



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Influencia del anegamiento sobre la histología y ultraestructura en las raíces de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden

Yenny Magaly Castrillón Bolaños

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias, Posgrado en Ciencias Biológicas
Palmira, Colombia
2018

Influencia del anegamiento sobre la histología y ultraestructura en las raíces de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden

Yenny Magaly Castrillón Bolaños

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título
de:

Magister en Ciencias Biológicas

Directora:

Ph.D. María Sara Mejía de Tafur

Director:

Ph.D. Edgar Javier Rincón Barón

Línea de Investigación:

Recursos Fitogenéticos Neotropicales

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agropecuarias, Posgrado en Ciencias Biológicas

Palmira, Colombia

2018

A Dios por sus infinitas bendiciones y a mi familia por su apoyo incondicional.

Agradecimientos

A mi directora, la doctora María Sara Mejía de Tafur por los conocimientos compartidos, la paciencia y su apoyo incondicional en todos los procesos de mi formación académica.

A mi director, el doctor Edgar Javier Rincón Barón por su valioso aporte en el desarrollo del trabajo.

A la Unidad de Microscopía Electrónica de la Universidad Nacional de Colombia, en especial a Efrén Muñoz por sus consejos y colaboración para el tratamiento de las muestras, la observación y obtención de imágenes en el microscopio electrónico.

A la Unidad de Microscopía Electrónica de la Universidad del Cauca, especialmente a Lyda Patricia Mosquera, por haberme permitido desarrollar gran parte de la fase de laboratorio en esta dependencia.

A la Convocatoria del Programa Nacional de Apoyo a Estudiantes de Posgrado para el Fortalecimiento de la Investigación, Creación e Innovación de la Universidad Nacional de Colombia.

A la Universidad Nacional de Colombia, por los conocimientos y experiencias adquiridas durante mi formación académica.

A la bióloga Carolina Bolaños por brindarme su asesoría en la parte estadística.

A mis estimadas amigas, Yamileth y Frenyiline, con quienes compartí muchos momentos de tensión, alegría y sobretodo porque siempre me brindaron su ayuda incondicional.

Resumen

El *Eucalyptus sp.* es una de las especies forestales más cultivadas en el mundo dada su amplia adaptabilidad a suelos y clima. En Colombia se cultiva en los departamentos del Cauca, Valle del Cauca, Caldas, Risaralda y Antioquia principalmente, siendo uno de los recursos forestales más solicitados. El presente trabajo tiene como objetivo identificar los cambios en la estructura y ultraestructura celular de las raíces de plantas jóvenes de cuatro genotipos de *E. grandis* como respuesta al anegamiento. Se estableció un experimento en el campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira, empleando genotipos élite seleccionados por Cartón de Colombia S.A., en un diseño de parcelas divididas con 2 tratamientos y 4 repeticiones siendo la parcela principal la disponibilidad de agua en el suelo y las sub-parcelas corresponden a los genotipos 18,3, 19-1, 24A-5 y 28-3. Después de 90 días del trasplante se recolectaron muestras de raíces en cada tratamiento, las cuales fueron fijadas y procesadas de acuerdo a los protocolos establecidos para microscopía óptica de alta resolución y microscopía electrónica de transmisión. Los resultados indican que las plantas de los genotipos evaluados mostraron cambios en las células de la raíz, evidenciando la formación de aerénquima lisogénico, gran presencia de vacuolas, mitocondrias con crestas globulares y membranas mitocondriales rotas, retículo endoplasmático disperso. Resultados que evidencian que los genotipos de *E. grandis* presentan mecanismos fisiológicos de defensa al anegamiento, aunque algunas funciones fisiológicas de la planta se ven afectadas.

