC (meq/100g)	8,25
% arcilla	12,5
% limo	10,0
% arena	77,5
Textura	Franco arenoso
	1,48



*Figura 4.1. Relación entre el contenido gravimétrico de agua (% p/p) y el potencial hídrico del suelo (MPa) para el suelo utilizado en este capítulo (mestizo).*

#### 4.4.2. Efecto de la fertilización en las mediciones hídricas en la plantación

Las mediciones en la plantación fueron realizadas en un día soleado, con el suelo a capacidad de campo. La conductancia estomática fue similar para todos los tratamientos, tanto a la mañana temprano como al mediodía (Tabla 4.2). El CRA al amanecer fue mayor en las plantas fertilizadas con N que en las no fertilizadas, mientras que el CRA al mediodía no se modificó con la fertilización. El CRA al mediodía fue sustancialmente menor que el del amanecer en las plantas fertilizadas. Asimismo, el potencial hídrico de las hojas al amanecer fue mayor que el potencial hídrico al mediodía, aunque no se observaron efectos de la fertilización en estos parámetros (Tabla 4.2).

*Tabla 4.2. Conductancia estomática ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), CRA (%) y potencial hídrico (MPa) medidos temprano en la mañana y al mediodía, en una plantación de *Eucalyptus grandis* un año después de la plantación y fertilización con N (120 g de urea) y con P (120 g de superfosfato triple de calcio). Los valores son medias  $\pm$  error estándar ( $n=5$ ). Para cada parámetro, las medias seguidas de igual letra no difieren significativamente ( $p<0,05$ ). Las*

letras permiten comparar tanto los valores de la mañana y del mediodía, como los diferentes tratamientos de fertilización.

	Conductancia estomática		CRA		Potencial hídrico	
	Mañana	Mediodía	Mañana	Mediodía	Mañana	Mediodía
-F	269 ± 27 a	227 ± 11 a	86 ± 1 b	83 ± 2 b	-0,32 ± 0,06 a	-1,62 ± 0,13 b
+N	223 ± 15 a	216 ± 10 a	96 ± 1 a	84 ± 2 b	-0,29 ± 0,03 a	-1,55 ± 0,09 b
+P	237 ± 28 a	234 ± 14 a	91 ± 3 ab	84 ± 2 b	-0,29 ± 0,07 a	-1,77 ± 0,14 b

Todos los tratamientos tuvieron el mismo CRA en el punto de pérdida de turgencia, pero el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia y a turgencia máxima fue menor en las plantas fertilizadas con P que en las plantas no fertilizadas (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Relaciones hídricas en la plantación de *Eucalyptus grandis* de 1 año fertilizada con N (120 g de urea) o con P (120 g de superfosfato triple de calcio). Los valores derivan de las curvas de presión-volumen. Se ajustó una curva para cada tratamiento con los datos de las seis réplicas de cada tratamiento, con una tolerancia < 0,01.

	CRA en el punto de pérdida de turgencia (%)	Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia (MPa)	Potencial osmótico a turgencia máxima (MPa)
-F	81	-1,59	-1,25
+N	82	-1,65	-1,37
+P	81	-1,75	-1,41

#### 4.4.3. Fertilización y tolerancia al estrés hídrico en plantines

Las plantas fertilizadas con P tuvieron un menor potencial osmótico a turgencia máxima y en el punto de pérdida de turgencia, lo que puede permitirles extraer agua de suelos más secos. Esto nos indujo a examinar si la fertilización con P incrementa la tolerancia al estrés hídrico. En consecuencia, llevamos a cabo el experimento con plantines en macetas con el suelo mestizo de la plantación y dosis óptimas de fertilización (de acuerdo a los resultados del Capítulo 3).

La fertilización con P incrementó el crecimiento en plantas no estresadas, aunque la fertilización no tuvo un efecto promotor del crecimiento en las plantas estresadas (Tabla 4.4). El P tuvo un efecto mayor que el N en el crecimiento en plantas no estresadas. La partición de materia seca a las hojas fue mayor con la fertilización con P en ambas condiciones hídricas, mientras que la fertilización con N no incrementó la partición a las hojas en ninguna de las dos condiciones de disponibilidad hídrica. La relación tallo:total en condiciones de buena disponibilidad de agua no modificó con la fertilización. Esta relación aumentó en las plantas estresadas, tanto no fertilizadas como fertilizadas con P, con respecto a sus contrapartes no estresadas (Tabla 4.4). En ambos tratamientos de fertilización, la relación raíz:total fue mayor en plantas estresadas que en no estresadas, mientras que el estrés hídrico no modificó esta relación en plantas no fertilizadas. En las plantas estresadas, la fertilización con N incrementó la partición a la raíz. Por otro lado, la fertilización con P disminuyó la partición a la raíz en ambas condiciones de disponibilidad de agua.

Tabla 4.4. Acumulación de materia seca total durante el experimento y relaciones entre el peso seco de cada compartimiento y el peso seco total (ramas:total, hojas:total, tallo:total y raíz:total) para las plantas de *Eucalyptus grandis* no fertilizadas (-F) y fertilizadas con N (1g de urea) y P (12 g de superfosfato triple de calcio), estresadas y no estresadas. Los valores son medias  $\pm$  error estándar. Las medias seguidas de igual letra no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ).

	Acumulación de materia seca total (g)	ramas:total	hojas:total	tallo:total	raíz:total
No estresadas					
-F	9,96 $\pm$ 0,61b	0,07 $\pm$ 0,01c	0,40 $\pm$ 0,01b	0,21 $\pm$ 0,01c	0,32 $\pm$ 0,01b
+N	12,70 $\pm$ 0,60ab	0,10 $\pm$ 0,01b	0,37 $\pm$ 0,01bc	0,21 $\pm$ 0,01c	0,31 $\pm$ 0,01b
+P	16,72 $\pm$ 2,41a	0,16 $\pm$ 0,01a	0,45 $\pm$ 0,01a	0,23 $\pm$ 0,01abc	0,16 $\pm$ 0,01d

Estresadas					
-F	4,67 ± 0,52c	0,06 ± 0,01c	0,36 ± 0,01c	0,27 ± 0,01a	0,31 ± 0,01b
+N	4,34 ± 0,26c	0,06 ± 0,01c	0,36 ± 0,01c	0,23 ± 0,01bc	0,36 ± 0,01a
+P	2,22 ± 0,19c	0,08 ± 0,01bc	0,43 ± 0,02a	0,27 ± 0,01ab	0,22 ± 0,01c

La transpiración media diaria fue menor en plantas estresadas que en las no estresadas, y fue similar en todas las plantas estresadas, independientemente de la fertilización aplicada (Tabla 4.5). En condiciones de buena disponibilidad de agua, la transpiración fue mayor en las plantas fertilizadas que en las no fertilizadas. Las plantas no fertilizadas y estresadas tuvieron una mayor EUA, mientras que la fertilización disminuyó la EUA en las plantas estresadas a valores similares a los de las plantas no estresadas (Tabla 4.5). La fertilización no afectó la EUA en plantas no estresadas. El peso seco de las hojas explica el 80% de las variaciones en la transpiración diaria de las plantas durante los últimos cuatro días del experimento (Figura 4.2), indicando que la cantidad de hojas tiene una influencia grande en el uso de agua.

Figura 4.2. Relación entre el peso seco de hojas por planta de *Eucalyptus grandis* al final del experimento y la transpiración diaria de los últimos cuatro días del experimento

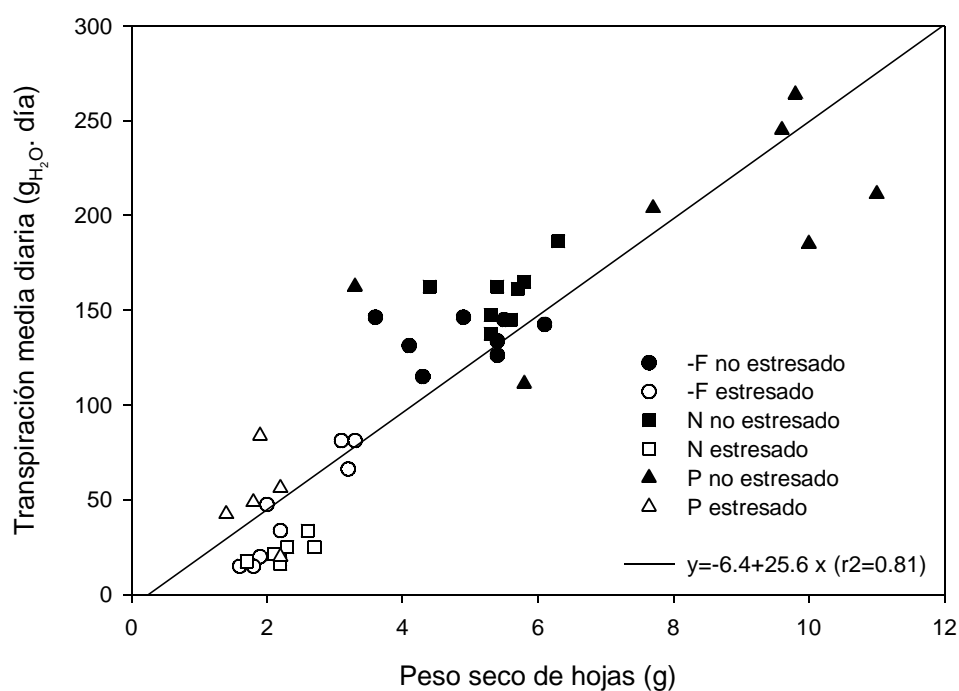


Tabla 4.5. Transpiración media diaria, eficiencia del uso del agua (EUA) y transpiración en base a peso seco de hojas para plantas de *Eucalyptus grandis* no fertilizadas (-F) y fertilizadas con N (1 g de urea) y P (12 g de superfosfato triple de calcio), estresadas y no estresadas. Los valores son medias  $\pm$  error estándar. Las medias seguidas de la misma letra no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ).

	Transpiración media diaria (g H <sub>2</sub> O día <sup>-1</sup> )	EUA (mg materia seca g agua transpirada <sup>-1</sup> )	Transpiración en base al peso seco de hojas (g agua g hoja <sup>-1</sup> )
No estresadas			
-F	57 $\pm$ 4 b	9 $\pm$ 1 b	28 $\pm$ 2 a
+N	84 $\pm$ 4 a	7 $\pm$ 1 b	29 $\pm$ 1 a
+P	100 $\pm$ 13 a	7 $\pm$ 1 b	26 $\pm$ 3 ab
Estresadas			
-F	17 $\pm$ 2 c	14 $\pm$ 2 a	17 $\pm$ 3 bc
+N	23 $\pm$ 2 c	9 $\pm$ 1 b	10 $\pm$ 1 c
+P	21 $\pm$ 2 c	5 $\pm$ 1 b	27 $\pm$ 6 ab

De todas maneras, la pérdida de agua expresada en base al peso seco de las hojas, fue mayor en todos los tratamientos no estresados que en las plantas estresadas no fertilizadas o fertilizadas con N (Tabla 4.5). Sorprendentemente, la pérdida de agua por gramo de peso seco de hoja en plantas fertilizadas con P, fue igual en plantas estresadas y no estresadas.

La fertilización no modificó la conductancia estomática en ninguna condición de disponibilidad hídrica, pero las plantas no estresadas tuvieron mayor conductancia estomática que las plantas estresadas (Tabla 4.6).

Tabla 4.6. Conductancia estomática de la hoja superior completamente expandida, para plantines de *Eucalyptus grandis* no fertilizadas (-F) y fertilizadas con N (1 g de urea) y P (12 g de superfosfato triple de calcio), estresadas y no estresadas. Las mediciones fueron realizadas al mediodía de un día despejado, en hojas superiores completamente expandidas. Los valores son medias  $\pm$  error estándar ( $n=6$ ). Las medias seguidas de igual letra no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ).

Conductancia estomática (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
---



No estresadas	-F	140	±	28 ab
	+N	230	±	35 a
	+P	186	±	48 a
Estresadas	-F	25	±	7 c
	+N	30	±	11 c
	+P	41	±	14 bc

El CRA en el punto de pérdida de turgencia fue similar en todos los tratamientos no estresados y fue mayor en las plantas estresadas. Este parámetro no fue afectado por la fertilización (Tabla 4.7). El potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia y a turgencia máxima fue mayor en las plantas no estresadas que en las estresadas, tanto en las plantas no fertilizadas como en las fertilizadas con N, indicando que estas plantas realizaron ajuste osmótico en respuesta al déficit hídrico del suelo. Contrariamente, en las plantas fertilizadas con P, el potencial osmótico no se modificó por el estrés hídrico (i.e., estas plantas no realizaron ajuste osmótico).

Tabla 4.7. Relaciones hídricas de las ramas foliosas de plantines de *Eucalyptus grandis* no fertilizadas (-F) y fertilizadas con N (1 g de urea) y P (12 g de superfosfato triple de calcio), con y sin estrés hídrico. Los datos derivan del análisis de las curvas de presión-volumen. Se ajustó una curva para cada tratamiento con los datos de las seis replicas ( $p < 0,01$ ).

	No estresadas	Estresadas
Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia (MPa)		
-F	-1,79	-2,09
+N	-1,77	-1,97
+P	-1,82	-1,79
Potencial osmótico a turgencia máxima (MPa)		
-F	-1,45	-1,88
+N	-1,40	-1,66
+P	-1,62	-1,62
CRA en el punto de pérdida de turgencia (%)		
-F	83	89
+N	83	90
+P	83	90

## 4.5. Discusión

### 4.5.1. Efectos de la fertilización en las relaciones hídricas de *Eucalyptus grandis* en una plantación

La fertilización con N y con P en el momento de la plantación tuvo un efecto moderado en el potencial hídrico de las hojas, el CRA y la conductancia estomática de los eucaliptos un año después de realizada la plantación. El potencial hídrico de las ramas disminuyó drásticamente entre la mañana temprano y el mediodía. Al mediodía el potencial hídrico y el CRA de todos los tratamientos estuvieron muy cerca al potencial osmótico y CRA del punto de pérdida de turgencia. Por lo tanto, las plantas de *Eucalyptus grandis* mostraron un comportamiento anisohídrico (Lambers et al. 1998), i.e., mantuvieron una conductancia estomática constante a expensas de disminuir el potencial hídrico de las hojas. La gran disminución en el potencial hídrico durante el curso de la mañana en plantas creciendo con abundante disponibilidad de agua en el suelo, sugiere que la conductividad del xilema no es suficiente para suplir el agua que se pierde por la transpiración de las hojas (Vander Willigen y Pammenter 1998). Esto puede ocasionar la pérdida de turgencia durante períodos sustanciales del día, particularmente bajo condiciones de alta demanda evapotranspirativa (Wullschlegel et al. 1998).

### 4.5.2. El crecimiento y la partición de materia seca afectados por la fertilización y el estrés hídrico en plantines

Las plantas de *Eucalyptus grandis* de la plantación de una año estaban cerca del punto de marchitamiento al mediodía, a pesar de que el suelo tenía una alta disponibilidad de agua, lo que implica que *Eucalyptus grandis* puede ser muy susceptible a déficit de agua en el suelo. La fertilización con P disminuyó el potencial

osmótico a turgencia máxima (Tabla 4.3), sugiriendo que estas plantas deberían tener la capacidad de tomar agua de suelos más secos, lo que podría mejorar su crecimiento bajo condiciones de estrés hídrico (Dichio et al. 2003). En el ensayo con plantines la fertilización con P aumentó el crecimiento bajo condiciones de buena disponibilidad hídrica, pero los efectos promotores del crecimiento de ambos fertilizantes fueron suprimidos en condiciones de poca disponibilidad de agua (Tabla 4.4). La fertilización es más efectiva bajo condiciones que no expongan a las plantas a estrés hídrico (Sands y Mulligan 1990; Stoneman et al. 1996), especialmente en eucaliptos de rápido crecimiento, como *Eucalyptus grandis*, que tiene pocas de las características de resistencia a la sequía común a otras especies de eucaliptos (Specht 1996). Encontramos una respuesta similar en un suelo arenoso, pero en un suelo arcilloso la fertilización con P incrementó el crecimiento aún en condiciones de estrés hídrico (Capítulo 5). Esto se debe probablemente a que el abastecimiento de nutrientes disminuye más, con una disminución en el contenido relativo de agua, en suelos de baja conductividad hidráulica que en suelos bien estructurados (Arya et al. 1999).

La fertilización y la disponibilidad de agua modificaron la partición de materia seca a las hojas y raíces. En general, la partición de materia seca a las raíces se incrementa en plantas estresadas. En un suelo más seco, un mayor sistema radical permite a las plantas tomar agua de un mayor volumen de suelo explorado (Sperry et al. 2002). Tanto en condiciones de no estrés como de estrés, la relación raíz:total fue menor en plantas fertilizadas con P que en plantas no fertilizadas o fertilizadas con N (Tabla 4.4). La fertilización con P en este tipo de suelo incrementó la absorción de N y S, e incrementó el contenido foliar de N, P y S (Capítulo 2). Por lo tanto, la disminución de la relación raíz:total es consistente con numerosos estudios que indican menores relaciones raíz:total en plantines creciendo en condiciones de alta disponibilidad de

nutrientes (Kirschbaum et al. 1992; Kriedemann y Cromer 1996). La partición de materia seca a las raíces depende tanto de la disponibilidad de nutrientes como de la de agua. Por lo tanto, la respuesta de las plantas al agregado de nutrientes y de agua puede comprometer la tolerancia a la sequía, especialmente en suelos de textura gruesa, en los que una mayor proporción de raíces es requerida para maximizar la extracción potencial de agua desde el suelo (Ewers et al. 2000).

#### *4.5.3. Transpiración y relaciones hídricas*

La transpiración fue mayor en plantas no estresadas que en las estresadas (Tabla 4.5). Es interesante remarcar que la transpiración media diaria fue similar a los valores encontrados en plantas creciendo por el mismo período de tiempo en otros dos tipos de suelo de textura diferente (esto es, un suelo arenoso y otro arcilloso) (Capítulo 5). Estos suelos difieren marcadamente en la cantidad de agua disponible a un potencial hídrico determinado. Por lo tanto, el hecho que la transpiración fue similar sobre los tres suelos implica que el potencial del suelo, y no su contenido de agua, controla la transpiración en esta especie. Diferencias no significativas estadísticamente en la acumulación de materia seca y en transpiración resultaron en una mayor EUA en plantas estresadas no fertilizadas que en plantas estresadas fertilizadas y en todas las no estresadas.

Se observó ajuste osmótico en las plantas no fertilizadas (Tabla 4.7). El ajuste osmótico permite a las plantas tomar agua de un suelo más seco y evitar el marchitamiento de los tejidos jóvenes, y por lo tanto mantener la expansión foliar (Osório et al. 1998). Como la transpiración media diaria fue similar para todos los tratamientos estresados (Tabla 4.5), la extracción de agua del suelo fue similar también, por lo tanto el ajuste osmótico permitió a las ramas de las plantas no fertilizadas mantener una mejor turgencia que las plantas fertilizadas. Esto resultó en un mayor

crecimiento con la misma tasa de transpiración, esto es, una mayor EUA (Tabla 4.5). Ajuste osmótico también fue observado en plantines de especies de *Eucalyptus*, en los cuales el potencial osmótico fue entre 0,23 y 0,53 MPa más bajo en condiciones de estrés hídrico que a capacidad de campo (Whitehead y Beadle 2004). La transpiración expresada en base al peso foliar disminuyó con el estrés en plantas no fertilizadas y fertilizadas con N, pero no en plantas fertilizadas con P. Por lo tanto, la fertilización con P parece impedir la capacidad de reducir el uso de agua en condiciones de déficit hídrico, parcialmente debido a que las plantas fertilizadas con P controlaron menos la apertura estomática que las plantas estresadas no fertilizadas y fertilizadas con N. En consecuencia, a pesar de que el uso del agua está determinado principalmente por la cantidad de hojas (Figura 4.2), la conductancia estomática puede ser importante en mantener el estatus hídrico por unidad de área foliar en el corto plazo (White et al. 2000). La fertilización con P parece suprimir el ajuste osmótico, a pesar de que el potencial osmótico a turgencia máxima en plantas no estresadas fue menor en plantas fertilizadas con P que en plantas no fertilizadas o fertilizadas con N. La falta de ajuste osmótico en plantas fertilizadas con P, unido al hecho que la fertilización con P disminuyó la partición de materia seca a las raíces e incrementó la partición a hojas, puede explicar por qué el crecimiento de las plantas fertilizadas con P fue el más afectado por el déficit hídrico del suelo. Ewers et al (2000) postulan que los cambios en la conductancia estomática, en la sensibilidad estomática al déficit de saturación del aire y en la extracción de agua debido a la fertilización y al riego se producen debido a cambios en la proporción de raíces con respecto a hojas, en la resistencia a la cavitación y en la conductividad específica del xilema.

