

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EVALUACIÓN DEL ESTADO HÍDRICO EN ÁRBOLES INDIVIDUALES DE
UN RODAL DE *PINUS TAEDA* Y SU INCIDENCIA SOBRE EL CRECIMIENTO**

por

**Valeria ESTELLANO GIMENEZ
Marco SANTIN MELENDREZ**

**TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2012**

Tesis aprobada por:

Director: -----
Ing. Agr. (MSc) Luis Viega

Ing. Agr. (MSc) Silvia Ross

Ing. Agr. José Gándara

Fecha: 28 de diciembre de 2012

Autor: -----
Valeria Raquel Estellano Giménez

Marco Antonio Santín Melendrez

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiéramos agradecer muy especialmente a la docente co-directora de este trabajo, la Ing. Agr. (MSc) Silvia Ross por su incondicional apoyo, dedicación y tiempo brindado para que este trabajo se pudiera realizar.

Al Ing. Agr. José Gándara, quien instaló el Ensayo en las parcelas de la cuenca experimental, orientó los inicios del presente Trabajo Final y se interesó por sus avances a lo largo de su realización.

Al Ing. Agr. (MSc) Luis Viega quien diseñó y orientó el estudio, aportó conocimientos, conceptos, bibliografía y su experiencia en investigación al Trabajo Final.

Al Ing. Agr. Oscar Bentancur, por la elaboración del análisis estadístico definitivo, y por el aporte de interesantes puntos de vista sobre su análisis e interpretación.

A la Ing. Agr. (MSc) Carolina Munka, por el aporte de los datos climáticos para la elaboración de los balances hídricos, y por la orientación en la interpretación de los mismos.

A la empresa Weyerhaeuser S.A. por haber facilitado sus instalaciones para la realización del ensayo y por la contribución de los datos necesarios para la elaboración de este trabajo.

Al personal de campo de la empresa Weyerhaeuser S.A por su permanente apoyo en la medición a campo.

También agradecer a nuestras familias y amigos por su constante apoyo durante toda la carrera.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VI
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1 OBJETIVO GENERAL.....	2
1.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS.....	2
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1. CARACTERISTICAS DE <i>Pinus taeda</i>	3
2.2. AREA DE DISTRIBUCIÓN NATURAL.....	3
2.3. <i>Pinus taeda</i> EN URUGUAY.....	4
2.4. CONCEPTOS BÁSICOS SOBRE RELACIONES HIDRICAS.....	4
2.4.1. <u>El agua y su relación con las plantas superiores</u>	4
2.4.2. <u>Dinámica del agua en la célula</u>	5
2.4.3. <u>Función del xilema y anatomía de la madera</u>	6
2.4.4. <u>Hidráulica del transporte xilemático</u>	7
2.4.5. <u>Movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera</u>	7
2.5. CUANTIFICACIÓN DEL ESTADO HIDRICO EN PLANTA.....	8
2.6. BALANCE DE AGUA A NIVEL DE LA PLANTA.....	10
2.6.1. <u>Absorción de agua por la planta</u>	10
2.6.2. <u>Transporte de agua en la planta</u>	14
2.6.3. <u>Transpiración</u>	14
2.6.4. <u>Estrategia para mantener el balance hídrico</u>	16
2.6.5. <u>Ajuste osmótico y potencial de turgencia</u>	18
2.7. DEFICIT HIDRICO Y CRECIMIENTO VEGETAL.....	20
2.8. EFECTOS DE LA PODA Y EL RALEO.....	21
2.9. EVOLUCION DIARIA Y ESTACIONAL DEL ESTADO HIDRICO DEL ARBOL Y FACTORES QUE LO DETERMINAN.....	23
2.10. RESPUESTAS AL ESTRÉS HIDRICO.....	24
3. <u>MATERIALES Y METODOS</u>	26
3.1. SITIO.....	26
3.1.1. <u>Ubicación</u>	26
3.1.2. <u>Características edáficas</u>	27
3.1.3. <u>Descripción climatológica</u>	29
3.2. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	29
3.3. METODOLOGIA.....	30
3.4. VARIABLES AMBIENTALES.....	32

3.5. CONTENIDO DE AGUA EN EL SUELO.....	33
3.6. BALANCE HIDRICO DECAICO.....	33
3.7. ANÁLISIS ESTADISTICO.....	33
4. <u>RESULTADOS</u>	35
4.1. POTENCIAL HIDRICO (ψ_h).....	35
4.2. GRADIENTE ESTACIONAL DE POTENCIAL HÍDRICO EN EL ARBOL.....	43
4.3. VARIABLES DASOMETRICAS.....	50
4.3.1. <u>Diámetro a la altura del pecho (DAP)</u>	52
4.3.2. <u>Altura (Ht)</u>	52
4.3.3. <u>Área Basal (AB)</u>	53
4.3.4. <u>Volumen (V)</u>	53
5. <u>DISCUSIÓN</u>	56
5.1. POTENCIAL HÍDRICO.....	56
5.1.1. <u>Variación diaria y estacional</u> del potencial hídrico.....	56
5.1.2. Variación del potencial hídrico en el perfil vertical de la copa....	61
5.2. GRADIENTE ESTACIONAL DE POTENCIAL HIDRICO EN EL ARBOL.....	62
5.3. CRECIMIENTO.....	65
6. <u>CONCLUSIONES</u>	71
7. <u>RESUMEN</u>	72
8. <u>SUMMARY</u>	73
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	74

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Resultados del análisis de varianza de potencial hídrico según el momento del día.....	35
2. Estimación del gradiente de potencial hídrico estacional, por sitio en las diferentes fechas de medición.....	44
3. Resultado del análisis de la varianza para diámetro a la altura del pecho (DAP), altura total (Ht), área basal (AB) y para la interacción volumen *área basal	51
4. Diámetro a la altura del pecho (DAP), comparación de Tukey-Kramer (P<0.05) para las diferentes fechas de medición.....	52
Figura No.	
1. Ubicación de la plantación de <i>Pinus taeda</i> en el departamento de Tacuarembó.....	26
2. Información edafológica de las unidades de suelo y en donde también se encuentran ubicadas las parcelas experimentales.....	29
3. Bomba de Schollander utilizada para medir el Potencial hídrico.....	31
4. Grúa con brazo hidráulico y canasto en el cual se tomó el Potencial hídrico.....	32
5. Grúa con brazo hidráulico y canasto en el cual se tomó el Potencial hídrico.....	32

Gráfico No.

1. Promedio de potencial hídrico base, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0.05$) entre las diferentes fechas de medición.....	36
2. Promedio de potencial hídrico medio día, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0.05$) entre las diferentes fechas de medición.....	37
3. Promedio de potencial hídrico media tarde, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0.05$) entre las diferentes fechas de medición.....	37
4. Promedio de potencial hídrico media tarde, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0.05$) entre sitios.....	38
5. Promedio de potencial hídrico media tarde, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0.05$) entre tratamientos.....	38
6. Evolución diaria y estacional del potencial hídrico en árboles intervenidos del sitio 1.....	39
7. Evolución diaria y estacional del potencial hídrico en árboles testigos del sitio 1.....	40
8. Evolución diaria y estacional del potencial hídrico en árboles intervenidos del sitio 2.....	40
9. Evolución diaria y estacional del potencial hídrico en árboles testigos del sitio 2.....	41
10. Gradiente de potencial hídrico para ambos sitios (Base – Medio día).....	44
11. DPV promedio por hora del día, según fecha de medición (Sitio 1).....	45
12. DPV promedio por hora del día, según fecha de medición (Sitio 2).....	46
13. Gradiente de potencial hídrico en las diferentes fechas de medición y su relación con la precipitación (promedio sitio 1 y 2).....	47
14. Gradiente de potencial hídrico del sitio 1, en las diferentes fechas de medición y su relación con el déficit de presión de vapor (DPV).....	47

15. Gradiente de potencial hídrico en árboles del sitio 2, en las diferentes fechas de medición y su relación con el déficit de presión de vapor (DPV).....	48
16. Tendencia del déficit y exceso en el contenido hídrico de los suelos del sitio 1 por fecha de medición.....	49
17. Tendencia del déficit y exceso en el contenido hídrico de los suelos del sitio 2 por fecha de medición.....	49
18. Volumen (m ³) por árbol por sitio en función de la fecha de medición.....	54
19. Volumen (m ³) por tratamiento, por sitio en función de la fecha de medición.....	55

1. INTRODUCCIÓN

La productividad de una plantación forestal es determinada por el área foliar y las relaciones suelo-planta-atmósfera. En estas últimas se incluyen el efecto de la demanda atmosférica y la cantidad de agua del suelo. Ambas variables afectan el contenido hídrico de los árboles y la producción de biomasa de una plantación (Flores y Allen, 2004).

En Uruguay son incipientes los estudios sobre parámetros fisiológicos en plantaciones comerciales. El presente trabajo tuvo como objetivo estudiar la evolución del potencial hídrico foliar y los efectos del manejo (primer raleo y poda) en un rodal del norte del país. y para ello se consideraron factores edáficos (textura, capacidad de almacenamiento de agua) y climáticos (déficit de presión de vapor, precipitación, radiación, temperatura).

El presente estudio, se realizó en el marco de una tesis de maestría realizada en el mismo sitio y en la cual se registró la evolución estacional del potencial hídrico, fotosíntesis y crecimiento en función del manejo (raleo y poda simultáneos) en un rodal de Tacuarembó. En este sentido, se buscó ampliar la información, analizando la dinámica del potencial hídrico en tres momentos del día.

Las hipótesis planteadas fueron las siguientes:

- a. El potencial hídrico varía en función de la época del año, demanda atmosférica y contenido de agua en el suelo.

- b. El potencial hídrico medido en diferentes estratos del dosel presenta diferencias a lo largo del día.

c. En sitios con buena disponibilidad de agua, el potencial hídrico foliar es mayor y la tasa de crecimiento de los árboles se incrementa.

d. El manejo silvícola (poda y raleo) modifica el potencial hídrico individual y la tasa de crecimiento relativo.

1.1. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el estado hídrico y crecimiento en un rodal de *Pinus taeda* durante la tercera estación de crecimiento posmanejo (poda y raleo).

1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

a. Estudiar el efecto del sitio, fecha, hora del día y manejo (poda y raleo) sobre el potencial hídrico (base y mediodía) en un rodal de *Pinus taeda*.

b. Evaluar el efecto de la altura en el dosel sobre el potencial hídrico foliar en un rodal de *P. taeda*

c. Analizar la influencia de la época del año, sitio y manejo sobre el crecimiento en volumen en un rodal comercial de *P. taeda*.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. CARACTERÍSTICA DE *Pinus taeda*

Pinus taeda L. (loblolly pine) es la especie más importante del sudeste de los E.E.U.U. y se cultiva para la producción de madera en varios países. Es una especie de rápido crecimiento con cierta resistencia a plagas y enfermedades, pese a su carácter exótico (Zobel et al., 1960). Presenta corteza de color castaño rojiza a canela, profundamente surcada con placas oblongas, chatas, gruesas, fuertemente apretadas con un espesor de 1,5 a 2,5 cm. Hojas delgadas, flexibles, de color verde claro, algo glaucas, de 15 a 25 cm de largo, agrupadas en hacecillos de 2 a 3 acículas, con vaina persistente.

Los conos son sésiles, en número de 2 a 4, oblongos a cilíndricos-ovoides, de color rojizo claro, con escamas fructíferas delgadas umbón provisto de espina. Semillas aladas muy desarrollada, de forma romboidal, de 2,5 cm de largo; presenta tegumento castaño oscuro a veces con manchas negras (Cozzo, 1976).

2.2. AREA DE DISTRIBUCIÓN NATURAL

Pinus taeda es la especie conífera más importante en el sur de los Estados Unidos de América, con un volumen de existencias mayor a la mitad del volumen total del género. Se desarrolla desde el nivel del mar hasta elevaciones de 610 metros, con precipitaciones anuales que oscilan entre 1000 y 1500 mm, y temperaturas entre -23 y 38 ° C (Koch, 1972). Ocurre a través de todo el Sur y Sureste del país, con excepción de la zona Sur de Florida y su área de distribución natural se extiende desde Delaware hasta Texas (Dorman, citado por Cabris, 2004).

2.3. *Pinus taeda* EN URUGUAY

Krall, citado por Cabris (2004), demostró que esta especie introducida en Uruguay, es en su género una de las más promisorias en cuanto a la adaptación a las condiciones ambientales del país. Así lo indicaban los crecimientos observados en cierta diversidad de sitios, su vigor y su estado sanitario en condiciones adecuadas de tratamiento silvícola.

Hasta el año 2008 las plantaciones ocupaban en Uruguay una superficie total de 167.258 ha, ubicadas principalmente en la región norte (Rivera y Tacuarembó, 75,2% del total) y litoral oeste (Paysandú, Río Negro, Soriano, 15,4%). En dichas zonas, se presentan las mejores condiciones climáticas y edafológicas para su crecimiento y desarrollo (URUGUAY. MGAP. DGF, 2008). Dentro de la superficie ocupada por el género *Pinus* en Uruguay (235.292 ha) la especie representa el 71,1% del total.

2.4. CONCEPTOS GENERALES SOBRE RELACIONES HIDRICAS

2.4.1. El agua y su relación con las plantas superiores

El agua es el factor ambiental más importante que afecta el crecimiento de las plantas. El crecimiento de las planta es controlado por la velocidad de la división y elongación celular y también por el suministro de compuestos requeridos para la síntesis de nuevo protoplasma y pared celular. El crecimiento de la célula es particularmente dependiente de la turgencia turgencia y por lo tanto, la elongación del tallo y hojas se reduce rápidamente por el déficit hídrico. La reducción en el contenido hídrico implica: pérdida de turgencia, cese del crecimiento celular, cierre estomático, reducción de la fotosíntesis, disminución

de la velocidad de respiración, además de interferir en muchos otros procesos metabólicos. Eventualmente, una continua deshidratación causa una desorganización en el protoplasma que provoca la muerte de la planta (Azcón-Bieto y Talón, 2000).

La mayoría de las funciones en las que participa el agua son de naturaleza física, actuando como solvente, siendo el lugar donde ocurren la mayor parte de las reacciones bioquímicas (Sánchez Díaz et al., 1996). Este compuesto constituye el 80-90 % del peso fresco de muchas plantas herbáceas y más del 50% del peso fresco de las plantas leñosas. El agua es parte importante del protoplasma ya que integra proteínas y lípidos. Una reducción de su contenido por debajo de un nivel crítico, modifica la estructura celular y puede ocasionar la muerte. Asimismo, el agua actúa como sustrato en varios procesos como por ejemplo, la fijación de CO₂ y ayuda a mantener la turgencia. La incapacidad para mantener la turgencia provoca una inmediata reducción en el crecimiento (Azcón-Bieto y Talón, 2000).

2.4.2. Dinámica del agua en la célula

En dos compartimientos con diferente potencial hídrico separados por una membrana semipermeable, el agua se mueve desde el compartimiento de mayor potencial hídrico hacia el de menor potencial hídrico. Las diferencias en potencial hídrico permiten mantener la homeostasis celular, ya sea por transporte de agua y otras sustancias entre células, tejidos y órganos (iones, carbohidratos, aminoácidos, etc.) a favor de gradientes de potencial hídrico. El movimiento de agua en tejidos vegetales ocurre básicamente a través de tres rutas: el apoplasto, el simplasto y la ruta transcelular. Esta última es definida

como el transporte de agua a través de cada célula, a través del plasmolema y tonoplasto de cada célula sin involucrar plasmodesmos (Zyalalov, 2004).

Las raíces de la mayoría de angiospermas poseen endodermis, tejido con una estructura impermeable al agua, que es la banda de caspary ubicada en las paredes radiales de las células. El córtex es permeable al agua y ésta puede moverse por el apoplasto y el simplasto hasta llegar a la endodermis, donde se mueve vía simplasto en raíces jóvenes y vía apoplasto en raíces adultas. En el córtex y en la estela, las células están conectadas por plasmodesmos y el flujo puede ocurrir a través del simplasto, apoplasto, o por una combinación de estas rutas (transcelular) (Canny 2001, Zyalalov 2004).

2.4.3. Función del xilema y anatomía de la madera

Salisbury y Ross, citados por Martínez de Toda (1991), Tyree y Zimmermann (2002) mencionan que el transporte de agua desde la raíz hasta las hojas, se realiza vía xilema. Se trata de un tejido especializado en el transporte de agua con células altamente diferenciadas que alcanzan su funcionalidad al perder sus protoplastos y permaneciendo las paredes celulares. Por su parte Taiz y Zeiger (2002) indican que este tejido se caracteriza por tener una baja resistencia al flujo de agua.

En las coníferas, los elementos principales de su estructura son las traqueidas (células conductoras con los extremos cerrados y sólo interconectadas por poros), que realiza simultáneamente funciones de sostén y conducción.

El tejido de reserva está constituido fundamentalmente por parénquima radial, ya que el axial es muy escaso en estas especies. Los radios son uniseriados y presentan en su centro canales resiníferos (Tuset y Duran, 2008).

Casi 90% del xilema de gimnospermas tiene una orientación vertical, las traqueidas se ubican en él superpuestas y dispuestas en filas radiales bastante uniformes. Las paredes de las traqueidas axiales poseen numerosas perforaciones que facilitan la transferencia de líquidos entre células adyacentes. Los poros de la membrana de las punteaduras areoladas varían en tamaño, pudiéndose encontrar poros desde 1 nm^{-1} . El tamaño de los poros es crítico para mantener el flujo de agua (Pallardy, 2007).

2.4.4. Hidráulica del transporte xilemático

Dixon (1914) hace referencia a la teoría coheso-tenso-transpiratoria indicando que la transpiración crea una diferencia de potencial hídrico ($\Delta\Psi$) la cual se traduce en una fuerza impulsora que se transmite desde las hojas hacia las raíces que provoca el ingreso del agua desde el suelo a la planta. Este proceso es pasivo y no requiere de energía metabólica de la planta. Por otro lado, Sperry (1989) demostró que en *Acer saccharum* M. esta fuerza $\Delta\Psi$ adquiere valores entre -1 a -2 MPa, llegando en casos extremos hasta -10 MPa.