Palabras clave: anegamiento, *Eucalyptus grandis*, raíz, ultraestructura

Abstract

The *Eucalyptus* sp. is one of the most cultivated forest species in the world given its wide adaptability to soils and climate. In Colombia it is cultivated in the departments of Cauca, Valle del Cauca, Caldas, Risaralda and Antioquia mainly, being one of the most requested forest resources. The goal of this work is to identify changes in the structure and cellular ultrastructure in seedling roots of four *E. grandis* genotypes in response to waterlogging. An experiment was established in the campus of the National University of Colombia - located in Palmira, using elite genotypes selected by Cartón of Colombia SA, in a plot design with 2 treatments and 4 replications, being the main plot the availability of water in the soil and the sub-plots corresponden the genotypes 18,3, 19-1, 24A-5 y 28-3. After 90 days of the transplant, the root samples were collected in each treatment, which were fixed and processed according to the established protocols for high-resolution transmission electron microscopy and transmission electron microscopy. The results show that the plants of the evaluated genotypes present changes in the cells of the root, evidencing the formation of lysogenic aerenchyma, great presence of vacuoles, mitochondria with globular crests and broken mitochondrial membranes, dispersed endoplasmic reticulum. These results show that the genotypes of *E. grandis* present physiological defense mechanisms to waterlogging, although some physiological functions of the plant are affected.

Keywords: waterlogging, *Eucalyptus grandis*, root, ultrastructure.

Contenido

	Pág.
Resumen	VII
Abstract	VIII
Lista de figuras	X
Lista de tablas	XII
Introducción	1
1. Capítulo Propuesta del trabajo	3
1.1 Planteamiento del problema	3
1.2 Justificación	5
1.3 Hipótesis.....	6
1.4 Objetivos.....	7
1.4.1 Objetivo General	7
1.4.2 Objetivos Específicos	7
2. Estado del arte	9
2.1 Marco teórico.....	9
2.2 Antecedentes.....	20
3. Materiales y Métodos	25
3.1 Microscopía Óptica de Alta Resolución (M.O.A.R.).....	26
3.2 Microscopía Electrónica de Transmisión (M.E.T.).....	27
3.3 Obtención de datos morfométricos y análisis estadístico	28
4. Resultados y Discusión	29
4.1 Descripción estructural de la raíz de los genotipos 18-3, 19-1, 24A-5 y 28-3 de <i>E. grandis</i>	33
4.2 Descripción ultraestructural de la raíz de los genotipos 18-3, 19-1, 24A-5 y 28-3 de <i>E. grandis</i>	47
5. Conclusiones	75
Bibliografía	77

Lista de figuras

	Pág.
Figura 2-1: Factores ambientales que producen estrés en las plantas.....	14
Figura 2-2: Eventos de inundación en varias regiones del mundo.....	15
Figura 2-3: Cambios químicos en el suelo bajo anegamiento.....	17
Figura 3-1: Plantas jóvenes de <i>Eucalyptus grandis</i> en casa de malla del campus universitario de la Universidad Nacional de Colombia – sede Palmira.	26
Figura 4-1: Crecimiento alcanzado por las plantas jóvenes de los genotipos de <i>E. grandis</i> en ambos tratamientos.....	30
Figura 4-2: Altura promedio alcanzada por los genotipos de <i>E. grandis</i> en ambos tratamientos.....	31
Figura 4-3: Diámetro promedio alcanzado por los genotipos de <i>E. grandis</i> en ambos tratamientos.....	31
Figura 4-4: Raíces de plantas jóvenes de <i>E. grandis</i> en ambos tratamientos.....	32
Figura 4-5: Secciones semifinas de raíz de los genotipos estudiados de <i>E. grandis</i>	34
Figura 4-6: Parénquima cortical de raíz.....	36
Figura 4-7: Células polifenólicas	36
Figura 4-8: Aerénquima	37
Figura 4-9: Porcentajes de engrosamiento epidermal de la raíz en los genotipos de <i>E. grandis</i> sometidos a capacidad de campo.	43
Figura 4-10: Porcentajes de engrosamiento epidermal de la raíz en los genotipos de <i>E. grandis</i> sometidos a anegamiento.....	44
Figura 4-11: Porcentajes de engrosamiento epidermal de la raíz de los genotipos <i>E. grandis</i> en ambos tratamientos.	45
Figura 4-12: Secciones ultrafinas de raíz del genotipo 18-3 de <i>E. grandis</i> a capacidad de campo.....	49
Figura 4-13: Secciones ultrafinas de raíz del genotipo 19-1 de <i>E. grandis</i> a capacidad de campo.....	51
Figura 4-14: Secciones ultrafinas de raíz del genotipo 24A-5 de <i>E. grandis</i> a capacidad de campo.	53
Figura 4-15: Secciones ultrafinas de raíz del genotipo 28-3 de <i>E. grandis</i> a capacidad de campo.....	55
Figura 4-16: Secciones ultrafinas de raíz del genotipo 18-3 de <i>E. grandis</i> en anegamiento.....	57
Figura 4-17: Secciones ultrafinas de raíz del genotipo 19-1 de <i>E. grandis</i> en anegamiento.	59