#### **4.6. Conclusiones**

La fertilización con P en condiciones de buena disponibilidad de agua incrementa la acumulación de solutos. Pero, en condiciones de déficit hídrico en el suelo, las plantas no fertilizadas realizaron ajuste osmótico mientras que las plantas fertilizadas con P no lo hicieron. Más aún, las plantas fertilizadas con P destinaron más materia seca a las hojas y menos a las raíces, que sus contrapartes no fertilizadas o fertilizadas con N. Esto ayuda a explicar por qué la fertilización con P estimula el crecimiento cuando el agua no es limitante, pero este mismo tipo de fertilización no tiene efecto promotor en condiciones de baja disponibilidad de agua. De hecho, bajo sequías prolongadas, la mayor relación hojas:raíces de las plantas fertilizadas con P puede ser perjudicial para el crecimiento. Es importante enfatizar que el ajuste osmótico, así como otras estrategias para tolerar o evitar el estrés por sequía, depende de la fertilización y del tipo de suelo. Por lo tanto, la capacidad de ajuste osmótico parece no ser una capacidad de la especie independientemente del tipo de suelo y la disponibilidad de nutrientes, sino más bien una respuesta plástica a las condiciones de crecimiento. Esto es muy importante considerarlo en los programas de mejoramiento genético (Whitehead y Beadle 2004), porque las condiciones en que las selecciones son hechas afectan la expresión de potenciales respuestas al estrés hídrico. Considerando las prácticas de manejo, la fertilización en el momento de la plantación produce cambios en las relaciones hídricas (y posiblemente en la tolerancia a la sequía) que continúan al menos por un año.

**5. Interacción entre fertilización, tipo de suelo y  
tolerancia al estrés hídrico en *Eucalyptus grandis***

## 5. Interacción entre fertilización, tipo de suelo y tolerancia al estrés hídrico en *Eucalyptus grandis*

### 5.1. Resumen

El crecimiento de los árboles está principalmente controlado por la disponibilidad de agua y nutrientes. Muchos estudios han mostrado que la fertilización es más efectiva cuando los árboles no sufren estrés hídrico, y que la irrigación es más efectiva cuando la disponibilidad de nutrientes no es limitante. El objetivo de este capítulo es evaluar si la respuesta de plantines de *Eucalyptus grandis* al estrés hídrico es afectada por el tipo de suelo y la fertilización con nitrógeno (N) o con fósforo (P). Los plantines de *Eucalyptus grandis* fueron plantados en macetas que contenían dos tipos de suelo muy diferentes: un suelo arenoso y uno arcilloso. Las plantas fueron fertilizadas con N o con P, y algunas fueron estresadas hídricamente. La fertilización no afectó la reducción del crecimiento producida por el estrés hídrico en el suelo arenoso, mientras que en el suelo arcilloso, las plantas fertilizadas con P no disminuyeron tanto el crecimiento bajo estrés hídrico como las plantas no fertilizadas. La partición de materia seca a las raíces disminuyó con la fertilización en ambas condiciones hídricas sobre el suelo arenoso y en las no estresadas sobre el suelo arcilloso, pero aumentó en las plantas estresadas y fertilizadas con N sobre el suelo arcilloso. La eficiencia del uso del agua (EUA), i.e. los gramos de agua transpirados por gramo de materia seca acumulado, no se modificó por la fertilización ni por el estrés hídrico en el suelo arcilloso, a pesar de que se incrementó con la fertilización con P en plantas no estresadas sobre el suelo arenoso. El ajuste osmótico se observó sólo en plantas fertilizadas con P sobre el suelo arcilloso y en las plantas no fertilizadas sobre el suelo arenoso. El ajuste osmótico en las



plantas estresadas estuvo asociado a un incremento de la conductancia estomática. En consecuencia, las estrategias de tolerancia al estrés fueron alteradas por la fertilización según el tipo de suelo. La fertilización con P sería recomendable sobre suelos arcillosos a pesar de que las plantas puedan sufrir un moderado estrés hídrico, mientras que en los suelos arenosos, la fertilización con P sería recomendable sólo si una buena disponibilidad de agua puede ser asegurada.

## 5.2. Introducción

El agua y los nutrientes son dos de los factores más importantes que controlan el crecimiento de los árboles (Stoneman et al. 1996). En el Capítulo 4 se observó que la baja disponibilidad de agua impide un mayor crecimiento en respuesta a la fertilización y que las relaciones hídricas de los tejidos se modifican con la fertilización. Muchos estudios han mostrado que la fertilización es más efectiva cuando los árboles no están estresados, y que el riego es más efectivo cuando no existen limitaciones de nutrientes (Misra et al. 1998; Sands y Mulligan 1990).

Muchos factores ambientales interactúan con la baja disponibilidad de agua para determinar la reducción del crecimiento debido a la sequía (White et al. 1996). Las plantas han desarrollado varios mecanismos para tolerar el estrés hídrico, pero el costo de esos mecanismos puede diferir en términos de productividad (Pita y Prados 2001). Plantines de *Eucalyptus* y de otras especies sujetos a un moderado estrés hídrico durante un período prolongado, pueden responder desarrollando mayor proporción de raíces, menos hojas y más pequeñas o aumentando la concentración de solutos en las células de las hojas (Snowdon 2000). La fertilización puede afectar la tolerancia a la sequía a través de la modificación de la partición de materia seca, porque los árboles fertilizados invierten relativamente menos asimilados en raíces y más en hojas cuando los nutrientes no son limitantes (Sands y Mulligan 1990). Por lo tanto, cambios en la eficiencia del uso del agua y de los nutrientes pueden ser observados en plantas fertilizadas. Finalmente, la acumulación de solutos para disminuir el potencial agua, i.e. el ajuste osmótico (Dichio et al. 2003), puede permitir a las plantas mantener el gradiente de potencial favorable para la entrada de agua, a medida que el suelo se torna más seco. Este mecanismo permite a las plantas mantener la turgencia de las hojas indispensables para mantener los estomas abiertos y permitir el intercambio de gases y, por lo tanto, el

crecimiento (White et al. 2000). La capacidad de realizar ajuste osmótico puede depender de la disponibilidad de nutrientes, dado que se observó que plantines de roble fertilizados realizaban mayor ajuste osmótico que plantines con menor disponibilidad de nutrientes (Kleiner et al. 1992).

La fertilización en el momento de la plantación es una práctica habitual en las plantaciones de *Eucalyptus*, y según los resultados expuestos en el capítulo anterior, la fertilización puede afectar la tolerancia al estrés hídrico. El objetivo de este capítulo es analizar los efectos de la fertilización con N o con P en la respuesta de plantines de *Eucalyptus grandis* al estrés hídrico impuesto sobre dos tipos de suelo muy diferentes. Cambios en la distribución de materia seca, en la eficiencia del uso del agua, en la conductancia estomática y en el ajuste osmótico en respuesta al estrés hídrico, a la fertilización y al tipo de suelo fueron determinados.

### 5.3. Materiales y métodos

#### 5.3.1. Material vegetal y tipos de suelo

Plantines de *Eucalyptus grandis* de tres meses de edad fueron transplantados a macetas de 4 litros de capacidad (aproximadamente 6 kilos de suelo) que contenían uno de los dos tipos de suelo característicos de la provincia de Entre Ríos, una de las regiones de mayor productividad para eucaliptos en Argentina (Dalla Tea y Marcó 1996). Estos suelos son un suelo rojo arenoso profundo (Oxic Quartzipsamment, referido como “arenoso”) y un suelo negro arcilloso (Argiudolic Pelludert, denominado “arcilloso”). En estos suelos *Eucalyptus grandis* produce 328 y 256 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>, respectivamente, en plantaciones de 10 años de edad (Dalla Tea y Marcó 1996; Goya et al. 1997a). El suelo se extrajo de los 20 cm superficiales en la EEA INTA Concordia y

en una plantación de Forestal Argentina. El análisis químico de los suelos fue realizado utilizando los siguientes métodos: pH en agua 1:2,5 p/v, conductividad eléctrica en pasta de suelo, P por el método de Bray and Kurtz, carbono por el método de Walkley Black, N por microKjeldhal, y calcio, magnesio, sodio, potasio y capacidad de intercambio catiónico (CEC) en acetato de amonio (pH=7) por absorción atómica (Departamento de Suelos, FAUBA, Universidad de Buenos Aires, Argentina). Para cada tipo de suelo se confeccionaron curvas relacionando el contenido gravimétrico de agua y el potencial hídrico del suelo, con el objetivo de conocer el contenido relativo de humedad al cual el potencial alcanza  $-0,03$  (no estresadas) y  $-0,8$  Mpa (estresadas). Las curvas fueron ajustadas midiendo el contenido gravimétrico de agua que equilibraban presiones de 0; 0,05; 0,1; 0,3; 0,5 y 0,8 MPa de acuerdo con el método del plato de presión (Richards et al. 1956).

### *5.3.2. Fertilización y tratamientos de déficit hídrico*

Las plantas fueron asignadas al azar a cada tratamiento de interacción fertilización/disponibilidad de agua. Diez plantas fueron incluidas en cada tratamiento. Los eucaliptos plantados sobre cada tipo de suelo fueron fertilizados con N o con P. Las dosis aplicadas fueron las óptimas elegidas en base a los resultados del capítulo 2. El N fue aplicado como 1 y 2 g de urea (46-0-0) por planta (correspondiendo a 0,46 y 0,92 g de N) en el suelo arenoso y arcilloso, respectivamente. El P fue aplicado como 6 g de super fosfato triple de calcio (48-0-0) en el arenoso (2,88 g de  $PO_5$ ) y como 12 g del mismo fertilizante en el suelo arcilloso (5,76 g de  $PO_5$ ). Diez plantas control sin fertilización fueron incluidas en cada tipo de suelo y nivel de disponibilidad de agua. La fertilización se realizó en el momento del transplante, y los tratamientos de disponibilidad de agua comenzaron 5 días más tarde, simulando estrés hídrico en el

post-transplante. Con el objetivo de alcanzar el mismo nivel de estrés en ambos suelos, el suelo de las macetas de los tratamientos estresados fue mantenido a  $-0,8$  MPa durante el experimento, mientras que las macetas correspondientes a los tratamientos no estresados fueron mantenidas a capacidad de campo ( $-0,03$  MPa). Para evitar la evaporación de agua del suelo, las macetas se colocaron dentro de bolsas de polietileno llenas de bolitas de poliestireno expandido, que cubrían la parte superior y los laterales de cada maceta. Las macetas fueron pesadas día por medio durante 20 días. Luego de cada pesada, las macetas fueron regadas hasta alcanzar el contenido de humedad de suelo correspondiente a cada tratamiento. Por lo tanto, a las plantas no estresadas se las llevó a capacidad de campo, esto es 6,4 % del contenido gravimétrico de agua en el suelo arenoso y 39,4% en el arcilloso. Las plantas estresadas fueron regadas para alcanzar sólo  $-0,8$  MPa, esto es, 1,5 % del contenido gravimétrico de agua en el suelo arenoso y 28,4 % en el arcilloso (Figura 5.1). La interferencia por el cambio en el peso de las plantas fue despreciable y no fue tenido en cuenta en los cálculos.

El experimento se llevó a cabo al aire libre, durante noviembre y diciembre (fines de la primavera y comienzos del verano). El peso seco inicial de las plantas fue medido al comienzo del experimento en 10 plantas elegidas al azar del conjunto de plantas que se disponían para comenzar el experimento. Al final del experimento, todas las plantas de cada tratamiento ( $n=10$ ) fueron utilizadas para determinar el peso seco final. El material vegetal fue secado en estufa a  $60\text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta peso constante. El incremento total en el peso seco se calculó restando al peso seco total final menos el peso seco total medio inicial. La transpiración diarias se calculó por la diferencia de peso de las macetas entre dos pesadas consecutivas. La eficiencia del uso del agua (EUA) se calculó dividiendo el incremento total en peso seco por el peso de agua

transpirada durante el experimento. Para evaluar la partición de materia seca, el peso seco total fue dividido en hojas, ramas, tallo principal y raíz.

### *5.3.3. Conductancia estomática y curvas de presión-volumen*

Al final del experimento, o sea 20 días después del comienzo del tratamiento de déficit hídrico, se midió conductancia estomática en seis plantas por tratamiento elegidas al azar. La mañana siguiente, se determinaron las curvas de presión-volumen en ramas de seis plantas elegidas al azar. La conductancia estomática de hojas superiores completamente expandidas fue medida al mediodía de un día despejado con un porómetro de flujo estacionario (LI-1600, Licor, USA). Las curvas de presión-volumen fueron realizadas midiendo el contenido relativo de agua (CRA) a diferentes valores de potencial hídrico de seis ramas terminales de cada tratamiento (Tyree y Richter 1982). El potencial hídrico de las ramas se determinó con una cámara de presión (Cochard et al. 2001), y luego de cada medida de potencial hídrico las ramas fueron pesadas (peso fresco) para calcular posteriormente el CRA. Las mediciones comenzaron temprano a la mañana luego de cortar las ramas de las plantas. Luego de la primera medición, las ramas fueron mantenidas durante dos horas con los extremos cortados en agua y cubiertas con bolsas de polietileno para que alcanzaran la máxima hidratación (peso a turgencia máxima) y realizar así una nueva medición. Posteriormente, se realizaron dos medidas más, luego de dejar transpirar libremente las ramas en el laboratorio durante una y dos horas. Luego de realizar todas las mediciones, las ramas fueron llevadas a estufa hasta peso constante (peso seco) para determinar el CRA. Para cada lectura, el CRA fue calculado con la siguiente ecuación:

$$\text{CRA} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco} / \text{peso a turgencia máxima} - \text{peso seco}) * 100$$

Las curvas fueron ajustadas usando el programa Pressure-Volume Analysis Program (Paul J. Schulte, 1998, University of Nevada, Las Vegas), con una tolerancia de 0.01 para el error de los parámetros. El potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia, el potencial osmótico a turgencia máxima y el CRA en el punto de pérdida de turgencia fueron derivados de estas curvas.

Los datos fueron analizados con ANOVA con la dosis de fertilización y el nivel de estrés como factores principales. Las medias se compararon mediante el test de Tukey ( $p < 0,05$ ).

## **5.4. Resultados**

### *5.4.1. Análisis de suelos*

Los dos suelos utilizados en este experimento poseen propiedades físicas y químicas muy diferentes, como asimismo poseen diferente capacidad de retención de agua. El suelo arcilloso tiene alto contenido de C, P y N, como así también alta disponibilidad de Ca, Mg y K y una alta capacidad de intercambio catiónico (CEC), mientras que el suelo arenoso posee una dotación muy baja de estos nutrientes (Tabla 5.1).

La textura de ambos suelos es muy diferente, como puede observarse por las proporciones de arena, limo y arcilla. El suelo arcilloso tiene una mayor capacidad máxima de retención de agua y retiene mayor cantidad de agua que el suelo arenoso a igual potencial hídrico (Figura 5.1). En resumen, el suelo arcilloso tiene mayor disponibilidad de nutrientes y mayor capacidad de retención de agua que el suelo arenoso.

Tabla 5.1. Características físicas y químicas de los 20 cm superficiales de los dos suelos utilizados en este capítulo. Los métodos utilizados para realizar las determinaciones son: pH en agua (1:2.5), conductividad eléctrica en pasta de suelo, P por el método de Kurtz and Bray, carbono por el método de Walkely Black, N por microKjeldhal, y Ca, Mg, Na, K y capacidad de intercambio catiónico (CEC) en acetato de amonio (pH=7) con lectura por absorción atómica.

Nombre local	Arenoso	Arcilloso
Clasificación USDA	Oxic Quartzipsamment	Argiudolic Pelludert
PH	6,44	6,92
Conductividad eléctrica (dS/m)	0,08	0,9
P (ppm)	3,74	7,99
C (%)	0,45	1,67
Total N (%)	0,03	0,15
Ca (meq/100g)	1,78	18,12
Mg (meq/100g)	0,46	1,65
Na (meq/100g)	0,23	0,33
K (meq/100g)	0,31	1,14
CEC (meq/100g)	6,95	23,14
% arcilla	7,5	42,5
% limo	5	27,5
% arena	87,5	30
Textura	sand	silt clay loam
Densidad aparente (g cm <sup>-3</sup> )	1,60	0,97

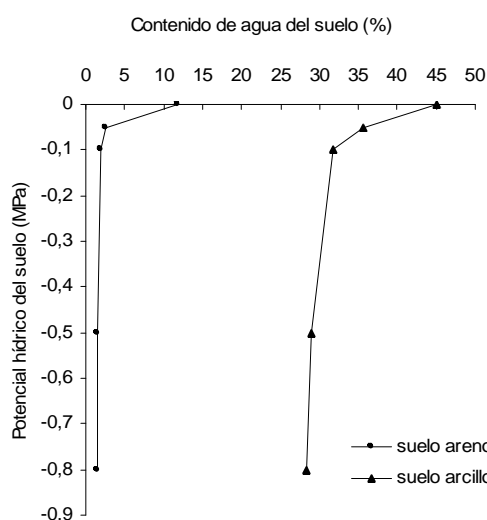


Figura 5.1. Relación entre el contenido de agua en el suelo (% p/p) y el potencial hídrico del suelo (MPa) para los suelos arenoso y arcilloso.

#### 5.4.2. Crecimiento y eficiencia del uso del agua

La acumulación total de materia seca fue 56-64% más baja en plantas que sufrieron estrés por déficit hídrico con respecto a las no estresadas, en ambos suelos, indicando que las plantas sufrieron un estrés moderado. La fertilización produjo un

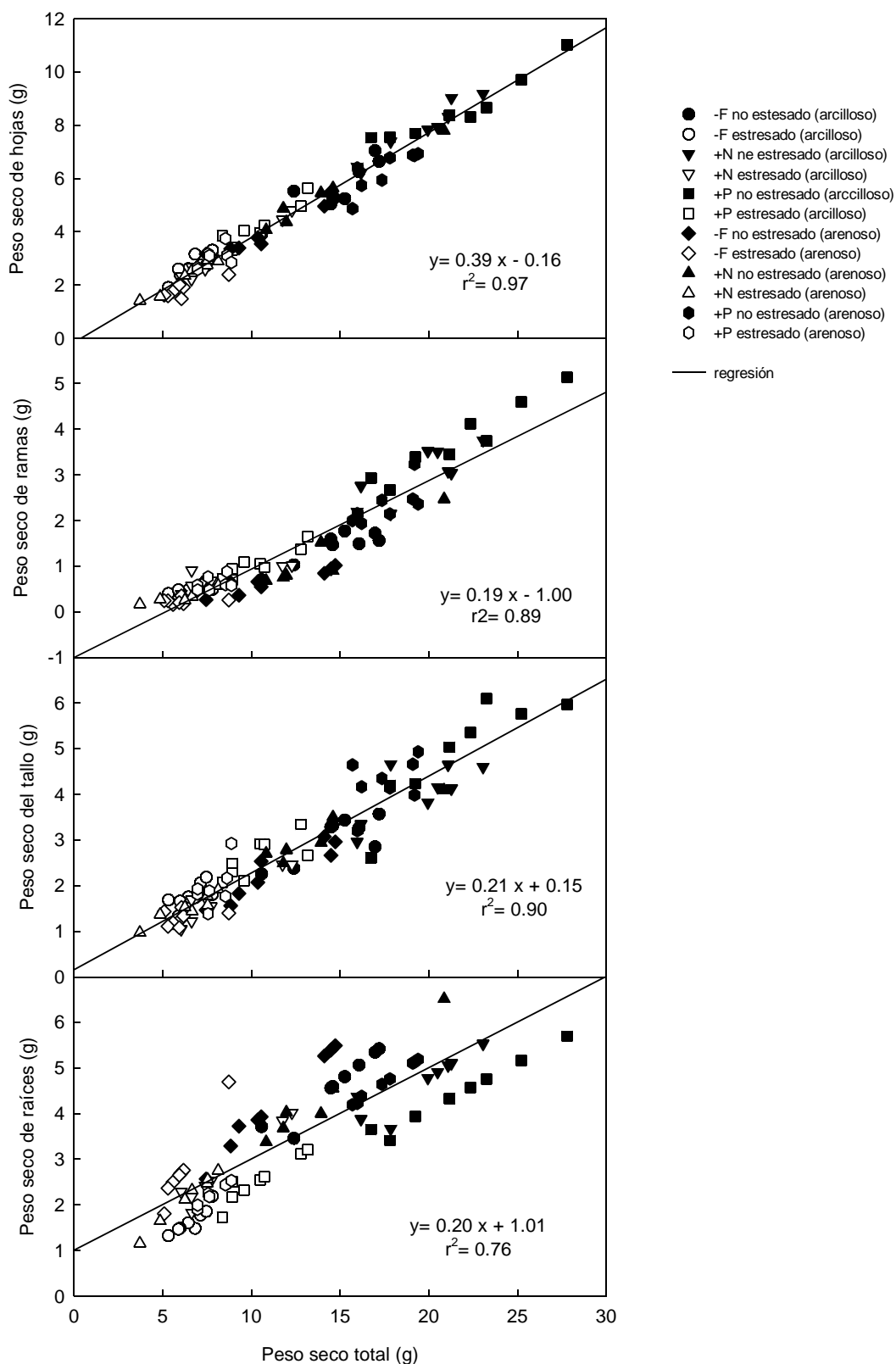


incremento en la acumulación de materia seca en las plantas no estresadas sobre los dos suelos (a pesar que las diferencias no fueron significativas para N sobre el suelo arenoso) (Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Acumulación de materia seca entre el inicio y el final del experimento y relación raíz:total para las plantas de *Eucalyptus grandis* no fertilizadas (-F) y fertilizadas (+N y +P) sobre los dos tipos de suelo, con y sin estrés hídrico. Los valores son medias  $\pm$  error estándar. Para cada tipo de suelo, los valores seguidos por la misma letra no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ).