2.4.5. Movimiento del agua en el sistema suelo planta atmósfera

La mayoría de las especies vegetales obtienen el agua del suelo. El agua se mueve a través del suelo, penetra al interior de las raíces y pasa a la parte aérea desde donde casi la totalidad pasa a la atmósfera por el proceso de transpiración. En su conjunto, el agua del suelo, planta y atmósfera constituye un continuo en el que ésta se desplaza de acuerdo a gradientes de energía. El proceso es de naturaleza física en el sentido de que no utiliza en forma directa la energía metabólica de la planta.

La teoría coheso-tenso-transpiratoria explica el ascenso del agua, desde el suelo y hasta la copa de los árboles, según la misma, las plantas permanentemente absorben agua del suelo y la pierden hacia la atmósfera a través de las hojas, por transpiración (E), proceso que responsable de crear un gradiente de potencial hídrico entre la hoja y el suelo. Tyree y Sperry (1989) analizaron la vulnerabilidad del xilema a la cavitación y la embolia y reportaron que este mecanismo permite que el agua ascienda hasta 100 m de altura.

El agua se mueve desde regiones del suelo de mayor humedad a regiones donde la humedad es menor, ya sea por difusión o por flujo masivo pero siempre siguiendo un gradiente de potencial hídrico. Cuando el suelo comienza a perder agua, debido a la absorción por parte de las raíces, se produce una desecación local del mismo, produciendo una disminución del potencial mátrico (ψ_m) que determina una reducción del potencial hídrico del suelo (Sánchez Díaz et al., 1996).

La velocidad con que se mueve el agua desde el suelo a las raíces depende del gradiente de potencial hídrico y de la conductividad hidráulica del suelo, la misma es una medida de la facilidad con la que se mueve el agua a través de él, y depende del tipo de suelo y del contenido hídrico. En este sentido cuando un suelo se encuentra a capacidad de campo, su potencial hídrico es próximo a cero, a medida que el contenido hídrico del suelo disminuye, el potencial de matriz desciende, determinando que el potencial hídrico sea más negativo (Sánchez Díaz et al., 1996).

2.5. CUANTIFICACIÓN DEL ESTADO HÍDRICO DE LA PLANTA

La descripción del estado hídrico se realiza a través de dos tipos de variables. La variable extensiva que describe la cantidad de agua en el suelo es

llamada “contenido hídrico”, sin embargo, la misma no informa acerca de la dirección o la velocidad del flujo. En tanto la variable intensiva potencial hídrico (Ψ_h), mide el grado de energía libre del agua y por lo tanto, predice la dirección y velocidad del flujo en el sistema. Es posible, definir al potencial hídrico como la capacidad de las moléculas de agua para moverse en un sistema particular, y es una medida de su capacidad de efectuar trabajo (Azcón-Bieto y Talón, 2000).

La ósmosis es un proceso central en todos los seres vivos, que transporta el agua por el simplasto de las plantas para mantener su contenido a nivel celular. El estado del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera es descrito en términos de potencial hídrico (Ψ_h) y consta de varios componentes: el potencial osmótico (Ψ_o), determinado por la concentración de sustancias osmóticamente activas; el potencial mátrico (Ψ_m), que representa la capacidad de adsorción de las matrices celulares; el potencial de presión (Ψ_p), que registra las presiones en exceso que actúan sobre un sistema y el potencial gravitacional (Ψ_g), que refiere a los efectos de la gravedad sobre la energía libre (Larcher, 2003).

En un sistema particular, el potencial hídrico total es la suma algebraica de estos cuatro componentes ($\Psi_h = \Psi_o + \Psi_m + \Psi_g + \Psi_p$). El valor del potencial hídrico del agua pura es 0, todos los y que caracterizan el agua ligada son negativos, puesto que sería necesario suministrar trabajo para llevar esta agua a un $\Psi_h = 0$ (Azcón-Bieto y Talón, 2000).

Para estudiar el patrón diario de potencial hídrico e inferir el contenido de agua en el suelo, se recomienda medir esta variable en tres momentos del día. Esta información debe contrastarse con el potencial base (previo al

amanecer) ya que este es un indicador del contenido de agua del suelo (Landis et al., 1989)

2.6. BALANCE DE AGUA A NIVEL DE LA PLANTA

El balance hídrico de una planta se obtiene por diferencias entre la ganancias y las pérdidas de agua: balance hídrico = absorción de agua – transpiración. El mismo está regulado por el déficit de presión de vapor del agua del aire (DPV), el contenido de agua disponible en el suelo y los procesos de conducción de agua desde las raíces hasta las hojas. Un balance negativo siempre se manifestará por una disminución de la turgencia debido al descenso de agua y su potencial en los tejidos, estas variaciones aparecen primero en las hojas que representan la zona con más evaporación y al mismo tiempo las más alejadas de las raíces (Larcher, 1977).

Varios autores han explicado el mecanismo de balance hídrico de las plantas en término la regulación de la transpiración, atendiendo a la forma en que la conductancia estomática es afectada por el estado del agua, la intensidad de la luz y la nutrición entre otros factores, y como estos factores pueden variar en situaciones de déficit de agua.

2.6.1. Absorción de agua por la planta

La raíz es el órgano responsable de la absorción de agua por las plantas y su capacidad, en ese sentido, depende directamente de su grado de desarrollo; es decir, su capacidad de ramificación y de penetración constituyen las características morfológicas más importantes que permiten al vegetal tolerar los déficits de humedad (Russell, 1977). El mayor o menor grado de desarrollo de la raíz condiciona la tasa de absorción de agua por la planta, lo cual a su vez

afecta importantes procesos fisiológicos como la fotosíntesis, respiración, elongación celular y muchas otras actividades metabólicas (Kramer, 1983).

Desde un punto de vista físico, el crecimiento radicular depende en gran medida del agua. El potencial de presión (Ψ_p) o turgencia en el interior de las células, proporciona la fuerza necesaria para la elongación celular (Acevedo, 1979).

La relación existente entre la densidad longitudinal de raíces y la extracción de humedad puede ser explicada en los siguientes términos: a medida que la densidad de raíces es menor, éstas se encontrarán, en general, más distanciadas entre sí, de tal forma que las partículas de agua deberán hacer un recorrido mayor para llegar hasta su superficie y, por ende, mayor será la resistencia encontrada en el suelo para este flujo. En tales condiciones la capacidad de absorción de las raíces estará muy limitada, y poco podrán aportar a la obtención general de agua por la planta a pesar de que para ese momento pudiera existir un alto contenido promedio de humedad en el suelo.

Ello explicaría el hecho por el cual plantas con baja capacidad de proliferación radical pueden presentar condiciones de marchitez aun a contenidos de humedad relativamente altos en el suelo. Así, a pesar de que el límite inferior de lo que es conocido como humedad aprovechable del suelo corresponde a un valor cercano a 15 atmósferas de tensión, un sistema radical poco ramificado difícilmente podrá extraer agua hasta esos niveles (Gardner, 1960). El autor añade que cuando las raíces están muy separadas entre sí, como ocurre en los sistemas poco ramificados, la tensión de humedad del suelo en contacto con la raíz es apreciablemente mayor que la tensión promedio de la masa de suelo, siendo mayor esta diferencia a medida que la humedad disminuye.

Pinus taeda L. se caracteriza por presentar un sistema radicular poco ramificado del tipo pivotante, donde aproximadamente el 40% de la longitud total de las raíces pertenece a la raíz principal (Lemaire et al., 2003).

Steudle (2000) analizó la absorción de agua por raíces de *Pinus taeda* L. y las consecuencias sobre el déficit hídrico. Se observó una correlación positiva entre la capacidad de las raíces para absorber y la tasa transpiratoria. En este sentido una mayor absorción radicular se asoció con altas tasas transpiratoria. El autor menciona además a la conductividad hidráulica, explicando que cuando la tasa de transpiración disminuye, la conductividad hidráulica también disminuye, existiendo una relación no lineal entre el flujo de agua en el árbol y las fuerzas que se originan por el gradiente entre la presión hidrostática y la osmótica. El autor alude a la existencia de aquaporinas, diciendo que su acción en la vía apoplástica causa la mayor parte de la variabilidad de la conductancia hidráulica de raíces y agrega que existe a nivel de la raíz un ajuste físico que se activa cuando la transpiración es baja y proporciona el acceso de agua a la planta a bajos potenciales de agua. Esto determina que en suelos con escaso contenido relativo de agua, las pérdidas de ésta se reduzcan al mínimo.

La capacidad de infiltración del agua en el suelo, estará determinada por la textura y estructura del mismo, la capacidad de almacenaje de agua dependerá del volumen total de los microporos que contenga el suelo. La misma será función de la profundidad y del volumen de suelo y se verá afectado por la granulometría de las partículas. Dicha granulometría, si bien no afecta al volumen de agua potencialmente almacenado, sí afecta a la cantidad drenada y en consecuencia retenida. Debe considerarse de gran importancia para el

desarrollo vegetal y para evitar problemas de asfixia radicular, el mantenimiento de una adecuada relación aire/agua en suelos y sustratos.

Cuando un suelo se encuentra a la capacidad de campo, los valores de potencial hídrico serán próximos a 0 MPa. El punto contrario es el punto de marchitez permanente que corresponde a valores cercanos a $-1,5$ MPa (Savé, 2005).

En *Pinus taeda* L. se observó que a mitad de verano, un 33% del conjunto de las raíces se encuentra suberificado, momento en el cual se da la máxima de transpiración y por lo tanto, la mayor parte del agua entra a través de raíces suberificadas.

Las características anatómicas de los vasos y traqueidas afectan el transporte de agua en el xilema, lo cual puede modificar el gradiente de potencial hídrico, ya que en condiciones de déficit hídrico los mecanismos de cavitación y embolia son frecuentes (Sánchez Díaz et al., 2000).

Goldstein et al. (1998) analizaron la capacidad de almacenamiento de agua y los patrones hídricos diurnos de árboles de un dosel tropical y observó que el tamaño de los árboles influye sobre la capacidad de almacenamiento en la albura. y que esta agua hace menos severos los cambios en el estado hídrico durante las horas de mayor demanda evaporativa.

Heinsoo et al.(1998) reportaron que la respuesta de las hojas en árboles varía más en función de la edad y del estado de desarrollo del follaje que en función del perfil vertical de la copa, siempre y cuando esté expuesto de manera similar en ella.

2.6.2. Transporte de agua en la planta

La diferencia de potencial hídrico $\Delta\psi$ es la fuerza motriz para el movimiento del agua líquida a través de los tejidos, pero la fuerza motriz para el movimiento del vapor de agua es el gradiente de concentración o presión de vapor, que por lo general es elevado y además constante.

2.6.3. Transpiración

Sánchez Díaz et al. (2000) afirman que la intensidad transpiratoria está determinada por factores ambientales y endógenos. Dentro de los primeros, mencionan a la radiación solar, el déficit de presión de vapor del aire, la temperatura, la velocidad del viento y el suministro de agua, mientras que dentro de los factores de la propia planta destacan, el área foliar, la estructura y exposición foliar, la resistencia estomática y la capacidad de absorción del sistema radical, como los más importantes. Los autores declaran que un déficit de presión de vapor de la atmósfera (disminución de la humedad relativa, provocada por un aumento de la temperatura), la hoja elevará la transpiración sin un incremento en la fotosíntesis, esto conduce a una disminución en la eficiencia transpiratoria.

El proceso de transpiración es directamente proporcional proporcional al índice de área foliar (LAI) hasta valores próximos a 2,5 y por encima de él, depende exclusivamente de las condiciones ambientales. Para valores bajos de LAI, es importante el tamaño, forma, orientación y distribución de las hojas y en valores elevados de LAI adquieren importancia la conductancia estomática, y la facilidad de paso del vapor de agua por los estomas, ambos representa el factor de mayor peso en la regulación de la transpiración (Savé, 2007).

A medida que el suelo va perdiendo agua disminuye su conductividad hidráulica. Esto crea un umbral relativamente abrupto en la humedad de suelo, por debajo del cual disminuye la tasa de suministro de agua a las raíces y las plantas desarrollan déficits hídricos en sus tejidos. En consecuencia, disminuye la conductancia estomática y la transpiración.

Fernández et al. (2008) demostraron que la capacidad de fijar carbono de las plantas depende del grado de apertura estomática, y que este a su vez está determinado por la conductividad hidráulica, del gradiente de potencial hídrico ($\Delta\psi$) que se origine entre las hojas y el suelo, y del déficit de presión de vapor entre las hojas y el aire (DPV). El gradiente de potencial hídrico es el responsable del ascenso del agua desde el suelo a las ramas, mientras que el DPV determina que el agua difunda a la atmósfera en fase de vapor.

Cuando las condiciones de suministro hídrico son adecuadas, la conductancia estomática, viene modulada por las condiciones ambientales. Entonces depende de las características de la cubierta que modifican la radiación recibida y el régimen de turbulencia, y en consecuencia el DPV y la capa límite. Es común en árboles, observar curvas de modelo con dos máximos, con un cierre parcial o completo al mediodía. En condiciones de aire seco y temperatura elevada, el cierre estomático al mediodía puede impedir la embolia y la cavitación como consecuencia de una disminución de la transpiración. Ante una situación de déficit moderado, los estomas están muy abiertos solo por la mañana, se cierran parcialmente al mediodía y permanecen así hasta el cierre completo. Así, ante un déficit hídrico severo, los estomas se abren ligeramente por la mañana y permanecen casi cerrados durante el día (Azcón- Bieto y Talón, 2000).

Estudios realizados por Campos Ángeles et al. (2005) en *Taxodium mucronatum* Ten, en Oaxaca, México, comprueban que existe un período crítico para el árbol en los meses de noviembre a febrero, lo cual se asocia a la reducción en el nivel del manto freático del suelo, que se reflejó en una mayor reducción del potencial hídrico diurno y en una menor recuperación del balance hídrico en la noche. La fotosíntesis neta y la conductancia estomática también se modificaron estacionalmente en respuesta tanto a las condiciones de humedad del suelo, como al déficit de presión de vapor, pero no mostraron una fuerte relación con el potencial hídrico interno de los árboles.

Así pues durante el día puede existir un déficit hídrico provocado por transpiración, elevada resistencia de las raíces y lesión en el xilema por embolia y cavitación. Por la noche, al cesar la transpiración, se alcanza un equilibrio entre el potencial hídrico de la planta y el del suelo, se elimina así el déficit hídrico del día. En casos extremos, donde el potencial hídrico del suelo desciende por debajo del nivel crítico, la absorción cesa y la planta muere.

2.6.4. Estrategias de la planta para mantener el balance hídrico

Las plantas tienden a mantener constante el nivel interno de agua por medio de la activación de dos mecanismos. Por un lado pueden mantener el potencial hídrico, mediante el aumento de la exploración radicular y/o el aumento de solutos a nivel de la raíz; y por otro lado reduciendo las pérdidas de agua a través del control estomático.

Sperry y Tyree (2006) analizando tres especies de coníferas, *Abies balsamea* L., *Picea canadensis* (Mill.) B.S., *Juniperus virginiana* L, demostraron que es a través de la apertura y cierre de sus estomas que las plantas regulan la tasa de transpiración y la diferencia de potencial agua entre las distintas partes del

xilema. Agregan además, que ante condiciones de sequía, se mantiene un grado de apertura estomática tal que evita que el contenido de agua en la hoja caiga por debajo de valores umbrales de potencial agua relacionados con pérdidas significativas de conductividad. En tanto que Cochard et al. (1992) en sus estudios sobre la vulnerabilidad a la cavitación en *Quercus petraea* (Matt), relacionaron el grado de apertura y cierre de los estomas con el nivel de turgencia de las célula.

La radiación y la concentración intercelular de CO₂ controlan la apertura estomática en relación con la demanda fotosintética de este gas. Una baja concentración de CO₂ en el interior de las hojas aumenta la apertura estomática, mientras que una elevada concentración la reduce. En cuanto al efecto de la luz, la apertura estomática es promovida con incrementos de la irradiancia (PAR, radiación fotosintéticamente activa), excepto en plantas CAM,

Bohnert y Jensen (1996) afirman que a pesar de que el cierre estomático supone una gran ventaja a la hora de evitar pérdidas de agua, tiene como contrapartida una reducción en la fijación de CO₂. Los autores, afirmaron que el déficit hídrico constituye el factor de estrés ambiental más usual en cuanto a la limitación de la productividad de las plantas. Indican además, que la capacidad de las plantas para tolerar el déficit de agua es determinada por múltiples vías bioquímicas que facilitan la retención y/o adquisición de agua, de proteger las funciones del cloroplasto, así como del mantenimiento de la homeostasis de iones. Mencionan como vías esenciales aquellas que conducen a la síntesis de metabolitos osmóticamente activos y proteínas específicas de control iónico y flujo de agua.

Webb y Mansfield (1992) analizando el funcionamiento de los estomas, indican que los mismos responden a cambios en el contenido hídrico del suelo,

tal como ocurre en condiciones de sequía. Sugieren que la hormona vegetal ácido abscísico (ABA), sintetizada en el citosol de las células de la raíz, se transporta por el apoplasto de estas y es conducido via xilema con la corriente transpiratoria de los brotes.

Zyalalov (2004) menciona que el ABA actúa en respuesta a la sequía como mensajero que ordena cierre estomático a nivel foliar, facilitando de este modo la conservación de agua, y agrega que la reducción de la transpiración a través de los estomas es una respuesta crucial regulada por ABA en plantas expuestas a estrés.

El mecanismo de apertura estomática, brinda a las plantas una regulación temporal (control estomático), que evita que las mismas sufran deshidratación por pérdida de agua, a la vez que permiten un intercambio de oxígeno y dióxido de carbono, los cuales son esenciales para los procesos de respiración y fotosíntesis (Varela, 2010).

Sperry et al. (2002), indican que la regulación del potencial hídrico por los estomas es necesaria para evitar una falla hidráulica, y así maximizar la extracción de agua del suelo.

2.6.5. Ajuste osmótico y mantenimiento del potencial de turgencia

El ajuste osmótico mantiene la turgencia celular debido a una reducción del potencial osmótico por la acumulación de solutos compatibles en citoplasma. Debido a que la pérdida de agua puede incrementar la concentración de solutos en la célula, las moléculas que regulan el metabolismo pueden ser afectadas. Así, algunos iones inorgánicos, tales como potasio, calcio, magnesio y cloro, no pueden ser metabolizados o incorporados dentro

de la estructura celular si se acumulan en situaciones de deshidratación y dado que estos iones juegan papeles de regulación de enzimas, la actividad de éstas puede verse afectada (Zyalalov, 2004)

Tyerman et al. (2002) mencionan la participación de las acuoporinas) en el mantenimiento de la homeostasis celular, así como de las relaciones hídricas. La tasa de flujo del agua dentro y fuera de las células está determinada por el gradiente de potencial hídrico, que actúa como fuerza de conducción para el transporte. Las proteínas AQP facilitan la ósmosis por formación de canales, como alternativa de difusión de agua a través de la membrana celular, incrementando la permeabilidad de ésta, además de cumplir una función importante en la tolerancia al estrés por sequía.

