

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA

EFFECTO DE LA PODA EN EL CONTROL DE LA DINÁMICA DEL AGUA EN  
ÁRBOLES DE *Pinus taeda*

por

Evelin I. PECHI MIDÓN  
Nazaret RAMIREZ BERRUTTI

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

MONTEVIDEO  
URUGUAY  
2013

Tesis aprobada por:

Director:

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

-----  
Ing. Agr. (MSc) Silvia Ross

-----  
Ing. Agr. (MSc) José M. Gándara

Fecha:

27 de diciembre de 2013

Autor:

-----  
Evelin I. Pechi Midón

-----  
Nazaret Ramirez Berrutti

## AGRADECIMIENTOS

En el presente trabajo de Tesis primeramente nos gustaría agradecer a Dios por bendecir nuestro camino para llegar a este momento.

A la Universidad de la República por darnos la oportunidad de estudiar y ser profesionales.

A nuestros docentes de la carrera que han aportado en nuestra formación profesional y personal, especialmente a nuestros Directores de Tesis, Ing. Agr. (MSc.) Luis Viega, Ing. Agr. (MSc.) Silvia Ross e Ing. Agr. (MSc.) José M. Gándara, por ser nuestros Tutores en esta última etapa de la carrera

A la Empresa Forestal Weyerhaeuser Productos S.A por brindarnos esta investigación, especialmente a Juliana Ivanchenko (coordinadora de campo), Gustavo Echavaleta (supervisor de campo), Carlos, Federico y Mauricio (operarios de grúa).

Son muchas las personas que han formado parte de nuestra vida, unos aún están con nosotras y otros ya han partido pero siguen en nuestros corazones. A todos, gracias por ayudarnos cada día a cruzar con firmeza el camino de la superación, porque con su apoyo y aliento hoy hemos logrado uno de nuestros más grandes anhelos.

Con mucho cariño y agradecimiento, les dedicamos este trabajo.

## TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VI
1. <u>INTRODUCCIÓN</u> .....	1
1.1. <u>OBJETIVOS</u> .....	1
1.1.1. <u>Objetivo general</u> .....	1
1.1.2. <u>Objetivos específicos</u> .....	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u> .....	2
2.1. <u>CARACTERÍSTICAS GENERALES DE <i>Pinus taeda</i></u> .....	2
2.2. <u>CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA DE LA REGIÓN</u> .....	2
2.3. <u>ESTADO HÍDRICO DEL VEGETAL</u> .....	3
2.3.1. <u>Potencial hídrico</u> .....	3
2.3.2. <u>Conductancia estomática (gs)</u> .....	4
2.3.3. <u>Efectos del manejo</u> .....	4
2.4. <u>FLUJO HÍDRICO EN EL ÁRBOL</u> .....	5
2.5. <u>CRECIMIENTO VEGETAL</u> .....	6
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u> .....	7
3.1. <u>SITIO DE ESTUDIO</u> .....	7
3.2. <u>METODOLOGÍA</u> .....	7
3.2.1. <u>Potencial hídrico</u> .....	7
3.2.2. <u>Conductancia estomática</u> .....	8
3.2.3. <u>Variables dasométricas</u> .....	8
3.2.4. <u>Información meteorológica</u> .....	9
3.2.5. <u>Análisis estadístico</u> .....	9
4. <u>RESULTADOS</u> .....	10
4.1. <u>INFORMACIÓN METEOROLÓGICA</u> .....	10
4.1.1. <u>Temperatura y precipitación</u> .....	10
4.1.2. <u>Demanda atmosférica</u> .....	11
4.2. <u>VARIABLES DASOMÉTRICAS</u> .....	12
4.2.1 <u>Crecimiento a nivel de árbol</u> .....	12
4.2.2 <u>Crecimiento a nivel de rama</u> .....	15
4.3. <u>POTENCIAL HÍDRICO DEL ÁRBOL</u> .....	25
4.4. <u>POTENCIAL HÍDRICO DE RAMA</u> .....	27
4.5. <u>CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA</u> .....	30
4.6. <u>RELACIONES ENTRE VARIABLES</u> .....	33

5. <u>DISCUSIÓN</u> .....	40
5.1. DINÁMICA ESTACIONAL DE $\Psi_w$ , gs y crecimiento.....	40
5.2. EFECTO DEL MANEJO.....	40
5.2.1. <u>Potencial hídrico y conductancia estomática</u> .....	40
5.2.2. <u>Efecto sobre variables dasométricas</u> .....	41
6. <u>CONCLUSIONES</u> .....	43
7. <u>RESUMEN</u> .....	44
8. <u>SUMMARY</u> .....	45
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u> .....	46

## LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de $p < F$ del ANAVA para las variables $D_{ap}$ , $h$ , volumen y TCR a nivel del árbol.....	12
2. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de $p < F$ del ANAVA para las variables diámetro base, diámetro proximal y diámetro distal a nivel de rama.....	15
3. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de $p < F$ del ANAVA para las variables distancia proximal-base, distancia distal-base, distancia proximal-distal a nivel de rama.....	18
4. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de $p < F$ del ANAVA para las variables área de rama, área proximal y área distal a nivel de rama.....	22
5. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de $p < F$ del ANAVA para las variables $\Psi_b$ , $\Psi_{md}$ y $\Delta\Psi_w$ a nivel del árbol.....	25
6. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de $p < F$ del ANAVA para las variables $\Psi_{md}$ proximal, $\Psi_{md}$ distal y $\Delta\Psi_{md}$ a nivel rama.....	27
7. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de $p < F$ del ANAVA para las variables $g_s$ proximal, $g_s$ distal y $\Delta g_s$ a nivel de rama.....	30

Figura No.

1. Temperatura promedio mensual (C°) en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012.....	10
2. Precipitación acumulada (mm) en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012.....	11
3. Déficit de presión de vapor promedio (Dpv) entre las 10:30 y 17:00 hs entre julio/2011 y abril/2012 en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Uruguay).....	11
4. Diámetro a la altura del pecho del árbol (Dap) (m), promedio por fecha de muestreo de ambos tratamientos en árboles de un rodal de <i>P. taeda</i> en Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,003695).....	13
5. Altura de árbol (h) (m), promedio por fecha de muestreo de ambos tratamientos en árboles de un rodal de <i>P. taeda</i> en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,06955).....	13
6. Modelo de regresión para altura de fuste (h) (m) por tratamiento ( $i_1 =$ una intervención e $i_2 =$ dos intervenciones) en árboles de un rodal en Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre los días 0 (27/07/2011) y 252 (04/04/2012).....	14
7. Volumen promedio por árbol (m <sup>3</sup> ) entre julio 2011 y abril 2012 en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) durante los años 2011 y 2012 (Error estándar 0,03118).....	14
8. Diámetro promedio de ambos tratamientos y orientación de la base de ramas (m) en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,002403).....	16
9. Diámetro promedio del nudo proximal (m) según orientación de rama (norte y sur) y tratamiento ( $i_1 =$ una intervención e $i_2 =$ dos intervenciones) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal	

“La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,002854).....	16
10. Diámetro promedio de ambos tratamientos y orientación del nudo distal (m) en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,003387).....	17
11. Distancia promedio del nudo proximal a la base de la rama (m) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,05794).....	19
12. Distancia promedio del nudo distal a la base de la rama (m) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,09567).....	20
13. Distancia promedio del nudo distal a la base de la rama (m) según orientación (norte y sur) y tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones), en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,1375).....	20
14. Distancia promedio del nudo distal al proximal (m) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,08377).....	21
15. Área promedio de la rama (m <sup>2</sup> ) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,000194).....	23
16. Área promedio del nudo distal (m <sup>2</sup> ) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,000165).....	23
17. Área promedio del nudo proximal (m <sup>2</sup> ) por orientación de rama (norte y sur) y tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones), en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,000281).....	24