Figura 4-18: Secciones ultrafinas de raíz del genotipo 24A-5 de <i>E. grandis</i> en anegamiento.....	61
Figura 4-19: Secciones ultrafinas de raíz del genotipo 28-3 de <i>E. grandis</i> en anegamiento.....	64
Figura 4-20: Ultraestructura de células secretoras	66
Figura 4-21: Diámetro mitocondrial en ambos tratamientos.....	71
Figura 4-22: Número de crestas mitocondriales en ambos tratamientos.....	72

Bibliografía

Abiko, T., Kotula, L., Shiono, K., Malik, A. I., Colmer, T. D., & Nakazono, M. (2012). Enhanced formation of aerenchyma and induction of a barrier to radial oxygen loss in adventitious roots of *Zea nicaraguensis* contribute to its waterlogging tolerance as compared with maize (*Zea mays* ssp. *mays*). *Plant, Cell & Environment*, *35*(9), 1618-1630.

Aldrich, H. C., Ferl, R. J., Hils, M. H., & Akin, D. E. (1985). Ultrastructural correlates of anaerobic stress in corn roots. *Tissue and Cell*, *17*(3), 341-348.

Almeida, A. C., Landsberg, J. J., Sands, P. J., Ambrogi, M. S., Fonseca, S., Barddal, S. M., & Bertolucci, F. L. (2004). Needs and opportunities for using a process-based productivity model as a practical tool in Eucalyptus plantations. *Forest Ecology and Management*, *193*(1), 167-177.

Almeida, A. C., Soares, J. V., Landsberg, J. J., & Rezende, G. D. (2007). Growth and water balance of Eucalyptus grandis hybrid plantations in Brazil during a rotation for pulp production. *Forest Ecology and Management*, *251*(1-2), 10-21.

Anón. (1992). *Eucalyptus*: curse or cure? The impacts of Australia's 'world tree' in other countries. *ACIAR Bulletin. Australian Centre for International Agricultural Research*.

Armstrong, W., Brändle, R., & Jackson, M. B. (1994). Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, *43*(4), 307-358.

Aschi-Smiti, S., Chaïbi, W., Brouquisse, R., Ricard, B., & Saglio, P. (2003). Assessment of enzyme induction and aerenchyma formation as mechanisms for flooding tolerance in *Trifolium subterraneum* 'Park'. *Annals of botany*, *91*(2), 195-204.

Atwell, B. J., Kriedemann, P. E.; Turnbull, C. G. N. (1999). *Plants in action: adaptation in nature, performance in cultivation*. Australian and New Zealand Societies of Plant Sciences. Primera edición. MacMillan Publishers Australia Pty Ltd. Australia pp. 452-591.

Bertani, A., & Brambilla, I. (1982). Effect of decreasing oxygen concentration on wheat roots: growth and induction of anaerobic metabolism. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, *108*(3), 283-288.

Blom, C. W. P. M. (1999). Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule. *Plant Biology*, *1*(3), 261-273.

Booth, T. H. (2013). Eucalypt plantations and climate change. *Forest Ecology and Management*, *301*, 28-34.

Coulomb, P., & Coulomb, C. (1972a). Processus d'autophagie cellulaire dans les cellules de meristemes radiculaires de la courge (*Cucurbita pepo* L. cucurbitacée), mis en état d'anoxie. *Acad Sci Paris CR Ser D D274*, 214-217. 274, 2

Coulomb, P., & Coulomb, C. (1972b). Restauration de méristèmes radiculaires de courge anoxiés. *Acad Sci Paris CR Ser D274*, 856-858.

Couto, L. & Betters, D. (1995). Short-rotation Eucalypt plantations in Brazil: social and environmental issues. *Oak Ridge National Laboratory*, Oak Ridge Tennessee ORNL/TM 12846, 1-34.

Davidson, J. (1985). Setting aside the idea that eucalypts are always bad. Working Paper No 10, UNDP/FAO project Bangladesh BGD/79/017.

Davison, E. M. & Tay, F. C. S. (1985). The Effect of Waterlogging on Seedlings of *Eucalyptus marginata*. *New Phytologist* 101(4), 743-753.