		Materia seca total (g)	Hojas: total	Ramas: total	Tallo: total	Raíz: total
Arenoso	No estresadas					
	-F	9,30 $\pm$ 1,00 bc	0,37 $\pm$ 0,01 a	0,06 $\pm$ 0,01 bc	0,20 $\pm$ 0,01 a	0,37 $\pm$ 0,01 b
	+N	12,06 $\pm$ 1,49 ab	0,36 $\pm$ 0,01 a	0,08 $\pm$ 0,01 b	0,22 $\pm$ 0,01 a	0,31 $\pm$ 0,01 cd
	+P	15,66 $\pm$ 0,54 a	0,38 $\pm$ 0,01 a	0,13 $\pm$ 0,01 a	0,24 $\pm$ 0,01 a	0,27 $\pm$ 0,01 e
	Estresadas					
	-F	4,18 $\pm$ 0,40 d	0,30 $\pm$ 0,01 b	0,04 $\pm$ 0,01 c	0,21 $\pm$ 0,01 a	0,45 $\pm$ 0,02 a
Arcilloso	+N	4,45 $\pm$ 0,60 d	0,37 $\pm$ 0,01 a	0,06 $\pm$ 0,01 bc	0,24 $\pm$ 0,01 a	0,34 $\pm$ 0,01 c
	+P	5,94 $\pm$ 0,30 cd	0,38 $\pm$ 0,01 a	0,08 $\pm$ 0,01 b	0,25 $\pm$ 0,02 a	0,28 $\pm$ 0,01 de
	No estresadas					
	-F	12,76 $\pm$ 0,80 b	0,38 $\pm$ 0,01 ab	0,09 $\pm$ 0,01 b	0,21 $\pm$ 0,01 b	0,32 $\pm$ 0,01 a
	+N	17,55 $\pm$ 0,90 a	0,40 $\pm$ 0,01 ab	0,15 $\pm$ 0,01 a	0,21 $\pm$ 0,01 b	0,24 $\pm$ 0,01 b
	+P	19,76 $\pm$ 1,32 a	0,40 $\pm$ 0,01 ab	0,17 $\pm$ 0,01 a	0,22 $\pm$ 0,01 ab	0,20 $\pm$ 0,01 c
	Estresadas					
	-F	4,67 $\pm$ 0,30 d	0,41 $\pm$ 0,01 a	0,07 $\pm$ 0,01 b	0,27 $\pm$ 0,01 a	0,25 $\pm$ 0,01 b
	+N	6,42 $\pm$ 0,97 cd	0,37 $\pm$ 0,01 ab	0,09 $\pm$ 0,01 b	0,21 $\pm$ 0,01 b	0,33 $\pm$ 0,01 a
	+P	8,43 $\pm$ 0,63 c	0,40 $\pm$ 0,01 ab	0,10 $\pm$ 0,01 b	0,25 $\pm$ 0,01 ab	0,24 $\pm$ 0,01 b

Figura 5.2. Regresiones entre peso seco total y el peso seco de hojas, ramas, tallo y raíces de *Eucalyptus grandis* considerando todos los tratamientos juntos ( tipo de suelo, fertilización y disponibilidad de agua).



La adición de N no produjo incremento en la acumulación de materia seca en el suelo arenoso, mientras que la fertilización con P incrementó el crecimiento en las plantas no estresadas y aún en las plantas estresadas sobre el suelo arcilloso (Tabla 5.2).

La partición de materia seca hacia hojas y tallo no varió ni con el estrés ni con los fertilizantes (Tabla 5.2). Por lo tanto, se observó una buena relación lineal entre el peso seco total y el peso seco de hojas y de tallo cuando se consideraron todos los tratamientos juntos (tipos de suelo, de fertilización y de estrés) (Figura 5.2). Si bien la relación lineal entre materia seca total y materia seca de ramas es positiva, la mayor ramificación observada con la fertilización de P en condiciones de buena disponibilidad de agua no se observó en condiciones de déficit hídrico (Tabla 5.2).

La relación linear no fue tan fuerte entre la materia seca total y la materia seca de las raíces (Figura 5.2). La fertilización con N y con P disminuyó la relación entre los pesos secos raíz:total en plantas no estresadas de ambos suelos. En el suelo arenoso, la fertilización también redujo la relación raíz:total en las plantas estresadas (Tabla 5.2). En el suelo arcilloso, bajo stress hídrico, la fertilización con N incrementó la partición de materia seca a las raíces, mientras que la fertilización con P no modificó la relación raíz:total. Por lo tanto, en general, la fertilización tendió a disminuir la relación raíz:total.

La transpiración diaria fue tres veces mayor en plantas no estresadas que en plantas estresadas, sobre ambos suelos (Tabla 5.3). La fertilización aumentó la transpiración diaria en las plantas no estresadas sobre ambos suelos. De todas maneras, en el suelo arcilloso la fertilización no modificó la eficiencia del uso del agua (EUA) en plantas estresadas ni en no estresadas, porque el aumento en la transpiración diaria se relacionó con una mayor acumulación de materia seca (Tablas 5.2 y 5.3). En las plantas estresadas en el suelo arcilloso, la fertilización con N incrementó la transpiración. En las

plantas estresadas en el suelo arenoso, la fertilización no afectó la transpiración diaria ni la EUA. Sin embargo, sobre este suelo la fertilización con P incrementó la EUA en plantas no estresadas.

Tabla 5.3. Transpiración media diaria y eficiencia del uso del agua (EUA) para las plantas de *Eucalyptus grandis* no fertilizadas (-F) y fertilizadas (+N y +P) sobre los dos tipos de suelo, con y sin estrés hídrico. Los valores son medias  $\pm$  error estándar. Para cada tipo de suelo, los valores seguidos de igual letra no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ).

		Transpiración media diaria (g d <sup>-1</sup> )		EUA (mg materia seca g agua <sup>-1</sup> )	
		No estresadas	Estresadas	No estresadas	Estresadas
Arenoso	-F	82 $\pm$ 2 b	30 $\pm$ 2 c	5 $\pm$ 0,6 b	6 $\pm$ 0,4 ab
	N	100 $\pm$ 7 a	37 $\pm$ 3 c	6 $\pm$ 0,5 ab	7 $\pm$ 0,6 ab
	P	101 $\pm$ 5 a	35 $\pm$ 2 c	7 $\pm$ 0,5 a	8 $\pm$ 0,6 a
Arcilloso	-F	69 $\pm$ 4 b	24 $\pm$ 2 d	10 $\pm$ 0,8 b	10 $\pm$ 1,1 ab
	N	122 $\pm$ 5 a	39 $\pm$ 2 c	8 $\pm$ 0,5 b	9 $\pm$ 1,3 b
	P	103 $\pm$ 6 a	31 $\pm$ 2 cd	10 $\pm$ 1,0 ab	15 $\pm$ 1,6 a

#### 5.4.3. Conductancia estomática y ajuste osmótico

La conductancia estomática fue 2,5 - 8 veces menor en las plantas estresadas que en las no estresadas (Tabla 5.4).

La fertilización no modificó la conductancia estomática en las plantas no estresadas, pero en las estresadas hubo una tendencia (aunque no significativa) de la fertilización a disminuir la conductancia estomática en el suelo arenoso, y a aumentarla en el suelo arcilloso.

Tabla 5.4. Conductancia estomática al mediodía de la hoja superior completamente expandida para las plantas de *Eucalyptus grandis* no fertilizadas (-F) y fertilizadas (+N y +P) sobre los dos tipos de suelo,

con y sin estrés hídrico. Los valores son medias  $\pm$  error estándar. Para cada tipo de suelo, los valores seguidos de igual letra no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ).

		Conductancia estomática ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	
		No estresadas	Estresadas
Arenoso	-F	138,19 $\pm$ 16,44 ab	60,85 $\pm$ 13,75 bc
	N	261,57 $\pm$ 45,74 a	35,77 $\pm$ 11,23 c
	P	158,77 $\pm$ 27,24 ab	32,89 $\pm$ 8,97 c
Arcilloso	-F	176,69 $\pm$ 21,79 a	19,37 $\pm$ 7,15 b
	N	190,90 $\pm$ 39,65 a	44,74 $\pm$ 12,26 b
	P	277,71 $\pm$ 58,68 a	44,21 $\pm$ 6,69 b

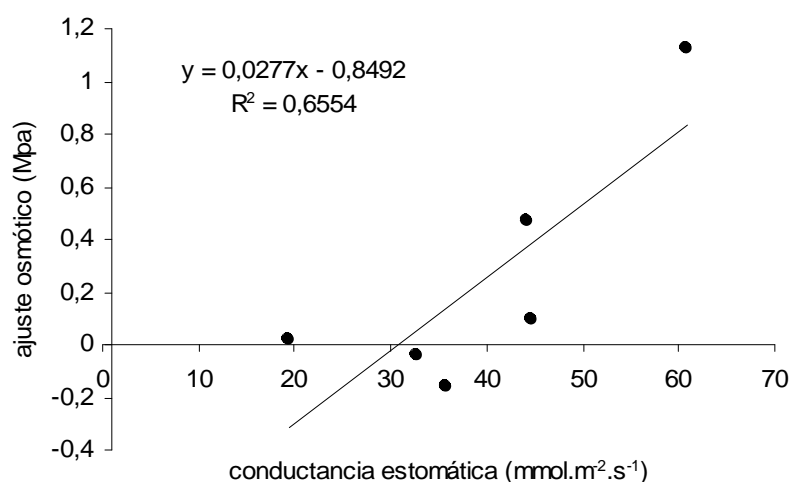
En el suelo arenoso, el potencial osmótico a turgencia máxima, el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia y el CRA en el punto de pérdida de turgencia disminuyó en las plantas estresadas no fertilizadas, mientras que en las fertilizadas estos parámetros no fueron afectados por el estrés (Tabla 5.5). Por lo tanto, en el suelo arenoso hay evidencias de ajuste osmótico en las plantas estresadas y no fertilizadas, pero no en las plantas estresadas y fertilizadas. En el suelo arcilloso, el potencial osmótico a turgencia máxima, el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia y el CRA en el punto de pérdida de turgencia no se modificaron con el estrés en las plantas no fertilizadas ni en las fertilizadas con N, mientras que las plantas fertilizadas con P realizaron ajuste osmótico. Se observó una buena correlación ( $R^2 = 0,64$ ) entre conductancia estomática y grado de ajuste osmótico en las plantas estresadas (Figura 5.3).

Tabla 5.5. Relaciones hídricas en ramas terminales de plantas de *Eucalyptus grandis* no fertilizadas (-F) y fertilizadas (N y P) en los dos tipos de suelo, con y sin estrés hídrico. Los datos derivan de los análisis de las curvas de presión-volumen. Se ajustó una curva para cada tratamiento ( $p < 0,01$ ) con los datos de todas las réplicas ( $n = 6$ ) de cada tratamiento.

Potencial osmótico a	Potencial osmótico en el	CRA en el punto de
----------------------	--------------------------	--------------------

		turgencia máxima (MPa)		punto de pérdida de turgencia (MPa)		pérdida de turgencia (%)	
		No estresadas	Estresadas	No estresadas	Estresadas	No estresadas	Estresadas
Arenoso	-F	-1,27	-2,39	-1,45	-2,76	91,8	74,8
	N	-1,48	-1,32	-1,64	-1,74	89,1	83,3
	P	-1,37	-1,33	-1,70	-1,71	83,8	85,2
Arcilloso	-F	-1,56	-1,58	-1,93	-2,00	82,1	83,8
	N	-1,26	-1,35	-1,61	-1,57	84,9	87,8
	P	-1,25	-1,72	-1,62	-2,16	83,9	78,5

Figura 5.3. Relación entre ajuste osmótico (i.e., disminución del potencial osmótico a turgencia máxima) y conductancia estomática en *Eucalyptus grandis* para los valores medios de los tratamientos de fertilización con N y con P y los controles sin fertilizar en los suelos arenoso y arcilloso. Los datos son reelaboración de los valores presentados en la Tabla 4 y en la Tabla 5.



## 5.5. Discusión

### 5.5.1. Efectos de la fertilización y de la disponibilidad de agua en el crecimiento y en la eficiencia del uso del agua

El moderado estrés hídrico aplicado redujo el crecimiento alrededor de un 50% en ambos tipos de suelo. Períodos de sequía que produzcan potenciales hídricos en los suelos de  $-0,8$  MPa son habituales en plantaciones en condiciones naturales (Dye 1996;

O'Grady et al. 1999; Stoneman et al. 1996). A pesar de que el suelo arenoso y el arcilloso son marcadamente diferentes en términos de textura y capacidad de almacenaje de agua, la imposición de un estrés de  $-0,8$  MPa redujo el crecimiento en una magnitud similar en ambos tipos de suelo. La fertilización no fue efectiva para promover el crecimiento en el suelo arenoso bajo condiciones de estrés, mientras que en el suelo arcilloso la fertilización con P promovió el crecimiento aún en condiciones de estrés. Estas diferencias entre suelos sugieren que hay una mayor dificultad para absorber nutrientes en condiciones de baja disponibilidad de agua, en el suelo arenoso con respecto al arcilloso. La absorción de nutrientes depende de la demanda de la planta y de la habilidad del suelo para abastecer esa demanda (Nambiar y Sands 1993). La tasa de abastecimiento en el suelo arenoso debe ser baja porque la conductividad hidráulica de un suelo disminuye más marcadamente en suelos arenosos que en suelos arcillosos a bajos contenidos de agua (Arya et al. 1999). La baja disponibilidad de otros nutrientes en el suelo arenoso (Tabla 5.1) puede también contribuir a eliminar los efectos benéficos de la fertilización con P o con N en este tipo de suelo.

La relación entre el área de raíces con respecto al área foliar de una planta definirá si la mayor restricción al flujo de agua en el continuo suelo-planta se da por limitaciones a nivel de la rizosfera o por limitaciones en la conductividad del xilema. Una misma especie tiene un potencial de extracción de agua de suelo determinado, por debajo del cual no puede extraer más agua. Si la planta incrementa el área de raíces con respecto al de hojas, puede extraer agua del suelo con potencial más negativo hasta un límite del cual no puede bajar. Las plantas en general presentan la proporción de raíces con respecto a las hojas necesaria para que la extracción pueda realizarse desde potenciales lo más bajo posibles. Cada relación entre el área de las raíces y el área foliar tornará limitante la conductividad hidráulica a nivel de la rizosfera o la conductividad

hidráulica del xilema según el tipo de suelo. La relación crítica entre el área de la raíz y el área de las hojas que torna limitante la conductividad a nivel de la rizosfera a la del xilema, depende de la textura del suelo. Por encima de ese valor crítico, las mayores limitaciones pasan a estar a nivel del xilema. En suelos de textura más gruesa, como los arenosos, la relación por debajo de la cual las restricciones a nivel de la rizosfera son limitantes, debe ser mayor que la necesaria en suelos con textura más fina, como los suelos francos (Sperry et al. 1998). Si bien en el experimento de este capítulo no se midió el área de raíces, la relación entre el peso seco de las raíces y el peso seco total fue mayor en el suelo arenoso. Esto indica que sobre este tipo de suelo la mayor materia seca destinada a las raíces posiblemente permitió reducir las restricciones hidráulicas a nivel de la rizosfera, que hubieran sido mayores si la partición de materia seca hubiese sido similar a la encontrada en el suelo arcilloso. Ewers et al. (2000) observaron que los árboles incrementaron la profundidad de las raíces, la vulnerabilidad del xilema y la relación de área de raíces con respecto al área foliar en un suelo arenoso con respecto a un suelo franco, de tal manera de mantener una alta proporción de agua extraída desde los dos tipos de suelo.

En general, EUA fue mayor en las plantas que crecieron sobre el suelo arcilloso que las del suelo arenoso, probablemente por la mayor disponibilidad de nutrientes, y por lo tanto, mayor crecimiento, en el suelo arcilloso. El estrés hídrico no afectó la EUA. En general, los efectos del estrés hídrico en la EUA son variados, ya que la fotosíntesis, la respiración y la transpiración están involucrados en este parámetro, y pueden afectarlo en diferente magnitud dependiendo de las condiciones ambientales (Sands y Mulligan 1990). Las diferencias observadas en EUA entre los tratamientos no se deben a diferencias en la partición de materia seca hacia los órganos transpirantes (esto es, las hojas, Figura 5.2). La disponibilidad de agua fue mayor en el suelo arcilloso



que en el arenoso, por lo tanto es posible que el estrés se haya desarrollado más lentamente, permitiendo a las plantas ajustar el uso de agua a la disponibilidad decreciente de agua en el suelo (Choné et al. 2001). La menor EUA en el suelo arenoso puede deberse también al mayor costo energético para absorber nutrientes desde una solución de suelo muy diluida. La composición de la savia del xilema tiende a mantenerse constante independientemente de las propiedades del suelo, por lo tanto, los árboles que crecen sobre suelos pobres deben destinar más energía a mantener la concentración del xilema relativamente constante, a costas de reducir el crecimiento (Smith y Shortle 2001). En el suelo arenoso, la relación raíz:total fue muy elevada en plantas no fertilizadas, lo que refleja un incremento de la energía destinada a absorber nutrientes. Una disminución en la materia seca acumulada en las raíces con la fertilización fue observada en plantines de *Pinus radiata*, *Pseudotsuga menziesii* y *Pinus taeda* (Sands y Mulligan 1990). Como fue descrito para *Pinus radiata* (Sands y Mulligan 1990), la fertilización con P incrementó la EUA en plantas no estresadas en el suelo arenoso, probablemente porque en este tratamiento redujo la proporción de carbono destinado para el crecimiento de las raíces (Tabla 5.2). En una plantación de 15 años de *Pinus taeda* sobre un suelo arenoso la fertilización con N y P redujo a la mitad la relación raíz:hojas e indujo a la formación de xilema con menor conductividad hidráulica pero mayor resistencia a la cavitación. En las parcelas donde se aplicó riego además de fertilización, la relación raíz:hojas se redujo más aún pero no se observó formación de xilema más resistente a la cavitación, por lo que los autores concluyen que estas plantas tendrían mayor tendencia a sufrir muerte apical bajo situaciones de sequía (Ewers et al. 2000).