18. Diferencia de área entre nudos ( $m^2$ ) por orientación de rama (norte y sur) y tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones), en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,000133).....	24
19. Potencial hídrico base ( $\Psi_b$ ) (MPa) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,06689).....	26
20. Potencial hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) según tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones), entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,09813).....	26
21. Potencial hídrico mediodía promedio del nudo proximal ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) según tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones), entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,09532).....	28
22. Potencial hídrico mediodía promedio del nudo proximal ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) según orientación de la rama (norte y sur), entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,0493).....	28
23. Potencial hídrico mediodía promedio del nudo distal ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) según tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,1156).....	29
24. Conductancia estomática promedio de brotes del nudo proximal (gs) ( $mmolH_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ) según tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones), entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 17,0332).....	31
25. Conductancia estomática promedio de brotes del nudo distal (gs) ( $mmolH_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ) según tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones) y orientación de la rama (norte y sur), entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento	

Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 27,3985).....	32
26. Gradiente de conductancia estomática según orientación de la rama (norte y sur) entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 14,8649).....	32
27. Relación entre potencial hídrico base ( $\Psi_b$ ) y mediodía ( $\Psi_{md}$ ) según tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).....	33
28. Relación entre potencial hídrico base ( $\Psi_b$ ) (MPa) y altura entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).....	34
29. Relación entre potencial hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) y altura (h) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).....	34
30. Relación entre los potenciales hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) del los brotes (proximal y distal) según tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).....	35
31. Relación entre la conductancia estomática (gs) del los brotes (proximal y distal) según tratamiento ( $i_1$ = una intervención e $i_2$ = dos intervenciones) entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).....	35
32. Relación entre el potencial hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) de los brotes (proximal y distal), según orientación de rama (norte y sur) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).....	36
33. Relación entre la conductancia estomática (gs) del los brotes (proximal y distal) según orientación de rama (norte y sur) entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).....	37

34. Relación entre potencial hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) de los brotes (proximal y distal) y el Dpv, entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal "La Corona" (Tacuarembó, Uruguay).....	38
35. Relación entre la conductancia estomática (gs) de los brotes (proximal y distal) y el Dpv, entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal "La Corona" (Tacuarembó, Uruguay).....	38

## 1. INTRODUCCIÓN

*Pinus taeda* L. es una conífera originaria del SE de Estados Unidos (Koch, 1972). En Uruguay, junto a *Pinus elliotti* E., ocupa una superficie total de 167.776 ha localizada principalmente en los departamentos de Tacuarembó (58.335 ha) y Rivera (70.233 ha) (URUGUAY. MGAP.DGF, 2012). Esta especie es una de las coníferas con mayor capacidad de crecimiento (Hurrell, 2006) y se cultiva con fines industriales, fundamentalmente, debobinado y aserrío (MGAP, citado por Cavagnaro y Servetti, 2009).

Para obtener productos de calidad (madera clear) se practican podas y raleos sistemáticos, siendo la poda verde el manejo silvícola más frecuente. La misma consiste en la extracción de ramas laterales y basales antes de su senescencia y abscisión con el objetivo de reducir el cilindro nudoso de las trozas (Fassola, citado por Costas et al., 2002). Dado que el manejo incide sobre la disponibilidad de recursos, es importante conocer su impacto sobre el estado fisiológico de los árboles, especialmente sobre el estado hídrico y sobre la capacidad de crecimiento.

### 1.1. OBJETIVOS

#### 1.1.1. Objetivo general

Evaluar el efecto de la segunda poda sobre la dinámica del agua en un rodal de *P. taeda* L. en Tacuarembó.

#### 1.1.2. Objetivos específicos

- a) Estudiar la dinámica estacional del potencial hídrico foliar, de la conductancia estomática y del crecimiento, considerando distintas orientaciones de rama (norte y sur) y posiciones de nudo (proximal y distal).
- b) Observar el curso del gradiente de potencial hídrico y de la conductancia estomática tanto a nivel de árbol como de rama, teniendo en cuenta orientación y posición de rama.
- c) Determinar las posibles relaciones entre el contenido hídrico del árbol y el crecimiento en volumen.

## 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE *Pinus taeda*

*P. taeda* (pino americano, pino tea, “loblolly pine”), es originario del SE de Estados Unidos. Crece desde el nivel del mar hasta altitudes cercanas a los 600 m y su hábitat natural está comprendido entre 29° N y 38° N (Koch, 1972). El área de origen de la especie abarca zonas húmedas, templado- cálidas, con veranos largos e inviernos poco rigurosos. Las temperaturas promedio de esta vasta región abarcan un rango entre 13 y 24 °C con máximas de 38 °C y mínimas de -20 °C (Hurrell, 2006). Asimismo, la especie presenta una considerable plasticidad, ya que es capaz de adaptarse a diferentes climas y tipos de suelo (Hacke et al., 2000).

Por su rusticidad y capacidad de aclimatación, su madera es una de las más utilizadas en la industria del aserrío y debobinado. Además, la calidad de la misma se incrementa mediante intervenciones de poda sistemáticas (URUGUAY. MGAP, citado por Cavagnaro y Servetti, 2009).

### 2.2. CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA DE LA REGIÓN

La producción vegetal está influenciada por variables climáticas, tales como temperatura, humedad relativa (HR), precipitaciones e irradiancia. Estas variables afectan el balance hídrico del suelo y del vegetal ya que afectan la disponibilidad de agua en el suelo y la evapotranspiración del tapiz.

En Uruguay la temperatura promedio es 17,5 °C, con una isoterma de 18 °C para la región de estudio (Tacuarembó). La precipitación media anual oscila entre 1300 y 1400 mm. Por otra parte, la humedad relativa media oscila entre 73% y 75%, siendo enero el mes más seco (65%) y julio el mes más húmedo (80%). En base diaria, los máximos se registran durante la madrugada (90%) y los mínimos luego del mediodía (45%) (URUGUAY. MDN. DNM, s.f.) La radiación solar neta es el resultado del intercambio de radiación de onda larga y onda corta que recibe, emite y refleja una superficie. En el norte del Uruguay está comprendida entre 4,4 y 4,6 kWhm<sup>-2</sup> (Abal, 2010).

La evapotranspiración comprende la pérdida de agua a través de los vegetales y la evaporación directa desde el suelo (Penman, citado por Munka, 2008). Rivas (2004) define la evapotranspiración potencial como la máxima capacidad de agua que puede evaporarse desde un suelo cubierto de vegetación, con desarrollo óptimo y sin limitaciones hídricas. También define la evapotranspiración real como la cantidad de agua perdida en función de las

condiciones atmosféricas, contenido de agua del suelo y de las características de la vegetación.

### 2.3. ESTADO HÍDRICO DEL VEGETAL

El estado hídrico se determina mediante parámetros que estiman el consumo de agua por el vegetal. Frecuentemente, se utiliza el potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) como indicador del estado hídrico de los tejidos ya que está relacionado con la apertura estomática ( $g_s$ ) y por lo tanto, con la actividad transpiratoria (Gyenge et al., 2009).