De Simone, O., Haase, K., Müller, E., Junk, W. J., Hartmann, K., Schreiber, L., & Schmidt, W. (2003). Apoplasmic barriers and oxygen transport properties of hypodermal cell walls in roots from four Amazonian tree species. *Plant Physiology*, 132(1), 206-217.

Dobermann A., & Fairhurst, T. (2000a). Phosphorus deficiency. In: Rice: nutrient disorders and nutrient management (pp 60–71). International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines.

Dobermann A, Fairhurst T (2000b). Zinc deficiency. In: Rice: nutrient disorders and nutrient management (pp 84–89). Potash and Phosphate Institute, Potash and Phosphate Institute of Canada and International Rice Research Institute, Singapore.

Donoso, C. 1981. Ecología Forestal: El bosque y su medio ambiente. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. Ed. Universitaria. Pp.369.

Drew, M. C., & Lynch, J. (1980). Soil anaerobiosis, microorganisms, and root function. *Annual Review of Phytopathology*, 18(1), 37-66.

Drew, M. C. (1983). Plant injury and adaptation to oxygen deficiency in the root environment: a review. *Plant and soil*, 75(2), 179-199.

Drew, M. C. (1992). Soil aeration and plant root metabolism. *Soil Science*, 154(4), 259-268.

Dvorak, W. S. (2012). Water use in plantations of eucalypts and pines: a discussion paper from a tree breeding perspective. *International Forestry Review*, 14(1), 110-119.

Dye, P. J. (1996). Response of *Eucalyptus grandis* trees to soil water deficits. *Tree Physiology*, 16(1-2), 233-238.

Dye, P. J. (2000). Water use efficiency in South African Eucalyptus plantations: a review. *Southern African Forestry Journal*, 189(1), 17-26.

Eldridge, K., Davidson, J., Harwood, C., & Wyk, G. van (1993). Eucalypt domestication and Breeding. Oxford University Press. Inc., New York. 288 pp. **Citado en:**

EL-Sharkawy, M. A., Mejia de Tafur, M. S., & López, Y. (2012). Research on cassava productivity, photosynthesis, eco-physiology and responses to environmental stresses in the tropics-a model of a multidisciplinary approach for crop improvement and sustainable production. B. Ospina y H. Ceballos (comp.). *Cassava in the third millennium modern production, processing, use and marketing systems*. Cali, Colombia. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).

El-Sharkawy, M. A., & Mejia de Tafur, M. S. (2011). Cambio climático: Causas y posibles impactos en los ecosistemas agrícolas. In *Segundo Simposio Internacional. Genómica y Modelación en los Nuevos Escenarios de la Ganadería Bovina Tropical*. Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira (pp. 21-48).

Forrester, D. I., & Smith, R. G. B. (2012). Faster growth of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus pilularis* in mixed-species stands than monocultures. *Forest ecology and management*, 286, 81-86. 286, 81–86

Gava, J. L. (2005). Relações entre atributos do solo e qualidade da madeira de clone de *Eucalyptus grandis* para produção de celulose (Mestre dissertation, Universidade de São Paulo).

Gomes, A. S., & Kozlowski, T. T. (1980). Effects of Flooding on *Eucalyptus camaldulensis* and *Eucalyptus globulus* Seedlings. *Oecologia*, 46(2), 139-142.

Graciano, C., Guiamet, J. J., & Goya, J. F. (2006). Fertilization and water stress interactions in young *Eucalyptus grandis* plants. *Canadian Journal Forest Research* 36(4), 1028–1034.

Guarnaschelli, Ana B., Mantese, Anita I., & Battaglia, Anabela. (2009). Cambios anatómicos y morfológicos en plántulas de *Eucalyptus sp.* en respuesta a diferentes niveles de luz. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 44(3-4), 273-285.

Gunning, B. E., & Steer, M. W. (1996). Plant cell biology: structure and function. Jones and Bartlett publishers, Inc. United states of America.

Hajibagheri, M. A., Yeo, A. R., & Flowers, T. J. (1985). Salt tolerance in *Suaeda maritima* (L.) Dum. Fine structure and ion concentrations in the apical region of roots. *New Phytologist*, 99(3), 331-343.