El ABA está asociado a la captación del estrés osmótico en el tonoplasto y en la membrana plasmática. Estímulos ambientales como la salinidad y la sequía inducen incrementos en los niveles de este (Maurel et al., 2002). Por otro lado Zhu (2003) indica que cuando el nivel de ABA se incrementa se desencadena cierre estomático y el ajuste osmótico, entre otras respuestas.

Lakso, citado por Varela (2010) se refiere al ajuste osmótico como el mecanismo que permite mantener un potencial de turgencia alto, a pesar del descenso en el potencial hídrico, lo que puede traer como consecuencia que la apertura estomática, la expansión foliar, la transpiración y la fotosíntesis se mantengan funcionando por más tiempo.

2.7. DEFICIT HIDRICO Y CRECIMIENTO VEGETAL

El estado hídrico de las plantas, dentro de cierto límite, es el resultado del intercambio de agua entre dos fuentes principales, el agua del suelo y de la atmósfera. Si la planta pierde más agua a la atmósfera de la que absorbe, se produce un déficit hídrico.

Passioura (1996) en un trabajo donde analiza la tolerancia a la sequía en cultivos agrícolas, indica que el déficit hídrico es el factor que más influye en la reducción del crecimiento de la planta. Los déficits hídricos transitorios ocurren durante el mediodía cuando la transpiración supera a la absorción, esto se da principalmente en los meses de verano. Así mismo un déficit permanente a largo plazo ocurre cuando se da una disminución del contenido de agua del suelo.

Sayagués Laso (2000) señaló que el déficit hídrico afecta el crecimiento de brotes anuales, formación de yemas y la expansión de hojas. Asimismo, también se modifican la senescencia el crecimiento cambial y las propiedades de la madera.

El mismo autor menciona también que en sitios donde la disponibilidad de agua es baja, los árboles presentan tamaños menores, sus hojas son más pequeñas, gruesas y más cutinizadas, el diámetro de los vasos del leño temprano es menor y las paredes de las células son más gruesas y más lignificadas. Hace referencia a estudios realizados en *Pinus taeda* en Texas, diciendo que el nivel de daños causados por desecación, está muy estrechamente relacionados a la presencia de sistemas radiculares profundos y amplios, esto fue demostrado en estudios realizados en, en los cuales un

extenso sistema radicular es el principal responsable de la alta resistencia a la sequía, y en segundo lugar la transpiración.

2.8. EFECTO DE LA PODA Y EL RALEO

Los primeros silvicultores en el siglo XVIII entendieron que el manejo del bosque debía realizarse considerando la respuesta de los árboles a la competencia íter- e intraespecífica, a la cantidad de luz que recibían, a la disponibilidad de recursos, etc. Fernández et al. (2008).

La poda es una corta intermedia que se diferencia de las demás (raleos, cortas de mejora, cortas de liberación, etc.), por el hecho de que, en lugar de cortar el árbol entero, solamente se extrae parte del mismo (ramas). Se define como la extracción de ramas laterales en sucesivas operaciones desde la base del árbol hasta determinada altura (refaldado), tiene como propósito adelantarse a la muerte natural de estas ramas que son retiradas antes que avance la formación de nudos y otros defectos anatómicos. Como resultado de un correcto sistema de podas, se obtiene una alta proporción de madera clear con mayor valor comercial (Hawley y Smith, 1982).

Los raleos son operaciones de corta intermedia de árboles, que no interesa mantener en la masa hasta la corta final. El raleo aplicado en forma selectiva favorece a los árboles grandes y es útil tanto en rodales viejos como jóvenes (Rodríguez-Ortiz, 2011).

Los raleos liberan el espacio que los árboles necesitan a medida que se desarrollan en altura y resultan indispensables para tener buenos crecimientos diamétricos, al concentrar en los mejores árboles la producción de madera. Los árboles remanentes son los de mejor calidad por lo que se reservan para la

corta final, teniendo las mejores características de forma y mejor crecimiento (Barrio et al., 2009).

Después del raleo los árboles remanentes reaccionan incrementando su tasa de crecimiento (Jaakkola et al., 2005). Además, son menos susceptibles a insectos e incendios (Mc Dowel et al., 2003) y disminuyen el grado de infestación foliar por hongos (Kanaskie y Maguire, 2004), aumentan la asignación de biomasa al tallo (Guillespie et al., 1994) y pueden aumentar el cociente área foliar: área de albura (Gajardo-Caviedes et al., 2005).

Otros estudios, demostraron que el raleo de las masas forestales puede resultar en aumento de crecimiento de los árboles, mediante el ahorro del agua disponible en el suelo entre la cantidad de árboles remanentes de la masa (Bréda et al., 1995).

Es común que al modificarse el ambiente los procesos fisiológicos de los árboles se vean afectados, ya sea para adaptarse a las nuevas condiciones del medio, para ser más eficientes en el uso de los recursos, o para contrarrestar factores desfavorables que se hayan acentuado (Smith y Griffiths, 1993).

Se pueden podar los árboles para obtener trozas basales libres de nudos con alto valor económico, o no podar y mantener la mayor cantidad de copa viva posible por individuo, evitando de esta forma, la disminución de las tasas de crecimiento de la masa (Evans, 1992).

Según Hawley y Smith (1982) cuando se extraen demasiadas ramas vivas al mismo tiempo, la superficie de copa disponible para la actividad fotosintética puede quedar tan reducida que ocasione un serio retraso de

crecimiento en altura y diámetro. Extraer ramas implica disminuir el área foliar, factor importante en la productividad del bosque, considerado un buen indicador de la capacidad de la copa para absorber la radiación fotosintéticamente activa (Perry, 1994).

Todas las prácticas de manejo influyen sobre las condiciones microclimáticas que experimenta el árbol, así como en el área foliar remanente. El IAF del componente arbóreo influye sobre, la cantidad de agua efectiva que llega al suelo luego de una lluvia, sobre la cantidad de luz que llega al sotobosque y sobre la demanda evaporativa de la atmosfera (Fernández et al., 2008).

Simonin et al. (2007) estudió el efecto del raleo sobre el balance hídrico en una plantación de *Pinus ponderosa* y comprobaron que los cambios en la cobertura vegetal necesariamente modifican la utilización de la radiación absorbida y la partición de esta en calor sensible y latente por parte de la superficie evapotranspirante. Como consecuencia de estos cambios, el balance de agua del sitio se ve afectado a través de la contribución relativa de la transpiración de las plantas y de la evaporación del suelo.

2.9. EVOLUCION DIARIA Y ESTACIONAL DEL ESTADO HIDRICO DEL ARBOL Y FACTORES QUE LO DETERMINAN

Las principales variables que influyen sobre el árbol de forma directa, son el contenido de agua en el suelo, la radiación solar disponible y el déficit de presión de vapor de la atmosfera (DPV) o diferencia de presión parcial de agua dentro de la hoja y en la atmosfera.

En árboles creciendo en sitios con buena disponibilidad de agua en el suelo, a medida que la radiación incidente aumenta, también lo hace la temperatura, ambos parámetros tienen efecto sobre la tasa de transpiración, la cual aumenta durante el día. A su vez el potencial hídrico puede disminuir en las hojas y tallos encargados de satisfacer esa demanda transpiratoria, debido básicamente a un retraso en la absorción de agua por parte de dichos órganos.

Fernández et al. (2008) aluden al DPV, indicando que es una de las variables conductoras del modelo hidráulico y que determina el grado de apertura estomática del árbol. Este depende de la temperatura del aire y de la humedad relativa del mismo, asumiendo que la temperatura de la hoja es igual a la del aire. El DPV real es modificado por la presencia de árboles-arbustos y restos de corta mediante una relación empírica hipotética: cuanto mayor es la cobertura de protección, las condiciones microclimáticas se atemperan, reduciéndose levemente las temperaturas máximas e incrementándose las mínimas. Los autores también se refieren a la luz, indicando que la cantidad de radiación incidente determina, en combinación con el estado hídrico, la capacidad del árbol para fijar carbono. Estos autores demostraron que la cantidad de radiación que llega al suelo, determina la temperatura del mismo, que a su vez influye sobre la capacidad de conducir agua a través del xilema (conductividad hidráulica del tallo). Agregan que los valores máximos y mínimos de contenido de agua en el suelo quedan limitados a los correspondientes para cada textura del suelo, asumiendo que todo el contenido de agua que excede la saturación, drena y sale del sistema.

2.10 RESPUESTAS AL ESTRÉS HIDRICO

El estrés hídrico, como cualquier otro estrés, limita la capacidad de la planta de emplear fotosintéticamente la luz que absorbe. A nivel de planta

entera y de una forma muy simplificada, cabe plantear que si una planta creciendo en condiciones limitantes de agua y luz invierte demasiada biomasa en su parte aérea, quedará en mala situación para captar agua y viceversa (Tilman, citado por Valladares, 2004).

Varios estudios coinciden en afirmar que la disponibilidad de agua incide en la producción de materia seca total, el número de ramas laterales, la producción y tasa de crecimiento de hojas y brotes, así como el número de raíces de crecimiento, y la distribución de materia seca a la raíz y a la parte aérea. En consecuencia la falta de agua provoca alteraciones en las características anatómicas, morfológicas y del crecimiento de las plantas (Hernández Pérez et al., 2004).

Nguyen et al., citados por Fernández et al. (1996) indican, que ante una situación de déficit hídrico el crecimiento de la parte aérea es afectado más que el de la raíz, por lo cual aumenta la relación raíz-parte aérea en peso seco., estudios realizados en plantas de *Pinus pinaster* creciendo en vivero.

En tanto Meyer et al. (1990) afirman que el estrés hídrico modifica la morfología y el desarrollo de la raíz, lo cual impacta en el crecimiento y supervivencia de las plantas, considera que un sistema radical amplio y ramificado es la principal característica de tolerancia a la sequía en especies forestales.

Teskey et al. (1986) en estudios realizados en *Pinus taeda* L. indican que las poblaciones procedentes de lugares más secos tienen más tolerancia a la escasez de agua debido a su sistema radical profundo y extenso.

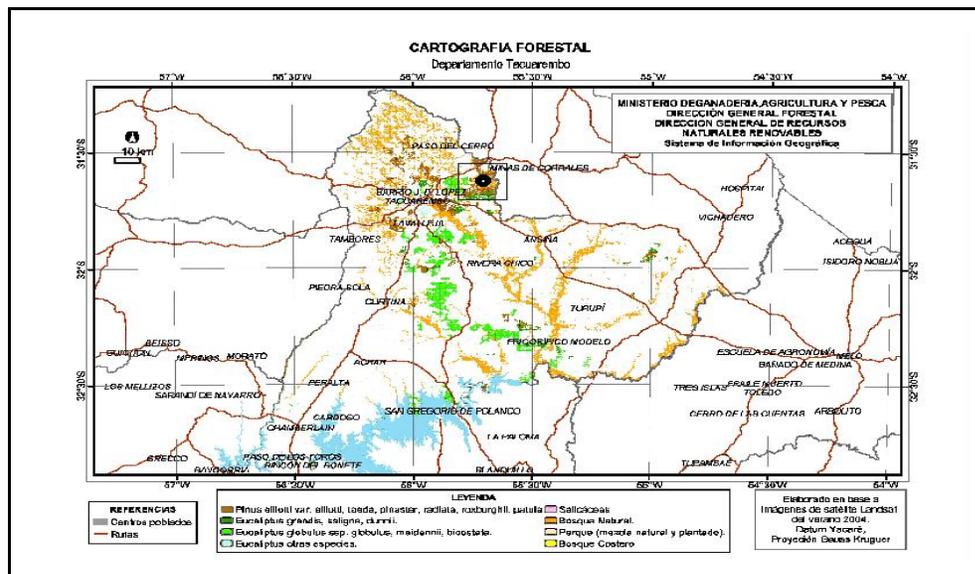
3. MATERIALES Y METODOS

3.1. SITIO

3.1.1. Ubicación

El ensayo se ubicó en una plantación de *Pinus taeda* L., 30 Km al norte de de Tacuarembó, Uruguay (31° 38' 09" S, 55° 41' 48" W). La empresa Weyerhaeuser Uruguay, propietaria de la plantación, lo instaló en el año 2003. Se accede al área por la ruta Nacional No. 5 a la altura del Km. 414 (Figura No. 3). Este predio constituye un área experimental de la empresa, junto a la Facultad de Agronomía de UdelaR y a la Universidad estatal de Carolina del Norte donde se realizan numerosos trabajos de investigación.

Figura No. 1 Ubicación de la plantación de *Pinus taeda* en el departamento de Tacuarembó, Cartografía con imagen Landsat URUGUAY. MGAP. DGF (2008)



El trabajo se llevó a cabo desde julio de 2010 a abril de 2011, en un rodal de *Pinus taeda*, de 108 ha plantado en julio de 2003 a una densidad de plantación de 1000 árboles ha⁻¹ con un marco de plantación de 4 m entre filas y 2,5 m entre plantas. En mayo del 2008 el rodal fue sometido a tratamiento silvicultural que consistió en un raleo de 40% de los árboles y una poda del 50% de las copas.

Durante todo el período de estudio fueron evaluadas las dos parcelas experimentales (sitios 1 y 2). Ambas forman parte de las parcelas que la empresa previamente definió como “parcelas de inventario” de las cuales se cuenta con información dasométrica. Ambas fueron escogidas por presentar diferencias contrastantes en cuanto al tipo de suelo, material generador, posición en el paisaje y forma, pendiente, altitud, drenaje, régimen hídrico y riesgo de sequía, con lo cual se prevé que la respuesta de los árboles para cada situación sea diferente. En cada parcela se utilizaron 4 árboles de *Pinus taeda* de 7 años de edad.

3.1.2. Características edáficas

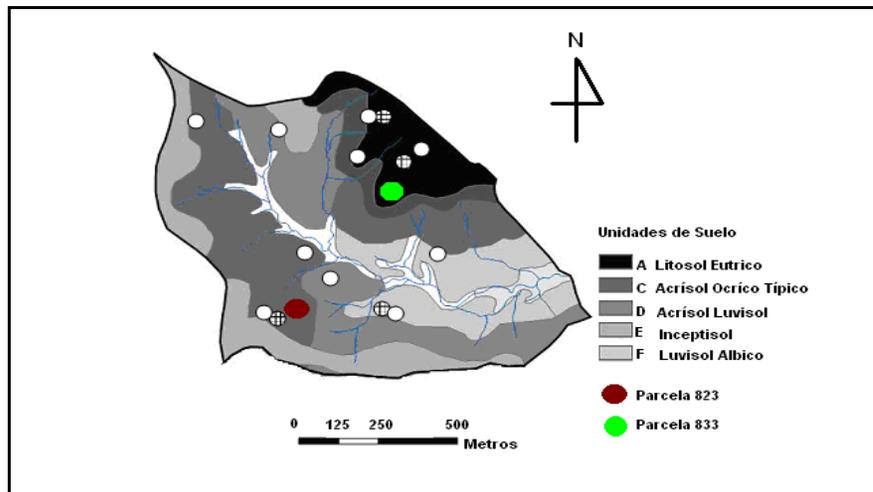
Los suelos del sitio 1 se desarrollan sobre material generador correspondiente a la formación de areniscas de Tacuarembó y pertenecen a la clasificación taxonómica uruguaya de suelos Desaturados Lixiviados, Acrisol Luvico. Los mismos presentan buen drenaje, un horizonte A espeso de 80-100 cm, de textura arenosa y tonalidades rojas. Esta textura liviana del horizonte superior, es la que permite una alta capacidad de almacenamiento de agua, favorecida por un horizonte B de textura más fina. Se trata de suelos con moderado potencial de escurrimiento (Grupo Hidrológico B), ubicados sobre relieve de colinas fuertes, con un paisaje de laderas altas de forma convexas, pendiente de 12 a 15% y una altitud promedio de 170 m.

Son suelos muy lixiviados, de baja fertilidad natural, con pH ácido y alto contenido de aluminio intercambiable, el tenor de materia orgánica es muy bajo en todo el perfil. La aptitud agronómica de estos suelos permite buena profundidad de arraigamiento, lo que favorece, junto con su buen drenaje interno, el crecimiento de especies forestales. En el país son considerados excelentes sitios forestales debido al rápido crecimiento de los ejemplares y al desarrollo de rodales uniformes, etc. (Molfino, 2000).

El material generador de los suelos del sitio 2 es el Basalto, que se caracteriza por un relieve de mesetas con escarpas, ocupa una posición en el paisaje en una zona alta de forma plana, con una pendiente de hasta el 2% y una latitud promedio de 200 m. Estos suelos pertenecen a la clasificación taxonómica uruguaya Litosol Eutrico (Suelos pocos desarrollados), bien drenados, con alto potencial de escurrimiento (Grupo hidrológico D).

Esta unidad ocupa la parte superior de la cuenca (es divisoria de agua) por lo que los excesos hídricos escurren o drenan hacia las partes bajas de estas. No obstante, en áreas planas existen encharcamientos “ojos de agua” por períodos de una o dos semanas luego de lluvias importantes. Debido a la escasa profundidad del perfil (5-15 cm), la capacidad de almacenamiento de agua del suelo es baja y el riesgo de sequía es alto (Molfino, 2000).

Figura No. 2 Información edafológica de las unidades de suelo donde se encuentran ubicadas las parcelas experimentales



3.1.3. Descripción climatológica

Munka (2010), en su tesis de maestría realizada en la misma cuenca experimental donde se llevó a cabo el presente estudio, hace referencia a la clasificación climática de Köppen para caracterizar a la región. La misma indica que la región se define por un clima templado y húmedo, con veranos calurosos. La temperatura promedio anual es de 23,2 °C en el mes más cálido (enero) y 10,8 °C en el mes más frío (julio). El promedio anual de precipitación es de 1484 mm con distribución regular en el año pero con muy alta variabilidad interanual en cada mes.