#### 2.3.1. Potencial hídrico

El  $\Psi_w$  expresa el trabajo ejercido sobre una masa de agua para llevarla al estado energético del agua libre. Por lo tanto, indica la capacidad energética del agua y se expresa en unidades de presión (MPa) (Azcón-Bieto y Talón, 2008). Una de las ventajas de su medición es que permite predecir la dirección del flujo entre distintas partes del sistema suelo-planta-atmósfera (Taiz y Zeiger, 2010). Existen varios componentes del  $\Psi_w$  que definen su valor en los tejidos y los más relevantes son el potencial de presión y el potencial osmótico. Los potenciales mátrico y gravitacional solo se consideran en situaciones particulares (Azcón-Bieto y Talón, 2008). En suelos con buena disponibilidad hídrica, el  $\Psi_w$  de las raíces es cercano a -0,1 MPa y en las hojas puede alcanzar -3 MPa (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

El agua ingresa a la planta por un gradiente de  $\Psi_w$  entre la raíz y el suelo. Luego, atraviesa la corteza y la exodermis hasta alcanzar el cilindro vascular. Una vez en el xilema, el ascenso ocurre por la tensión que produce la transpiración. En la medida que ésta aumenta, el  $\Psi_w$  disminuye y el movimiento es explicado por la teoría tenso-coheso-transpiratoria (Zimmermann et al. 1978, Zimmermann et al. 1995). En general, para que la columna de agua ascienda 1 m, se requiere una presión de 0,001 MPa (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

El  $\Psi_w$  presenta una dinámica temporal en función de la demanda atmosférica. Durante la mañana, el aumento de tensión que genera la transpiración es controlado por células conectadas al xilema. En estas condiciones, el  $\Psi_w$  disminuye lentamente. Sin embargo, durante el mediodía este descenso es más rápido y promueve el cierre temporal de estomas. De esta forma se reduce la actividad transpiratoria y los daños por cavitación y embolia (Zimmermann et al. 1995, Larcher 2003).

### 2.3.2. Conductancia estomática (gs)

La conductancia estomática indica el grado de apertura de los estomas y determina la capacidad de intercambio gaseoso. Además, su apertura y cierre regula el  $\Psi_w$  foliar (Tyree y Sperry 1988, Jones y Sutherland, citados por Addington et al. 2004) y permite mantener la homeostasis hídrica (Azcón-Bieto y Talón, 2008). A medida que el déficit de presión de vapor (Dpv) aumenta, la conductancia estomática se reduce. Sin embargo, en estratos bajos del dosel los valores son mayores y por eso se mantiene la conductancia del dosel. Ésta relación sugiere que el Dpv regula el  $\Psi_w$  foliar pero permite que la transpiración global se mantenga (Oren et al. 1998, Bond y Kavanagh 1999, Addington et al. 2004).

*P. taeda* presenta cierre total de los estomas entre -2 (Teskey et al., 1986) y -3 MPa (Richardson y Rundel, 1998) y los valores de gs pueden superar  $0,2 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Bulfe et al., 2010). En árboles jóvenes el  $\Psi_w$  se mantiene relativamente constante en horas de alta demanda atmosférica. Este comportamiento se define como isohídrico e implica un control de la apertura estomática para evitar daños en el sistema vascular (Martínez-Vilalta et al., Hubbard et al., citados por Tardieu y Simonneau 1998, Franks et al. 2007, Ripullone et al. 2007).

### 2.3.3. Efectos del manejo

Tang et al. (2003) estudiaron el efecto del raleo sobre el estado hídrico de rodales adultos. Los resultados indican que tanto la apertura estomática como la actividad fotosintética aumentan en los estratos bajos luego del manejo. Asimismo, estos valores se incrementan en verano, fundamentalmente por efecto del Dpv. Por otro lado, en inviernos poco rigurosos (SE de EEUU) la actividad transpiratoria también es elevada (Tang et al., 2003).

Gándara (2013) estudió los efectos del manejo (primer raleo y poda) sobre el potencial hídrico en un rodal de Uruguay. En el mismo se consideraron sitios contrastantes (suelos superficiales vs suelos profundos) y la información reveló un descenso del  $\Psi_w$  a comienzo del otoño. Además, las parcelas con manejo sobre suelos profundos presentaron menor  $\Psi_w$  al mediodía (-2,51 vs -2,09 MPa) lo que indicaría mayor actividad transpiratoria y menor control estomático. Por otro lado, el gradiente de  $\Psi_w$  ( $\Delta\Psi_w$ ) permaneció relativamente constante en base estacional y el manejo incrementó sus valores durante el segundo año del trabajo.

## 2.4. FLUJO HÍDRICO EN EL ÁRBOL

El fuste de las especies leñosas (*P. taeda*) se comporta como un reservorio de agua y su contenido fluctúa en base diaria y estacional (Ford et al. 2004, Azcón-Bieto y Talón 2008). Sin embargo, el flujo transpiratorio no es uniforme en todo el fuste sino que varía en sentido radial. En árboles adultos de *P. taeda*, la albura externa concentra la mayor parte del flujo transpiratorio (60%) y existe un desfase (30 minutos) entre el flujo en la base del fuste y la copa (Ford et al., 2004).

En condiciones de baja actividad transpiratoria, el follaje superior iluminado aumenta su conductancia estomática ( $g_s$ ) (Brooks et al., 2002). De acuerdo a Ewers et al. (2007), las plantas tratan de mantener constante la velocidad de transpiración sin sobrepasar el umbral de potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) foliar óptimo. Estos autores comprobaron que el fuste de *P. taeda* no está compartimentalizado pero sí integrado, actuando como un filtro que regula la variabilidad hidráulica entre ramas a diferentes alturas. En consecuencia, el flujo abastece de forma homogénea la demanda de agua en las ramas y así disminuye la variabilidad de la conductividad hidráulica.

En términos de rama, el xilema está parcialmente interconectado. Esto implica que el sombreado parcial del follaje desencadena respuestas en la parte iluminada de la rama. Brooks et al. (2002) reportaron que el follaje sombreado promueve un aumento de  $g_s$  y de la conductividad hidráulica en la pared del brote que recibe luz directa. De este modo, se mantiene la homeostasis hídrica en la rama. Sprungel et al. (1991) observaron que al iluminar un 60% del dosel, el potencial hídrico foliar de ambas partes (sombreada e iluminada) tiende a equilibrarse. Sin embargo, cuando el grado de iluminación disminuye, esta compensación no sucede.

Los modelos que interpretan el transporte de agua en el xilema indican que los brotes de una misma rama están completamente interconectados. Por lo tanto, si el comportamiento general de las ramas es similar al de sus brotes, podría afirmarse que éstas tienen cierta autonomía respecto al suministro de agua desde el fuste (Brooks et al., 2002). Sin embargo, esta autonomía sería parcial ya que si se sombrea más de la mitad del follaje, los estomas responderán mediante el cierre (Whitehead et al., citados por Brooks et al., 2002).

De todas formas, la autonomía hidráulica restringe la reducción del  $\Psi_w$  a la rama bajo estrés (cierra estomas) y permite que el resto del árbol mantenga su actividad transpiratoria (estomas abiertos) (Sprugel et al., 1991). Por otro lado, el  $\Delta\Psi_w$  producido por la transpiración depende del diámetro de los

elementos vasculares, y ambas variables están asociadas con el nivel jerárquico de ramas (primarias, secundarias, etc.) (Sprugel et al., 1991).

## 2.5. CRECIMIENTO VEGETAL

*P. taeda* es una conífera de rápido crecimiento reportándose incrementos diamétricos de 2 a 3 cm por año (Argentina) (Hurrell, 2006). El crecimiento depende de la relación copa viva/follaje sombreado, de la disponibilidad de recursos (Snowdon y Waring 1995, Brix, Peterson et al., citados por Tang et al. 2003) y del balance de carbono del árbol (Wang y Jarvis 1990, Baldwin et al., citados por Tang et al. 2003).

En algunas especies, la reducción del área foliar conlleva a un aumento de la conductancia estomática (a corto plazo) y éste sería el caso del *P. taeda* (Pataki et al., 1998). El incremento de  $g_s$  indicaría un aumento de la tasa transpiratoria lo que probablemente esté asociado con incrementos de la conductancia hidráulica (Teskey et al., Reich y Hinckley, citados por Pataki et al., 1998). Por otro lado, Gyenge et al. (2009) indicaron que la poda afecta negativamente la conductividad hidráulica en pino ponderosa y esto produce una reducción de  $g_s$ , y por lo tanto, un descenso de la capacidad de crecimiento.