#### 5.5.2. Conductancia estomática y relaciones hídricas

La conductancia estomática disminuyó en las plantas estresadas en ambos tipos de suelo. Una reducción en la conductancia estomática debida a una reducción en la disponibilidad de agua en el suelo fue descrito para plantines de *Eucalyptus globulus* (Sasse y Sands 1996), aunque en ese experimento la conductancia estomática de las plantas no estresadas fue de  $69.3 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , valor menor a los valores que encontramos en las plantas no estresadas (un promedio para todas las plantas no estresadas de  $200 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), mientras que las plantas estresadas de ambos experimentos mostraron valores similares (alrededor de  $40 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

Bajo condiciones de déficit hídrico, hubo una alta correlación entre el grado de ajuste osmótico (i.e., la diferencia entre el potencial osmótico a turgencia máxima entre plantas estresadas y no estresadas) y la conductancia estomática. Del mismo modo, se observó una fuerte correlación entre el ajuste osmótico y el mantenimiento de la conductancia estomática en hojas de cebada bajo estrés hídrico (González et al. 1999). El ajuste osmótico permite a las plantas extraer agua de suelos más secos (Dichio et al. 2003), y mantener mayor presión de turgencia en las hojas (Kusaka et al. 2005). En *Quercus prinus*, la fertilización con NPK mejora el ajuste osmótico en plantas sujetas a un experimento de sequía durante 10 semanas (Kleiner et al. 1992). Por lo tanto, es interesante destacar que en el suelo arenoso el ajuste osmótico se observó sólo en las plantas no fertilizadas. A un CRA dado, el ajuste osmótico incrementa la presión de turgencia en la hoja (González et al. 1999). La importancia del ajuste osmótico en conferir tolerancia al estrés es remarcada por la observación que el ajuste osmótico disminuye el CRA en el punto de pérdida de turgencia (i.e., marchitez) en las plantas no fertilizadas. Por lo tanto, la fertilización impidió el ajuste osmótico e incrementó el CRA en el punto de pérdida de turgencia en el suelo arenoso en condiciones de baja disponibilidad de agua con respecto a las plantas sin fertilizar. Por lo tanto en las plantas

estresadas, es esperable que las hojas de las plantas fertilizadas tengan mayor probabilidad de estar marchitas durante más tiempo que las plantas no fertilizadas, lo que reduciría las ganancias en la fotosíntesis que pudieran obtenerse por un mejor estado nutricional. De hecho, el porcentaje de disminución en el crecimiento en las plantas estresadas fue menor en las no fertilizadas (55%) que en las plantas +N (63%) y +P (62%) en el suelo arenoso.

Por otro lado, en el suelo arcilloso sólo las plantas fertilizadas con P realizaron ajuste osmótico en respuesta al déficit hídrico, y la fertilización con P mejoró claramente el crecimiento en condiciones de baja disponibilidad de agua. En este suelo, debido a sus propiedades físicas y químicas, la pérdida de agua se realiza más lentamente y la solución del suelo es más rica. Debido a su mayor capacidad de retención de agua, el ajuste osmótico en el suelo arcilloso puede rendirle a la planta mayor cantidad de agua, y permitirle entonces un mejor estatus hídrico. En las plantas estresadas en el suelo arcilloso, el CRA en el punto de pérdida de turgencia fue menor para las plantas fertilizadas con P, i.e. es menos probable que estas plantas se encuentren marchitas en cualquier momento del día, lo que es consistente con la observación que estas plantas fueron las que menos vieron afectado su crecimiento debido al estrés (63% para -F y +N comparado con 57% para +P).

## **5.6. Conclusiones**

En conclusión, la tolerancia al estrés hídrico es modificada por la fertilización, aunque el efecto de los fertilizantes dependen del tipo de suelo. El mismo potencial hídrico del suelo produce diferentes resultados fisiológicos de acuerdo a la disponibilidad de agua del suelo y a la disponibilidad de nutrientes. El ajuste osmótico confiere tolerancia al déficit hídrico, y mejora el crecimiento bajo estas condiciones en

suelos con suficiente disponibilidad de nutrientes y alta capacidad de retención de agua. En el suelo arenoso, la fertilización con N o P redujo la partición de C a las raíces e impidió el ajuste osmótico, por lo tanto causó una mayor reducción en el crecimiento bajo estrés hídrico. Independientemente del tipo de suelo, la fertilización con P produjo mayores incrementos en el crecimiento en condiciones de buena disponibilidad de agua, y bajo condiciones de baja disponibilidad de agua la fertilización con P mejora el crecimiento en el suelo arcilloso, en parte debido al ajuste osmótico. Por lo tanto, la fertilización con P en el momento de la plantación sería recomendable sobre el suelo arcilloso, a pesar de que pueda ocurrir un período de estrés hídrico moderado. La fertilización con P sobre el suelo arenoso y con N en cualquier tipo de suelo, sería recomendable sólo en condiciones de adecuada disponibilidad de agua.

## **6. Discusión y conclusiones emergentes de esta tesis**

## 6. Discusión y conclusiones emergentes de esta tesis

### 6.1. Interacción entre fertilizante y tipo de suelo en el crecimiento

La interacción entre nutrientes es importante como determinante de la disponibilidad nutricional óptima para *Eucalyptus grandis* (Dighton et al. 1993). Tanto en la fertilización de *Eucalyptus globulus* con P, como de *Eucalyptus grandis* con N o con P, se observó una interacción entre el tipo de suelo y la fertilización aplicada, tal como fue observado en plantaciones de *Eucalyptus globulus* (Judd et al. 1996b) y en plantaciones de *Eucalyptus grandis* (Herbert 1990; Kriedemann y Cromer 1996). Para ambas especies, el crecimiento de las plantas sin fertilizar fue menor en los suelos de textura gruesa, bajo contenido de arcilla y materia orgánica que en suelos de textura franca, con mayor dotación de materia orgánica. La fertilización con P incrementó el crecimiento en *Eucalyptus globulus* en el suelo arcilloso, en el que la disponibilidad de P era limitante (2,3 ppm) y la concentración de N suficiente (0,256 %). Sólo la dosis más baja de P estimuló el crecimiento en el suelo arenoso, y la dosis más alta tuvo efecto depresivo en este suelo, probablemente debido a la alta disponibilidad de P (5,1 ppm) y muy baja de N (0,03 %), por lo que la adición de más P produjo un desbalance nutricional que afectó el crecimiento (Herbert 1990; Neves et al. 1990). En *Eucalyptus grandis* todas las dosis de P incrementaron el crecimiento en igual magnitud en el suelo arenoso, que tiene una dotación de 3,74 ppm de P. Sin embargo, en el suelo mestizo, que tiene mayor dotación inicial de P (5,84 ppm), con la dosis más elevada las plantas crecieron menos que con las dosis más bajas. El P es asimilado en toda la planta, pero principalmente en los órganos jóvenes. El N, en condiciones de baja disponibilidad, se reduce principalmente en las raíces. En estas condiciones el N se traslada por el xilema principalmente como aminoácidos, reduciendo el rol importante que cumple el nitrato como anión que balancea el transporte de cationes en el xilema y reduciendo por lo

tanto el traslado de cationes hacia la parte aérea (Jeschke y Hartung 2000). Posiblemente debida a esto las dosis de P aplicadas no mejoraron la concentración foliar de K y Ca, a pesar de que la concentración de N, P y S en estas hojas era elevada y que el fertilizante fosforado utilizado contiene Ca. En *Eucalyptus grandis* la fertilización con P estimuló el crecimiento en los tres tipos de suelo, mientras que el N tuvo efecto positivo sólo en los suelos arenoso y mestizo y en la dosis más baja, por lo que la principal limitación al crecimiento es el P. A pesar del bajo contenido de N de los suelos arenoso y mestizo (0,03 %), las dosis mayores de N no incrementaron el crecimiento con respecto a los controles, y cualquier aplicación de P fue más efectiva que las aplicaciones de N. Aparentemente, los requerimientos de P fueron suplidos por la dosis mínima de P aplicada en los suelos arenoso y mestizo. La relación N:P en los suelos mestizo y arenoso indican que la aplicación de N tornó al P el elemento limitante. Sin embargo, la aplicación de P mantuvo la relación N:P en el rango adecuado para la especie, por lo que el N no fue el elemento limitante en las plantas fertilizadas con P. La relación N:K y la relación P:K parece indicar que el K se torna el elemento limitante cuando las plantas se fertilizan con P. En el suelo arcilloso el K se tornó limitante en las plantas fertilizadas con P, mientras que el Mg fue limitante en todos los tratamientos de este suelo. En ambas especies, en los suelos mejor estructurados y más fértiles, se observó una saturación en la aplicación de las dosis más elevadas de P, esto es que dosis mayores no produjeron mayor crecimiento que dosis menores o intermedias. Si bien en los suelos con bajo contenido de materia orgánica y N, como los suelos arenosos, debería esperarse que la aplicación de N promoviera el crecimiento (Herbert 1990; Judd et al. 1996a), se observó que las aplicaciones de P tuvieron mayor efecto que las de N. El tipo de suelo afecta la respuesta a la fertilización no sólo por la dotación de nutrientes, sino por la textura. La proporción de arcilla en el suelo aumenta la capacidad

de intercambio catiónico, la retención de nutrientes y la compactación, y la materia orgánica es particularmente importante para evitar que se lixivien los fertilizantes y para amortiguar cambios bruscos en la acidez del suelo (Fisher y Binkley 2000). La concentración en la solución del suelo de los iones poco móviles depende de la cantidad de arcillas y materia orgánica, pero en particular el  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , es retenido fuertemente por la superficie de óxidos de Fe y Al (Grove et al. 1996). El P adsorbido por el suelo deja de estar disponible para la planta por un período de tiempo largo (Fernandez et al. 2000).

#### 6.2. Interacción entre fertilizante y tipo de suelo en la distribución de materia seca

La distribución de materia seca acumulada por una planta varía entre sitios, con la edad, con la dotación de nutrientes y las condiciones físicas del suelo y con la densidad de plantación (Hingston y Galbraith 1998). Tanto en *Eucalyptus globulus* como en *Eucalyptus grandis* se observó una mayor ramificación en las plantas fertilizadas con P que en las no fertilizadas. La materia seca acumulada en las ramas no sólo aumentó en valores absolutos, sino que se incrementó la relación materia seca de ramas: total. Tanto en *Eucalyptus globulus* como en *Eucalyptus grandis* la relación entre materia seca de ramas:total fue menor en los suelos arenosos con baja dotación de nutrientes que en los suelos arcillosos mejor dotados. La fertilización de *Eucalyptus grandis* con N también estimuló la partición de materia seca a las ramas, aunque en menor magnitud que las aplicaciones de P. La adición de nutrientes estimula la formación de ramas a partir de las yemas axilares de las hojas, lo que se asocia con una temprana ocupación de los sitios de mejor calidad, a través de la expansión de la copa (Kriedemann y Cromer 1996). Si bien la materia seca destinada a hojas se incrementó



en términos absolutos, no se observó una modificación en la relación materia seca de hojas: total.

En *Eucalyptus grandis* se observó una menor partición de materia seca a las raíces con la fertilización con P, tal como fue observado en plantines de *Eucalyptus grandis* con la adición de N (Cromer y Jarvis 1990) o de P (Kirschbaum et al. 1992). En condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, se observa una mayor proporción de materia seca destinada a las raíces con respecto a los órganos aéreos (Dighton et al. 1993). En una plantación de *Eucalyptus nitens* la fertilización con N y P redujo la biomasa subterránea con respecto a la aérea, a pesar de que los tratamientos fertilizados tuvieron mayor proporción de raíces finas (Misra et al. 1998). En una plantación clonal de un híbrido de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* fertilizado con P, la materia seca acumulada en las raíces disminuyó con respecto a la materia seca aérea a medida que la dosis de P aplicada aumentó (Xu et al. 2002). La adquisición de nutrientes depende de la concentración de nutrientes en la solución del suelo, de la adsorción geoquímica y biológica, pero también de la cinética de la absorción y de la superficie absorbente de las raíces (Fisher y Binkley 2000). Como la difusión es el principal proceso que provee a las raíces de los nutrientes indispensables para el crecimiento, el aumento del tamaño del sistema radical es el principal modo en que las plantas aumentan la adquisición de nutrientes (Lambers et al. 1998). En plantas que presentan deficiencia de nutrientes, se ha observado la proliferación de raíces en zonas localizadas del suelo con mayor disponibilidad de nutrientes (Lambers et al. 1998). El sistema radical de *Eucalyptus* tiende a proliferar alrededor de los lugares donde el fertilizante fue aplicado. Es así que si la aplicación del fertilizante es localizada, el sistema radical explora un volumen menor de suelo (Fernandez et al. 2000). Está bien documentado que las plantas destinan relativamente menos materia seca a las hojas y más a las raíces cuando el N o el P están

disponibles en bajas concentraciones. Esta respuesta, similar a la que ocurre en situaciones de déficit hídrico, permite mantener un equilibrio funcional entre hojas y raíces. El movimiento de N entre hojas y raíces es continuo, por lo que es poco probable que la concentración de N por si misma sea el factor regulador. Se ha observado en plantas deficientes en N, que la síntesis de citocininas en las raíces se reduce, disminuyendo por lo tanto su exportación hacia las hojas. Las citocininas promueven la expansión foliar e inhiben el crecimiento de las raíces, por lo tanto en condiciones de déficit de nutrientes la expansión foliar se ve afectada, mientras que la expansión de las raíces se estimula o no se afecta (Lambers et al. 1998). Sin embargo, también se ha observado que la síntesis de ácido abscísico se incrementa sustancialmente en condiciones de deficiencia severa de P, a pesar que la concentración de ácido abscísico en las hoja se incrementó levemente, lo que indicaría altas tasas de degradación de esta hormona en el xilema (Jeschke y Hartung 2000).

### *6.3. Interacción entre fertilizante y tipo de suelo en la acumulación de nutrientes*

La fertilidad del sitio es muy importante en determinar la concentración de nutrientes en los tejidos (Judd et al. 1996a). El efecto del P fue mayor que el de N, tanto en promover el crecimiento como en mejorar la concentración de nutrientes en los tejidos. Los incrementos en el crecimiento de plantines de *Eucalyptus* fertilizados con P, en general se asocian con incrementos en la concentración de P en los tejidos. A mayores dosis aplicadas, se incrementa proporcionalmente más la concentración de P en el tallo (Grove et al. 1996). La concentración de N en las hojas y en la planta entera también se relaciona con el ritmo de crecimiento (Kriedemann y Cromer 1996).

Las concentraciones de nutrientes en las hojas de las plantas no fertilizadas en los tres tipos de suelo fueron similares. La aplicación de fertilizantes, especialmente P,

mejoró notoriamente la concentración de N, P y S en las hojas en magnitud similar en los tres suelos. Los eucaliptos tiene la capacidad de absorber y conservar nutrientes en suelos con muy baja disponibilidad de nutrientes, pero poseen además gran plasticidad en ajustarse a cambios en la disponibilidad de nutrientes, tal como se demuestra en capacidad de crecer y acumular nutrientes cuando son fertilizados con N y con P (Grove et al. 1996). En una plantación de *Eucalyptus grandis* fertilizada con N y P, el contenido de N, P y Ca en la biomasa aérea fue 2-3 veces mayor en las parcelas fertilizadas que en las parcelas sin fertilizar (Birk y Turner 1992). La distinta disponibilidad de nutrientes debido a la dotación de nutrientes del suelo o a la adición de nutrientes afecta la distribución de nutrientes en los diferentes órganos (Grove et al. 1996). Por lo tanto, si bien las diferentes dotaciones de elementos en el suelo no se reflejaron en concentraciones foliares diferentes, la concentración de nutrientes en hojas se incrementó con la fertilización con P o N, tornando limitante elementos que sin fertilización no limitaban el crecimiento.

En ninguna de las dos especies se observó modificación en el área foliar específica debido a la fertilización, por más que en *Eucalyptus grandis* se incrementó notablemente la concentración de N y de P en hojas. La concentración de N en plantines de *Eucalyptus grandis* se incrementa a mayor tasa de adición de N, y a la vez, la concentración de N en la planta se correlaciona positivamente con el área foliar específica (Cromer y Jarvis 1990). Los valores de área foliar específica encontrados por estos autores son superiores a los obtenidos en el experimento descrito en esta tesis, a pesar de que los valores de concentración de N y P en los tejidos son similares. Asimismo, en otro ensayo con *Eucalyptus grandis* y aplicaciones crecientes de P, el área foliar específica se relacionó en forma exponencial con la concentración de P en los tejidos (Kirschbaum et al. 1992), aunque valores de concentración de P similares a los

encontrados en el experimento de esta tesis se asociaron con áreas foliares específicas mayores. Probablemente, las menores áreas foliares específicas se deban a que la irradiancia no fue limitante en el experimento descrito en esta tesis, y por el contrario pudo haber sido un factor limitante en los experimentos de Cromer y Jarvis (1990) y Kirschbaum et al. (1992) que fueron realizados durante el invierno, con menor irradiancia. Cuando la irradiancia es limitante las plantas destinan más nutrientes a expandir el área foliar e interceptar más radiación (Lambers et al. 1998).

La fertilización con P incrementó el crecimiento y la concentración de N y P en los tejidos. Por lo tanto, la fertilización con P incrementó el contenido total de N y P por planta, reflejando que la extracción del suelo de estos nutrientes fue mayor. La absorción de N o P en mayor cantidad a la requerida para mantener el crecimiento en un momento puntual y su acumulación en los tejidos, es muy importante para sostener el crecimiento en situaciones en que la disponibilidad de nutrientes está localizada en el tiempo, como en el caso de la fertilización o en situaciones con períodos de baja disponibilidad de agua en la capa superior del suelo, donde se concentran los nutrientes (Grove et al. 1996). La fertilización con P incrementó la extracción de N edáfico, probablemente debido a la exploración de mayor volumen de suelo gracias a una mayor masa de raíces y a la mayor demanda por el incremento en el crecimiento. Pero si la mayor extracción de nutrientes se mantiene durante todo el turno, la disminución de la dotación de N del suelo debido a la extracción de nutrientes en la cosecha (Laclau et al. 2000) puede tener efectos negativos en sostener la productividad de estos suelos (Fisher y Binkley 2000).

#### *6.4. Interacción entre fertilizante y tolerancia al estrés*

Los valores más bajos de potencial osmótico en las ramas terminales se asocian con mayor tolerancia al estrés, porque los menores potenciales permiten mantener la turgencia de las hojas y meristemas indispensable para mantener el crecimiento (Whitehead y Beadle 2004). La fertilización con P modificó las relaciones hídricas en hojas de árboles fertilizados en el suelo mestizo. Las plantas fertilizadas con P presentaron menor potencial osmótico a turgencia máxima y en el punto de pérdida de turgencia. Estas modificaciones sugerían diferentes tolerancias a episodios de estrés hídrico. Sin embargo, en un ensayo controlado se observó que la fertilización con P no permitió a la planta un mayor crecimiento en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo. Las plantas fertilizadas con P, destinaron más materia seca a las hojas y menos materia seca a las raíces que las plantas sin fertilizar, tanto en condiciones de buena disponibilidad de agua como con baja disponibilidad de agua. En general, los árboles destinan más materia seca a las raíces y menos a las hojas cuando el agua y los nutrientes en el suelo son limitantes (Sands y Mulligan 1990). El contacto entre las raíces y el suelo genera gran resistencia al flujo de agua desde el suelo a las hojas. En ambientes secos, dependiendo de la textura del suelo, la mayor resistencia puede estar dada en la rizosfera (Sperry et al. 1994). En situaciones de baja disponibilidad de agua en el suelo, la tasa de fotosíntesis disminuye en parte debido a la menor conductancia estomática. Pero los cambios en la partición de materia seca debidos al estrés hídrico son debido a otros procesos fisiológicos más que a la fotosíntesis. La elongación celular y la síntesis de proteínas son dos procesos sensibles al déficit hídrico y que reducen el crecimiento. Estos procesos son al menos parcialmente regulados por el ácido abscísico, probablemente a través de la inhibición del etileno (Chaves et al. 2002). Como la fotosíntesis es menos afectada que la expansión foliar, se mejora la exportación de

asimilados a la raíz, que produce el doble efecto de incrementar el crecimiento de las raíces y disminuir el área foliar. Por lo tanto, la superficie transpirante se reduce en comparación a la superficie absorbente (Lambers et al. 1998). Las plantas fertilizadas con P resultaron en una partición de materia seca poco favorable para tolerar situaciones de deficiencia de agua (Farrell et al. 1996; Osório et al. 1998; Pita y Prados 2001; Snowdon 2000) y además no realizaron ajuste osmótico, como lo hicieron las plantas sin fertilizar. La disminución del potencial osmótico durante la sequía facilita el mantenimiento de la turgencia, limita la desecación y permite mantener los estomas abiertos (Kleiner et al. 1992). Sin embargo, al evaluar los efectos de la fertilización con P en otros dos tipos de suelo, se observó que dicha fertilización mejoró el crecimiento en el suelo arcilloso aún en condiciones de baja disponibilidad de agua, mientras que en el suelo arenoso y el mestizo, la estimulación del crecimiento se observó sólo en condiciones de buena disponibilidad de agua. En el suelo arcilloso las plantas fertilizadas con P realizaron ajuste osmótico e incrementaron la partición de materia seca a las raíces en condiciones de baja disponibilidad de agua. Estas dos estrategias permitieron a la planta mantener la mejora relativa debida a la fertilización con P con respecto a los controles sin fertilizar. En el suelo arenoso, al igual que en el mestizo, las plantas fertilizadas no realizaron ajuste osmótico y no incrementaron la partición de materia seca a las raíces bajo condiciones de baja disponibilidad de agua. Por lo tanto, los efectos promotores del crecimiento observados con la fertilización de P en condiciones de buena disponibilidad de agua, fueron suprimidos por el déficit hídrico. La tolerancia al déficit hídrico fue mediada por cambios en la concentración de solutos en las hojas y por modificaciones en la proporción de área transpirante (i.e., hojas) con respecto al área absorbente (i.e., raíces).