3.2. DISEÑO EXPERIMENTAL

El diseño experimental empleado para la medición de potencial hídrico a campo fue el denominado bloque completo al azar generalizado, donde cada

bloque es considerado un sitio, se utilizaron 2 unidades experimentales (árboles) de cada tratamiento por sitio.

Cada sitio se diferencia por la profundidad del horizonte A del suelo (descripción de suelo realizada por Molfino, 2000), y por la posición topográfica en la cuenca.

Fueron dos los tratamientos silviculturales empleados en el diseño, árboles podados y raleados vs testigos sin intervenir (en cada parcela se midieron dos árboles por tratamiento).

3.3. METODOLOGÍA

El manejo del rodal consistió en raleo el 40% de los árboles y podar el 50% de las copas de los individuos remanentes en mayo de 2008. En cada sitio se delimitaron 2 parcelas circulares de 314 m². Una de ellas recibió el tratamiento del resto del rodal y la otra fue el control. En cada parcela se seleccionaron 2 árboles por porte y aspecto general para medir potencial hídrico y crecimiento. En cada árbol se midió el potencial hídrico acicular, diámetro a la altura del pecho (dap) y altura total del fuste (Ht).

El potencial hídrico se midió en 3 estratos de la copa (superior, medio e inferior) y se eligieron ramas plenamente iluminadas. En cada uno se seleccionaron 3 fascículos de un año con orientación norte y se determinó el potencial hídrico foliar mediante cámara de presión (Figura 1) en 3 momentos del día (alba, mediodía y media tarde). Las mediciones se efectuaron cada 45 días entre julio de 2010 y abril de 2011 y se dispuso de un elevador hidráulico con plataforma (Figura 2). Las determinaciones dasométricas se realizaron con pértiga telescópica (15 m) y cinta diamétrica milimetrada.

Las variables calculadas a partir de los datos de D_{ap} y H_t fueron: Área Basal (m^2) = $D_{ap}^2 \times \pi / 4$ y Volumen ($m^3/\text{árbol}$) = $AB \times \text{Altura árbol} \times \text{Factor de forma (0,5)}$ (Sorrentino, 1997).

Figura No. 3 Bomba de Schölander utilizada para medir el Potencial hídrico



Figura No. 4 y 5 Grúa con brazo hidráulico y plataforma utilizada para el muestreo



3.4. VARIABLES AMBIENTALES

La temperatura, humedad relativa, radiación solar, velocidad del viento y precipitación fueron obtenidos mediante un sistema automático de medición (Campbell Scientific CR10X, Logan, UT, USA) próxima al rodal y la información fue representativa de los 2 sitios. Se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) en cada fecha de medición y para cada momento del día en que se obtuvieron datos de potencial hídrico. Para ello, se utilizaron datos de precipitación, temperatura, radiación solar, humedad relativa y velocidad del viento recabados cada quince minutos.

El cálculo del DPV se efectuó a partir de la siguiente ecuación: DVP (milibares) = $e_s - e$, donde (e_s) es la presión de vapor de saturación y (e) es la presión actual de vapor.

3.5. CONTENIDO DE AGUA EN EL SUELO

Se calculó la capacidad de almacenamiento de agua disponible (CAAD) para ambos suelos (Sitio 1 y 2) para el período comprendido entre el 27 de julio de 2010 y 1 de abril de 2011.

3.6. BALANCE HIDRICO DECAICO

Para el cálculo del balance hídrico se utilizaron los datos de precipitación, ETP y reserva de agua en el suelo, esta última variable se fue considerada hasta 1,30 m de profundidad en el sitio 1 y 10 cm de profundidad en el sitio 2. Los datos mensuales fueron analizados para cada década, con el objetivo de encontrar una correspondencia más exacta entre la disponibilidad de agua en el suelo en las fechas de medición consideradas en el estudio.

3.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El efecto de los tratamientos sobre el potencial hídrico, diámetro a la altura del pecho, altura, área basal y volumen, se ajustó mediante un modelo lineal general de medidas repetidas en el tiempo. La forma general del modelo fue la siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + T_i + S_j + (TS)_{ij} + \varepsilon_{ijk} + M_l + (TM)_{il} + \square_{ijkl}$$

Dónde: μ = es la media general

T_i = es el efecto del i-ésimo tratamiento

S_j = es el efecto del j-ésimo sitio

$(TS)_{ij}$ = es la interacción entre tratamiento y sitio

ϵ_{ijk} = es el error experimental (entre árboles)

MI = es el efecto de la l-ésima medición

$(TM)_{il}$ = es la interacción entre medición y tratamiento

δ_{ijkl} = es el error de la medida repetida (dentro de árboles)

El modelo de auto correlación usado fue autorregresivo de orden 1 para potencial hídrico mientras que fue autorregresivo heterogéneo de orden 1 (modelación de diferentes varianzas en cada medición) para DAP, altura, volumen y área basal. Se realizó ANAVA y las medias se contrastaron mediante test de Tukey con un 95% de confianza. Se utilizaron modelos lineales generalizados y el procedimiento mixed del paquete estadístico SAS versión 9.2 (SAS, 2006) para series temporales con sub muestreos.

4. RESULTADOS

4.1. POTENCIAL HIDRICO (Ψ_h)

El siguiente cuadro presenta los resultados del análisis de la varianza para potencial hídrico. Se observaron efectos de la fecha en los 3 potenciales referidos (base, mediodía y media tarde) y además, efectos del sitio y manejo en el potencial media tarde (Cuadro 1). Por otro lado, las interacciones (sitio x tratamiento) y (tratamiento x día) no afectaron los valores del potencial hídrico. Los resultados del ANAVA se muestran en Gráfico 1.

Cuadro No. 1 Resultados del análisis de varianza de potencial hídrico según el momento del día

Potencial hídrico base ($\Psi_{h,base}$)			
EFECTO	DF	F VALUE	Pr>F
Sitio	1	1.39	0.2634
Tratamiento	1	1.46	0.2525
Sitio * Trat.	1	0.46	0.5122
Fechas	4	32.26	<0.0001
	4	0.76	0.5649
Potencial hídrico medio día ($\Psi_{h,media\ mañana}$)			
EFECTO	DF	F VALUE	Pr>F
Sitio	1	2.62	0.1287
Tratamiento	1	0.39	0.5406
por Sitio *	1	1.13	0.3071
Fechas	4	12.43	<0.0001
Trat.*Fecha	4	0.19	0.9436
Potencial hídrico media tarde ($\Psi_{h,media\ tarde}$)			
EFECTO	DF	F VALUE	Pr>F
Sitio	1	11.59	0.0045
Tratamiento	1	4.93	0.0414
Sitio * Trat.	1	0.49	0.4917
Fechas	4	26.12	<0.0001
Trat.*Fecha	4	1.79	0.1690

Gráfico No. 1 Promedio de potencial hídrico base, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0,05$) entre las diferentes fechas de medición

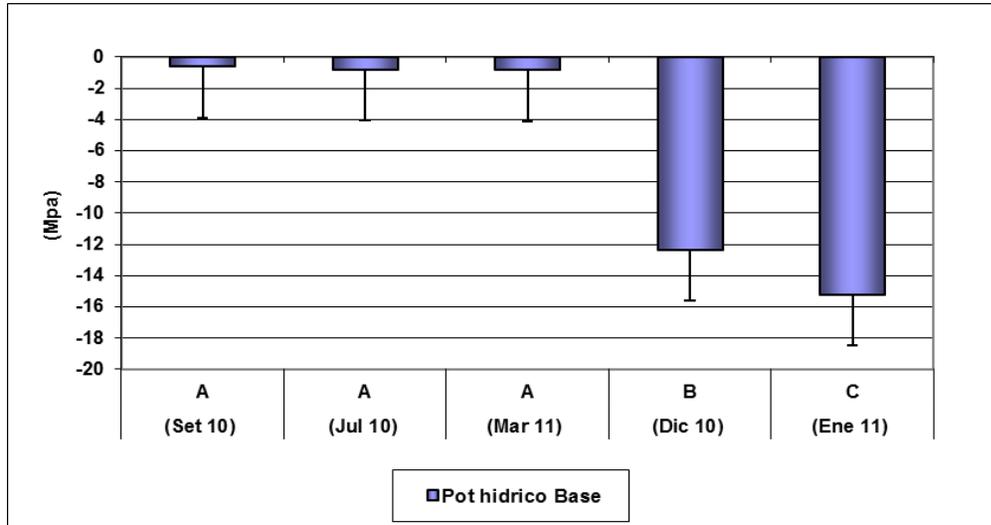


Gráfico No. 2 Promedio de potencial hídrico medio día, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0,05$) entre las diferentes fechas de medición

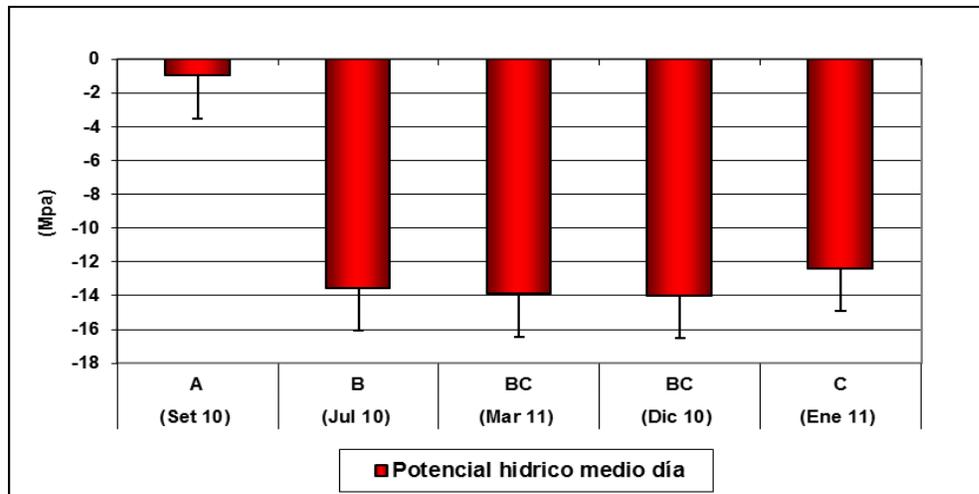


Gráfico No. 3 Promedio de potencial hídrico media tarde, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0,05$) entre las diferentes fechas de medición

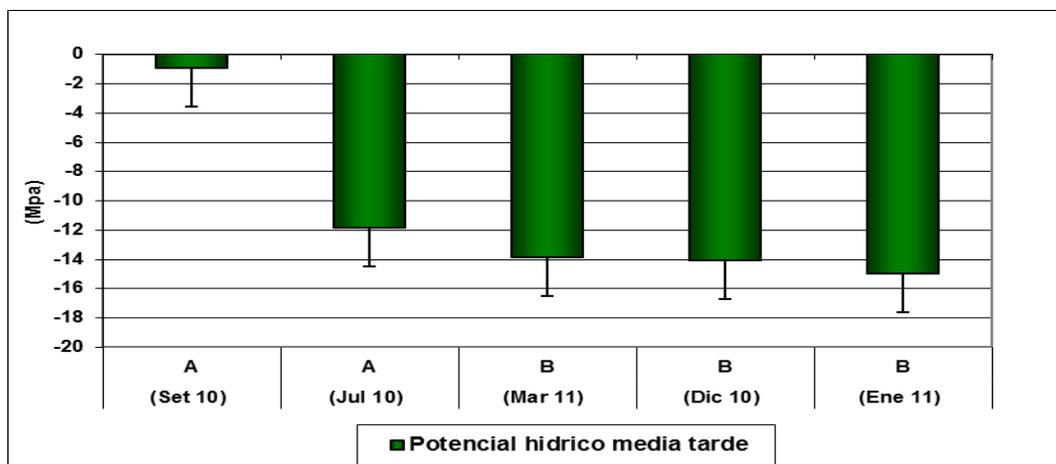


Gráfico No. 4 Promedio de potencial hídrico media tarde, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0,05$) entre sitios

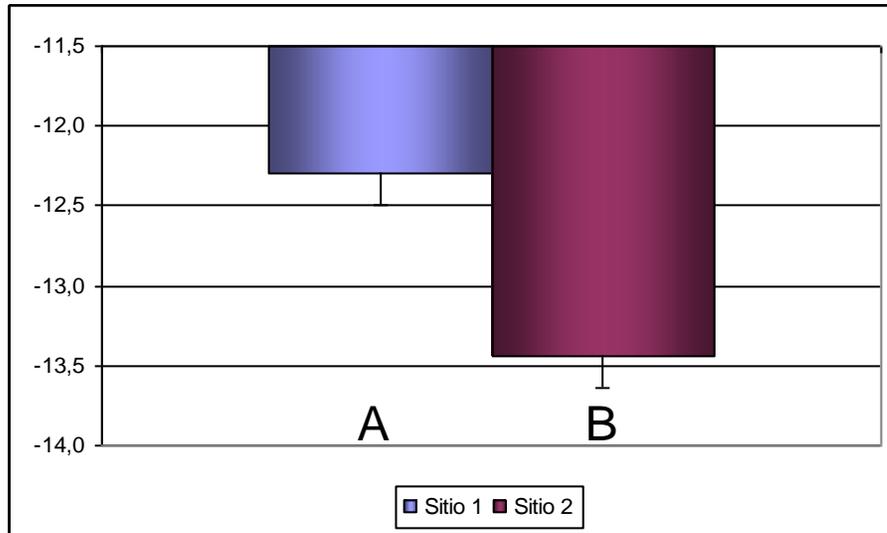
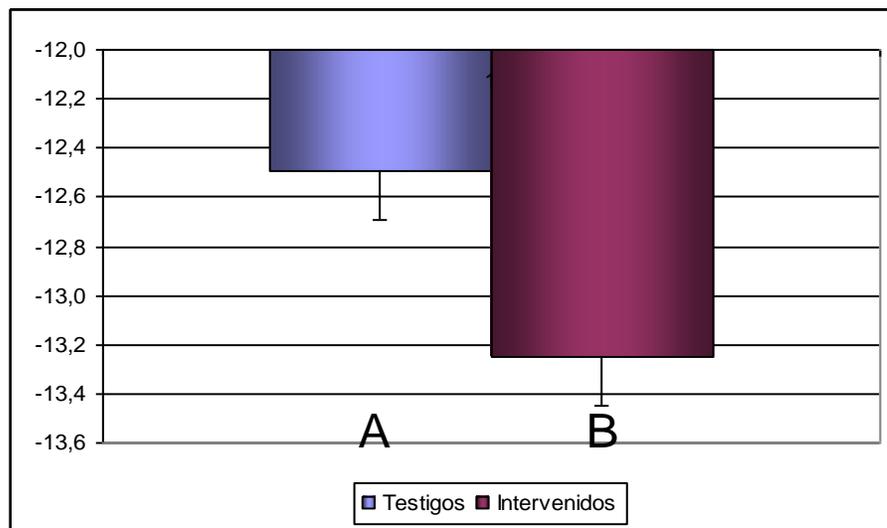


Gráfico No. 5 Promedio de potencial hídrico media tarde, comparación de Tukey-Kramer ($P < 0,05$) entre tratamientos



La tendencia seguida por el potencial hídrico en los tres momentos del día a los largo de las cinco fechas de medición demostró que los valores extremos que se alcanzaron al comienzo del día, al mediodía y el grado de recuperación al final del día fueron diferentes de una fecha de medición a otra. En general valores mayores de Ψ_h por la mañana y descensos menores durante el día, se obtuvieron en el período julio-setiembre. Esta tendencia se presenta graficada a continuación para cada sitio y cada tratamiento, a los efectos de mostrar el efecto diferencial de éstos en la medición del potencial a media tarde.

Gráfico No.6 Evolución diaria y estacional del potencial hídrico en árboles intervenidos del sitio 1

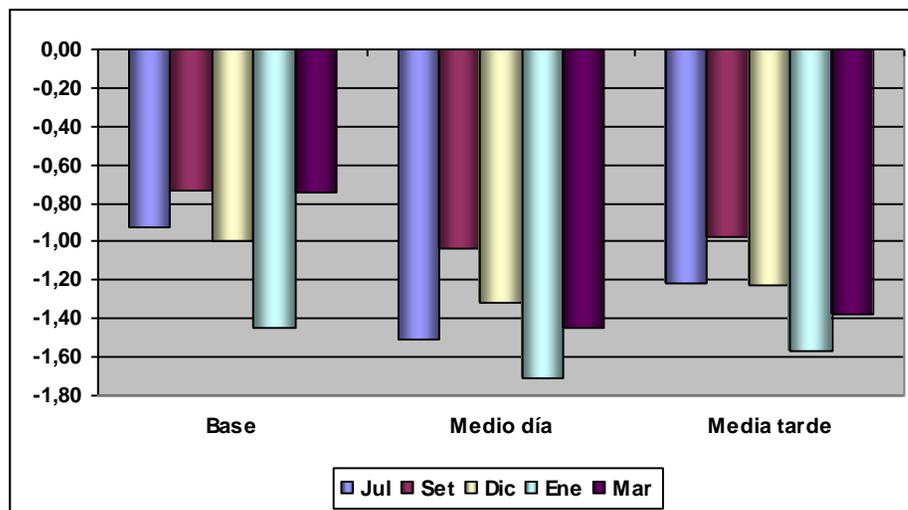


Gráfico No.7 Evolución diaria y estacional del potencial hídrico en árboles testigos del sitio 1

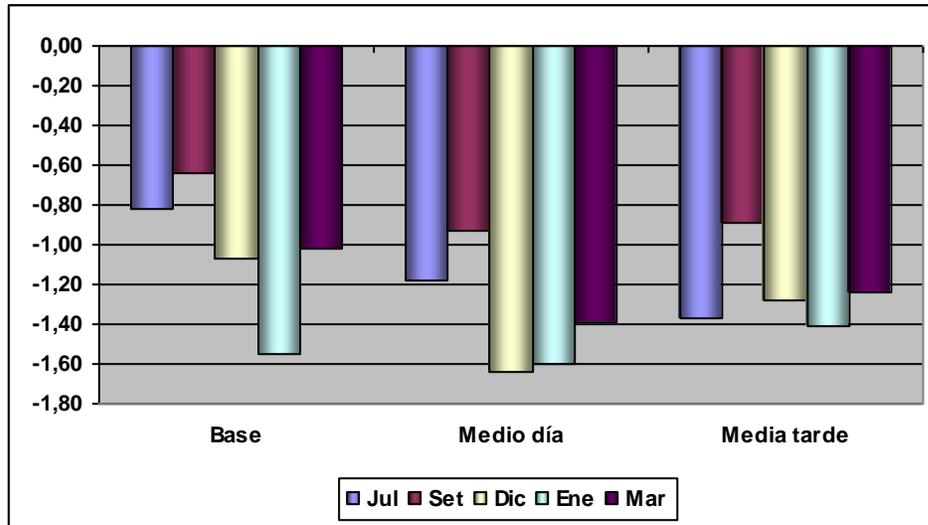


Gráfico No.8 Evolución diaria y estacional del potencial hídrico en árboles intervenidos del sitio 2