La poda es una intervención silvícola que reduce el área foliar para disminuir la presencia de nudos. Estudios realizados en rodales de Argentina observaron que al quitar el 50% de la copa viva el crecimiento disminuye (Fassola et al., citados por Laffite y Torterolo, 2010). En Uruguay, Rodríguez (2007) observó un comportamiento similar con intensidades de poda del 40% y que tratamientos más intensos (40 a 70%) no determinan aumentos significativos del diámetro (Rodríguez 2007, Cavagnaro y Servetti 2009, Laffite y Torterolo 2010). De todas formas, en otros pinos, el crecimiento diamétrico parece ser más sensible que el crecimiento en altura (Mowat, citado por Gyenge et al., 2009).

Costas et al. (2002) evaluaron el efecto de la poda en rodales de Pino en Misiones (Argentina), estudiando su incidencia en diferentes edades. Los resultados indicaron que entre los 5 y 7 años existe una asociación entre la altura de poda, diámetro de referencia y volumen individual promedio. En general, se observó que con mayor altura de poda se obtienen menores diámetros, área basal y volumen individual. Stohr et al. (1987) observaron que la tasa de crecimiento en volumen se redujo 7% con intensidades de poda de 20% y esta reducción fue similar a la observada con intensidades del 40%.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. SITIO DE ESTUDIO

El trabajo experimental se realizó en el predio “El Cerro” de la empresa Weyerhaeuser Productos S.A, situado 50 km al noreste de la ciudad de Tacuarembó, Uruguay (31° 38’S, 55° 41’W). En dicho predio, en 1999 se instalaron 2 cuencas apareadas para estudiar los efectos de la forestación sobre la dinámica del agua en el suelo.

En julio de 2003 se implantó un rodal de *P. taeda* (108 ha) con una densidad promedio de 1000 árb ha<sup>-1</sup> y un marco de plantación de 4 x 2,5 m. En mayo de 2008 el mismo fue raleado (al 40%) y podado (al 50%). Se delimitaron parcelas circulares de 314 m<sup>-2</sup> que recibieron el mismo tratamiento que el rodal y se instalaron parcelas control (sin manejo) contiguas a las anteriores.

El presente trabajo se llevó a cabo en una parcela de la zona baja de la cuenca (150 msnm). El sitio presenta suelos profundos, de textura arenosa a arenoso-franca (Acrisol Ócrico Típico) con un horizonte A de 1 m de espesor y buen drenaje (Molfino, 2000). En julio de 2011 la parcela experimental fue podada hasta los 6 m de altura y se le denominó i<sub>2</sub>. Por otro lado, la parcela control recibió solo la poda en 2008 y se le denominó i.

#### 3.2. METODOLOGÍA

En cada parcela se seleccionaron 2 árboles por porte y aspecto general para medir el potencial hídrico acicular, conductancia estomática y crecimiento de los árboles. El período de medición se extendió desde julio de 2011 hasta abril de 2012 y las mediciones se tomaron en las siguientes fechas: 27/07/2011, 05/08/2011, 19/09/2011, 20/09/2011, 11/11/2011, 12/11/2011, 26/01/2012, 27/01/2012, 03/04/2012 y 04/04/2012. La primera medición se realizó 24 hs después del tratamiento de poda. En cada fecha se tomaron medidas en 2 días consecutivos, a excepción de primera, por lo tanto se realizaron 10 mediciones en 5 fechas.

##### 3.2.1. Potencial hídrico

Se seleccionaron dos ramas en la parte superior de la copa, con orientación norte y sur, respectivamente. Se midió el potencial hídrico en acículas de un año mediante cámara de presión (PMS Instrument Corp<sup>®</sup>, Corvallis, OR, USA) (Schölander et al., 1965).

El  $\Psi_w$  hídrico base ( $\Psi_b$ ) (MPa) se midió entre las 05:30 y 06:00 hs en la parte inferior de la copa y se obtuvo el promedio por árbol a partir de 3 mediciones en cada uno. También, se midió el  $\Psi_w$  mediodía ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) entre las 10:30 y 17:00 hs de ramas con orientación norte y sur, y a su vez en cada una se consideraron dos posiciones: proximal (ubicado en el nudo cercano a la base de la rama) y distal (ubicado en el nudo próximo al extremo de la rama). Se calculó el  $\Psi_{md}$  por rama y posición a partir de tres fascículos y con esta información se obtuvo el promedio por rama y árbol. A su vez, se calculó el gradiente de potencial hídrico a nivel árbol ( $\Delta\Psi_w = \Psi_b - \Psi_{md}$ ) y a nivel rama ( $\Delta\Psi_w = \Psi_{md} \text{ proxima} - \Psi_{md} \text{ distal}$ ) según manejo (tratamientos  $i_1$  e  $i_2$ ), fecha, orientación de rama (norte y sur) y posición de brotes (proximal y distal).

### 3.2.2. Conductancia estomática

Se midió la conductancia estomática foliar (gs) ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) con porómetro (SC-1 Decagon®) en las mismas posiciones de rama y hora en que se midió el  $\Psi_{md}$ . En la última fecha se utilizó otro instrumento y no fue incluida en el análisis. Con esta información se calculó el valor promedio de gs, por rama y árbol, y también el gradiente de gs en la rama ( $\Delta g_s = g_s \text{ proximal} - g_s \text{ distal}$ ).

### 3.2.3. Variables dasométricas

En cada fecha de muestreo se determinó el diámetro de referencia (dap) (m) de los árboles (2 por parcela), el diámetro en base de las ramas (norte y sur) y el diámetro de cada nudo (proximal y distal). Todas las mediciones se realizaron con cinta diamétrica (milimetrada). También se determinó la altura total del fuste (ht) (m) mediante pértiga telescópica (centimetrada). A su vez, se determinó la altura hasta el verticilo que contenía las ramas seleccionadas (hv) (m). Todas estas medidas se tomaron en las mismas fechas en que se midió el potencial hídrico acicular y la conductancia estomática. Con esta información se calculó el volumen por árbol (Vol) ( $\text{m}^3$ ) y la tasa de crecimiento relativo (TCR) (%) como:

$$\text{TCR} = (V_n - V_{n-1}) / (V_{n-1}) (T_n - T_{n-1}) \cdot 100$$

donde, V = volumen fustal ( $\text{m}^3$ ) y T = tiempo (días).

Para calcular el volumen ( $\text{m}^3$ ) se asumió un coeficiente de forma de 0,5. Asimismo, se calculó la TCR de cada rama a partir de los diámetros en cada posición (proximal y distal).

#### 3.2.4. Información meteorológica

Se registró la temperatura del aire (°C), humedad relativa (%), precipitaciones (mm), radiación solar ( $\text{MJ m}^{-2}$ ) y velocidad del viento ( $\text{m s}^{-1}$ ) en una estación automática (Campbell Scientific CR10X, Logan, UT, USA) próxima al rodal. La información fue la misma para las 2 parcelas del estudio y con ella se calculó el déficit de presión de vapor (Dpv) (Allen, 1998).

#### 3.2.5. Análisis estadístico

El análisis de la información se realizó mediante el estudio de modelos lineales con efectos fijos (MLG) para series temporales. Se tomó la autocorrección SP-POW (criterio de Akaike modificado) y el contraste de medias se realizó mediante Tukey ( $p < 0,05$ ) y DMS ( $p < 0,05$ ). A su vez se consideró el Dpv como covariable del valor de potencial hídrico y se efectuaron análisis de regresión para las variables dasométricas.