### 6.5. Contrastación de las predicciones derivadas de las hipótesis

- La fertilización con P incrementará el crecimiento de las plantas en suelos con elevada disponibilidad de N.

La fertilización con P incrementó el crecimiento tanto en suelos con elevada disponibilidad de N, como en suelos con muy baja dotación de N, como el arenoso y el mestizo de la provincia de Entre Ríos. Sin embargo, las dosis mayores de P no incrementaron el crecimiento en el suelo arenoso de la provincia de Buenos Aires que tiene mayor dotación natural de P y muy baja dotación de N, ni en el suelo franco, que contiene buena dotación de ambos nutrientes.

- En los suelos con bajo contenido de N, la fertilización con N producirá mayor incremento en el crecimiento que la fertilización con P.

Las dosis menores de fertilización con N estimularon el crecimiento en los suelos con baja dotación natural de N, pero en menor magnitud que la fertilización con cualquier dosis de P.

- La fertilización con N o con P provocará mayor partición de materia seca a las hojas y menor a las raíces en suelos donde los otros nutrientes no sean limitantes.

La fertilización con N y con P incrementó la partición de materia seca a las ramas, disminuyó a las raíces y no modificó a las hojas, en los tres suelos de la provincia de Entre Ríos.

- La concentración de nutrientes en los tejidos será más elevada en los suelos con mayor fertilidad natural.

La concentración de nutrientes en las hojas de las plantas no fertilizadas no variaron entre suelos, por lo tanto no se asoció con la fertilidad natural de los suelos.

- La fertilización incrementará la concentración del nutriente aplicado en los tejidos.

La fertilización con N incrementó la concentración foliar de N y la fertilización con P incrementó la concentración de N, P y S en hojas en los tres suelos.

- Las plantas con baja disponibilidad de agua crecerán menos que las plantas con adecuada disponibilidad de agua. La reducción en el crecimiento será mayor en los suelos con menor capacidad de retención de agua.

El estrés hídrico aplicado redujo el crecimiento en igual proporción sobre los tres suelos, a pesar de la diferente capacidad de retención de agua de los tres suelos utilizados.

- Las plantas con baja disponibilidad de agua disminuirán la partición de materia seca a las hojas e incrementarán la partición a las raíces.

La partición de materia seca a las hojas no se modificó en las plantas fertilizadas ni con buena disponibilidad de agua ni con el estrés hídrico. La partición de materia seca a las raíces disminuyó con la fertilización con buena disponibilidad de agua, pero en condiciones de estrés hídrico partición hacia las raíces varió con el tipo de suelo.

- Los cambios en la partición de materia seca en las plantas fertilizadas otorgarán a las plantas mayor sensibilidad al estrés hídrico.

La fertilización con P afectó la tolerancia al estrés hídrico debido tanto al aumento de partición de materia seca a las hojas y disminución a las raíces como a



modificaciones en las relaciones hídricas foliares en el suelo mestizo y en el arenoso. En el suelo arcilloso, la fertilización con P no alteró la tolerancia al estrés hídrico.

#### 6.6. Conclusiones

Hay varias conclusiones con posibles aplicaciones prácticas que derivan de los trabajos de esta tesis. En primer lugar, que la fertilización debe contemplar el tipo de suelo en que se realiza la plantación, no pudiendo hacerse recomendaciones generales para todos los tipos de suelo. Asimismo el análisis de suelo no es un buen predictor de las respuestas a la aplicación de fertilizante en *Eucalyptus*, ya que en base a las dotaciones de N de algunos de los suelos utilizados, se esperarían respuestas positivas a la aplicación de N que no fueron observadas. La respuesta positiva en el crecimiento debido a la fertilización con P fue mayor a la respuesta debida al N en todos los suelos. La fertilización alteró la concentración de nutrientes en los tejidos, además de alterar la relación entre nutrientes, por lo que tornó limitantes a elementos que sin fertilización no lo eran.

En segundo lugar, es importante tener en cuenta la mayor extracción de N que se produce con la aplicación de P. La cosecha es uno de los procesos que disminuye el contenido de nutrientes del suelo a través de la exportación de biomasa (Goya et al. 1997b; Judd 1996; Mendham et al. 2003). Surge entonces la necesidad de realizar estudios durante el ciclo completo de producción, que permitan evaluar si la mayor extracción continúa durante todo el ciclo forestal, y analizar alternativas de manejo posibles que permitan evitar el empobrecimiento de la dotación de nutrientes de los suelos de tal manera de poder mantener la elevada productividad de estos sitios.

En tercer lugar, debe considerarse que si existe la posibilidad de períodos con baja disponibilidad hídrica luego del transplante, no debería aplicarse fertilizante en

suelos con baja capacidad de retención hídrica y baja disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, la fertilización con P sería recomendable aún bajo condiciones de estrés en el suelo arcilloso. Es necesario corroborar estos resultados en ensayos a campo, donde se eliminen las restricciones que puedan haber ocurrido en los ensayos presentados en esta tesis por el uso de macetas.

## **7. Bibliografía**

## 7. Bibliografía

- Arya, L.M., F.J. Leij, P.J. Shouse y M.T. van Genuchten 1999. Relationship between the hydraulic conductivity function and the particle-size distribution. *Soil Sci. Soc. Am J.* 63: 1063-1070.
- Barros, N.F. y R.F. Novais 1996. Eucalypt nutrition and fertilizer regimes in Brazil. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M.A. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 335-355.
- Barros, N.F., R.F. Novais, J.C. Cardoso y P.R.O. Macedo 1990a. Algumas relações solo-espécies de eucalipto em suas condições naturais. *En Relação solo-eucalipto* Eds. N.F. Barros y R.F. Novais. Editora Folha de Viçosa, Viçosa, p. 330.
- Barros, N.F., R.F. Novais y J.C.L. Neves 1990b. Fertilização e correção do solo para o plantio de eucalipto. *En Relação solo-eucalipto* Eds. N.F. Barros y R.F. Novais. Editora Folha de Viçosa, Viçosa, pp. 127-106.
- Birk, E. y J. Turner 1992. Response of flooded gum (*E. grandis*) to intensive cultural treatments: biomass and nutrient content of eucalypt plantation and native forests. *Forest Ecology and Management* 47: 1-28.
- Borralho, N. 2000. Avanços na investigação do *E. globulus* en Portugal. Implicancias para la Argentina. *En Primer Seminario Internacional del Eucalyptus globulus en la Argentina*, Mar del Plata, Argentina, pp. 97-107.
- Carmo, D., M. Resende y T. Silva 1990. Avaliação da aptidão das terras para eucalipto. *En Relação solo-eucalipto* Eds. N. Barros y R. Novais. Editora Folha de Viçosa, Viçosa, pp. 187-236.

- Carpineti, L.A., F.D. Tea, J. Glade y M. Marcó 1995. Manual para productores de Eucaliptos de la Mesopotamia Argentina. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca - Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Argentina. 162 p.
- Causton, D. y J. Venus 1981. The biometry of plant growth. Edward Arnold (publishers) Ltd, London.
- Chaves, M.M., J.S. Pereira, J. Maroco, M.L. Rodrigues, C.P.P. Ricardo, M.L. Osório, I. Carvalho, T. Faria y C. Pinheiro 2002. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89: 907-916.
- Choné, X., C.v. Leeuwen, D. Dubourdieu y J.P. Gaudillère 2001. Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. *Annals of Botany* 87: 477-483.
- Cochard, H., S. Forestier y T. Améglio 2001. A new validation of the Scholander pressure chamber technique based on stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany* 52: 1361-1365.
- Cromer, R.N. 1996. Silviculture of eucalypt plantations in Australia. *En* Nutrition of Eucalypts Eds. P.M. Attiwill y M.A. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 259-273.
- Cromer, R.N., D.M. Cameron, S.J. Rance, P.A. Ryan y M. Brown 1993. Response to nutrients in *Eucalyptus grandis*. 1. Biomass accumulation. *Forest Ecology and Management* 62: 211-230.
- Cromer, R.N. y P.G. Jarvis 1990. Growth and biomass partitioning in *Eucalyptus grandis* seedlings in response to nitrogen supply. *Australian Journal of Plant Physiology* 17: 503-515.
- Culot, J. 2000. Caracterización edafo-climática de la región del sudeste de la provincia de Buenos Aires para *Eucalyptus globulus*. *En* Primer Seminario Internacional de *Eucalyptus globulus* en la Argentina, Mar del Plata, Argentina, pp. 2-9.

- Dalla Tea, F. y M. Marcó 1996. Fertilizers and eucalypt plantations in Argentina. *En* Nutrition of Eucalypts Eds. P. Attiwill y M. Adams. CSIRO Publishing, Melbroune, pp. 327-333.
- Dichio, B., C. Xiloyannis, K. Angelopoulos, V. Nuzzo, S.A. Bufo y G. Celano 2003. Drought-induced variations of water relations parameters in *Olea europaea*. Plant and Soil 257: 381-389.
- Dighton, J., H.E. Jones y J.M. Poskitt 1993. The use of nutrient bioassays to assess the response of *Eucalyptus grandis* to fertilizer application. 1. Interaction between nitrogen, phosphorus and potassium in seedling nutrition. Can. J. For. Res. 23: 1 - 6.
- Dye, P.J. 1996. Response of *Eucalyptus grandis* trees to soil water deficits. Tree Physiology 16: 233-238.
- Evans, G.C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. *En* Studies in Ecology Eds. D.J. Anderson, P. Greig-Smith y F.A. Pitelka. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 734 p.
- Ewers, B.E., R. Oren y J.S. Sperry 2000. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*. Plant, Cell and Environment 23: 1055-1066.
- FAO 1981. El eucalypto en la repoblación forestal. *En* Colección FAO: Montes Ed. FAO, Roma. 723 p.
- Farrell, R.C.C., D.T. Bell, K. Akilan y J.K. Marshall 1996. Morphological and physiological comparisons of clonal lines of *Eucalyptus camaldulensis*. I. Responses to drought and waterlogging. Australian Journal of Plant Physiology 23: 497-507.

- Fernandez, J.Q.P., L.E. Dias, N.F. Barros, R.F. Novais y E.J. Moraes 2000. Productivity of *Eucalyptus camaldulensis* affected by rate and placement of two phosphorus fertilizers to a Brazilian Oxisol. *Forest Ecology and Management* 127: 93-102.
- Fernández, R.J. y J.F. Reynolds 2000. Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of trade off? *Oecologia* 123: 90-98.
- Fisher, R. y D. Binkley 2000. *Ecology and Management of forest soils*. John Wiley and Sons Inc. 489 p.
- González, A., I. Martín y L. Ayerbe 1999. Barley yield in water-stress conditions. The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crops Research* 62: 23-34.
- Goya, J.F., J.L. Frangi y F. Dalla Tea 1997a. Relación entre biomasa aérea, área foliar y tipos de suelos en plantaciones de *Eucalyptus grandis* del NE de Entre Ríos, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 102: 11-21.
- Goya, J.F., J.L. Frangi, F.D. Tea y F. Larocca 1997b. Biomasa, productividad y contenido de nutrientes en plantaciones de *E. grandis* en el NE de la provincia de Entre Ríos. *En XII Jornadas Forestales de Entre Ríos, Concordia, Argentina*, pp. 1-19.
- Grove, T.S., B.D. Thomson y N. Malajczuk 1996. Nutritional physiology of Eucalypts: uptake, distribution and utilization. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M.A. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 77-108.
- Hacke, U.G., J.S. Sperry, B.E. Ewers, D. Ellsworth, K.V.R. Schäfer y R. Oren 2000. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* 124: 495-505.
- Harrison, R.B., G.G. Reis, M.D.G.F. Reis, A.L. Bernardo y D.J. Firme 2000. Effect of spacing and age on nitrogen and phosphorus distribution in biomass of *Eucalyptus camaldulensis*, *Eucalyptus pellita* and *Eucalyptus urophylla*

- plantations in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 133: 167-177.
- Harvey, H.P. y R.V.D. Driessche 1997. Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. *Tree Physiology* 17: 647-654.
- Herbert, M.A. 1983. The response of *Eucalyptus grandis* to fertilising with nitrogen, phosphorus, potassium and dolomitic lime on a Mispah soil series. *Suid-Afrikaanse Bosboutydskif* 124: 4-12.
- Herbert, M.A. 1990. Fertilizer/site interactions on the growth and foliar nutrient levels of *Eucalyptus grandis*. *Forest Ecology and Management* 30: 247-257.
- Herbert, M.A. 1996. Fertilizer and eucalypt plantations in South Africa. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M. Adams. CSIRO Publishing, Collinwoods, pp. 303-325.
- Hingston, F.J. y J.H. Galbraith 1998. Application of the process-based model BIOMASS to *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* plantations on ex-farmland in south western Australia. II. Stemwood production and seasonal growth. *Forest Ecology and Management* 106: 157-168.
- Jeschke, W.D. y W. Hartung 2000. Root-shoot interactions in mineral nutrition. *Plant and Soil* 226: 57-69.
- Judd, T.S. 1996. Simulated nutrient losses due to timber harvesting in highly productive eucalypt forests and plantations. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 249-258.
- Judd, T.S., P.M. Attiwill y M. Adams 1996a. Nutrient concentrations in *Eucalyptus*: a synthesis in relation to differences between taxa, sites and components. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 123-153.



- Judd, T.S., L.T. Bennett, C.J. Weston, P.M. Attiwill y P.H. Whiteman 1996b. The response of growth and foliar nutrients to fertilizers in young *Eucalyptus globulus* (Labill.) plantations in Gippsland, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management* 82: 87-101.
- Khanna, P.K. y B. Ulrich 1991. Ecochemistry of temperate deciduous forests. *En Ecosystem of the word* 7. Temperate deciduous forests Eds. Rohring y B. Ulrich. Elsevier, pp. 121-163.
- Kirschbaum, M.U.F., D.W. Bellingham y R.N. Cromer 1992. Growth analysis of the effect of phosphorous nutrition on seedlings of *Eucalyptus grandis*. *Australian Journal of Plant Physiology*: 55-66.
- Kirschbaum, M.U.F. y D. Tompkins 1990. Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in *Eucalyptus grandis* seedlings. *Australian Journal of Plant Physiology*: 527-535.
- Kleiner, K.W., M.D. Abrams y J.C. Schultz 1992. The impact of water and nutrient deficiencies on the growth, gas exchange and water relations of red oak and chestnut oak. *Tree Physiology* 11: 271-287.
- Knight, P.J. y I.D. Nicholas 1996. Eucalypt nutrition: New Zealand experience. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M.A. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 275-302.
- Kriedemann, P.E. y R.N. Cromer 1996. The nutritional physiology of the Eucalypts- Nutrition and growth. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M.A. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 109-121.
- Kusaka, M., A.G. Lalusin y T. Fujimura 2005. The maintenance of growth and turgor in pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] Leeke) cultivars with different root structures and osmo-regulation under drought stress. *Plant Science* 168: 1-14.

- Lacey, C., A. Leaf y A. Talli 1966. Growth and nutrient uptake by fooded gum seedlings subjected to various phosphorus supplies. *Australian Forestry*: 212-222.
- Laclau, J.-P., J.-P. Bouillet y J. Ranger 2000. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a clonal plantation of *Eucalyptus* in Congo. *Forest Ecology and Management* 128: 181-196.
- Lambers, H., F.S. Chapin III y Y.L. Pons 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York. 540 p.
- LECO 1993. Carbon, nitrogen, and sulfur in soil, rock, and similar materials. *En* Application Bulletin. LECO Corporation Technical Services Laboratory, St Joseph. MI. United States.
- Luh Huang, C. y E. Schulte 1985. Digestion of plant tissue for analysis by ICP emission spectroscopy. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 16: 943-958.
- Luy, A., J. Goya y J. Frangi 1997. Distribución de la biomasa aérea y subterránea en Plantaciones de *Eucalyptus grandis* de distintas edades en la región de Concordia, Entre Ríos (Argentina). *En* II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas, Argentina.
- Madeira, M.V., A. Fabiao, J.S. Pereira, M.C. Araújo y C. Ribeiro 2002. Changes in carbon stocks in *Eucalyptus globulus* Labill. plantations induced by different water and nutrient availability. *Forest Ecology and Management* 171: 75-85.
- Maradei, D. 1997. Situación de los mercados forestales. *En* Jornada Forestal del Sudeste bonaerense Ed. P.d.B.A. Ministerio de Asuntos Agrarios, Necochea, Argentina.
- Marcó, M.A. 1988. Crecimiento de *Eucalyptus grandis* en diferentes suelos de Concordia. Resultados a los 10 años. *En* VI Congreso Forestal Argentino, Santiago del Estero, Argentina, pp. 10-511.

- Mc Laughlin, M.J. 1996. Phosphorous in australian forest soil. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M.A. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 1-30.
- Meinzer, F.C., M.J. Clearwater y G. Goldstein 2001. Water transport in trees: current perspectives, new insights ans some controversies. *Environmental and Experimental Botany* 45: 239-262.
- Mendham, D.S., A.M. O'Connell, T.S. Grove y S.J. Rance 2003. Residue management effects on soil carbon and nutrient contents and growth of second rotation eucalypts. *Forest Ecology and Management* 181: 357-372.
- Misra, R.K., C.R.A. Turnbull, R.N. Cromer, A.K. Gibbons y A.V.L. Sala 1998. Below- and above-ground growth of *Eucalyptus nitens* in a young plantation I. Biomass. *Forest Ecology and Management* 106: 283-293.
- Nambiar, E.K.S. y R. Sands 1993. Competition for water and nutrients in forests. *Can. J. For. Res.* 23: 1955-1968.
- Negi, J.D.S. y S.C. Sharma 1996. Mineral nutrition and resource conservation in *Eucalyptus* plantations and other forest covers in India. *En Nutrition of Eucalyptus* Eds. P.M. Attiwill y M. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 399-416.
- Neves, J.C.L., J.M. Gomes y R.F. Novais 1990. Fertilização mineral de mudas de Eucalipto. *En Relação solo-eucalipto* Eds. N.F. Barros y R.F. Novais. Editora Folha de Viçosa, Viçosa, pp. 99-126.
- Nguyen-Queyrens, A. y F. Bouchet-Lannat 2003. Osmotic adjustment in three-year-old seedlings of five provenances of maritime pine (*Pinus pinaster*) in response to drought. *Tree Physiology* 23: 397-404.