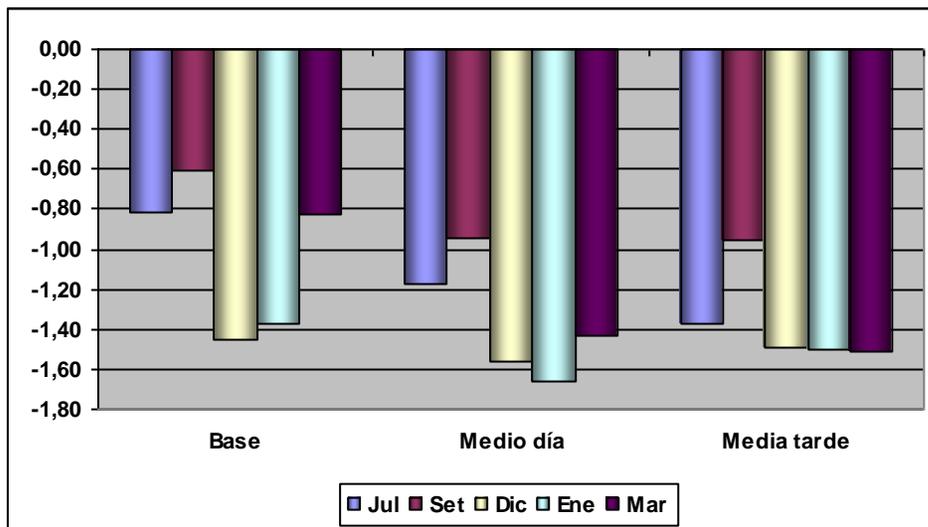
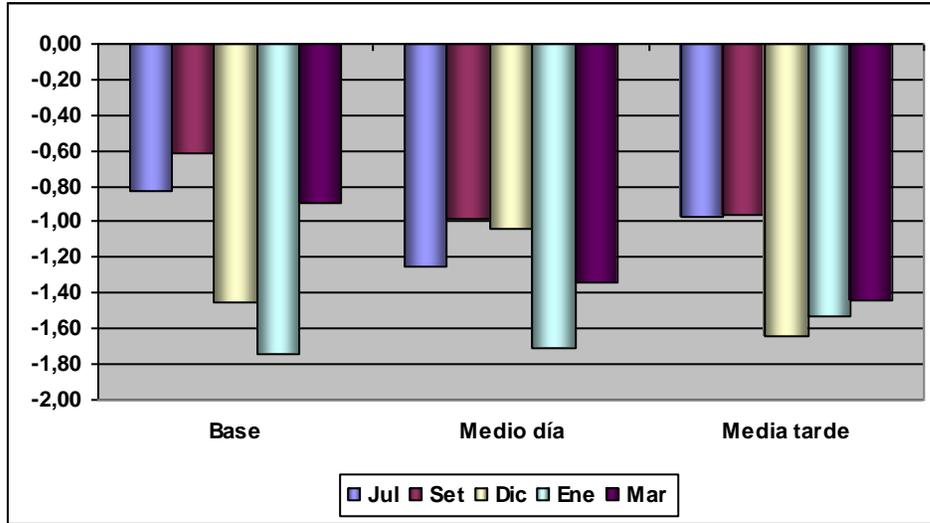


Gráfico No.9 Evolución diaria y estacional del potencial hídrico en árboles testigos del sitio 2



En las mediciones de $\Psi_{h \text{ base}}$ el valor más bajo se constató en el mes de enero (-1,53 MPa) que asimismo fue significativamente menor que en diciembre (-1,24 MPa). El valor máximo ocurrió en el mes de marzo, y fue de -0,87 MPa respectivamente. En tanto, al analizar los diferentes sitios y tratamientos se pudo comprobar que no existieron diferencias significativas en la dinámica de dicho potencial.

Fue posible probar que la disminución del $\Psi_{h \text{ medio día}}$, acompaña el aumento de la demanda evaporativa por parte de la atmósfera. Las diferencias en las mediciones de este potencial ocurrieron entre fechas, en los meses donde la demanda evaporativa fue mas alta (diciembre a marzo), este potencial mostró los valores mas negativos. El valor más bajo se obtuvo en el mes de enero, y correspondió a -1,67 MPa, fue significativamente menor a los valores obtenido en los meses de diciembre y marzo, -1,40 y -1,39 MPa

respectivamente. En los meses de invierno, cuando la demanda evaporativa fue menor (julio a setiembre), se constataron los valores más altos para este potencial, registrándose el valor superior en el mes de setiembre (-0,97MPa) medición que fue significativamente superior a la registrada en el mes de julio (-1,35 MPa).

Las mediciones de $\Psi_{h \text{ media tarde}}$ mostraron diferencias entre fechas de medición, sitios y tratamientos. Este parámetro mostró un leve aumento con respecto a los valores del $\Psi_{h \text{ medio día}}$.

Según los resultados obtenidos de la prueba de Tukey, el $\Psi_{h \text{ media tarde}}$ fue significativamente más negativo en los meses de diciembre y enero. El efecto del tratamiento determinó que el potencial hídrico de los árboles intervenidos (-1,32 MPa) fuera significativamente menor al de los árboles testigos (-1,25 MPa). La diferencia entre sitios para este potencial, se manifestó en valores de potencial hídrico superiores en el sitio 1 en comparación con el sitio 2, -1,23 MPa y -1,34 MPa, sitio 1 y 2 respectivamente.

En los meses de verano, a pesar de que los árboles prácticamente alcanzan en las mediciones de media tarde el nivel de agua medido en las primeras horas de la mañana, el estado hídrico general de los mismos se vio más comprometido, ya que se registraron menores contenidos hídricos diarios.

Los valores de potencial hídrico obtenidos en las mediciones de marzo, indican que tanto el contenido inicial de agua en el árbol, así como la disminución observada a mediodía fueron similares a los registrados en el período julio-setiembre, obteniéndose valores de -0,87 y -1,40 MPa correspondientes a $\Psi_{h \text{ base}}$ y $\Psi_{h \text{ medio día}}$, respectivamente. Sin embargo, los datos obtenidos en las mediciones de $\Psi_{h \text{ media tarde}}$ muestran que los árboles

intervenidos, en ambos sitios, presentan menor recuperación del nivel de agua inicial.

4.2. GRADIENTE ESTACIONAL DE POTENCIAL HÍDRICO EN EL ÁRBOL

La determinación de la diferencia entre el potencial base y de medio día través de las distintas fechas de medición, fue realizada con el fin de estimar la cantidad de agua en el árbol consumida en los procesos fisiológicos.

El gradiente diario y estacional de agua en el árbol (ganancias vs pérdidas), depende de la demanda atmosférica, del nivel de precipitación y de las características físicas del suelo.

La diferencia entre el valor de Ψ_h base y el potencial hídrico promedio al mediodía además de representar una aproximación del consumo de agua por parte del árbol, permitió encontrar una relación entre ésta y los momentos críticos del año en los cuales los árboles podrían haber experimentado estrés hídrico.

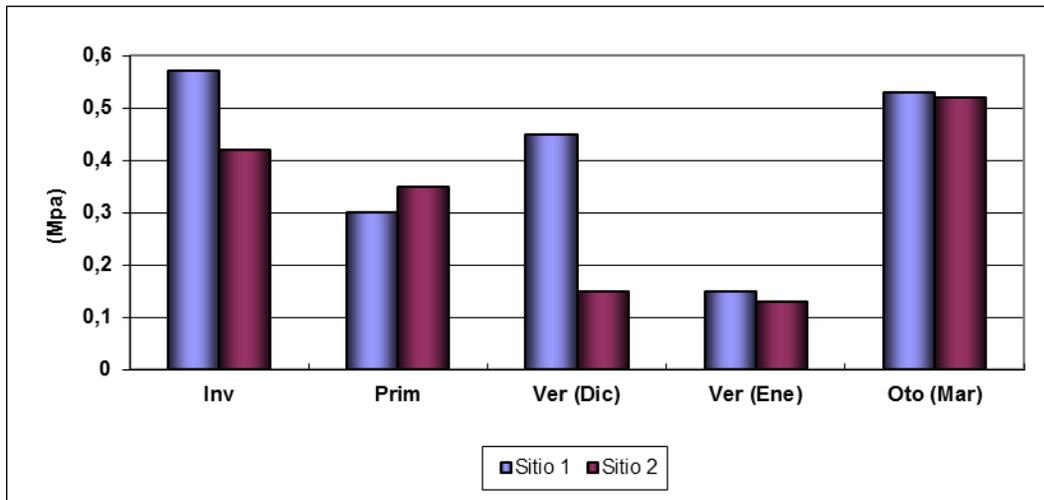
Se supone que por la noche el árbol cierra sus estomas, el sistema se recompone al igualarse el potencial hídrico del árbol y del suelo, permitiendo de esa manera utilizar el potencial hídrico base como indicador del agua disponible en el suelo para realizar sus funciones fisiológicas (absorción, fotosíntesis y transpiración) y crecimiento.

En cuadro No. 2 y gráfico No. 10 se muestra el cálculo de la diferencia entre potenciales para ambos sitios durante el período que duró el experimento.

Cuadro No. 2 Estimación del gradiente de potencial hídrico estacional, por sitio en las diferentes fechas de medición

	Sitio 1			Sitio 2		
	ψ base promedio	ψ mediodía promedio	$\Delta \psi$	ψ base promedio	ψ mediodía promedio	$\Delta \psi$
Invierno	-0,91	-1,48	0,57	-0,81	-1,23	0,42
Prim	-0,68	-0,98	0,30	-0,61	-0,96	0,35
Ver (Dic)	-1,03	-1,48	0,45	-1,30	-1,45	0,15
Ver (Ene)	-1,50	-1,65	0,15	-1,55	-1,68	0,13
Oto (Mar)	-0,88	-1,41	0,53	-0,86	-1,38	0,52

Gráfico No. 10 Gradiente de potencial hídrico para ambos sitios

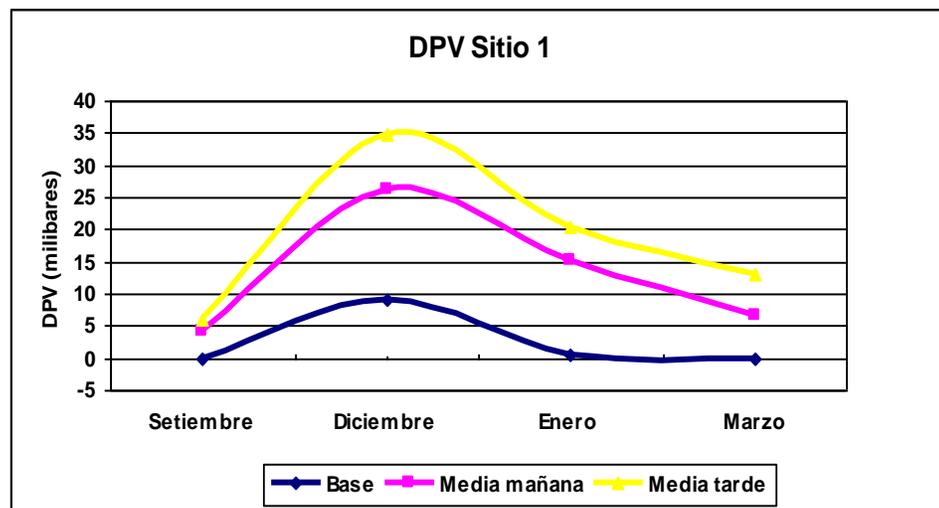


El potencial hídrico tuvo una tendencia similar en ambos sitios. Conforme la estación de crecimiento avanzó, el contenido hídrico del árbol comenzó a descender, las diferencias sucedidas entre el potencial hídrico base y de medio día, disminuyeron paulatinamente, alcanzándose el valor más bajo en el mes de diciembre en el sitio 2 y en el mes de enero en el sitio 1.

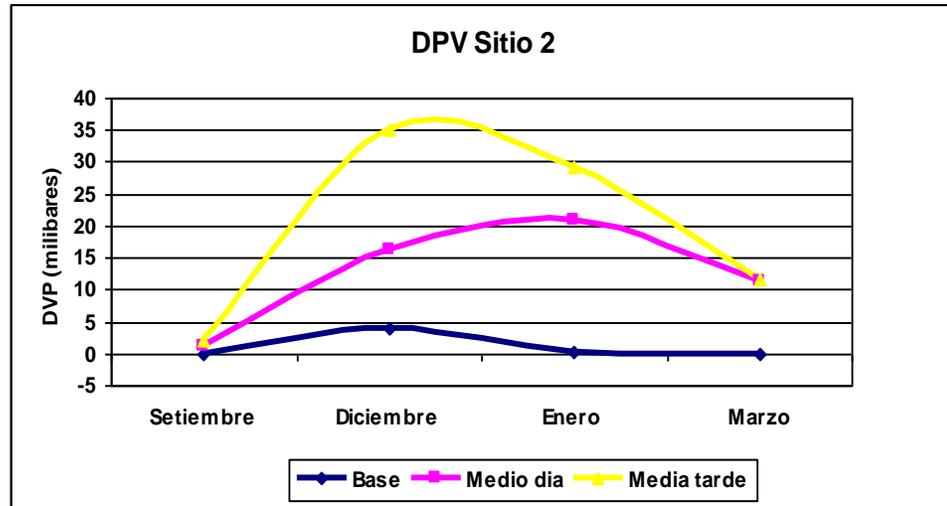
En este estudio se consideró al déficit de presión de vapor de agua en el aire (DPV) como la variable que mejor representa a la demanda atmosférica, que determina la pérdida de agua para el árbol. A su vez esta variable está íntimamente relacionada con la temperatura, la humedad relativa, la radiación solar y la velocidad del viento. En tal sentido se pudo apreciar que la variación diurna y estacional en el DPV, se correspondió también con la variación diurna y estacional del Ψ_h .

Las gráficas No. 11 y 12, muestran la evolución del DPV promedio para ambos sitios durante el período que duró el experimento.

Gráfico No. 11 DPV promedio por hora del día, según fecha de medición



**Gráfico No. 12 DPV promedio por hora del día, según fecha de medición
(Sitio 2)**



Las siguientes gráficas muestran la tendencia seguida por la diferencia entre el $\Psi_{h \text{ base}}$ y $\Psi_{h \text{ medio día}}$ a lo largo del período analizado y la correspondencia con la variación estacional del DPV al mediodía y la PP.

Gráfico No. 13 Gradiente de potencial hídrico en las diferentes fechas de medición y su relación con la precipitación (promedio sitio 1 y 2)

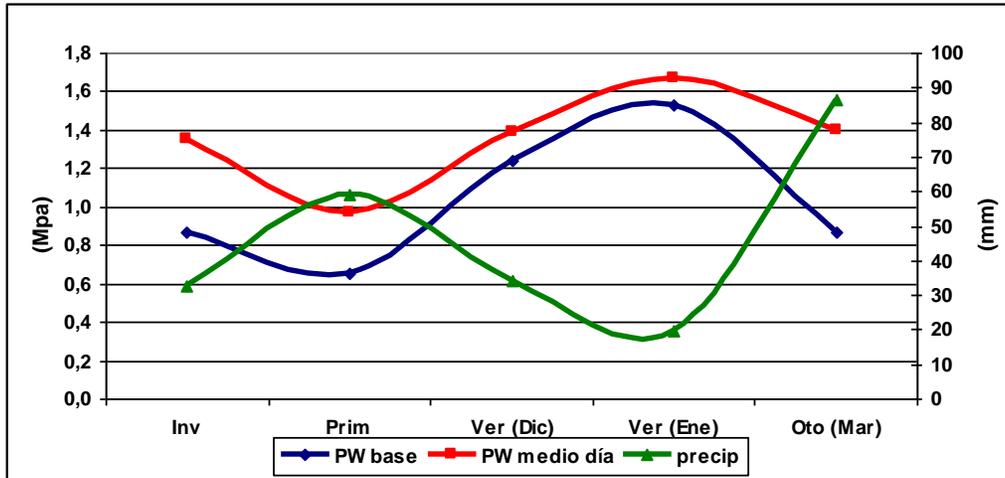


Gráfico No. 14 Gradiente de potencial hídrico del sitio 1, en las diferentes fechas de medición y su relación con el déficit de presión de vapor (DPV)

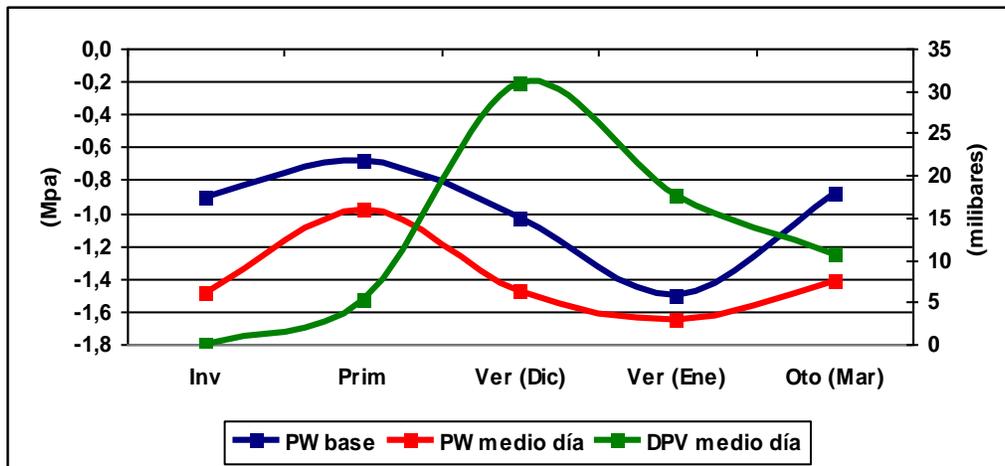
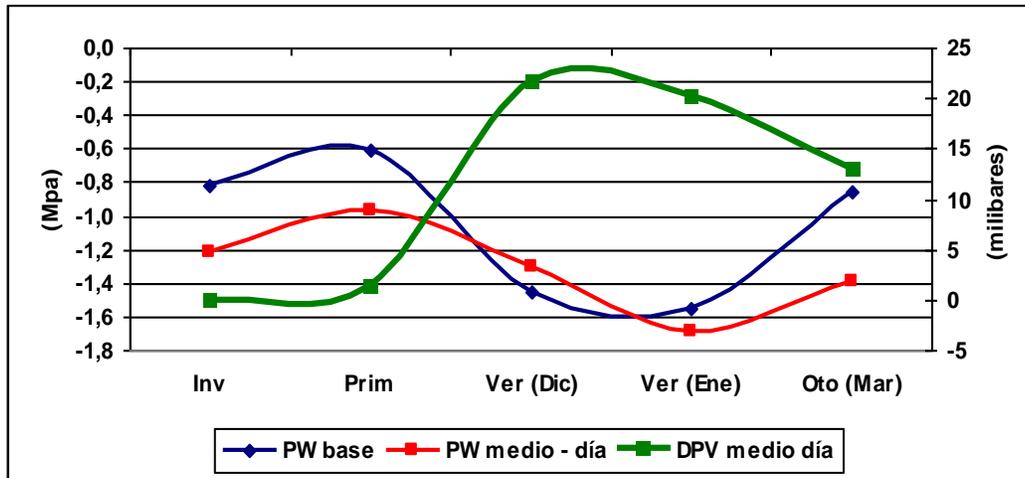


Gráfico No. 15 Gradiente de potencial hídrico en árboles del sitio 2, en las diferentes fechas de medición y su relación con el déficit de presión de vapor (DPV)



La tendencia seguida por el gradiente de potencial hídrico, en general se correspondió también con menores niveles iniciales de agua en el árbol, valores éstos, que a su vez se correspondieron con los registros más bajos de contenido de agua en el suelo, según datos del balance hídrico decaico (Figura 16 - 17)

Si bien el déficit hídrico ocurrió durante el mismo período en ambos sitios (tercer década de setiembre a segunda de marzo) existieron diferencias entre los máximos en la tercera década de diciembre (68 y 78 mm en sitios sitio 1 y 2 respectivamente). En los suelos del sitio 1 existe una lámina de agua de 98 mm, mientras que en el sitio 2 la misma es significativamente inferior y correspondiendo a 10 mm.