Los datos se procesaron mediante el paquete estadístico SAS 9.13 (del SAS Institute). Los MLG propuestos fueron:

$$Y_{ij} (\text{árbol}) = \mu + \text{tratamiento}_i + \text{fecha}_j + \text{tratamiento} * \text{fecha}_{ij} + E_{ij}.$$

$$Y_{ijklm} (\text{rama}) = \mu + \text{tratamiento}_i + \text{fecha}_j + \text{rama}_k + \text{tratamiento} * \text{fecha}_{ij} + \text{tratamiento} * \text{rama}_{ik} + \text{tratamiento} * \text{fecha} * \text{rama}_{ijk} + E_{ijk}.$$

Donde,

Y = variable dependiente

$\mu$  = media general

E = error experimental

## 4. RESULTADOS

### 4.1. INFORMACIÓN METEOROLÓGICA

#### 4.1.1. Temperatura y precipitación

Durante el período de estudio la temperatura mostró una evolución similar a la histórica para la región con un promedio de 17,15 °C (URUGUAY. MDN. DNM, s.f.) para las 5 fechas de medición (Figura 1). Sin embargo, existieron variaciones estacionales con promedios de 21,12 °C en el verano (enero 2012) y de 14 °C durante el invierno (julio - agosto 2011).

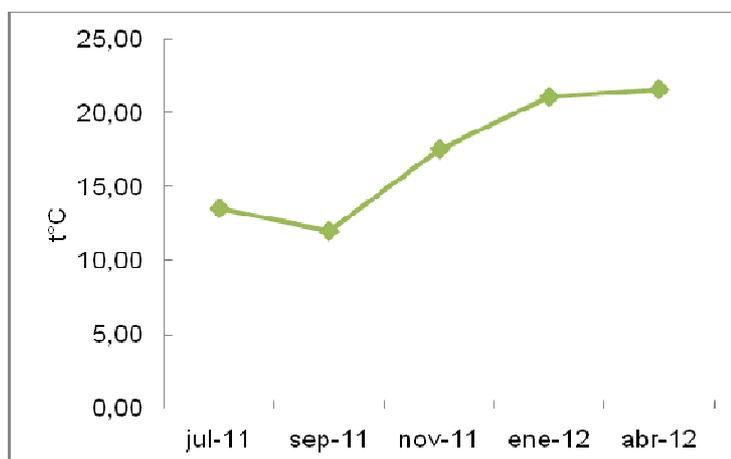


Figura 1. Temperatura promedio mensual (C°) en el Establecimiento Forestal "La Corona" (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012.

La precipitación acumulada durante el invierno fue 618,7 mm, alcanzando un máximo de 626,9 mm en el mes de julio. En promedio, el año 2011 finalizó con registros pluviométricos por debajo de los valores históricos (967 mm). Por otra parte, durante el verano (2012) se registró un promedio de 42,7 mm con un máximo de 47,1 mm en enero (Figura 2).

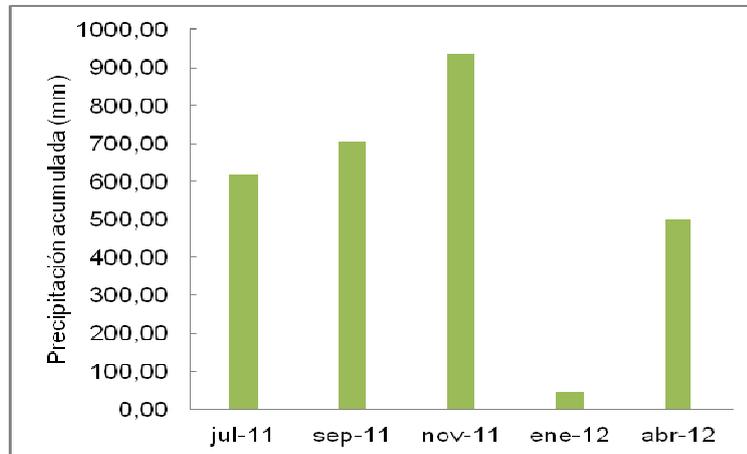


Figura 2. Precipitación acumulada (mm) en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012.

#### 4.1.2. Demanda atmosférica

El déficit de presión de vapor del aire (Dpv) mostró una dinámica estacional similar a la temperatura (Figura 3). Los registros entre las 10:30 y 17:00 horas promediaron 1,45 kPa en verano (enero 2012) y 0,54 kPa en invierno (julio-agosto/2011).

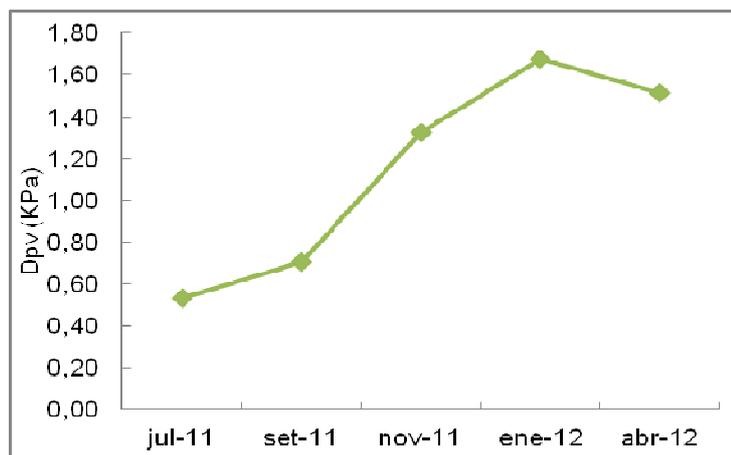


Figura 3. Déficit de presión de vapor promedio (Dpv) entre las 10:30 y 17:00 hs entre julio/2011 y abril/2012 en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Uruguay).

## 4.2. VARIABLES DASOMÉTRICAS

### 4.2.1 Crecimiento a nivel de árbol

Para las tres variables dasométricas diámetro (Dap), altura (h) y volumen fustal evaluadas, no existió efecto del tratamiento ni tampoco fueron significativas las interacciones, aunque las mismas se modificaron con el transcurso del tiempo (Cuadro 1). A su vez no existieron efectos significativos sobre la tasa de crecimiento relativa (TCR).

Cuadro 1. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de  $p < F$  del ANAVA para las variables Dap, h, volumen y TCR a nivel del árbol.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor $p > F$			
		Dap	h	volumen	TCR
tratamiento	1	0,8075	0,4812	0,6219	0,8258
fecha	1	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,5946
tratamiento*fecha	1	0,7614	0,0777	0,3323	0,9089
C.V (%)		6,27	3,81	14,32	77,97
Media		0,2715	12,622	0,3673	0,0363

El Dap presentó una evolución creciente entre fechas, incrementándose desde un valor promedio de 0,26 m en invierno 2011 a un valor promedio de 0,28 m en otoño 2012 (Figura 4). Sin embargo, la altura promedio se incrementó linealmente (Figura 5). Si bien el modelo no detectó interacción significativa entre tratamientos y fechas de muestreo, las regresiones lineales por tratamiento muestran que el tratamiento con una sola intervención creció a mayor tasa que el tratamiento con dos intervenciones ( $b = 0,0049$  y  $0,0038$  respectivamente) (Figura 6). En consecuencia el volumen promedio por árbol se incrementó durante el periodo de estudio con máximo en el mes de abril ( $0,410 \text{ m}^3$ ) (Figura 7).