- Nilsen, E.T. y D.M. Orcutt 1996. Physiology of plants under stress: abiotic factors. John Wiley and Sons, Inc, New York. 689 p.
- Novais, R., N. Barros y C. Neves 1990. Nutrição mineral do eucalipto. *En Relação solo-eucalipto* Eds. N. Barros y R. Novais. Editora Folha de Viçosa, Viçosa, pp. 25-98.
- O'Grady, A.P., D. Eamus y L.B. Hutley 1999. Transpiration increases during the dry season: patterns of tree water use in eucalypt open-forest of northern Australia. *Tree Physiology* 19: 591-597.
- Osório, J., M.L. Osório, M.M. Chaves y J.S. 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.
- Pita, P. y J.A. Prados 2001. Growth, leaf morphology, water use and tissue water relations of *Eucalyptus globulus* clones in response to water deficit. *Tree Physiology* 21: 599-607.
- Poorter, H. 1989. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. *En Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants* Ed. H.L.e. al. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 45-68.
- Richards, L., W. Gardner y G. Ogata 1956. Physical process determining water loss from soil. *Soil Soc. Am. Proc.* 20: 310-314.
- Rozefelds, A.C. 1996. Eucalyptus phylogeny and history: a brief summary. *Tasforests* 8: 15-26.
- Sands, P.J., R.N. Cromer y M.U.F. Kirschbaum 1992. A model of nutrient response in *Eucalyptus grandis* seedlings. *Australian Journal of Plant Physiology*: 459-470.

- Sands, R. y D.R. Mulligan 1990. Water and nutrient dynamics and tree growth. *Forest Ecology and Management* 30: 91-111.
- Sasse, J. y R. Sands 1996. Comparative responses of cuttings and seedlings of *Eucalyptus globulus* to water stress. *Tree Physiology* 16: 287-294.
- Schönau, A.P.G. 1977. Initial responses to fertilizing *Eucalyptus grandis* at planting are sustained until harvesting. *Suid-Afrikaanse Bosboutydskif* 100: 72-80.
- Sheriff, D.W. y E.K.S. Nambiar 1991. Nitrogen nutrition, growth and gas exchange in *Eucalyptus globulus* Labill. seedlings. *Australian Journal of Plant Physiology* 18: 37-52.
- Smith, K.T. y W.C. Shortle 2001. Conservation of element concentration in xylem sap of red spruce. *Trees* 15: 148-153.
- Snowdon, P. 2000. Nutritional disorders and other abiotic stresses of *Eucalyptus*. *En Diseases and pathogens of Eucalyptus* Eds. P.J. Keane, G.A. Kile, F.D. Podger y B.N. Brown. CSIRO Publishing, p. 576.
- Sokal, R. y F. Rohlf 1979. *Biometria*. Ed H.Blume, Madrid.
- Specht, R.L. 1996. The influence of soils on the evolution of Eucalypts. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M. Adams. CSIRO Publishing, Collinwoods, pp. 31-60.
- Sperry, J.S., F.R. Adler, G.S. Campbell y J.P. Comstock 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant, Cell and Environment* 21: 347-359.
- Sperry, J.S., U.G. Hacke, R. Oren y J.P. Comstock 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*: 251-263.

- Sperry, J.S., K.L. Nichols, J.E.M. Sullivan y S.E. Eastlack 1994. Xylem embolism in ring-porous, and coniferous trees of Northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75: 1736-1752.
- Steudle, E. 2000. Water uptake by plant roots: an integration of views. *Plant and Soil* 226: 45-56.
- Stoneman, G.L., D.S. Crombie, K. Whitford, F.J. Hingston, R. Giles, C.C. Portlock, J.H. Galbraith y G.M. Dimmock 1996. Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (jarrah) stands in response to thinning and fertilization. *Tree Physiology* 16: 267-274.
- Tabatabai, M. y J. Bremner 1991. Automated instruments for determination of total carbon, nitrogen and sulfur in soils by combustion techniques. *En Soil analysis, modern instrumental techniques*. Marcel Dekker Inc., New York, pp. 261-286.
- Tasi, H.A. y J. Bourband 1990. Provincia de Entre Ríos Escala 1:500 000. *En Atlas de Suelos de la República Argentina* Ed. G. Moscatelli. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca, INTA-CIRN, Buenos Aires, pp. 595-640.
- Turner, J. y M.J. Lambert 1996. Nutrient cycling and forest managment. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 229-248.
- Tyree, M.T. y H. Richter 1982. Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. II. Curvilinearity in water potential isotherms. *Can. J. Bot.* 60: 911-916.
- van den Driessche, R., W. Rude y L. Martens 2003. Effect of fertilization and irrigation on growth of aspen (*Populus tremuloides* Michx.) seedlings over three seasons. *Forest Ecology and Management* 186: 381-389.

- Van Ieperen, W., J. Nijse, C.J. Keijzer y U. Van Meeteren 2001. Induction of air embolism in xylem conduits of pre-defined diameter. *Journal of Experimental Botany* 52: 981-991.
- Vander Willigen, C. y N.W. Pammenter 1998. Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus* spp. at contrasting sites. *Tree Physiology* 18: 595-600.
- Wang Huoran y Zhou Wenlong 1996. Fertilizer and eucalypt plantations in China. *En Nutrition of Eucalypts* Eds. P.M. Attiwill y M. Adams. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 389-397.
- White, D.A., C.L. Beadle y 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.A., N.C. Turner y J.H. Galbraith 2000. Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in Mediterranean southwestern Australia. *Tree Physiology* 20: 1157-1165.
- Whitehead, D. y C.L. Beadle 2004. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. *Forest Ecology and Management* 193: 113-140.
- Wullschlegel, S.D., F.C. Meinzer y R.A. Vertessy 1998. A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology* 18: 499-512.
- Xu, D., B. Dell, N. Malajczuk y M. Gong 2002. Effects of P fertilisation on productivity and nutrient accumulation in a *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* plantation in southern China. *Forest Ecology and Management* 161: 89-100.

## **8. Anexo**



Concentración de **Ca** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arenoso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	9,08	0,46	9,50	0,98	6,43	0,26
	ramas	8,44	0,35	9,74	0,00	9,80	1,23
	tallo	7,57	2,36	10,85	2,77	11,81	1,23
	raíces	4,48	1,02	5,71	0,64	8,74	0,95
N1	hojas	7,96	1,24	8,01	1,44	5,95	0,86
	ramas	0,00	0,00	8,23	0,71	9,50	2,42
	tallo	8,33	3,21	8,18	1,79	10,03	0,76
	raíces	4,53	0,86	5,42	0,05	8,01	0,41
N2	hojas	7,49	0,82	9,49	0,76	7,55	0,60
	ramas	0,00	0,00	8,40	0,61	11,52	1,88
	tallo	7,84	0,17	7,72	0,84	8,63	0,90
	raíces	4,27	0,32	5,80	0,25	7,91	1,50
N4	hojas	7,55	0,00	9,49	1,31	8,22	0,63
	ramas	0,00	0,00	9,11	0,00	10,33	1,15
	tallo	7,80	0,00	8,84	1,40	9,29	1,26
	raíces	4,93	0,48	5,59	0,88	8,42	1,30
P6	hojas	8,02	1,02	8,48	1,33	7,45	1,42
	ramas	6,59	0,69	7,91	0,29	8,27	0,62
	tallo	4,46	0,76	9,22	2,16	5,67	0,45
	raíces	4,47	0,78	5,42	1,15	7,61	1,58
P12	hojas	7,35	1,67	7,52	0,11	6,18	0,49
	ramas	5,84	0,62	6,90	0,48	7,26	0,43
	tallo	4,45	0,57	7,09	0,93	5,22	0,25
	raíces	3,37	0,43	4,94	0,72	5,97	0,53
P24	hojas	7,44	0,98	6,38	0,27	6,68	0,29
	ramas	5,79	0,61	4,53	0,32	6,44	1,55
	tallo	4,53	1,64	3,80	0,66	4,05	0,17
	raíces	3,70	0,16	3,87	0,38	6,11	0,65

Concentración de **Ca** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **mestizo**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	8,06	0,00	8,38	1,00	5,90	0,15
	ramas	10,42	0,00	7,45	0,43	10,43	1,09
	tallo	9,73	0,00	6,47	1,26	8,22	0,73
	raíces	5,01	1,07	5,21	1,61	8,85	0,84
N1	hojas	8,70	1,38	8,11	0,85	6,45	1,23
	ramas	8,43	0,00	5,86	0,35	8,81	1,95
	tallo	7,30	2,11	5,57	0,19	6,59	0,25
	raíces	4,91	0,39	7,25	0,35	7,94	0,40
N2	hojas	7,18	0,00	7,42	0,95	6,53	1,38
	ramas	8,61	0,00	6,32	1,20	8,28	1,17
	tallo	3,74	0,00	5,37	0,53	6,95	0,79
	raíces	8,81	6,87	6,77	1,80	7,61	0,41
N4	hojas	7,53	0,00	7,84	0,73	6,32	0,67
	ramas	12,17	0,00	6,50	0,66	7,84	1,96
	tallo	6,12	0,00	4,90	0,60	5,98	0,39
	raíces	4,92	0,40	6,43	1,27	7,47	0,90
P6	hojas	7,79	1,42	7,50	1,29	5,51	0,35
	ramas	7,57	0,00	4,97	0,28	7,22	1,24
	tallo	3,08	0,05	3,36	0,18	5,18	0,68
	raíces	3,63	0,99	5,03	0,30	6,30	1,79
P12	hojas	7,07	1,29	5,41	1,32	4,54	0,72
	ramas	5,07	0,00	5,31	0,00	5,98	1,03
	tallo	3,42	1,66	3,54	0,19	4,95	1,05
	raíces	3,26	0,12	4,52	1,05	5,25	0,94
P24	hojas	8,19	2,02	4,40	0,43	4,63	1,16
	ramas	6,07	0,00	4,92	0,54	5,80	0,50
	tallo	4,60	2,03	6,02	0,00	3,95	0,26
	raíces	3,49	0,29	4,46	0,72	4,54	0,53

Concentración de **Ca** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arcilloso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	14,49	2,96	15,03	2,15	12,63	0,69
	ramas	15,04	2,09	12,63	0,35	15,02	2,20
	tallos	11,40	3,61	14,04	2,17	15,73	3,23
	raíces	6,97	0,87	12,18	1,30	14,67	1,38
N1	hojas	15,43	1,60	13,63	1,29	12,70	1,59
	ramas	13,27	0,00	15,36	1,95	19,90	1,85
	tallos	10,04	1,92	15,46	2,45	16,51	2,53
	raíces	7,62	1,63	14,88	1,25	17,66	2,03
N2	hojas	16,84	1,84	14,28	2,15	13,29	2,24
	ramas	13,01	1,92	17,49	2,51	18,00	1,11
	tallos	9,96	0,71	13,89	0,62	14,36	1,30
	raíces	7,20	0,24	16,81	0,85	18,36	1,64
N4	hojas	14,61	1,33	13,60	0,85	11,66	4,02
	ramas	14,76	0,00	12,65	2,13	24,13	1,51
	tallos	9,57	1,15	13,53	0,59	18,56	4,82
	raíces	6,57	0,70	13,60	0,33	19,58	3,93
P6	hojas	16,13	1,38	12,66	1,93	11,44	0,77
	ramas	11,91	1,54	14,21	0,37	14,84	0,95
	tallos	9,49	1,36	12,15	2,63	12,73	1,40
	raíces	6,49	0,92	11,56	1,21	15,70	1,73
P12	hojas	13,92	1,12	11,84	1,33	10,34	1,80
	ramas	9,47	0,68	16,38	2,13	13,27	0,71
	tallos	7,11	0,33	13,36	2,84	10,72	0,86
	raíces	5,72	1,82	13,68	2,42	13,93	1,82
P24	hojas	11,19	0,63	12,73	2,38	9,88	0,96
	ramas	12,13	1,30	13,04	0,75	14,06	1,46
	tallos	8,50	1,94	13,37	1,57	13,02	1,91
	raíces	4,92	0,55	10,68	1,96	13,99	1,60

Concentración de **Fe** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arenoso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	32,72	56,51	0,11	0,02	0,05	0,01
	ramas	0,16	0,02	0,06	0,00	0,04	0,01
	tallo	0,17	0,03	0,22	0,05	0,13	0,00
	raíces	1,86	0,84	3,65	0,35	4,60	0,57
N1	hojas	0,08	0,01	0,11	0,02	0,03	0,01
	ramas	0,00	0,00	0,06	0,01	0,30	0,45
	tallo	0,23	0,11	0,24	0,07	0,13	0,02
	raíces	3,25	0,92	4,84	0,65	3,81	0,48
N2	hojas	0,14	0,04	0,12	0,02	0,02	0,01
	ramas	0,00	0,00	0,06	0,01	0,04	0,01
	tallo	0,20	0,02	0,18	0,05	0,11	0,02
	raíces	2,94	0,03	4,19	0,38	3,87	0,70
N4	hojas	0,14	0,00	0,17	0,01	0,09	0,05
	ramas	0,00	0,00	0,06	0,00	0,08	0,01
	tallo	0,28	0,00	0,28	0,07	0,15	0,02
	raíces	3,98	0,44	5,80	1,11	4,42	0,48
P6	hojas	0,07	0,01	0,11	0,02	0,01	0,01
	ramas	0,15	0,06	0,05	0,00	0,06	0,01
	tallo	0,15	0,01	0,20	0,06	0,09	0,02
	raíces	3,10	0,34	2,45	0,22	3,49	0,37
P12	hojas	0,08	0,01	0,15	0,03	0,03	0,03
	ramas	0,11	0,02	0,08	0,02	0,10	0,05
	tallo	0,10	0,03	0,16	0,01	0,09	0,01
	raíces	2,12	0,41	3,36	0,81	2,90	0,26
P24	hojas	0,08	0,01	0,15	0,03	0,04	0,02
	ramas	0,11	0,01	0,06	0,00	0,09	0,00
	tallo	0,23	0,13	0,11	0,01	0,08	0,02
	raíces	2,72	0,46	3,24	0,41	3,15	0,05

Concentración de **Fe** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **mestizo**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	0,04	0,00	0,13	0,02	0,03	0,00
	ramas	0,18	0,00	0,10	0,00	0,05	0,01
	tallos	0,20	0,00	0,30	0,07	0,15	0,01
	raíces	4,27	0,43	3,89	1,38	4,15	0,41
N1	hojas	0,11	0,08	0,11	0,03	0,03	0,00
	ramas	0,30	0,00	0,06	0,00	0,03	0,01
	tallos	0,24	0,02	0,22	0,01	0,07	0,02
	raíces	2,64	0,52	4,15	0,18	1,92	0,24
N2	hojas	0,07	0,00	0,13	0,03	0,04	0,01
	ramas	0,22	0,00	0,07	0,03	0,03	0,00
	tallos	0,07	0,00	0,18	0,03	0,09	0,02
	raíces	1,87	0,96	3,44	0,28	2,21	0,09
N4	hojas	0,07	0,00	0,11	0,00	0,05	0,01
	ramas	0,17	0,00	0,08	0,03	0,04	0,01
	tallos	0,11	0,00	0,16	0,03	0,10	0,01
	raíces	2,20	0,21	3,58	0,79	3,02	0,28
P6	hojas	0,06	0,02	0,06	0,01	0,04	0,02
	ramas	0,14	0,00	0,05	0,01	0,03	0,00
	tallos	0,05	0,01	0,11	0,00	0,05	0,01
	raíces	1,14	0,38	2,99	0,06	1,85	0,34
P12	hojas	0,06	0,01	0,10	0,01	0,04	0,01
	ramas	0,08	0,00	0,05	0,00	0,04	0,01
	tallos	0,08	0,03	0,12	0,05	0,08	0,02
	raíces	1,08	0,06	3,06	1,17	1,89	0,01
P24	hojas	0,07	0,03	0,10	0,01	0,06	0,02
	ramas	0,15	0,00	0,06	0,00	0,09	0,02
	tallos	0,08	0,05	0,24	0,00	0,07	0,01
	raíces	2,38	0,37	3,46	0,44	1,90	0,23

Concentración de **Fe** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arcilloso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	0,15	0,08	0,30	0,06	0,05	0,03
	ramas	0,11	0,05	0,09	0,04	0,08	0,01
	tallos	0,26	0,13	0,42	0,17	0,19	0,04
	raíces	1,74	0,32	3,97	0,57	1,99	0,11
N1	hojas	0,08	0,02	0,27	0,06	0,04	0,01
	ramas	0,10	0,00	0,05	0,02	0,08	0,02
	tallos	0,14	0,02	0,68	0,09	0,14	0,05
	raíces	1,74	0,54	3,89	0,18	2,03	0,12
N2	hojas	0,07	0,01	0,57	0,17	0,04	0,00
	ramas	0,08	0,02	0,09	0,03	0,07	0,01
	tallos	0,12	0,03	0,91	0,10	0,12	0,01
	raíces	1,46	0,06	3,65	0,23	1,86	0,28
N4	hojas	0,11	0,04	0,37	0,15	0,04	0,02
	ramas	0,15	0,00	0,12	0,03	0,25	0,37
	tallos	0,30	0,02	0,78	0,01	0,21	0,04
	raíces	2,29	0,38	3,89	0,12	2,58	0,44
P6	hojas	0,08	0,00	0,38	0,03	0,06	0,01
	ramas	0,09	0,01	0,15	0,03	0,05	0,00
	tallos	0,19	0,01	0,59	0,21	0,10	0,02
	raíces	1,27	0,11	3,21	0,13	1,47	0,12
P12	hojas	0,09	0,01	0,46	0,13	0,08	0,02
	ramas	0,12	0,08	0,15	0,05	0,04	0,00
	tallos	0,16	0,02	0,39	0,22	0,11	0,06
	raíces	1,36	0,75	3,33	0,84	1,64	0,22
P24	hojas	0,17	0,09	0,18	0,06	0,05	0,01
	ramas	5,51	9,26	0,12	0,06	0,07	0,04
	tallos	0,28	0,06	0,34	0,18	0,07	0,01
	raíces	1,82	0,22	3,09	0,61	1,62	0,11

Concentración de **K** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arenoso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	6,29	0,41	7,20	0,93	3,99	0,22
	ramas	6,38	0,39	7,78	0,00	6,96	1,03
	tallos	5,20	1,59	4,29	0,35	4,43	0,04
	raíces	3,72	0,83	3,77	0,36	4,02	0,31
N1	hojas	8,00	1,71	6,39	0,86	4,06	0,17
	ramas	0,00	0,00	7,42	0,85	6,34	0,75
	tallos	8,47	0,57	3,37	0,22	3,69	0,32
	raíces	4,72	0,54	3,16	0,49	3,32	0,28
N2	hojas	6,88	0,84	8,01	0,66	5,44	0,45
	ramas	0,00	0,00	8,64	0,89	7,49	1,45
	tallos	6,60	0,22	4,17	0,26	3,56	0,21
	raíces	3,14	0,16	3,54	0,34	3,45	0,40
N4	hojas	5,22	0,00	9,13	0,36	5,16	0,87
	ramas	0,00	0,00	10,22	0,00	7,81	0,26
	tallos	3,25	0,00	5,87	0,32	4,86	0,75
	raíces	2,35	0,12	3,79	0,24	3,99	0,19
P6	hojas	6,65	0,52	4,45	0,10	3,27	0,29
	ramas	9,86	0,71	2,66	0,23	2,49	0,52
	tallos	6,53	0,63	2,97	0,35	2,15	0,17
	raíces	4,52	0,33	2,66	0,23	2,69	0,14
P12	hojas	6,98	0,84	5,21	0,90	3,63	0,21
	ramas	8,75	1,97	4,79	0,89	3,74	0,52
	tallos	6,19	0,93	2,68	0,08	2,71	0,22
	raíces	3,30	0,32	3,10	0,13	3,04	0,08
P24	hojas	5,96	0,26	5,53	0,29	3,58	0,35
	ramas	8,38	0,28	4,34	0,16	2,73	0,58
	tallos	5,27	1,14	2,92	0,62	2,59	0,05
	raíces	2,77	0,02	2,75	0,21	2,76	0,48