Gráfico No. 16 Tendencia del déficit y exceso en el contenido hídrico de los suelos del sitio 1 por fecha de medición

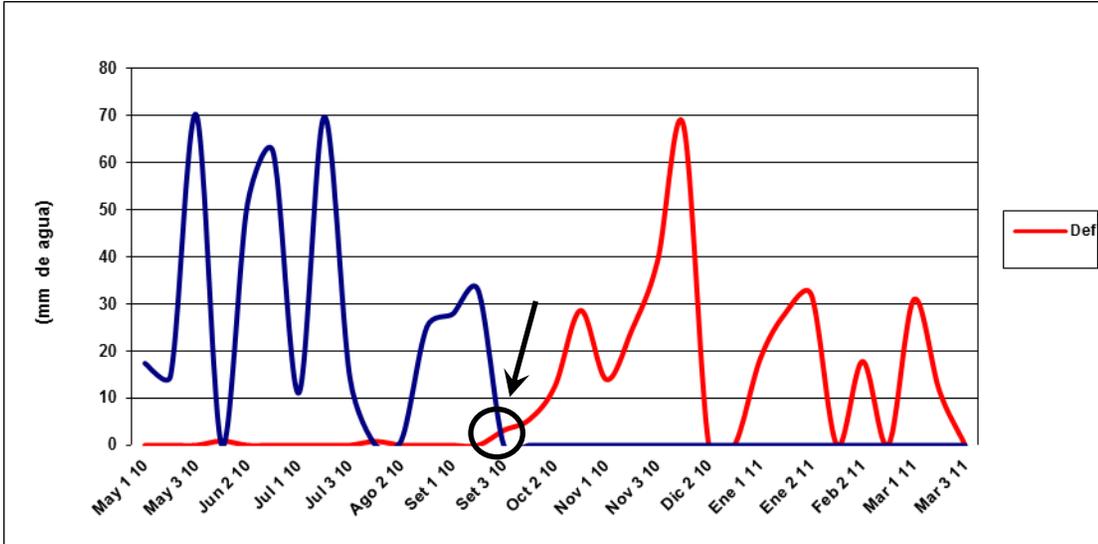
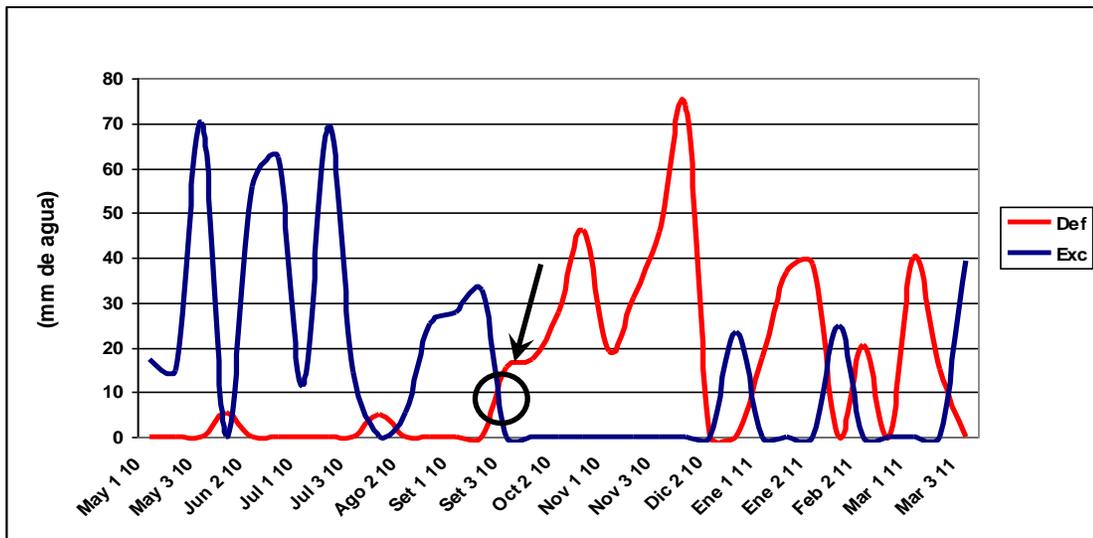


Gráfico No. 17 Tendencia del déficit y exceso en el contenido hídrico de los suelos del sitio 2 por fecha de medición



En ambos sitios, el déficit comienza a disminuir manteniéndose hasta la última década del mes de marzo, momento en el cual la ocurrencia de un evento de precipitación de 86, 6 mm determinó la interrupción del mismo, esto seguido de la disminución en el nivel de DPV.

El menor registro decaico de precipitación fue de 2,60 y 19, 8 mm correspondientes a los primeros diez días de diciembre y los últimos diez días de enero respectivamente.

4.3. VARIABLES DASOMÉTRICAS

Durante las diferentes fechas analizadas, los árboles aumentaron su crecimiento en altura, diámetro y área basal; en tanto el efecto del sitio se manifestó únicamente para las variables altura y área basal.

Cuadro No. 3 Resultado del análisis de la varianza para diámetro a la altura del pecho (DAP), altura total (Ht), área basal (AB) y para la interacción volumen *área basal

Diámetro a la altura del pecho (dap)				
EFECTO	Núm. DF	Den. DF	F VALUE	Pr>F
Sitio	1	7.15	0,10	0,7606
Tratamiento	1	3.73	0,43	0,5496
Fecha	4	9.35	32.66	<0,0001
Trat.* Fecha	4	9.35	1.11	0,4090
Altura total (Ht)				
EFECTO	Núm. DF	Den. DF	F VALUE	Pr>F
Sitio	1	5.24	4.97	0,0738
Tratamiento	1	5.33	0,13	0,7349
Fecha	4	12.3	12.27	0,0003
Trat.* Fecha	4	12.3	0,54	0,7108
Area basal (AB)				
EFECTO	Núm. DF	Den. DF	F VALUE	Pr>F
Sitio	1	6.38	6.30	0,0436
Tratamiento	1	5.54	1.31	0,2995
Fecha	4	11.5	9.30	0,0013
Trat.* Fecha	4	11.5	0,77	0,5639
Volumen = Área basal* ht*FF				
EFECTO	Núm. DF	Den. DF	F VALUE	Pr>F
Sitio	1	7.01	4.10	0,0825
Tratamiento	1	5.19	0,69	0,4428
Fecha	4	10,3	18.43	0,0001
Trat.* Fecha	4	10,3	1.24	0,3514

4.3.1 Diámetro a la altura del pecho (DAP)

Los resultados del análisis de la varianza revelan el efecto de las diferentes fechas de medición sobre el DAP, los valores promedio máximos y mínimos correspondieron a 0,2212 m y 0,1986 m respectivamente.

Cuadro No. 4 Diámetro a la altura del pecho (DAP), comparación de Tukey-Kramer ($P < 0,05$) para las diferentes fechas de medición

Fecha	Estimación	Error	Grupo
marzo 2011	0,2212	0,01109	A
enero 2011	0,2144	0,01044	B
set. 2010	0,2064	0,01106	C
dic. 2010	0,2064	0,01108	C
julio 2010	0,1986	0,009782	D

La media en DAP en la medición de marzo 2011, fue significativamente superior al resto. Asimismo, los valores de la primera fecha (julio de 2010) fueron los más bajos. Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas para este parámetro de crecimiento entre sitios, así como tampoco para la interacción tratamiento por fecha de medición.

4.3.2. Altura (Ht)

La Ht de los árboles estuvo afectada por el sitio y la fecha de medición. Fue en los meses de enero y marzo en el sitio 1, donde se obtuvo el mayor valor de altura, la misma correspondió a 11,9 m y resultó superior, a la

registrada en árboles del sitio 2 durante el mismo período de análisis. En tanto que al analizar el efecto del tratamiento, se comprobó que los árboles intervenidos silviculturalmente no mostraron diferencias significativo para este parámetro.

4.3.3. Área Basal (AB)

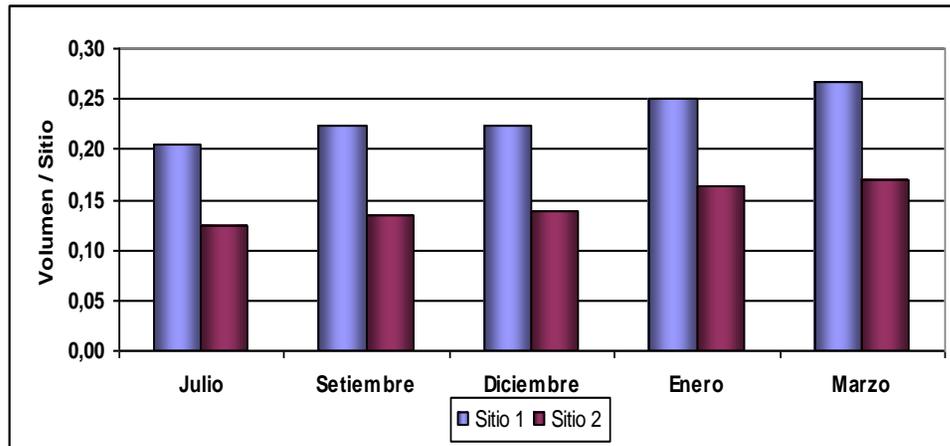
De acuerdo al ANAVA existieron diferencias entre fechas y sitios. Estas diferencias comenzaron a observarse a partir de la medición de setiembre 2010 y en marzo de 2011 se presentaron los máximos absolutos en el sitio 1 (0,045 m² por árbol) Sin embargo, no hubo efectos del manejo sobre esta variable.

4.3.4. Volumen (V)

Se encontraron diferencias en las mediciones de volumen entre fechas de medición. El valor superior de volumen calculado se obtuvo entre los meses de enero y marzo y fue de 0,223 m³ / árbol, significativamente superior al resto del período de estudio. Sin embargo no fue posible encontrar diferencias significativas entre sitios para esta variable.

El gráfico No 18 muestra el cambio en volumen que experimentaron los árboles a lo largo del período de estudio.

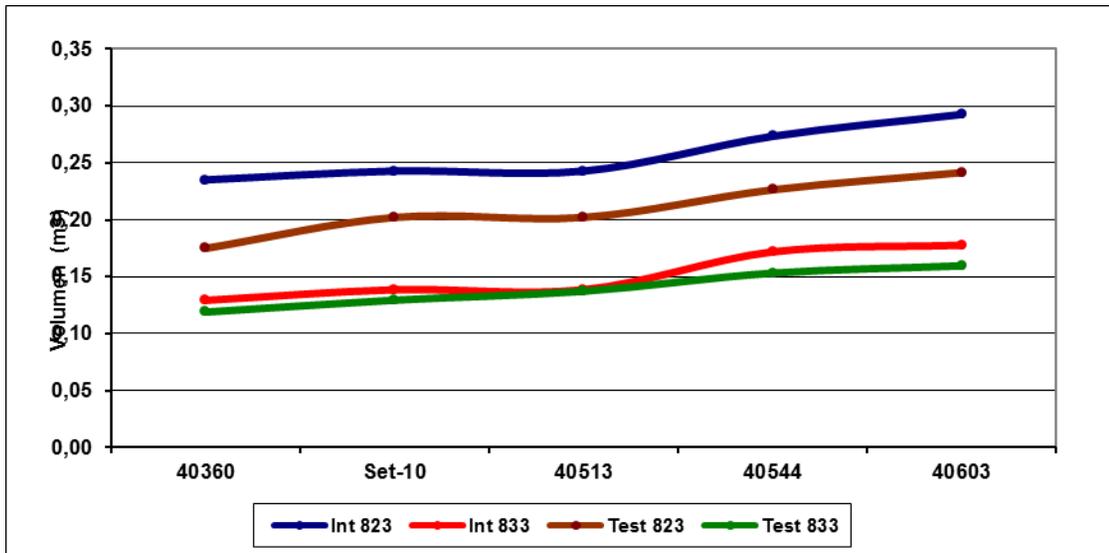
Gráfico No. 18 Volumen (m³) por árbol por sitio en función de la fecha de medición



Los resultados indicaron que la interacción tratamiento x día y tratamiento x sitio no determinaron diferencias en ninguna de las variables de crecimiento analizadas.

El gráfico No 19 muestra la evolución del volumen (m³), durante el período que duró el experimento, discriminado por cada sitio y por tratamiento.

Gráfico No. 19 Volumen (m³/árbol) por tratamiento, por sitio en función de la fecha de medición



5. DISCUSIÓN

5.1. POTENCIAL HÍDRICO

5.1.1. Variación diaria y estacional del potencial hídrico

La escala temporal del análisis de los valores en el contenido hídrico del árbol contemplo la variación diaria (potencial base, mediodía y media tarde) y estacional (datos de ocho meses) del potencial hídrico.

El potencial hídrico mostró una dinámica estacional y una curva diurna típica a lo largo del período de análisis. Los valores máximos fueron registrados antes de la salida del sol, momento en el cual se asume que el contenido hídrico del árbol se iguala con el del suelo. Hacia el mediodía, el potencial experimentó una reducción y se incrementaron los valores durante la tarde.

Los patrones estacionales de potencial hídrico antes del amanecer reflejan las diferencias en la disponibilidad de agua en el suelo entre estaciones. Los valores de $\Psi_{h \text{ base}}$ concuerdan con los de Fischer et al. (2002) quienes analizando este parámetro en *Pinus ponderosa* y *P. flexilis*, indicaron que el mismo responde a la variación del contenido de agua en el suelo a través de las estaciones.

La disminución del $\Psi_{h \text{ base.}}$, que alcanzó el mínimo en el mes de enero, coincidiendo con la disminución del almacenamiento de agua en el perfil del suelo, en respuesta al descenso del nivel de precipitación ocurrido desde la tercera década del mes de setiembre hasta la tercera del mes de marzo.

Ese último registro de precipitación en el mes de marzo permitió la recuperación del 76% de la capacidad inicial de almacenaje de agua en el perfil y esto derivó en la recuperación del $\Psi_{h\ base}$ que tendió a aumentar.

Campbell (1985) analizó el comportamiento del potencial hídrico antes del amanecer y demostró que inmediatamente de iniciado un período de estrés hídrico, la conductividad hidráulica disminuye rápidamente, lo que se traduce en una reducción del potencial hídrico del suelo. Esta respuesta del potencial hídrico, se hizo evidente en los meses de verano, cuando la demanda por parte de la atmósfera, medido como DPV, alcanzó los niveles más altos del período junto con los menores registros de precipitación.

No se observaron efectos del tratamiento sobre el $\Psi_{h\ base}$, situación que se contradice con lo reportado por Brèda et al. (1995) quienes observaron que el $\Psi_{h\ base}$ aumenta en pinos sometidos a poda y raleo. Los autores explicaron este aumento por una mayor disponibilidad de agua en las parcelas raleadas.

Al considerar los $\Psi_{h\ mediodía}$ y $\Psi_{h\ media\ tarde}$ se evidenció que los valores más negativos ocurrieron entre las 10:00 y las 13:00 h, y que por la tarde el potencial hídrico mostró un incremento respecto a los valores obtenidos al mediodía, lo que hizo evidente una recuperación, que se extendió hasta la última medición (18:00 h) momento en el que se alcanzó el nivel superior de recuperación.

Este comportamiento fue similar a la dinámica seguida por las variables climáticas, R_s , T y DPV. A medida que aumenta el nivel de radiación incidente, se incrementa también la temperatura lo cual modifica la demanda evaporativa de la atmósfera, que presenta un mínimo en las primeras horas de la mañana y un máximo al mediodía.

Cuando el contenido de agua en el suelo se encuentra dentro de rangos aceptables para mantener la turgencia celular, la maquinaria estomática es capaz de responder a cambios diarios en la demanda atmosférica, contribuyendo de ese modo al mantenimiento de la homeostasis hídrica a nivel del árbol.

El comportamiento observado en la dinámica del potencial hídrico en este estudio concuerda con lo publicado en trabajos de investigación por diferentes autores. Todos ellos coinciden, aunque desde diferentes enfoques, que la demanda atmosférica, representada por el DPV es la variable que en última instancia actúa modificando el potencial hídrico medido en los árboles.