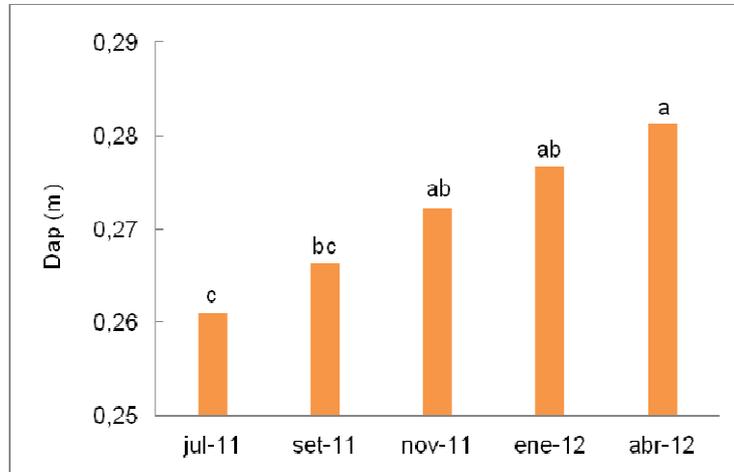


Figura 4. Diámetro a la altura del pecho del árbol (Dap) (m), promedio por fecha de muestreo de ambos tratamientos en árboles de un rodal de *P. taeda* en Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,003695).

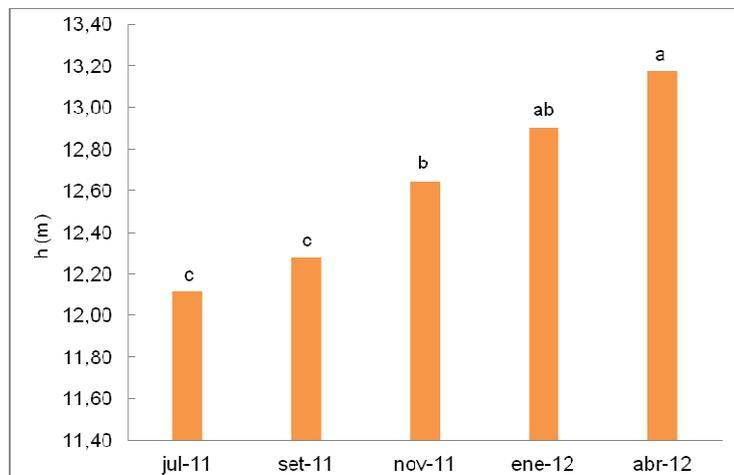


Figura 5. Altura de árbol (h) (m), promedio por fecha de muestreo de ambos tratamientos en árboles de un rodal de *P. taeda* en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,06955).

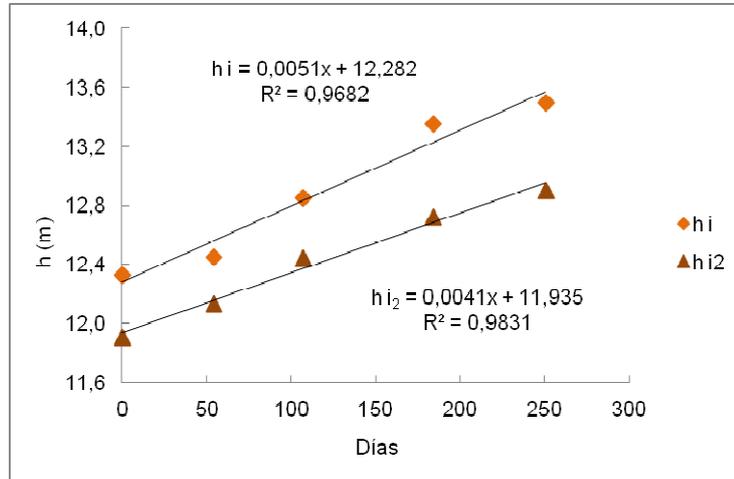


Figura 6. Modelo de regresión para altura de fuste ( $h$ ) (m) por tratamiento ( $i$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones) en árboles de un rodal en Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre los días 0 (27/07/2011) y 252 (04/04/2012).

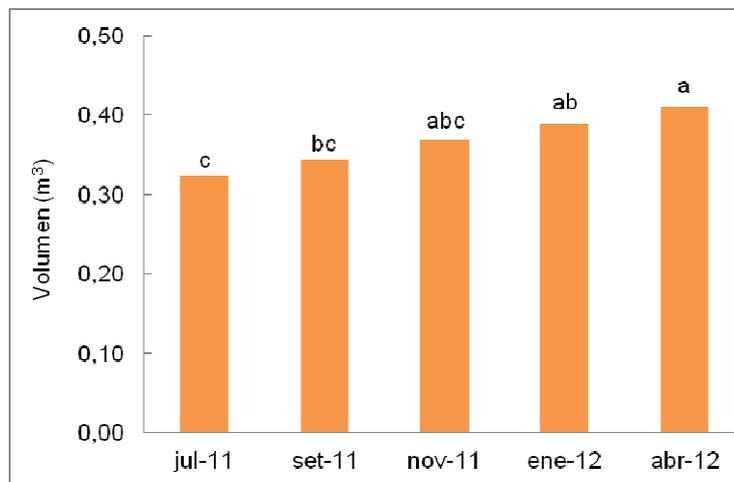


Figura 7. Volumen promedio por árbol ( $m^3$ ) entre julio 2011 y abril 2012 en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) durante los años 2011 y 2012 (Error estándar 0,03118).

#### 4.2.2 Crecimiento a nivel de rama

Al igual que en las variables analizadas a nivel del árbol, no se registraron efectos significativos en los diámetros de las ramas a nivel de la inserción al tronco, ni en el nudo proximal, ni en el nudo distal, independientemente de su posición (norte y sur) y del tratamiento de manejo. Las diferencias radicaron en las fechas de muestreo a excepción del diámetro del nudo proximal. Esta variable mostró un efecto significativo del efecto tratamiento\*rama\*fecha (Cuadro 2).

Cuadro 2. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de  $p < F$  del ANAVA para las variables diámetro base, diámetro proximal y diámetro distal a nivel de rama.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor $p > F$		
		Diámetro base	Diámetro proximal	Diámetro distal
tratamiento	1	0,4276	0,8340	0,9348
rama	1	0,1040	0,0886	0,6942
tratamiento*rama	1	0,6790	0,4608	0,6256
fecha	4	0,0003	<0,0001	<0,0001
tratamiento*fecha	4	0,3990	0,4258	0,8088
rama*fecha	4	0,6766	0,2015	0,1298
tratamiento*rama*fecha	4	0,8481	0,0188	0,8979
C.V (%)		17,09	17,00	24,88
Media		0,0462	0,0404	0,0305

El diámetro de la base de la rama presentó un incremento estacional del 25% alcanzando en el mes de abril un promedio de 0,050 m (Figura 8). El diámetro de nudo distal mostró una tendencia similar incrementándose en un 30% durante el período estudiado (Figura 10).

El diámetro del nudo proximal también aumentó durante la estación de crecimiento. Los valores fueron mayores en el tratamiento con dos podas de la rama norte pero no hubo diferencias entre tratamientos en la rama sur (Figura 9).

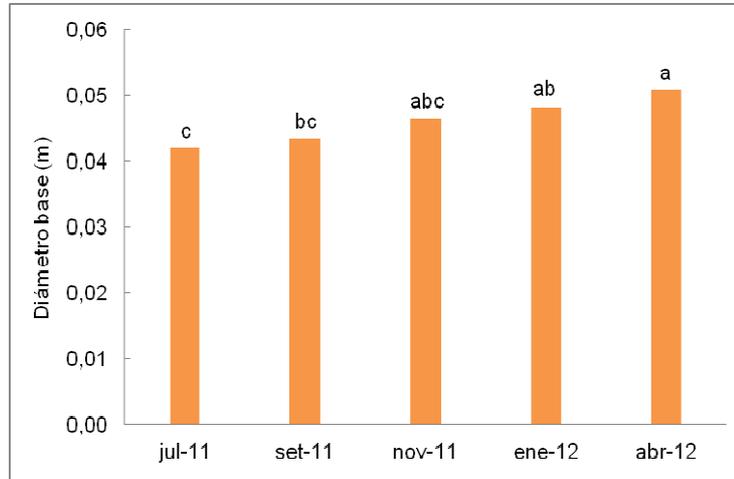


Figura 8. Diámetro promedio de ambos tratamientos y orientación de la base de ramas (m) en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal "La Corona" (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,002403).