Concentración de **K** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **mestizo**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	10,33	0,00	6,83	0,46	5,26	0,07
	ramas	16,29	0,00	10,54	1,48	9,35	0,12
	tallos	7,34	0,00	6,24	1,37	4,55	0,27
	raíces	4,99	0,16	5,16	0,62	5,69	0,07
N1	hojas	10,52	1,16	6,09	0,68	6,19	0,85
	ramas	19,59	0,00	11,99	0,79	10,13	0,52
	tallos	9,25	0,21	5,91	0,18	4,95	0,28
	raíces	5,98	0,67	4,99	0,55	5,56	0,32
N2	hojas	8,50	0,00	7,23	0,33	6,88	0,68
	ramas	17,92	0,00	12,25	0,91	11,62	0,65
	tallos	6,65	0,00	7,00	0,19	6,06	0,17
	raíces	12,95	11,63	4,71	0,07	5,11	0,29
N4	hojas	9,30	0,00	9,47	1,31	6,13	0,63
	ramas	17,57	0,00	11,43	0,98	10,35	1,44
	tallos	6,14	0,00	7,61	0,64	6,49	0,48
	raíces	2,59	0,22	4,73	0,50	4,93	0,53
P6	hojas	10,99	1,65	6,43	0,89	3,71	0,80
	ramas	16,87	0,00	6,85	0,61	5,30	0,42
	tallos	7,73	0,39	4,59	0,72	3,86	0,13
	raíces	6,43	0,67	4,28	0,15	4,46	0,76
P12	hojas	9,62	0,50	5,62	0,40	3,83	0,38
	ramas	13,42	0,00	7,99	0,00	5,36	0,56
	tallos	8,22	1,61	5,17	0,96	4,53	0,42
	raíces	5,94	0,28	4,98	0,70	4,77	0,21
P24	hojas	10,84	1,76	5,90	0,44	4,45	0,46
	ramas	15,51	0,00	8,28	0,68	6,54	0,30
	tallos	7,83	1,09	5,69	0,00	4,59	0,16
	raíces	4,71	0,32	4,21	0,20	4,73	0,35



Concentración de **K** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arcilloso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	12,79	1,21	12,63	1,26	7,32	0,63
	ramas	15,31	0,03	11,17	0,61	11,50	0,36
	tallos	9,37	0,85	5,54	0,30	7,14	0,47
	raíces	5,83	1,16	5,14	0,36	5,79	0,44
N1	hojas	10,55	0,51	10,81	0,05	8,00	0,70
	ramas	17,62	0,00	12,75	2,06	12,22	0,56
	tallos	10,68	1,00	6,58	0,72	6,35	0,11
	raíces	7,31	0,56	5,66	0,32	6,46	0,25
N2	hojas	12,80	1,31	11,53	2,08	8,45	0,25
	ramas	17,25	1,01	13,90	0,80	11,90	1,04
	tallos	9,72	0,62	5,81	0,47	6,81	0,70
	raíces	7,61	0,69	5,74	0,25	6,50	0,21
N4	hojas	10,44	0,31	12,70	0,09	8,69	2,59
	ramas	19,20	0,00	13,63	1,99	13,72	0,19
	tallos	9,11	0,53	6,84	0,17	7,23	0,44
	raíces	5,83	1,09	4,70	0,16	6,27	0,35
P6	hojas	10,49	0,12	9,15	2,30	5,97	0,44
	ramas	15,50	1,74	11,56	0,82	9,23	0,34
	tallos	10,36	0,92	6,16	1,56	6,55	0,26
	raíces	6,49	1,02	4,72	0,49	6,45	0,26
P12	hojas	10,63	0,26	9,10	0,63	7,21	0,25
	ramas	16,42	0,31	10,87	0,67	8,31	2,37
	tallos	10,05	0,94	7,93	0,46	6,65	0,40
	raíces	6,63	0,27	5,30	0,30	6,80	0,24
P24	hojas	9,65	0,54	10,05	1,29	7,17	0,84
	ramas	14,71	1,04	13,43	1,14	9,82	1,23
	tallos	9,90	1,77	7,16	0,55	7,09	0,27
	raíces	5,68	0,45	4,77	0,30	6,60	0,51

Concentración de **Mg** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arenoso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	2,76	0,32	3,50	0,53	2,46	0,05
	ramas	1,54	0,07	1,69	0,00	1,62	0,21
	tallos	1,36	0,44	1,11	0,06	1,25	0,15
	raíces	1,54	0,27	1,49	0,04	2,05	0,05
N1	hojas	2,75	0,28	3,21	0,13	2,41	0,23
	ramas	0,00	0,00	2,51	0,29	2,01	0,46
	tallos	1,85	0,29	1,33	0,07	1,55	0,07
	raíces	1,69	0,20	1,35	0,08	1,70	0,06
N2	hojas	2,96	0,32	3,77	0,19	2,71	0,08
	ramas	0,00	0,00	3,09	0,17	2,57	0,32
	tallos	1,85	0,05	1,28	0,13	1,28	0,14
	raíces	1,40	0,17	1,51	0,13	1,77	0,21
N4	hojas	2,77	0,00	3,09	0,20	2,62	0,32
	ramas	0,00	0,00	2,81	0,00	2,68	0,24
	tallos	1,19	0,00	1,42	0,06	1,57	0,16
	raíces	1,03	0,11	1,85	0,08	2,03	0,09
P6	hojas	2,89	0,11	3,56	0,21	2,64	0,33
	ramas	2,29	0,06	1,81	0,20	1,72	0,24
	tallos	1,51	0,16	1,51	0,20	1,26	0,16
	raíces	1,82	0,29	1,42	0,17	1,72	0,12
P12	hojas	3,34	0,60	3,49	0,35	2,44	0,11
	ramas	2,56	0,78	2,30	0,10	1,93	0,28
	tallos	1,52	0,18	1,36	0,07	1,16	0,07
	raíces	1,09	0,08	1,51	0,24	1,65	0,06
P24	hojas	3,11	0,27	3,39	0,24	2,50	0,24
	ramas	2,45	0,16	1,76	0,16	1,51	0,32
	tallos	1,28	0,27	1,09	0,09	1,08	0,09
	raíces	1,01	0,08	1,16	0,10	1,67	0,11

Concentración de **Mg** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **mestizo**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	2,96	0,00	2,64	0,12	2,49	0,07
	ramas	2,58	0,00	1,54	0,29	1,50	0,06
	tallos	1,32	0,00	1,13	0,25	0,85	0,05
	raíces	1,72	0,24	1,57	0,19	1,96	0,13
N1	hojas	2,96	0,21	2,30	0,17	2,60	0,50
	ramas	2,95	0,00	1,91	0,27	1,66	0,04
	tallos	1,54	0,02	1,28	0,13	1,04	0,03
	raíces	2,00	0,10	1,71	0,05	1,81	0,13
N2	hojas	2,85	0,00	2,31	0,22	2,62	0,42
	ramas	3,11	0,00	2,11	0,24	1,99	0,22
	tallos	1,20	0,00	1,56	0,11	1,11	0,06
	raíces	3,32	2,74	1,67	0,14	1,76	0,04
N4	hojas	3,01	0,00	2,91	0,37	2,45	0,02
	ramas	3,34	0,00	2,23	0,31	1,96	0,48
	tallos	1,39	0,00	1,59	0,18	1,21	0,12
	raíces	1,12	0,08	1,74	0,20	1,94	0,16
P6	hojas	3,09	0,29	3,11	0,40	2,70	0,20
	ramas	2,31	0,00	1,65	0,09	1,58	0,18
	tallos	1,08	0,00	1,33	0,08	1,26	0,02
	raíces	1,50	0,17	1,65	0,01	1,84	0,40
P12	hojas	2,96	0,44	2,70	0,44	2,20	0,09
	ramas	1,78	0,00	1,67	0,00	1,49	0,10
	tallos	1,22	0,28	1,27	0,25	1,22	0,11
	raíces	1,26	0,11	1,56	0,24	1,76	0,04
P24	hojas	3,53	0,40	2,51	0,31	2,29	0,33
	ramas	2,59	0,00	1,64	0,08	1,62	0,08
	tallos	1,24	0,22	1,33	0,00	1,11	0,02
	raíces	1,23	0,06	1,45	0,16	1,66	0,26

Concentración de **Mg** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arcilloso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	2,22	0,31	2,69	0,51	1,94	0,10
	ramas	1,44	0,08	0,98	0,31	0,92	0,06
	tallos	1,04	0,22	0,68	0,10	0,84	0,06
	raíces	1,42	0,19	1,78	0,13	1,48	0,05
N1	hojas	1,81	0,18	2,52	0,17	1,71	0,23
	ramas	1,54	0,00	1,16	0,09	0,98	0,06
	tallos	1,21	0,05	1,06	0,09	0,83	0,02
	raíces	1,82	0,20	1,77	0,05	1,59	0,07
N2	hojas	2,08	0,28	2,55	0,39	2,00	0,10
	ramas	1,47	0,14	1,16	0,06	0,85	0,07
	tallos	1,12	0,07	0,91	0,13	0,76	0,03
	raíces	1,71	0,05	1,87	0,07	1,56	0,06
N4	hojas	1,79	0,04	2,28	0,29	1,76	0,32
	ramas	1,83	0,00	1,28	0,12	1,02	0,02
	tallos	1,22	0,13	0,98	0,08	0,84	0,04
	raíces	1,69	0,10	1,86	0,08	1,76	0,08
P6	hojas	2,02	0,06	2,60	0,38	1,92	0,13
	ramas	1,44	0,17	1,21	0,03	0,94	0,05
	tallos	1,18	0,18	1,08	0,03	0,91	0,05
	raíces	1,42	0,06	1,62	0,08	1,45	0,03
P12	hojas	2,06	0,07	2,35	0,08	1,74	0,34
	ramas	1,59	0,11	1,18	0,06	0,96	0,06
	tallos	1,15	0,11	1,00	0,04	0,93	0,08
	raíces	1,34	0,30	1,70	0,21	1,70	0,07
P24	hojas	2,00	0,08	2,39	0,16	1,98	0,57
	ramas	1,96	0,07	1,24	0,17	1,20	0,06
	tallos	1,39	0,34	1,04	0,13	1,18	0,04
	raíces	1,25	0,05	1,58	0,17	1,79	0,03

Concentración de **Mn** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arenoso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	1,13	0,25	1,09	0,16	0,90	0,08
	ramas	0,46	0,03	0,53	0,00	0,57	0,13
	tallos	0,32	0,07	0,34	0,01	0,42	0,09
	raíces	0,20	0,06	0,26	0,02	0,35	0,02
N1	hojas	1,97	0,55	1,90	0,16	1,93	0,30
	ramas	0,00	0,00	0,91	0,12	0,99	0,27
	tallos	0,96	0,08	0,62	0,10	0,66	0,05
	raíces	0,48	0,07	0,38	0,04	0,36	0,02
N2	hojas	1,92	0,25	3,55	0,04	2,68	0,57
	ramas	0,00	0,00	1,66	0,18	1,36	0,17
	tallos	0,95	0,02	0,79	0,09	0,65	0,08
	raíces	0,57	0,05	0,46	0,07	0,48	0,03
N4	hojas	1,39	0,00	3,86	0,67	3,30	0,29
	ramas	0,00	0,00	1,71	0,00	1,86	0,19
	tallos	0,52	0,00	1,01	0,16	0,85	0,10
	raíces	0,73	0,08	0,86	0,05	0,65	0,07
P6	hojas	1,59	0,05	2,03	0,10	1,99	0,33
	ramas	0,88	0,03	1,00	0,02	1,15	0,10
	tallos	0,52	0,05	0,65	0,07	0,61	0,01
	raíces	0,49	0,02	0,42	0,06	0,55	0,03
P12	hojas	1,45	0,22	1,93	0,14	1,57	0,09
	ramas	0,77	0,15	1,18	0,07	1,23	0,24
	tallos	0,43	0,03	0,71	0,07	0,58	0,06
	raíces	0,28	0,03	0,44	0,04	0,50	0,03
P24	hojas	1,24	0,04	1,72	0,28	1,65	0,15
	ramas	0,69	0,01	0,84	0,06	0,92	0,21
	tallos	0,39	0,07	0,49	0,05	0,50	0,04
	raíces	0,30	0,04	0,37	0,02	0,49	0,03

Concentración de **Mn** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **mestizo**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	0,75	0,00	0,90	0,13	0,89	0,07
	ramas	0,48	0,00	0,46	0,09	0,60	0,04
	tallos	0,29	0,00	0,36	0,02	0,32	0,03
	raíces	0,27	0,02	0,27	0,06	0,31	0,02
N1	hojas	1,79	0,42	2,29	0,44	1,83	0,28
	ramas	1,22	0,00	1,01	0,13	0,95	0,01
	tallos	0,65	0,05	0,69	0,05	0,55	0,03
	raíces	0,41	0,01	0,43	0,02	0,34	0,01
N2	hojas	1,97	0,00	2,92	0,41	2,58	0,25
	ramas	1,42	0,00	1,33	0,11	1,37	0,15
	tallos	0,52	0,00	0,80	0,05	0,70	0,09
	raíces	0,69	0,47	0,47	0,02	0,49	0,01
N4	hojas	1,63	0,00	3,81	0,04	2,68	0,18
	ramas	1,38	0,00	1,54	0,41	1,45	0,22
	tallos	0,58	0,00	1,03	0,25	0,77	0,04
	raíces	0,60	0,05	0,61	0,10	0,64	0,08
P6	hojas	1,41	0,15	2,04	0,76	1,64	0,16
	ramas	0,90	0,00	0,82	0,07	0,99	0,14
	tallos	0,38	0,02	0,53	0,07	0,56	0,02
	raíces	0,33	0,06	0,43	0,04	0,41	0,06
P12	hojas	1,29	0,19	1,49	0,17	1,35	0,07
	ramas	0,65	0,00	0,89	0,00	1,03	0,04
	tallos	0,40	0,12	0,54	0,03	0,65	0,05
	raíces	0,30	0,04	0,42	0,07	0,44	0,03
P24	hojas	1,32	0,10	1,34	0,30	1,36	0,29
	ramas	0,82	0,00	0,92	0,06	0,90	0,04
	tallos	0,38	0,09	0,62	0,00	0,50	0,01
	raíces	0,27	0,02	0,43	0,06	0,39	0,03

Concentración de **Mn** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arcilloso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	0,32	0,15	0,23	0,05	0,20	0,01
	ramas	0,10	0,04	0,09	0,04	0,08	0,01
	tallos	0,10	0,05	0,09	0,02	0,08	0,01
	raíces	0,08	0,01	0,13	0,01	0,08	0,01
N1	hojas	0,60	0,06	0,39	0,03	0,28	0,05
	ramas	0,20	0,00	0,13	0,02	0,11	0,01
	tallos	0,19	0,03	0,14	0,02	0,09	0,01
	raíces	0,11	0,02	0,14	0,01	0,08	0,01
N2	hojas	0,69	0,05	0,65	0,12	0,45	0,06
	ramas	0,23	0,01	0,20	0,05	0,13	0,02
	tallos	0,19	0,02	0,16	0,03	0,10	0,00
	raíces	0,11	0,01	0,15	0,01	0,08	0,01
N4	hojas	0,95	0,26	1,28	0,12	0,81	0,18
	ramas	0,55	0,00	0,46	0,03	0,29	0,01
	tallos	0,37	0,08	0,31	0,07	0,20	0,01
	raíces	0,19	0,02	0,22	0,02	0,14	0,00
P6	hojas	0,74	0,06	0,59	0,07	0,53	0,03
	ramas	0,24	0,03	0,24	0,01	0,20	0,02
	tallos	0,19	0,05	0,26	0,05	0,15	0,00
	raíces	0,10	0,01	0,15	0,01	0,10	0,01
P12	hojas	0,82	0,06	0,70	0,01	0,54	0,10
	ramas	0,31	0,06	0,26	0,02	0,19	0,05
	tallos	0,21	0,05	0,21	0,03	0,16	0,01
	raíces	0,12	0,04	0,16	0,03	0,11	0,01
P24	hojas	0,75	0,10	0,82	0,04	0,64	0,10
	ramas	0,35	0,05	0,34	0,07	0,29	0,03
	tallos	0,22	0,06	0,24	0,04	0,23	0,01
	raíces	0,11	0,00	0,15	0,01	0,13	0,00

Concentración de **P** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arenoso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	1,64	0,18	1,64	0,33	0,99	0,10
	ramas	1,95	0,11	1,96	0,00	1,88	0,52
	tallos	1,57	0,73	1,25	0,08	1,39	0,09
	raíces	0,76	0,22	0,61	0,04	0,72	0,03
N1	hojas	1,72	0,40	1,51	0,05	1,07	0,09
	ramas	0,00	0,00	1,07	0,11	1,17	0,29
	tallos	1,00	0,08	0,43	0,07	0,76	0,10
	raíces	0,80	0,10	0,52	0,09	0,77	0,05
N2	hojas	1,47	0,14	2,11	0,22	1,39	0,12
	ramas	0,00	0,00	1,33	0,15	1,38	0,35
	tallos	0,80	0,02	0,58	0,12	0,73	0,04
	raíces	0,56	0,05	0,68	0,10	0,80	0,09
N4	hojas	1,37	0,00	2,59	0,07	1,49	0,27
	ramas	0,00	0,00	1,77	0,00	1,41	0,08
	tallos	1,17	0,00	0,75	0,04	0,80	0,09
	raíces	0,52	0,04	0,90	0,06	0,90	0,03
P6	hojas	5,14	0,56	4,45	0,16	3,66	0,53
	ramas	4,77	0,43	3,71	0,24	3,85	0,37
	tallos	2,86	0,34	2,45	0,57	2,57	0,20
	raíces	2,06	0,21	1,36	0,08	1,97	0,06
P12	hojas	6,31	1,76	7,40	1,23	5,50	1,02
	ramas	5,63	0,54	7,79	1,15	6,32	0,33
	tallos	2,53	1,81	3,25	0,11	3,78	0,16
	raíces	2,18	0,47	2,48	0,11	2,99	0,16
P24	hojas	6,61	0,84	7,62	1,49	5,51	0,55
	ramas	6,15	0,78	6,75	0,23	5,26	0,79
	tallos	4,10	0,32	3,05	0,21	3,22	0,23
	raíces	2,43	0,17	2,63	0,36	2,82	0,07



Concentración de **P** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **mestizo**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	2,47	0,00	1,71	0,13	1,12	0,06
	ramas	3,22	0,00	2,40	0,42	2,60	0,20
	tallos	1,36	0,00	1,49	0,40	1,62	0,13
	raíces	0,91	0,04	0,72	0,11	0,92	0,04
N1	hojas	2,19	0,04	1,40	0,16	1,02	0,19
	ramas	2,11	0,00	1,40	0,13	1,12	0,12
	tallos	0,80	0,09	0,66	0,04	0,61	0,10
	raíces	0,82	0,02	0,75	0,04	0,79	0,04
N2	hojas	1,85	0,00	1,54	0,05	1,28	0,16
	ramas	1,84	0,00	1,35	0,23	1,39	0,13
	tallos	0,57	0,00	0,84	0,06	0,79	0,09
	raíces	1,70	1,61	0,77	0,03	0,93	0,09
N4	hojas	1,72	0,00	1,81	0,42	1,49	0,23
	ramas	2,09	0,00	1,08	0,05	1,23	0,18
	tallos	0,64	0,00	0,67	0,04	0,72	0,08
	raíces	0,43	0,04	0,72	0,08	0,89	0,02
P6	hojas	4,36	0,66	2,78	0,79	2,42	0,23
	ramas	3,94	0,00	3,57	0,09	3,74	0,41
	tallos	1,69	0,12	1,74	0,55	1,95	0,08
	raíces	1,58	0,16	1,47	0,13	1,55	0,22
P12	hojas	4,43	0,63	4,07	1,03	3,27	0,46
	ramas	3,59	0,00	4,40	0,00	4,34	0,14
	tallos	2,47	0,66	2,37	0,62	2,63	0,62
	raíces	1,68	0,23	1,94	0,21	2,09	0,24
P24	hojas	5,49	1,18	4,79	0,47	3,01	2,47
	ramas	5,75	0,00	5,57	0,70	5,37	0,39
	tallos	2,95	0,49	2,82	0,00	2,95	0,24
	raíces	2,05	0,11	2,14	0,20	2,55	0,23