- Hajibagheri, M. A., Harvey, D. M. R., & Flowers, T. J. (1987). Quantitative ion distribution within root cells of salt-sensitive and salt-tolerant maize varieties. *New Phytologist*, 105(3), 367-379.
- Hillis, W. E., & Hingston, F. J. (1963). Polyphenols in the leaves of some *Eucalyptus* species. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 14(12), 866-870.
- Hirsch, A. M., & Torrey, J. G. (1980). Ultrastructural changes in sunflower root cells in relation to boron deficiency and added auxin. *Canadian Journal of Botany*, 58(8), 856-866.
- Hobner, R., Depta, H., & Robinson, D. G. (1985). Endocytosis in maize root cap cells. Evidence obtained using heavy metal salt solutions. *Protoplasma*, 129, 214-222.
- Hou, A. J., Liu, Y. Z., Yang, H., Lin, Z. W., & Sun, H. D. (2000). Hydrolyzable tannins and related polyphenols from *Eucalyptus globulus*. *Journal of Asian natural products research*, 2(3), 205-212.
- Hsiao, T. C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual review of plant physiology*, 24(1), 519-570.
- Hübner, R., Depta, H., & Robinson, D. G. (1985). Endocytosis in maize root cap cells. *Protoplasma*, 129(2-3), 214-222.
- IDEAM. (2014). Indicadores climatológicos (Promedios climatológicos). Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Bogotá, Colombia. <http://institucional.ideam.gov.co/JSP/1772> (accessed March 20, 2014).
- Ismail, A. M., Heuer, S., Thomson, M. J., & Wissuwa, M. (2007). Genetic and genomic approaches to develop rice germplasm for problem soils. *Plant molecular biology*, 65(4), 547-570.
- Jackson M. B., Davies D. D. & Lambers H. (eds.). (1991). Plant life under oxygen stress. Ecology, physiology and biochemistry. SPB Acad. Publ, The Hague.
- Jacobs, M. R. (1981). *El eucalipto en la repoblación forestal*. FAO. <http://www.fao.org/3/a-ac459s.pdf> Recuperado el 28 de abril de 2017.
- Jiménez, S., de la Cruz, J., Moreno, F., Patricia, L., & Magnitskiy, S. (2012). Respuesta de las plantas a estrés por inundación. Una revisión. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 6(1), 96-109.

- Kallarackal, J. & Somen, C. K. (1997). An Ecological evaluation of the suitability of *Eucalyptus grandis* for planting in the tropics. *Forest Ecology and Management* 95(1), 53-61.
- Kawase, M. (1972). Effect of flooding on ethylene concentration in horticultural plants. *J Am Soc Hort Sci.*, 97, 584-588.
- Khan, A. A. (1977). *Physiology and Biochemistry of seed dormancy and germination* (pp. 447). North-Holland Pub. Co. FAO.
- Kojima, M., Yamaji, F. M., Yamamoto, H., Yoshida, M., & Nakai, T. (2009). Effects of the lateral growth rate on wood quality parameters of *Eucalyptus grandis* from different latitudes in Brazil and Argentina. *Forest Ecology and Management*, 257(10), 2175–2181.
- Kozlowski, T. T. (1984). Plant responses to flooding of soil. *BioScience*, 34(3), 162-167.
- Kozlowski, T. T., & Pallardy, S. G. (1997). *Physiology of Woody Plants*, (pp. 411). Academic, San Diego, California.
- Lane, S. D., & Martin, E. S. (1982). An ultrastructural examination of lead localization in germinating seeds of *Raphanus sativus*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 107(1), 33-40.
- Levitt, J. 1980. Response of plants to environmental stresses. Water, Salt and other Stresses. Vol I. pp 129 - 186. Academic Press, NY.
- Lockaby, B., & Caulfield, J. (1989). Geographic gradients in Loblolly pine site productivity and related environmental factors. *Southern Journal of Applied Forestry*, 13(2), 72-76.
- Longstreth, D. J., & Borkhsenius, O. N. (2000). Root cell ultrastructure in developing aerenchyma tissue of three wetland species. *Annals of Botany*, 86(3), 641-646.
- López-Almansa, J. C. (2002). Biología de la reproducción en *Ulmus minor* Mill. y sus híbridos en España. Tesis Doctoral, U.P.M., E.T.S.I. de Montes, Madrid, pp. 116.
- Machado LMG y M do R Pinheiro (1991) O setor florestal brasileiro relatório nacional. En: Primeiro Encontro Brasileiro de Planejamento Florestal – o problema econômico da reforma em florestas plantadas. LR Graça (ed). Curitiba, EMPRAPA – CNPF, 87-105.
- Marcar, N. E., Crawford. D. F., Saunders, A., Matheson, A. C. & Arnold R. A. (2002). Genetic variation among and within provenances and families of *Eucalyptus grandis* W. Hill and *E. globulus* Labill. subsp. *globulus* seedlings in response to salinity and waterlogging. *Forest Ecology and Management*, 162(2), 231-249.