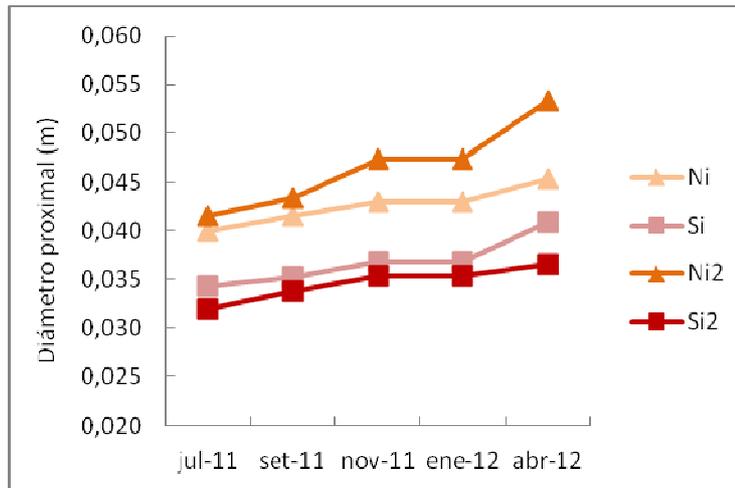


Figura 9. Diámetro promedio del nudo proximal (m) según orientación de rama (norte y sur) y tratamiento ( $i$  = una intervención e  $i_2$  = dos intervenciones) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal "La Corona" (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,002854).

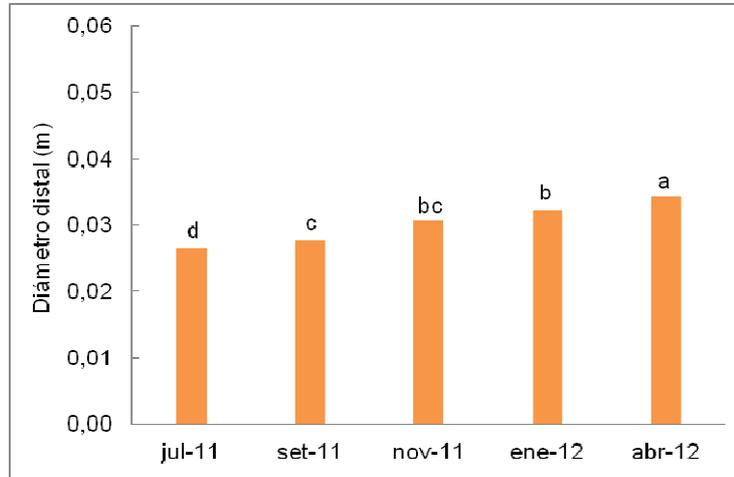


Figura 10. Diámetro promedio de ambos tratamientos y orientación del nudo distal (m) en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,003387).

Las distancias desde la base de rama a cada nudo (proximal y distal) así como también la distancia entre ellos, solo fueron modificadas por orientación y fecha ( $p < 0,05$ ) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de  $p < F$  del ANAVA para las variables distancia proximal-base, distancia distal-base, distancia proximal-distal a nivel de rama.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor $p > F$		
		Distancia proximal-base	Distancia distal-base	Distancia Proximal-distal
tratamiento	1	0,0504	0,6373	0,2639
rama	1	0,0498	0,0214	0,0281
tratamiento*rama	1	0,2170	0,0522	0,9217
fecha	3	<0,0001	<0,0001	0,0189
tratamiento*fecha	3	0,2074	0,8605	0,5657
rama*fecha	3	0,6361	0,2269	0,5888
tratamiento*rama*fecha	3	0,8355	0,4369	0,5185
C.V (%)		41,62	15,48	51,04
Media		0,6560	1,3494	0,6609

La distancia entre la base de la rama y el nudo proximal presentó una dinámica estacional, siendo mínima en julio-setiembre ( $0,63 \pm 0,05$  m) y máxima en abril ( $0,68 \pm 0,05$  m) (Figura 11). También hubo efecto del tratamiento y de la orientación de la rama. En los árboles con dos podas, la distancia al nudo proximal fue mayor (0,82 m) que en los árboles con una poda (0,50 m). Considerando la orientación, las ramas sur (0,82 m) presentaron mayor distancia que las ramas norte (0,51 m).

La distancia entre la base de la rama y el nudo distal presentó un comportamiento similar al anterior, con mínimos en setiembre ( $1,31 \pm 0,09$  m) y máximos en abril ( $1,39 \pm 0,09$  m) (Figura 12). El efecto del manejo dependió de la orientación de rama. En promedio, los árboles con una poda presentaron mayores distancias en las ramas norte, mientras que los árboles podados dos veces presentaron mayor distancia en las ramas sur (Figura 13). Si se

considera únicamente la orientación, en ramas norte las distancias a la base fueron mayores (1,47 vs 1,23 ± 0,09 m).

La distancia entre nudos mostró un incremento estacional desde el comienzo de las mediciones (Figura 14). Además, en ramas norte los valores fueron mayores (0,97 m) que en ramas sur (0,41 m).

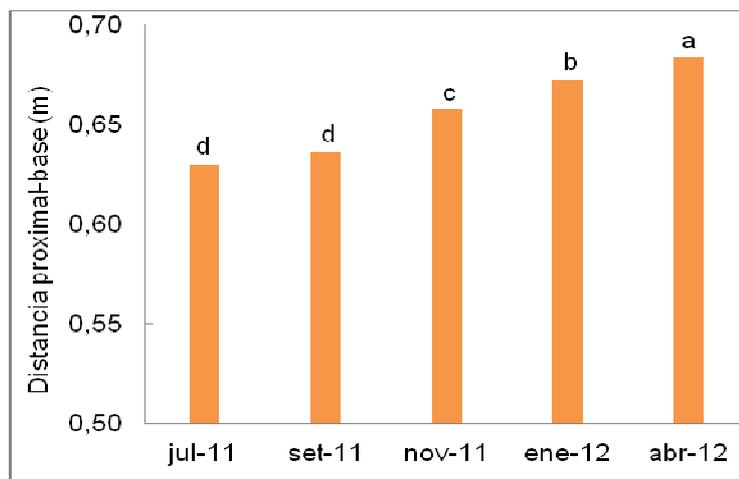


Figura 11. Distancia promedio del nudo proximal a la base de la rama (m) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,05794).

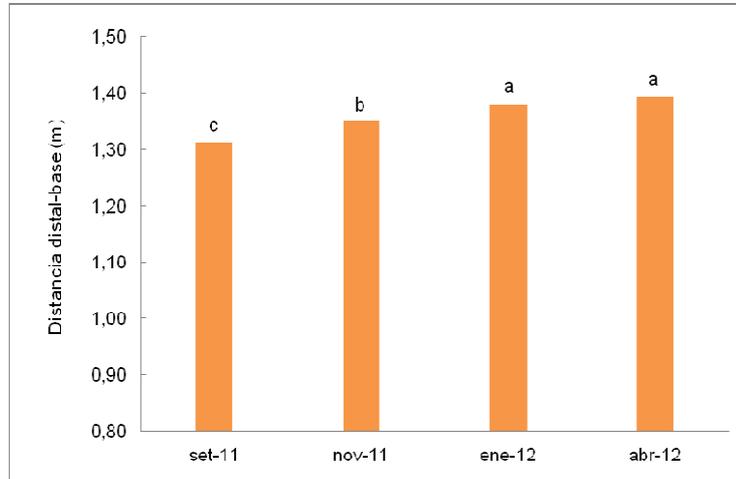


Figura 12. Distancia promedio del nudo distal a la base de la rama (m) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,09567).