Concentración de **P** (mg g<sup>-1</sup>) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arcilloso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	3,08	0,66	2,73	0,55	1,56	0,19
	ramas	3,03	0,50	2,79	0,32	2,38	0,65
	tallos	1,57	0,12	1,16	0,25	1,57	0,06
	raíces	0,88	0,12	0,78	0,07	0,66	0,01
N1	hojas	2,67	0,08	2,04	0,17	1,53	0,17
	ramas	2,61	0,00	2,26	0,82	1,93	0,07
	tallos	1,40	0,18	1,06	0,14	1,02	0,00
	raíces	1,00	0,13	0,93	0,09	0,81	0,04
N2	hojas	3,13	0,23	2,39	0,18	1,56	0,20
	ramas	2,29	0,36	2,12	0,16	1,70	0,25
	tallos	1,09	0,22	0,77	0,08	0,91	0,14
	raíces	0,97	0,02	0,97	0,00	0,85	0,06
N4	hojas	2,83	0,09	2,96	0,75	1,95	0,67
	ramas	2,73	0,00	3,58	1,37	2,55	0,07
	tallos	1,10	0,08	1,15	0,53	1,23	0,05
	raíces	0,81	0,14	0,89	0,02	1,18	0,06
P6	hojas	4,45	0,23	4,14	0,65	2,96	0,25
	ramas	4,02	0,32	4,16	0,23	3,92	0,15
	tallos	2,46	0,19	1,95	0,12	2,26	0,17
	raíces	1,33	0,11	1,62	0,14	1,54	0,07
P12	hojas	4,52	0,46	4,81	0,21	3,56	0,79
	ramas	4,06	0,36	4,33	0,82	4,06	0,16
	tallos	2,36	0,48	2,62	0,29	2,28	0,19
	raíces	1,43	0,29	2,06	0,27	2,28	0,21
P24	hojas	4,78	0,49	5,38	0,36	4,93	0,58
	ramas	4,69	0,47	5,85	0,24	5,44	0,60
	tallos	3,33	1,12	2,42	0,28	3,17	0,08
	raíces	1,87	0,30	2,44	0,14	3,00	0,20

Concentración de **C** (%) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arenoso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	49,98	0,90	52,78	0,21	52,58	2,56
	ramas	49,35	0,00	49,63	0,00	49,67	0,11
	tallos	49,81	0,79	49,81	0,59	49,80	0,74
	raíces	47,06	2,07	41,70	1,28	42,50	2,02
N1	hojas	50,87	0,30	52,06	0,47	50,41	0,26
	ramas	48,63	0,00	49,91	0,27	50,78	0,35
	tallos	49,57	0,82	50,53	0,23	50,56	0,39
	raíces	43,64	2,90	34,52	7,67	44,82	1,40
N2	hojas	51,01	0,09	51,67	0,69	49,63	0,38
	ramas	48,36	0,00	49,15	0,17	49,54	0,26
	tallos	49,87	0,00	50,58	0,25	50,71	0,39
	raíces	47,39	1,21	41,02	1,32	44,52	1,12
N4	hojas	50,44	0,00	51,20	0,70	48,44	2,77
	ramas	48,95	0,00	48,77	0,00	49,91	0,34
	tallos	51,60	0,00	49,80	0,20	50,89	0,11
	raíces	48,01	0,35	34,76	0,50	43,16	1,37
P6	hojas	50,45	0,29	52,45	0,53	49,76	0,72
	ramas	50,09	0,10	50,19	0,17	51,00	0,09
	tallos	51,00	0,19	49,43	1,12	51,10	0,04
	raíces	45,81	0,79	44,81	0,33	45,26	0,59
P12	hojas	59,78	15,48	51,20	0,52	49,82	0,25
	ramas	50,11	0,50	48,68	0,42	50,98	0,19
	tallos	50,88	0,24	49,24	0,31	51,35	0,18
	raíces	46,08	1,05	42,61	1,56	45,63	0,73
P24	hojas	50,11	0,31	52,26	0,84	50,04	0,42
	ramas	49,53	0,48	50,46	0,03	50,94	0,17
	tallos	50,64	0,35	51,17	0,27	51,16	0,23
	raíces	44,47	2,56	43,01	0,49	44,87	0,93

Concentración de **C** (%) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **mestizo**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	49,69	0,00	50,17	0,79	50,99	0,28
	ramas	47,29	0,00	49,93	0,29	50,40	0,11
	tallos	48,95	0,00	52,47	6,75	50,82	0,05
	raíces	41,18	1,50	39,60	3,69	44,26	0,72
N1	hojas	50,11	0,24	49,89	0,41	50,60	0,22
	ramas	47,06	0,00	50,46	0,38	50,84	0,14
	tallos	48,72	0,51	50,89	0,21	51,34	0,10
	raíces	44,21	1,27	39,30	0,60	48,23	0,77
N2	hojas	49,59	0,00	50,00	0,35	50,47	0,56
	ramas	47,34	0,00	49,72	0,44	50,67	0,08
	tallos	50,25	0,16	50,40	0,22	51,11	0,08
	raíces	48,09	0,93	42,86	1,20	47,49	0,32
N4	hojas	50,36	0,00	49,98	0,14	50,70	0,29
	ramas	46,69	0,00	49,55	0,28	50,72	0,30
	tallos	49,38	0,00	50,33	0,18	51,05	0,08
	raíces	45,86	0,00	41,98	2,28	45,59	0,98
P6	hojas	49,73	0,02	50,41	0,25	50,57	0,13
	ramas	47,61	0,00	50,49	0,28	50,77	0,09
	tallos	49,78	0,17	50,70	0,13	51,24	0,03
	raíces	48,31	1,22	43,60	0,66	48,43	1,24
P12	hojas	50,09	1,00	50,33	0,47	50,40	0,29
	ramas	48,45	0,00	50,15	0,02	51,03	0,16
	tallos	49,45	0,66	50,48	0,26	50,52	0,78
	raíces	48,19	0,20	43,73	2,79	47,93	0,47
P24	hojas	48,63	1,35	50,41	0,38	50,40	0,62
	ramas	46,35	0,00	49,80	0,23	49,35	0,10
	tallos	49,25	0,41	49,91	0,12	49,87	0,27
	raíces	45,72	1,50	41,17	1,33	46,72	0,22

Concentración de **C** (%) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arcilloso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	48,07	0,49	51,32	0,43	48,97	0,43
	ramas	48,45	0,01	49,42	0,13	49,47	0,11
	tallos	49,46	0,99	49,14	0,87	49,32	0,52
	raíces	47,77	1,05	40,46	2,47	45,74	0,56
N1	hojas	48,76	0,69	51,88	0,26	50,95	1,58
	ramas	48,08	0,05	49,94	0,11	49,00	0,34
	tallos	49,60	0,38	48,49	0,56	49,26	0,39
	raíces	46,58	1,98	40,08	1,14	45,30	0,14
N2	hojas	48,48	0,23	50,40	0,38	48,76	0,48
	ramas	48,10	0,24	48,73	1,00	49,38	0,08
	tallos	49,80	0,14	47,81	0,67	50,02	0,17
	raíces	46,92	0,98	40,93	0,72	46,23	1,25
N4	hojas	49,25	0,35	50,49	0,89	48,89	1,35
	ramas	48,14	0,00	49,18	0,28	48,14	0,25
	tallos	49,26	0,54	42,26	12,09	48,99	0,47
	raíces	44,82	3,16	38,92	1,03	44,34	1,36
P6	hojas	49,58	1,46	51,19	1,09	49,85	0,42
	ramas	48,64	0,34	49,07	0,26	49,89	0,10
	tallos	49,34	0,45	48,31	1,26	49,81	0,26
	raíces	48,03	0,50	41,62	0,80	47,22	0,27
P12	hojas	49,47	0,39	51,24	0,13	49,61	0,33
	ramas	48,75	0,30	48,80	0,46	49,82	0,17
	tallos	49,84	0,11	48,74	0,97	50,24	0,32
	raíces	47,85	2,48	42,79	2,89	47,38	0,35
P24	hojas	48,56	0,21	51,91	0,48	49,88	0,24
	ramas	47,64	0,09	48,88	0,13	49,68	0,23
	tallos	49,08	0,33	49,04	0,70	50,07	0,34
	raíces	47,36	1,21	41,18	1,90	48,10	0,62

Concentración de **S** (%) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arenoso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	0,27	0,03	0,22	0,00	0,18	0,01
	ramas	0,11	0,00	0,09	0,00	0,07	0,01
	tallos	0,05	0,02	0,05	0,00	0,05	0,00
	raíces	0,10	0,04	0,11	0,01	0,14	0,01
N1	hojas	0,35	0,03	0,17	0,01	0,13	0,01
	ramas	0,13	0,00	0,07	0,00	0,07	0,01
	tallos	0,06	0,02	0,04	0,00	0,05	0,01
	raíces	0,11	0,02	0,07	0,01	0,14	0,01
N2	hojas	0,37	0,02	0,20	0,02	0,14	0,01
	ramas	0,17	0,00	0,07	0,00	0,07	0,00
	tallos	0,05	0,00	0,04	0,00	0,04	0,02
	raíces	0,11	0,01	0,10	0,01	0,12	0,01
N4	hojas	0,36	0,00	0,29	0,05	0,21	0,04
	ramas	0,12	0,00	0,10	0,00	0,08	0,01
	tallos	0,08	0,00	0,07	0,01	0,05	0,00
	raíces	0,13	0,01	0,12	0,01	0,14	0,00
P6	hojas	0,66	0,02	0,48	0,08	0,41	0,04
	ramas	0,26	0,02	0,13	0,01	0,09	0,02
	tallos	0,13	0,01	0,09	0,02	0,06	0,01
	raíces	0,30	0,04	0,18	0,03	0,24	0,02
P12	hojas	0,83	0,24	0,69	0,07	0,63	0,05
	ramas	0,34	0,03	0,30	0,07	0,19	0,04
	tallos	0,16	0,03	0,12	0,01	0,10	0,01
	raíces	0,27	0,03	0,28	0,03	0,41	0,06
P24	hojas	0,76	0,02	0,69	0,03	0,63	0,09
	ramas	0,32	0,02	0,20	0,01	0,15	0,04
	tallos	0,16	0,02	0,11	0,01	0,09	0,01
	raíces	0,27	0,03	0,28	0,01	0,26	0,02

Concentración de **S** (%) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **mestizo**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	0,32	0,00	0,19	0,02	0,16	0,00
	ramas	0,16	0,00	0,08	0,01	0,09	0,01
	tallos	0,08	0,00	0,07	0,01	0,05	0,01
	raíces	0,16	0,01	0,10	0,01	0,12	0,00
N1	hojas	0,44	0,01	0,20	0,01	0,13	0,01
	ramas	0,16	0,00	0,06	0,00	0,04	0,01
	tallos	0,06	0,01	0,04	0,01	0,03	0,00
	raíces	0,15	0,00	0,10	0,01	0,09	0,02
N2	hojas	0,36	0,00	0,21	0,05	0,15	0,01
	ramas	0,17	0,00	0,06	0,01	0,05	0,01
	tallos	0,08	0,01	0,06	0,01	0,04	0,01
	raíces	0,11	0,01	0,11	0,01	0,11	0,00
N4	hojas	0,45	0,00	0,28	0,01	0,23	0,04
	ramas	0,23	0,00	0,07	0,00	0,06	0,00
	tallos	0,07	0,00	0,06	0,00	0,04	0,00
	raíces	0,11	0,00	0,11	0,01	0,12	0,01
P6	hojas	0,58	0,08	0,48	0,06	0,39	0,04
	ramas	0,15	0,00	0,13	0,03	0,10	0,01
	tallos	0,09	0,00	0,08	0,01	0,06	0,00
	raíces	0,19	0,02	0,18	0,03	0,18	0,01
P12	hojas	0,63	0,02	0,48	0,03	0,50	0,06
	ramas	0,17	0,00	0,14	0,00	0,12	0,02
	tallos	0,11	0,01	0,10	0,02	0,08	0,01
	raíces	0,21	0,01	0,22	0,02	0,25	0,02
P24	hojas	0,69	0,07	0,59	0,06	0,66	0,09
	ramas	0,26	0,00	0,18	0,04	0,18	0,02
	tallos	0,12	0,02	0,11	0,00	0,10	0,02
	raíces	0,24	0,03	0,22	0,02	0,28	0,02

Concentración de **S** (%) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arcilloso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	0,37	0,07	0,25	0,01	0,20	0,02
	ramas	0,14	0,01	0,09	0,02	0,07	0,01
	tallos	0,09	0,01	0,05	0,01	0,05	0,01
	raíces	0,14	0,02	0,12	0,00	0,11	0,01
N1	hojas	0,42	0,02	0,24	0,04	0,17	0,03
	ramas	0,17	0,01	0,07	0,01	0,05	0,01
	tallos	0,10	0,02	0,05	0,00	0,02	0,00
	raíces	0,15	0,01	0,12	0,01	0,10	0,01
N2	hojas	0,45	0,02	0,26	0,04	0,15	0,02
	ramas	0,17	0,03	0,08	0,01	0,06	0,00
	tallos	0,10	0,01	0,05	0,00	0,04	0,01
	raíces	0,14	0,01	0,13	0,01	0,11	0,01
N4	hojas	0,44	0,02	0,32	0,09	0,16	0,03
	ramas	0,21	0,00	0,10	0,05	0,06	0,01
	tallos	0,07	0,01	0,05	0,01	0,04	0,00
	raíces	0,11	0,01	0,12	0,01	0,12	0,01
P6	hojas	0,55	0,05	0,45	0,04	0,38	0,03
	ramas	0,15	0,01	0,13	0,01	0,09	0,00
	tallos	0,10	0,01	0,08	0,00	0,06	0,00
	raíces	0,16	0,01	0,18	0,01	0,15	0,01
P12	hojas	0,55	0,01	0,56	0,01	0,46	0,03
	ramas	0,16	0,02	0,15	0,02	0,10	0,01
	tallos	0,10	0,01	0,11	0,01	0,07	0,01
	raíces	0,18	0,03	0,21	0,01	0,18	0,00
P24	hojas	0,60	0,07	0,59	0,05	0,54	0,05
	ramas	0,23	0,02	0,18	0,00	0,14	0,01
	tallos	0,13	0,02	0,09	0,01	0,09	0,01
	raíces	0,20	0,01	0,22	0,02	0,23	0,01



Concentración de N (%) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arenoso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	2,59	0,15	2,17	0,09	1,57	0,07
	ramas	1,23	0,00	0,84	0,00	0,66	0,07
	tallos	0,54	0,24	0,41	0,05	0,37	0,03
	raíces	0,81	0,21	0,78	0,05	0,79	0,04
N1	hojas	4,17	0,51	2,85	0,26	2,31	0,21
	ramas	2,04	0,00	1,12	0,06	1,09	0,17
	tallos	1,04	0,21	0,64	0,04	0,71	0,04
	raíces	1,29	0,10	0,79	0,10	1,28	0,04
N2	hojas	4,48	0,17	3,75	0,18	2,79	0,32
	ramas	2,46	0,00	1,82	0,18	1,48	0,05
	tallos	1,06	0,00	0,91	0,03	0,79	0,03
	raíces	1,50	0,11	1,39	0,26	1,59	0,06
N4	hojas	3,81	0,00	4,53	0,04	3,11	0,47
	ramas	1,73	0,00	1,78	0,00	1,75	0,13
	tallos	0,94	0,00	0,98	0,00	0,85	0,09
	raíces	1,22	0,19	1,36	0,05	1,48	0,03
P6	hojas	5,85	0,04	4,09	0,52	2,92	0,35
	ramas	2,38	0,11	1,22	0,13	0,84	0,18
	tallos	1,12	0,09	0,87	0,12	0,52	0,07
	raíces	1,74	0,25	1,11	0,06	1,28	0,10
P12	hojas	7,26	1,89	5,77	0,54	4,61	0,36
	ramas	2,77	0,24	2,43	0,38	1,72	0,27
	tallos	1,35	0,22	1,12	0,08	0,96	0,04
	raíces	1,89	0,28	1,72	0,06	2,02	0,08
P24	hojas	6,33	0,18	6,15	0,42	4,64	0,62
	ramas	3,06	0,05	1,94	0,09	1,26	0,27
	tallos	1,72	0,21	1,12	0,07	0,80	0,01
	raíces	5,98	8,09	1,86	0,05	1,68	0,05

Concentración de N (%) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **mestizo**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	3,19	0,00	1,83	0,13	1,49	0,01
	ramas	1,36	0,00	0,87	0,08	0,74	0,04
	tallos	0,67	0,00	0,66	0,06	0,31	0,03
	raíces	0,97	0,09	0,77	0,06	0,80	0,04
N1	hojas	5,26	0,18	2,83	0,36	2,38	0,21
	ramas	2,16	0,00	1,28	0,18	1,05	0,07
	tallos	1,02	0,18	0,77	0,16	0,59	0,01
	raíces	1,43	0,11	1,07	0,03	1,02	0,09
N2	hojas	4,62	0,00	3,60	0,36	3,24	0,24
	ramas	2,29	0,00	1,65	0,28	1,61	0,13
	tallos	0,91	0,00	1,09	0,14	0,94	0,06
	raíces	1,36	0,11	1,43	0,15	1,59	0,05
N4	hojas	5,06	0,00	4,08	0,28	3,52	0,46
	ramas	2,69	0,00	1,59	0,10	1,35	0,09
	tallos	1,21	0,00	0,96	0,15	0,79	0,03
	raíces	1,45	0,00	1,32	0,08	1,43	0,05
P6	hojas	5,87	0,52	4,65	0,46	3,25	0,33
	ramas	1,81	0,00	1,36	0,33	0,93	0,05
	tallos	1,08	0,01	0,87	0,10	0,56	0,04
	raíces	1,63	0,16	1,37	0,12	1,11	0,06
P12	hojas	6,09	0,28	4,69	0,28	4,35	0,66
	ramas	1,99	0,00	1,75	0,01	1,38	0,20
	tallos	1,17	0,20	1,09	0,24	0,92	0,12
	raíces	1,65	0,01	1,77	0,04	1,54	0,10
P24	hojas	6,10	0,38	5,85	0,31	5,63	0,46
	ramas	2,54	0,00	1,91	0,36	1,94	0,12
	tallos	1,29	0,13	1,30	0,01	1,12	0,14
	raíces	1,83	0,14	1,73	0,05	1,98	0,08

Concentración de N (%) en los tejidos de plantas de *Eucalyptus grandis* sin fertilizar (C) y fertilizadas con 1, 2 y 4 g de urea (N1, N2 y N4) y con 6, 12 y 24 g de superfosfato triple de calcio (P6, P12 y P 24) sobre el suelo **arcilloso**, a los 44, 72 y 84 días de realizada la plantación.

		44		72		84	
		media	desvío	media	desvío	media	desvío
C	hojas	3,57	0,68	2,27	0,13	1,77	0,12
	ramas	1,46	0,06	0,75	0,06	0,69	0,10
	tallos	0,91	0,16	0,45	0,05	0,42	0,05
	raíces	1,03	0,17	0,86	0,06	0,76	0,06
N1	hojas	4,75	0,24	3,14	0,14	2,55	0,27
	ramas	2,21	0,04	1,12	0,05	0,97	0,09
	tallos	1,20	0,09	0,65	0,01	0,58	0,05
	raíces	1,43	0,19	1,13	0,05	0,97	0,08
N2	hojas	4,96	0,14	3,89	0,44	2,54	0,13
	ramas	2,15	0,29	1,47	0,12	1,05	0,13
	tallos	1,09	0,13	0,72	0,07	0,62	0,10
	raíces	1,41	0,05	1,34	0,08	1,07	0,10
N4	hojas	5,24	0,24	5,03	0,55	3,31	0,13
	ramas	2,60	0,00	1,92	0,21	1,56	0,07
	tallos	1,08	0,08	0,79	0,18	0,94	0,04
	raíces	1,39	0,09	1,44	0,11	1,56	0,12
P6	hojas	5,60	0,45	4,93	0,39	3,61	0,30
	ramas	2,09	0,06	1,50	0,03	1,08	0,06
	tallos	1,25	0,17	0,83	0,10	0,71	0,05
	raíces	1,41	0,07	1,34	0,04	1,12	0,03
P12	hojas	5,51	0,08	5,74	0,24	4,54	0,36
	ramas	2,04	0,04	1,67	0,19	1,36	0,05
	tallos	1,17	0,04	1,09	0,09	0,82	0,07
	raíces	1,53	0,21	1,47	0,05	1,48	0,07
P24	hojas	5,58	0,40	5,95	0,36	5,34	0,32
	ramas	2,46	0,24	1,93	0,05	1,82	0,03
	tallos	1,41	0,17	1,10	0,04	1,47	0,28
	raíces	1,59	0,19	1,78	0,10	2,90	0,36

Corina Graciano

(Tesisista)

Jorge Luis Frangi

(Director)

Juan José Guiamét

(Co-director)