Sperry et al. (2002) manifestaron que el potencial hídrico tiende a descender ante situaciones de alta demanda atmosférica, debido fundamentalmente al incremento en la tasa transpiratoria y revelan que cuando esta situación se presenta en condiciones de agua del suelo no limitante, el árbol para evitar la deshidratación, responde cerrando sus estomas. Los resultados sugieren este comportamiento en el Ψ_h media tarde en el sitio 1. Por el contrario, cuando el contenido hídrico del suelo está por debajo de un nivel crítico para el crecimiento, los estomas pierden la capacidad de respuesta durante las horas de mayor DPV. En consecuencia, la tasa transpiratoria se mantiene, y el potencial hídrico interno disminuye. Probablemente, esta sea la situación observada en el sitio 2. Además, el mayor consumo de agua se tradujo en una reducción significativa del potencial base en este sitio.

Estudios realizados por Fischer et al. (2002) sobre la dinámica estomática y su relación con el estado hídrico de los árboles, indican que cuanto más sensible genéticamente es la especie a las variaciones del DPV, los árboles aumentan su capacidad de realizar un mejor control estomático,

logrando mantener un mayor potencial hídrico al mediodía aún en condiciones de demanda atmosférica alta.

Meinzer et al. (2001) por su parte coinciden con que el comportamiento estomático está influenciado por factores ambientales como el DPV, la T y la Rs, agregando que existen factores internos en el árbol capaces de modificarlo.

En este sentido Perry et al. (1994), Campos et al. (2005) analizando este comportamiento encontraron que es similar al patrón de fotosíntesis neta (F_n) y de la conductancia estomática en el árbol, variables ambas bastantes dinámicas y que también responden a los factores ambientales mencionados previamente.

Mc Dowell et al. (2008) al estudiar el estado hídrico en pino, reportaron que la respuesta estomática también es afectada por el contenido de nutrientes del sitio donde crecen los árboles, e indican que cuando el nivel de nutrientes (principalmente N y P) del suelo es el adecuado, los árboles presentan mayor capacidad de respuesta ante variaciones en el contenido hídrico del suelo. De esa manera, pueden exhibir un comportamiento isohídrico o anisohídrico. Las plantas con comportamiento isohídrico, ante un aumento en la demanda evaporativa o ante una disminución del agua del suelo, tienden a cerrar sus estomas, manteniendo el potencial hídrico cercano a cero, en tanto que las plantas con comportamiento anisohídrico, mantienen los estomas abiertos y pueden tolerar caídas marcadas de potencial hídrico.

Probablemente en los suelos del sitio 2, donde el contenido de nutrientes (cuidado, no nos metamos con nutrientes porque no los medimos!!) es relativamente superior al de los suelos del sitio 1 debido básicamente al mayor contenido de materia orgánica, los árboles hayan podido desarrollar

alguno de los mecanismos de respuesta estomática anteriormente mencionados para afrontar las variaciones en el contenido hídrico a lo largo del día y de las estaciones. De esa manera los árboles podrían compensar en parte, la limitante en el contenido hídrico impuesta por la escasa profundidad del perfil del suelo.

Faustino et al. (2011) registraron valores similares de $\Psi_{h \text{ base}}$ y $\Psi_{h \text{ media tarde}}$ en árboles creciendo con un adecuado suministro de nutrientes. Sin embargo, en árboles que crecieron con deficiencias de nutrientes, el potencial hídrico continuó disminuyendo hasta el atardecer.

El manejo silvicultural afectó el $\Psi_{h \text{ media tarde}}$ ya que los árboles intervenidos presentaron un menor contenido hídrico. Samuelson et al. (2007) registraron valores de $\Psi_{h \text{ media tarde}}$ inferiores en árboles intervenidos probablemente por mayor crecimiento asociado a un mayor consumo de agua.

Hacke (2000) evaluando la tasa transpiratoria en una población de *Pinus taeda*, con características similares a las de este estudio, brindan otra visión que sirve para confrontar acerca del comportamiento hidráulico entre sitios. Los autores mencionan que la especie demuestra una considerable plasticidad fenotípica en los rasgos de uso del agua, la cual le permite adaptarse a porosidades de suelo diferentes, aumentando la sensibilidad de los estomas ante disminuciones del potencial hídrico del suelo. También mencionan que a nivel de la hoja, el estado de agua en la planta está regulado por el control estomático de la transpiración.

Atendiendo a lo expuesto por Hacke (2000) es de esperar la manifestación de ajuste osmótico, en el sitio 2, donde los árboles crecen en condiciones de agua limitante. Cuando cada célula acumula solutos, aumenta el

gradiente de agua entre el suelo y la hoja, lo que se traduce en la reducción del gradiente de agua entre la planta y el aire, derivando en una menor evapotranspiración. Turner y Jones (1980) previamente al analizar la respuesta observada en árboles que crecen en condiciones limitantes de agua, llegaron a la conclusión de que el ajuste osmótico es el mecanismo responsable de la misma. Lakso (1979) hace referencia al ajuste osmótico demostrando que este permite mantener un potencial de turgencia alto, a pesar del descenso en el potencial hídrico, lo cual trae como consecuencia que la apertura del estoma, la expansión foliar, la transpiración y la fotosíntesis se mantengan funcionando por más tiempo.

Algunos autores indican que el tamaño de los árboles es un factor a tener en cuenta al momento de discutir acerca de la capacidad de recuperación del estado hídrico en los mismos. Goldstein et al. (1998) explican que los árboles de mayor tamaño cuentan con un reservorio interno de agua en el tronco que les permite cubrir la demanda evaporativa del mediodía, así como recuperar en la tarde el nivel de potencial hídrico medido en las primeras horas del día. Este hecho puede explicar los valores de potencial hídrico obtenidos en los árboles intervenidos del sitio 1, los cuales presentaron el mayor crecimiento en altura y la mejor recuperación del potencial hídrico de media tarde del período.

5.1.2. Variación del potencial hídrico en el perfil vertical de la copa

La similitud encontrada en los valores de potencial hídrico medidos diariamente en los diferentes estratos de la copa del árbol, coincide con los resultados de Heinsoo y Kopper (1998) quienes indicaron que la respuesta de las hojas en árboles se relaciona más con la edad y el estado de desarrollo del follaje que con el perfil vertical de la copa. Los autores no encontraron

diferencias significativas en las mediciones de potencial hídrico registradas a diferentes alturas dentro de la copa.

Por otra parte, Tan et al.(1977) al medir potencial hídrico en diferentes estratos de la copa en un rodal de Abeto de Douglas, llegaron a la conclusión de que ante una situación de déficit hídrico severo, las hojas ubicadas en el estrato inferior de la corona vieron disminuida su conductancia estomática, más que los de la parte superior. Este autor añade además que incluso con valores de conductancia estomática idénticos en los diferentes estratos de la copa, la transpiración total del árbol puede diferir debido a las diferencias del déficit de presión de vapor en el perfil vertical de la copa, lo que permite inferir acerca de los diferentes microambientes establecidos por la influencia del DPV.

5.2. GRADIENTE ESTACIONAL DE POTENCIAL HÍDRICO EN EL ÁRBOL

Se realizó un análisis cualitativo de la diferencia entre el potencial hídrico base y potencial hídrico de mediodía, con el objetivo de tener una aproximación de la utilización de agua en el árbol, además de hallar alguna relación empírica entre la disponibilidad de agua, la demanda por parte de la atmósfera y el crecimiento de los árboles analizados.

La tendencia seguida por la diferencia entre el potencial hídrico base y mediodía, muestra que la estacionalidad que experimentan las variables atmosféricas y el agua contenida en el suelo, son determinantes del contenido hídrico del árbol y que existen en el año períodos críticos en los cuales hay una mayor reducción del potencial hídrico durante el día, lo que deriva una menor recuperación del mismo durante la tarde.

Durante el período que duró el experimento, las diferencias entre los potenciales hídricos se incrementaron paulatinamente y se acentuaron en los meses de verano por la mayor T, RS y DPV. Además al analizar los resultados del balance hídrico climático se pudo apreciar que períodos de baja precipitación coincidieron con los registros de alta demanda evaporativa de la atmósfera, lo que llevó a que los árboles experimentaran estrés hídrico a partir de la tercera década del mes de setiembre y hasta fines de febrero.

Se consideró el déficit de presión de vapor como estimativo de las pérdidas de agua para el sistema y las precipitaciones como idea de ingreso de agua al sistema. Es posible afirmar que el DPV ejerce su efecto a a corto plazo y está sujeto al microclima del árbol, en tanto el agua almacenada en el suelo tiene un efecto a largo plazo y es el mismo para todos los árboles de la parcela (Fernández et al., 2008).

Las variaciones hídricas a corto plazo, posiblemente estén determinadas por las modificaciones de la apertura estomática (pocas horas) en respuestas al aumento del DPV. Al asumir balances a corto plazo debe tenerse en consideración además, el agua acumulada en la madera, en los troncos, en la biomasa, ya que ésta será la que responderá directamente a la demanda evaporativa en las primeras horas de la mañana (Campos et al., 2005).

Según Clearly et al. (2003) las coníferas pueden soportar altos valores de estrés hídrico, y mencionan que valores de hasta -1,2 MPa no afectan el crecimiento. Cuando el potencial hídrico varía entre -1,5 y -2,5 MPa se entiende que el estrés es severo, y existe el riesgo de que las plantas sufran daño, esto hace que la mayoría de las plantas cierren sus estomas para evitar su

deseccación, provocando además reducción de la tasa de fotosíntesis y disminución del crecimiento.

Asimismo, para Lopushinsky (1990) potenciales hídricos entre -0,5 y -1,0 MPa se consideran moderados, mientras que cuando el estrés hídrico varía entre -1,0 y -1,5 MPa se restringe el crecimiento, datos obtenidos a partir de análisis bajo condiciones controladas.

El menor nivel de precipitación registrado en los meses de verano se correspondió con el mayor nivel de DPV del período, a pesar de que la tendencia entre sitios fue similar, en el sitio 2 el DPV se mantuvo alto por más tiempo. Esto determinó que los árboles en este sitio experimentaran retraso en la recuperación del potencial hídrico medido a media tarde.

En el caso del sitio 2, las limitaciones por falta de agua en el suelo fueron mayores en magnitud, y además se extendieron por un período mayor que en el sitio 1. Se infiere que los estomas permanecen cerrados o parcialmente cerrados por más tiempo. Las limitaciones impuestas por la T y el DPV son más pronunciadas que en el sitio 1. En el sitio 1 el DPV en los meses de verano es 6 veces mayor al DPV en los meses de invierno pero en el sitio 2, esta relación es de 16.

Al analizar el gradiente de potencial hídrico base y de mediodía entre sitios y su relación con el DPV se deduce que la magnitud y duración del período de estrés hídrico, entre un sitio y otro pueden ser explicadas principalmente en término de mayor demanda evaporativa del aire y menor capacidad de agua disponible en el perfil en los suelos del sitio 2.

La capacidad de almacenamiento de agua del suelo representa la cantidad de agua que puede ser almacenada y utilizada por los árboles. Esto es muy importante en condiciones de alta evapotranspiración durante el verano. De este modo, cuanto mayor sea la cantidad de agua almacenada más tarde se produce el estrés hídrico.

En los suelos del sitio 2, con capacidad de almacenar sólo 12 mm de agua disponible, se deduce que el estrés hídrico comienza a ocurrir a partir de setiembre, comenzando a recuperarse recién después de abril del año siguiente. En el caso de los suelos del sitio 1 con capacidad de almacenar de 98 mm de agua disponible, el estrés hídrico es severo recién a partir de diciembre y el mínimo contenido de agua nunca es tan bajo como en el caso anterior.

5.3. CRECIMIENTO

Este tema ha sido ampliamente estudiado en diversas especies de *Pinus* y la mayoría de los resultados coinciden en el sentido de que el estrés hídrico es uno de los factores que más restringe el crecimiento de los árboles (Rojas, 2003).

Gerding y Schlatter (1995) analizando el crecimiento en pino en zonas con diferentes índices de sitio asociadas a diferentes factores de clima y de suelo, concluyeron que el régimen hídrico es el principal factor que explica las diferencias en productividad. Sin embargo en el presente estudio, al analizar los distintos parámetros dendrométricas, no resultó tan clara la correlación de éstos con factores de suelo y manejo.

Es preciso considerar que la porosidad y la profundidad del suelo es determinante de la profundidad de las raíces. En tal sentido es de esperar que en el sitio 1 las raíces hayan podido explorar mayor superficie del perfil, con lo cual tuvieron a disposición más cantidad de agua, en contraposición con los suelos del sitio 2, donde un horizonte C ubicado a apenas 10 cm de la superficie pudo haber limitado el desarrollo del sistema radical.

Al considerar el almacenaje como el modificador del agua disponible del suelo, es posible que en el sitio 2, el estrés hídrico sea el factor más importante que controla la altura y el área basal en los árboles analizados.

El efecto de las diferentes estaciones sobre la variación en el crecimiento en altura y área basal, se hizo evidente a través del cambio que experimentaron las mencionadas variables climáticas entre las diferentes fechas. Los momentos del año en el que se registraron incrementos menores en crecimiento para ambas parámetros se correspondieron además con períodos donde los registros de PP fueron bajos, incluso hasta no existieron. En tanto el aumento del DPV, producto de una mayor R_s y T , coincidieron además con los momentos de menor PP y por ende de menor incremento en tamaño.

Varios autores, al considerar el efecto del raleo sobre la variable altura, llegaron a resultados opuestos a los obtenidos en este estudio, Brèda (1994) demostró en coníferas que el raleo puede implicar un aumento del crecimiento de los árboles, mediante el prorrateo de agua disponible en el suelo entre una menor cantidad de árboles.

Por otro lado Zahner et al. (1968) probaron que el crecimiento de rodales raleados en diversas especies aumenta con la reducción del estrés

hídrico del suelo, como consecuencia de una reducción de la interceptación del dosel y por lo tanto de la transpiración.

Posiblemente la mayor disponibilidad de agua en el perfil del suelo del sitio 1, fue la principal responsable del crecimiento individual observado.

El efecto de las variables atmosféricas sobre el crecimiento, también se hicieron presentes al analizar los resultados de DAP. La variación estacional del DPV modificó los incrementos registrados en el período. En este sentido el valor más alto de DAP, coincidió con el descenso en los valores de DPV registrado en el mes de marzo.

Los resultados demostraron que la aplicación de poda y raleo, no tuvo efecto sobre el aumento en DAP, esto se contrapone a los resultados obtenidos por Breda et al. (1995) quienes al analizar el efecto que tiene la aplicación de poda y raleo sobre el incremento en diámetro, indicaron que los árboles intervenidos mostraron mayor crecimiento que aquellos testigos sin intervenir.

Al considerar el volumen por árbol, es posible señalar que la diferente capacidad de almacenamiento de agua entre el sitio 1 y 2 no fue suficiente para determinar un aumento en volumen. Teniendo en cuenta que las diferentes fechas de medición fueron las principales responsables de la modificación de este parámetro a lo largo del período, es posible afirmar que el crecimiento en volumen estuvo afectado por las variaciones ambientales de radiación, temperatura y déficit de presión de vapor en la cuenca, más que por el agua almacenada en el suelo.

La no ocurrencia de efecto del sitio sobre el incremento en volumen se contrapone a los resultados obtenidos por Flores (2004) mientras que Moller et

al. (1960) indicaron que muchas especies el crecimiento en diámetro es más gravemente afectado que el crecimiento en altura luego de una poda, y que en la medida que la severidad de poda aumenta, también los hace la reducción del crecimiento.

Para la variable Ht, a pesar de que la relación con la severidad de poda fue poco clara las diferencias observadas fueron atribuidas al efecto de la calidad del sitio y posición topográfica y no al efecto del tratamiento.

Mc Dowell et al. (2003) analizando el comportamiento post intervención en pinos, obtuvieron resultados similares a los del presente trabajo. Los autores explican que el incremento de la tasa de crecimiento en altura, en árboles raleados podría deberse a que en parcelas de menor densidad residual luego del raleo, los árboles remanentes son los más grandes, y posiblemente estos árboles hayan destinado una mayor proporción de carbono asimilado para la producción de madera en el fuste y para formar las raíces estructurales de manera que éstas pudieran mantener la estabilidad en los espacios que se abrieron con los aclareos.

En el presente trabajo, la mayor profundidad del perfil del suelo en el sitio 1 determinó mejores condiciones para el crecimiento radicular, esto tal vez provocó una absorción diferencial de agua por parte de los árboles remanentes de las parcelas raleadas, lo que explica también el mayor nivel de potencial hídrico, medido en estos árboles a partir de media tarde.

La explicación del comportamiento observado en las variables dasométricas puede estar asentada en el hecho, de que posiblemente en el momento en que se realizaron las mediciones (2 años posmanejo, los árboles aun estuvieran transitando el período de recuperación y que el crecimiento

compensatorio experimentado hasta ese momento no haya sido suficiente para lograr diferencias significativas en el crecimiento

Finalmente, sería conveniente evaluar si la intensidad de raleo al cual fueron sometido los árboles (40%) resultó suficiente para promover el crecimiento compensatorio.

Flores et al. (2004) también señalaron que la capacidad de almacenamiento de agua disponible en el suelo ejerce un efecto sobre el incremento anual en volumen, mostrando un claro aumento de la productividad a medida que aumenta la capacidad de almacenamiento de agua en el suelo, esta última es función de la textura, porcentaje de fragmentos rocosos y profundidad del suelo principalmente.

Cannell (1976) indicó que el incremento en crecimiento de Ht y el Dap están relacionados con la biomasa total producida por el árbol, el mismo autor en el año 1985, sostuvo que los aumentos en biomasa luego de la poda, están impulsados por los cambios en la capacidad fotosintética, propiedades de las hojas y estructuras de la corona. Además se ha indicado también que la capacidad del árbol para aumentar la partición de biomasa al follaje luego de la poda depende en gran medida de la capacidad de nutrientes del sitio, fundamentalmente N, nutriente que disminuye rápidamente ante situaciones de poda severa.

En virtud de los resultados obtenidos, es posible discutir las hipótesis planteadas en el trabajo. La hipótesis de que el manejo silvícola (poda y raleo) modifica el potencial hídrico individual se comprobó para las variables AB y Ht, indicando que en la medida que aumentó el contenido de agua en el suelo, el

potencial hídrico foliar fue mayor. En este sentido, los valores del siti 1 fueron superiores a los del sitio 2.