Martini, M. H., Figueira, A., Lenci, C. G., & Tavares, D. D. Q. (2008). Polyphenolic cells and their interrelation with cotyledon cells in seven species of *Theobroma* (Sterculiaceae). *Brazilian Journal of Botany*, 31(3), 425-431.

Marty, F. (1999). Plant vacuoles. *The Plant Cell*, 11(4), 587-599.

Mauseth, J. D. (1980). A stereological morphometric study of the ultrastructure of mucilage cells in *Opuntia polyacantha* (Cactaceae). *Botanical Gazette*, 141(4), 374-378.

M'bou, A. T., Jourdan, C., Deleporte, P., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bouillet, J. P., & Epron, D. (2008). Root elongation in tropical *Eucalyptus* plantations: effect of soil water content. *Annals of forest science*, 65(6), 609-609.

Mejía de Tafur, M. S., Burbano Díaz, R. A., García Díaz, M. A., & Baena García, D. (2014). Photosynthetic response of *Eucalyptus grandis* W. Hill to soil water availability and to the light intensity. *Acta Agronómica*, 63(4), 311-317.

Meskimen, G. & Francis, J. K. 1990. Rose Gum *Eucalyptus*, in Burns, R. M. and Honkala, B. H., tech. coords. *Silvics of North America: volumen 2, Hardwoods*. Agriculture Handbook 654. United States Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. pp. 305-312.

Místrík, I., Holobrada, M., & Ciamporova, M. (1992). The root in unfavourable conditions. *Physiology of plant root system*. Kluwer Academic, Dordrecht, 286-312.

Mocquot, B., Prat, C., Mouches, C., & Pradet, A. (1981). Effect of anoxia on energy charge and protein synthesis in rice embryo. *Plant Physiology*, 68(3), 636-640.

Musetti, R., Favali, M. A., & Pressacco, L. (2000). Histopathology and polyphenol content in plants infected by phytoplasmas. *Cytobios*, 133-147.

Nishizawa, N. K., Tainaka, H., Okubo, A., Ishida, N., & Mori, S. (1989). Desiccation-induced heterophagy in plant root cells. *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses: Water Shortage*. Eds. KH Krebs, H Richter and TM Hinckley, 99-111.

Obregón, C. & Restrepo, N. (2007). El Eucalipto: una opción de alta rentabilidad. *El Mueble y La Madera*, 53, 14-19.

Oliveira, L. (1977). Changes in the ultrastructure of mitochondria of roots of *Triticale* subjected to anaerobiosis. *Protoplasma*, 91(3), 267-280.

Ospina, C., Hernández, R., Rodas C., Urrego, J., Godoy, J., Aristizábal, F., Osorio, O. & Riaño, N. (2006). El Eucalipto. *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *Guías silviculturales para el manejo de especies forestales con miras a la producción de madera en la zona andina colombiana*. FNC-Cenicafé, pp. 4-49.