6. CONCLUSIONES

El potencial hídrico base varió entre estaciones, con mínimos en verano (-1,5 MPa) y máximos en invierno-primavera (-0,64 MPa). Este comportamiento fue explicado por la estacionalidad del déficit de presión de vapor. El gradiente de potencial hídrico permitió inferir la utilización del agua. Los valores más bajos se registraron entre diciembre y enero, coincidiendo con los niveles más bajos de agua en el suelo. Además, la altura en el dosel no afectó estos valores, quizás por causa del muestreo.

El potencial hídrico fue mayor en el sitio 1 (-1,23 MPa) que en el sitio (-1,34 MPa). Probablemente, la menor disponibilidad hídrica en este último (suelos superficiales) determinó un menor control estomático durante las horas de mayor demanda atmosférica. En consecuencia, la tasa transpiratoria se mantuvo y el potencial hídrico disminuyó. Por otra parte, el manejo redujo el potencial hídrico en ambos sitios ya que las parcelas intervenidas registraron valores inferiores al control (-1,32 MPa vs -1,25 MPa respectivamente).

Las variables de crecimiento fueron afectadas por las fechas de medición. Los mayores valores se observaron hacia el final del estudio. Sin embargo, los efectos del sitio se hicieron evidentes únicamente en altura y área basal. Entre tanto, la poda y raleo no afectaron ninguna de estas variables. Quizás, la mayor disponibilidad de agua del sitio 1 determinó mayores volúmenes de fuste. Probablemente, el crecimiento del rodal implicó una mayor actividad transpiratoria, inferida por los valores del $\Delta\Psi_w$.

7. RESUMEN

En Uruguay, las plantaciones de *Pinus taeda* L. ocupan una superficie total de 1.777.469 ha pero es escasa la información sobre la ecofisiología de la especie bajo condiciones productivas. El objetivo del trabajo fue conocer los efectos del raleo y la poda sobre la evolución del estado hídrico y crecimiento de un rodal de 7 años en Tacuarembó, Uruguay (31° 38' 09'' S, 55° 41' 48'' W). Se instalaron parcelas de 314 m² en 2 sitios contrastantes (suelos profundos vs. superficiales) que fueron raleadas (40%) y podadas (50%) en mayo de 2008. Se midió el potencial hídrico foliar (Ψ_w) (base, mediodía y media tarde), altura de fuste (Ht) y diámetro de referencia (Dap) cada 45 días entre julio de 2010 y marzo de 2011. También se calculó el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$), déficit de presión de vapor del aire (Dpv), evapotranspiración relativa (ETR) y contenido de humedad del suelo (Chs). El Ψ_w presentó un patrón estacional consistente con el curso del Dpv y el Chs. Durante el déficit de ETR (noviembre 2010 a febrero 2011) se observó una disminución del Ψ_w y Chs que fue más acentuada en suelos superficiales. El manejo silvícola redujo los valores del Ψ_w y este efecto fue más acentuado en los suelos superficiales. En suelos profundos, probablemente aumentó la actividad transpiratoria debido a una mayor apertura estomática y disponibilidad hídrica. Los árboles aumentaron su Ht, Dap y volumen pero el efecto del sitio se manifestó únicamente en Ht (se incrementó en suelos profundos). Probablemente, el crecimiento del rodal implicó una mayor actividad transpiratoria, inferida por los valores del $\Delta\Psi_w$.

Palabras clave: *Pinus taeda*; Potencial hídrico; Contenido de agua del suelo; Estrés hídrico.

8. SUMMARY

Pinus taeda L. occupies 1, 777,469 ha of Uruguayan forest surface. However, there are few ecophysiological studies in commercial plantations. This study was designed to evaluate the influence of thinning and pruning on water status and stand growth. A seven-year-old stand in Tacuarembó, Uruguay (31 ° 38 '09" S, 55 ° 41' 48" W) was thinned (40%) and pruned (50%) on May 2008. Plots of 314 m² were installed at two contrasting sites (shallow soils vs deep soils). Needle water potential (Ψ_w) (predawn, noon and afternoon), stem height (Ht) and diameter at breast height (Dbh) were measured every 45 days between July 2010 and March 2011. Water potential gradient ($\Delta\Psi_w$), vapor pressure deficit (Vpd), relative evapotranspiration (RET) and soil moisture content (Smc) and were also calculated. Tree water potential showed a seasonal pattern according to Vpd and Smc. During RET-deficit period (November/10 to February/11) there was a reduction of Ψ_w and Smc values that was reinforced at shallow soil plots. Silvicultural management reduced Ψ_w at both sites. At deep soil plots, transpiration rate increased maybe due to higher stomatal opening and higher water availability. Trees increased their Ht, Dbh, and stem volume throughout the study period. Site modified only Ht (higher values on deep soil plots). Probably, stand growth has involved greater transpiration rates according to $\Delta\Psi_w$ values.

Keywords: *Pinus taeda*; Water potential; Soil water content; Water stress.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. AZCÓN-BIETO, J.; TALON, M. eds. 2000. Fundamentos de fisiología vegetal. Madrid, Mc Graw Hill Interamericana. 522 p.
2. BERGER, R.; CALDATO, S.; BÁEZ, R.; TRUJILLO, R. 2009. Utilización del índice de área foliar para optimización de inventarios forestales; estudio de caso. In: Congreso Forestal Mundial (13º, 2009, Buenos Aires, Argentina). Trabajos presentados. s.n.t. pp.1-24.
3. BOHNERT, H.; NELSON, D.; JEENSEN, R. 1995. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell*. 7:1099-1111.
4. BRÈDA, N.; GRANIER, A.; AUSSÉNAC, G. 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology*. 15: 295-306.
5. BUSSONI, A.; CABRIS, J. 2006. Regímenes silvícolas y su entorno financiero para *Pinus taeda*, en las zonas del litoral oeste y noreste de Uruguay. *Agrociencia* (Montevideo). 10 (2): 125-135.
6. CABRIS DE LEÓN, J. 2004. Evaluación de un ensayo de orígenes de *Pinus taeda* L.; variables dendrométricas y propiedades de la madera. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 140 p.
7. CAMPOS, G.; VARGAS, J.; TREJO, C.; LÓPEZ, J; VELÁZQUEZ, J.; 2005. Seasonal variation in water potential, photosynthesis rate and stomatal conductance in the tulle tree. *Terra Latinoamericana*. 23: 515-522.
8. CANNY, M. 2001. Contributions to the debate on water transport. *American Journal of Botany*. 88: 43-46.
9. CAVAGNARO, P.; SERVETTI, A. 2009. Evaluación de un ensayo de poda en *Pinus taeda* L. en Tacuarembó. Etapa 1; Crecimiento e incremento a la edad de 11 años. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 108 p.

10. COCHARD, H.; BRÉDA, N.; GRANIER, A.; AUSSENAC, G. 1992. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.). *Annal des Sciences Forestiers*. 49: 225-233.
11. DURÁN, F.; TUSET, R. 2008. Manual de maderas comerciales, equipos y procesos de utilización; estructura y propiedades de la madera. 2ª ed. Montevideo, Hemisferio Sur. 503 p.
12. FERNÁNDEZ, M.; GIL, L.; PARDOS, J. A. 1996. Supervivencia y crecimiento en vivero de plantas de cinco procedencias de *Pinus pinaster* Ait. bajo diferentes regímenes hídricos. España, Universidad Politécnica de Madrid. *Investigaciones Agronómicas. Sistemas de Recursos Forestales*. 5 (1): 19-44.
13. _____; GYENGE, J.; REQUE, A. 2008. Briznal; una herramienta informática para la enseñanza integrada de conceptos de eco fisiología de especies leñosas y gestión forestal. *Interciencia*. 33 (12): 897-902.
14. FLORES, F.; ALLEN, L. 2004. Climatic and soil water storage capacity effects on radiate pine productivity in Chile; an analysis using the model 3-PG. *Bosque*. 25 (3): 11-24.
15. _____; ALLEN, H. L.; CHESSHIRE, H. M.; DAVIS, J. M.; FUENTES, M.; KELTING, D. 2006. Using multispectral satellite imagery to estimate leaf area and responses to silvicultural treatments in loblolly pine stands. *Canadian Journal of Forest Research*. 36: 1587-1596.
16. GAJARDO-CAVIEDES, P.; ESPINOSA, M.; GONZALES, U., RIOS, D. 2005. The influence of thinning and tree size on the sapwood area/leaf area ratio in coigue. *Canadian Journal of Forest Research*. 35: 1679 -1686.
17. GALMES, J.; FLEXAS, J.; SAVE, R.; MEDRANO, H. 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits; responses to water stress and recovery. *Plant Soil*. 290: 139–155.
18. GARDNER, W. 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Science*. 89: 6773.

19. GOLDSTEIN, G.; ANDRADE, L.; MEINZER, F.C.; HOLBROOK, N.M.; CAVELIER, J.; JACKSON, P.; CELIS, A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water in tropical forest canopy trees. *Plant Cell Environment*. 21: 397-406.
20. GUILLESPIE, A.; ALEN, H.; VOSE, J. 1994. Amount and vertical distribution of foliage of Young loblolly pine as affected by canopy position and silvicultural treatment. *Canadian Journal of Forest Research*. 24:1337-1344.
21. HEINSOO, K.; KOPPLER, A. 1998. Minimum epidermal conductance of Norway spruce (*Picea abies*) needles: Influence of age and shoot positions in the crown. *Annales Botanici Fennici*. 35:257-262.
22. HERNÁNDEZ PERÉZ, C.; VARGAS HERNÁNDEZ, J.; RAMIREZ HERRERA, C.; MUÑOZ OROZCO, A. 2001. Variación geográfica en respuesta a la sequía en plántulas de *Pinus gregii Engelm.* *Ciencia Forestal*. 26 (89): 77-103.
23. HINKCLEY, T.M.; DOUGHGERTY P.M.; LASSOIE J.P.; ROBERTS J.E.; TESKEY R.O. 1979. A severe drought; impact on tree growth, phenology, net photosynthetic rate and water relations. *University of Missouri Journal Series*. no. 8247: 307-315.
24. HOCHE, U.; SPERRY, B.; EWERS, E.; ELLSWORTH, D.; SCAHÄFER, K.; OREN, R. 2000. Influencia de la porosidad del suelo sobre el uso del agua en *Pinus taeda*. *Ecología*. 124: 495-505.
25. HUBARD, R.; BOND, B.; RYAN, M. 1999. Evidence that hydraulic conductance limits on photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*. 19: 165-172.
26. JENSEN, R. 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends Biotechnology*. 14:89-96.
27. KEELAND, B.; SHARITZ, R. 1995. Season growth patterns of *Nyssa sylvatica* var. *biflora*, *Nyssa aquatica*, and *Taxodium distichum* as affected by hydrologic regime. *Canadian Journal of Forest Research*. 23: 625-639.

28. KOZLOWISKI, T.T.; KRAMER P.J.; PALLARDY S.G. 1991. The physiological ecology of woody plants. San Diego, California, Academic Press. 657 p.
29. KRAMER, P. 1983. Water relations of plants. New York, Academic Press. s.p.
30. LANDIS, T.D.; TINUS, R.W.; Mc DONALD, S.E.; BARNETT, J.P. 1994. Seedling nutrition and irrigations; the container tree nursery manual. Washington, D. C., US Department of Agriculture. Forest Service. v.4, 119 p. (Agricultural Handbook no. 674).
31. LANDSBERG, J.J.; COWER, S.T. 1997. Applications of physiological ecology to forest management. San Diego, Academic Press. 354 p.
32. LARCHER, W. ed. 1977. Ecofisiología vegetal. Economía del agua. Barcelona, Omega. 297 p.
33. LEMAIRE, F.; DARTIGUES, A.; RIVIERÈ, L.; CHARPENTIER, S.; MOREL, P. 2003. Cultures en pots et conteneurs: principes agronomiques et applications. 2ème. ed. Paris, INRA. 210 p.
34. LOPUSHINSKY, W. 1990. Seedling moisture status. In: Target Seedling Symposium. Combined Meeting of the Western Forest Nursery Associations (1990, s.l). Proceedings. Fort Collins, OR, USDA. Forest Service. cap. 4, pp. 123-138.
35. Mc DOWEL, N G.; BROOKS, J R.; FITZGERALD, S.; BOND, B. 2003. Carbon isotope discrimination and growth responses of old ponderosa pine trees to stand density reductions. Plant Cell Environment. 26: 631-644.
36. _____.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS D. G.; YEPEZ, E. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought; why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist. 178:719-739.
37. MEINZER, F.C.; CLEARWATER. M.J.; GOLDSTEIN, G. 2001. Water transport in trees; current perspectives, new insights and some controversies. Environmental. Experimental Botany. 45:239-262.

38. MEXAL, G. J.; NEWMAN, W. R.; FISHER, T. J.; PHILLIPS, R.; SAMMIS, T.; LANDIS, T. 1994. Viveros y reforestación en México. Morelia, Michoacán, México, Universidad de Nuevo México. CEFORA. s.p.
39. MEYER, W. S.; TAN, H. D.; BARR, S.; SMITH, R. 1990. Root growth and water uptake by wheat during drying of undisturbed and repacked soil in drainage lysimeters. *Australian Journal of Agricultural Research*. 41:253-265.
40. MOLFINO, J. 2000. Estudio detallado del Suelo de dos cuencas en el Departamento de Tacuarembó. Proyecto de instalación de cuencas experimentales para el estudio de efectos de establecimiento de áreas forestales con pino en Uruguay. Tacuarembó, COLOMBADE. 24 p.
41. NAHUEL PÁN LÓPEZ, C. 2007. Determinación del límite entre la madera juvenil y madura en *Pinus taeda* L. Valdivia. Tesis Ing. en maderas. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 42 p.
42. OYARZÚN, C.; HUBER, A. 1999. Balance hídrico en plantaciones jóvenes de *Eucalyptus globulus* y *Pinus radiata* en el sur de Chile. *Terra Latinoamericana*. 17 (001): 35-44.
43. PALLARDY, S. 2007. *Physiology of woody plants*. 3rd ed. San Diego, California, Elsevier. 454 p.
44. PARRA QUEZADA, R., RODRIGUEZ ONTIVEROS, J., GONZÁLEZ HERNÁNDEZ, V. 1999. Transpiration, water potential and proline in blackberry under hydric stress. *Terra Latinoamericana*. 17(2): 125-130.
45. PASSIOURA, J. B. 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation*. 20:79-83.
46. PEDUZZI, A. 2007. Leaf area assesement of the overstory and understory vegetation in pine plantations located in South Georgia and North Florida, US. M.S. Thesis. North, Raleigh, NC, United States. Carolina State University Departament of Forestry. 42 p.

47. PERRY, M.; ZUTTER, B., GLOVER, G.; GJERSTAD, D. 1994. Seasonal variation in competitive effect on water stress and pine responses. *Canadian Journal Forest Research*. 24: 1440-1449.
48. PRIETO RUIZ, J.; CORNEJO OVIEDO, E.; DOMINGUEZ CALLEROS, P.; NAVAR CHAIDEZ, J.; MARMOLEJO MONCIVAIS, J.; JIMÉNEZ PÉREZ, J. 2004. Estrés hídrico en *Pinus engelmannii* Carr., producido en vivero. *Investigaciones agrarias: Sistemas de Recursos Forestales*. 13(3): 443-451.
49. RUSSELL, R. 1977. Plant root systems; their function and interaction with the soil. *Soil Science*. 14 (03): 291-298.
50. SAMUELSON, L. J.; STOKES, T. A.; COLEMAN, M. D. 2007. Influence of irrigation and fertilization on transpiration and hydraulic properties of *Populus deltoides*. *Tree Physiology*. 27:765-774.
51. SAS INSTITUTE. 2006. Base SAS® 9.1.3 Procedures guide. Cary, NC. 1480 p.
52. SAYAGUÉS LASO, L. 2000. Aspectos básicos de la nutrición forestal. Montevideo, Facultad de Agronomía. 28 p.
53. SMITH, J.; GRIFFITHS, H. 1993. Water deficits; plant responses from cell to community. Oxford, Bios Scientific Publishers. 345 p.
54. SORRENTINO, A. 1997. Manual para diseño y ejecución de inventarios forestales. Montevideo, Hemisferio Sur. 350 p.
55. SPERRY, J.; TYREE, M. 1988. Mechanism of water stress induced embolism. *Plant Physiology*. 88: 581-587.
56. _____; _____. 1990. Water stress induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment Journal*. 13 (5): 427-436.
57. _____; HACKE, U.; OREN, R.; COMSTOCK, P. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment Journal*. 25: 251-263.

58. TAN, C.S.; BLACK, t. A.; NNYAMAH, J. U. 1977. A simple diffusion model of transpiration applied to a thinned Douglas-fir stand. *Ecology*. 59:1221--1229.
59. TUSET, R., DURAN, F. 2008. Manual de maderas comerciales, equipos y procesos de utilización. 2a. ed. Buenos Aires, Hemisferio Sur. v.2, 503 p.
60. TYREE, M.; SPERRY, J. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 40: 19-36.
61. UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEON (MONTERREY, MÉXICO). 2003. La resistencia a la sequía. *Ciencia UANL*. 6(3): 326-331.
62. UNIVERSIDAD DE CHILE (CHILE). FACULTAD DE AGRONOMÍA. 1979. Interacciones suelo-agua-raíz en el proceso de absorción de agua por las plantas. *Boletín Técnico*. 44:17-25.
63. VALLADARES, F.; WRIGHT, J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, R. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*. 81:1925-1993.
64. VALLADARES, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Madrid, EGRAF. pp. 335-369.
65. VARELA, S. 2010. Aspectos básicos de la fisiología en respuesta a estrés y el clima como condicionante del mismo en las plantas. Bariloche, INTA. Grupo de Ecología Forestal. 23 p.
66. WEBB, A.; MANSFIELD, T. 1992. How do stomata work? *Journal of Biological Education*. 26 (1):19-25.
67. ZAHNER, R. 1968. Water deficits and growth of trees. In: Kozlowski, T. ed. *Water deficits and plant growth*. New York, Academic Press. pp. 191-254.
68. ZOBEL, B.J.; VAN BUIJTENEN, J. 1989. Wood variation; its causes and control. Berlín, Springer-Verlag. 363 p.

69. ZYALALOV, A. 2004. Water flows in higher plants; physiology, evolution, and system analysis. *Russian Journal Plant Physiology*. 51(4): 547-556.