- Shabala, S. (2011). Physiological and cellular aspects of phytotoxicity tolerance in plants: the role of membrane transporters and implications for crop breeding for waterlogging tolerance. *New Phytologist*, 190(2), 289-298.
- Shewry, P. R., & Peterson, P. J. (1974). The uptake and transport of chromium by barley seedlings (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Botany*, 25(4), 785-797.
- Shiono, K., Ogawa, S., Yamazaki, S., Isoda, H., Fujimura, T., Nakazono, M., & Colmer, T. D. (2010). Contrasting dynamics of radial O₂-loss barrier induction and aerenchyma formation in rice roots of two lengths. *Annals of Botany*, 107(1), 89-99.
- Skeffington, R. A., Shewry, P. R., & Peterson, P. J. (1976). Chromium uptake and transport in barley seedlings (*Hordeum vulgare* L.). *Planta*, 132(3), 209-214.
- Smith, M. M., Hodson, M. J., ÖPIK, H., & Wainwright, S. J. (1982). Salt-induced ultrastructural damage to mitochondria in root tips of a salt-sensitive ecotype of *Agrostis stolonifera*. *Journal of Experimental Botany*, 33(5), 886-895.
- Soukup, A., Armstrong, W., Schreiber, L., Franke, R., & Votrubová, O. (2007). Apoplastic barriers to radial oxygen loss and solute penetration: a chemical and functional comparison of the exodermis of two wetland species, *Phragmites australis* and *Glyceria maxima*. *New Phytologist*, 173(2), 264-278.
- Stape, J. L., Gonçalves, J. L. M., & Gonçalves, A. N. (2001). Relationships between nursery practices and field performance for Eucalyptus plantations in Brazil. *New Forests*, 22(1-2), 19-41.
- Stape, J. L., Binkley, D., & Ryan, M. G. (2008). Production and carbon allocation in a clonal Eucalyptus plantation with water and nutrient manipulations. *Forest Ecology and Management*, 255(3), 920-930.
- Turnbull, J. & Pryor L. 1984. Species and seed source. *In*: Hillis, W. E. and G. A. Brown (Eds.). *Eucalypts for Wood Production*. Segunda edición. CSIRO and Academic Press. Sidney, Australia.
- Turnbull, J. W. (1999). Eucalypt plantations. *New Forest*, 17(1-3), 37-52.
- USER manual. 1992. Understanding soil ecosystem relationships. Dept. of Primary Industries, Queensland, Australia. Script and 2 videos. ISSN 0727-6273. Citado en: Brouwer, C., Goffeau, A., & Heibloem, M. (1985). Irrigation Water Management: Training Manual No. 1-Introduction to Irrigation. *Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy*.

Van Steveninck, R. F. M., Van Steveninck, M. E., Fernando, D. R., Horst, W. J., & Marschner, H. (1987). Deposition of zinc phytate in globular bodies in roots of *Deschampsia caespitosa* ecotypes; a detoxification mechanism?. *Journal of Plant Physiology*, 131(3-4), 247-257.

Vartapetian, B. B., & Andreeva, I. N. (1986). Mitochondrial ultrastructure of three hygrophyte species at anoxia and in anoxic glucose-supplemented medium. *Journal of Experimental Botany*, 37(5), 685-692.

Vartapetian, B. B., & Zakhmilova, N. A. (1990). Ultrastructure of wheat seedling mitochondria under anoxia and postanoxia. *Protoplasma*, 156(1-2), 39-44.

Vartapetian, B. B., Andreeva, I. N., Generozova, I. P., Polyakova, L. I., Maslova, I. P., Dolgikh, Y. I., & Stepanova, A. Y. (2003). Functional electron microscopy in studies of plant response and adaptation to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 91(2), 155-172.

Visser, E. J., Cohen, J. D., Barendse, G. W., Blom, C. W., & Voesenek, L. A. (1996). An ethylene-mediated increase in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded *Rumex palustris* Sm. *Plant Physiology*, 112(4), 1687-1692.

Visser, E. J. W., Colmer, T. D., Blom, C. W. P. M., & Voesenek, L. A. C. J. (2000). Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant, Cell & Environment*, 23(11), 1237-1245.

Visser, E. J. W., Voesenek, L. A. C. J., Vartapetian, B. B., & Jackson, M. B. (2003). Flooding and plant growth. *Annals of Botany*, 91(2), 107-109.

Waring, R. H. (1983). Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. In *Advances in ecological research*, Vol. 13, pp. 327-354. Academic Press.

Wheeler, H., & Baker, B. L. (1973). Ultrastructure of thick membranes in plant roots exposed to uranyl and calcium salts. *Journal of ultrastructure research*, 43(5-6), 355-361.

Whitehead, D. & Beadle, C. L. (2004). Physiological regulation of productivity and water use in eucalyptus: a review. *Forest Ecology and Management*. 193(1), 113-140.

Wissuwa, M. (2005). Combining a modelling with a genetic approach in establishing associations between genetic and physiological effects in relation to phosphorus uptake. *Plant and Soil*, 269(1-2), 57-68.

Zapata, C. M. (2013). *Influencia edafoclimática en el desarrollo de plantaciones juveniles de Eucalyptus grandis en el suroccidente colombiano*. (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.