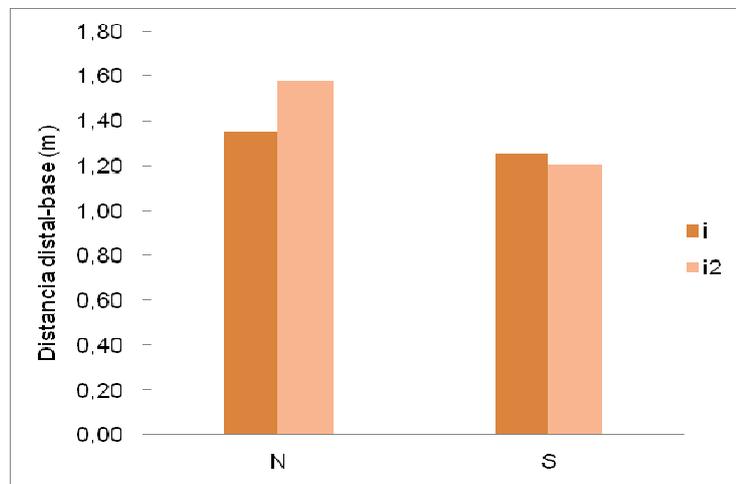


Figura 13. Distancia promedio del nudo distal a la base de la rama (m) según orientación (norte y sur) y tratamiento ( $i$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones), en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,1375).

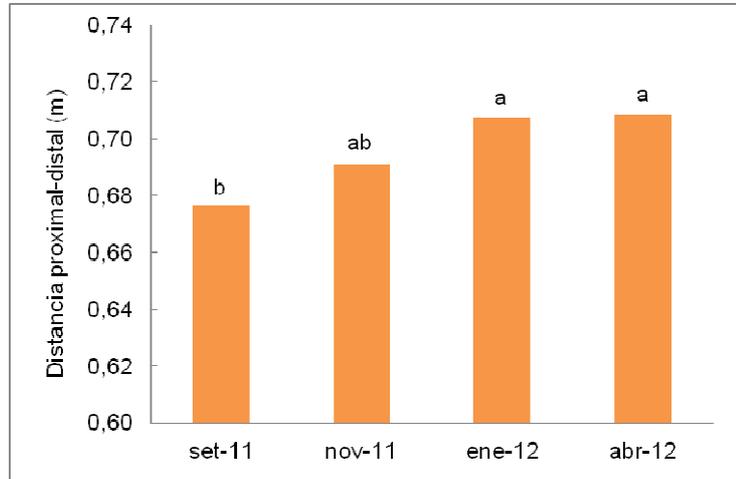


Figura 14. Distancia promedio del nudo distal al proximal (m) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,08377).

Las variables área de la rama y área de nudos no fueron afectadas por el manejo ni por la orientación de rama (Cuadro 4).

Cuadro 4. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de p<F del ANAVA para las variables área de rama, área proximal y área distal a nivel de rama.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor p>F			
		Área rama	Área proximal	Área distal	Diferencia de áreas
tratamiento	1	0,4503	0,7480	0,9487	0,4690
rama	1	0,1164	0,1014	0,5717	0,0745
tratamiento*rama	1	0,6460	0,4210	0,7134	0,0837
fecha	4	0,0008	<0,0001	<0,0001	0,0087
tratamiento*fecha	4	0,4307	0,5955	0,9279	0,2142
rama*fecha	4	0,5205	0,0845	0,1629	0,2346
tratamiento*rama*fecha	4	0,8753	0,0520	0,9095	0,0011
C.V (%)		36,04	36,05	47,25	59,83
Media		0,0017	0,0013	0,0008	0,0005

El área transversal de la base de rama y de los nudos (proximal y distal) creció desde el comienzo del trabajo. Los máximos se observaron en abril/2012 (0,0021, 0,0016 y 0,0010 m<sup>2</sup> respectivamente) y los mínimos en julio/2011 (0,0014, 0,0011 y 0,0006 m<sup>2</sup>, respectivamente) (Figuras 15 y 16).

En el nudo proximal, el área presentó interacción tratamiento\*rama\*fecha. Los valores fueron mayores en ramas norte aunque el efecto del manejo fue distinto según la orientación: en ramas norte, el área fue mayor en los árboles con dos podas, mientras que en ramas sur fue al revés (Figura 17).

La diferencia de área entre los nudos se incrementó desde el inicio de las mediciones con mínimos en julio/2011 (0,0005 ± 0,000064 m<sup>2</sup>) y máximos en abril/2012 (0,0006 ± 0,000062 m<sup>2</sup>). El estudio de la interacción tratamiento\*rama\*fecha mostró aumentos de la diferencia entre áreas desde primavera-otoño para ramas norte y en otoño para ramas sur. Por otro lado, el

efecto de la poda fue similar al presentado en el área del nudo proximal (Figura 18).

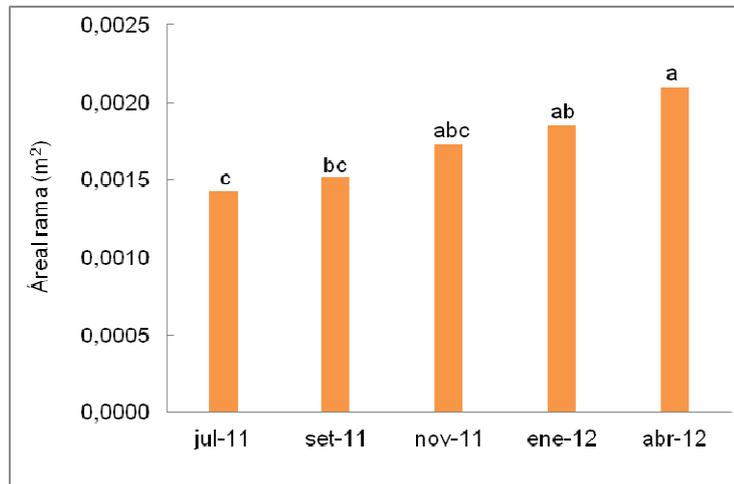


Figura 15. Área promedio de la rama (m<sup>2</sup>) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,000194).

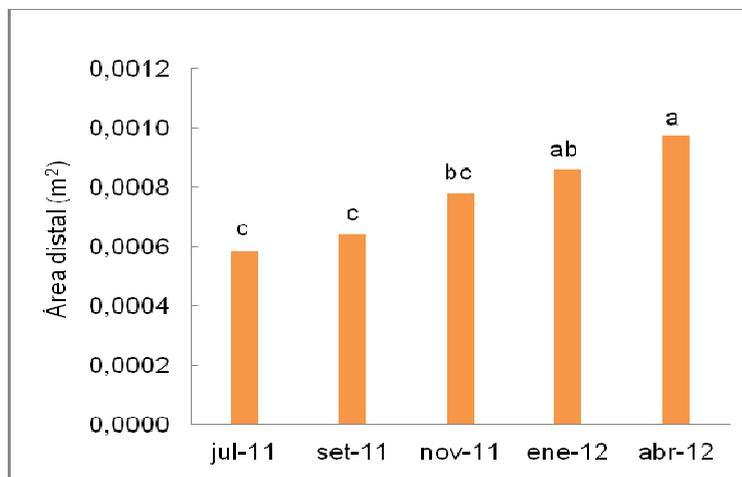


Figura 16. Área promedio del nudo distal (m<sup>2</sup>) en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,000165).

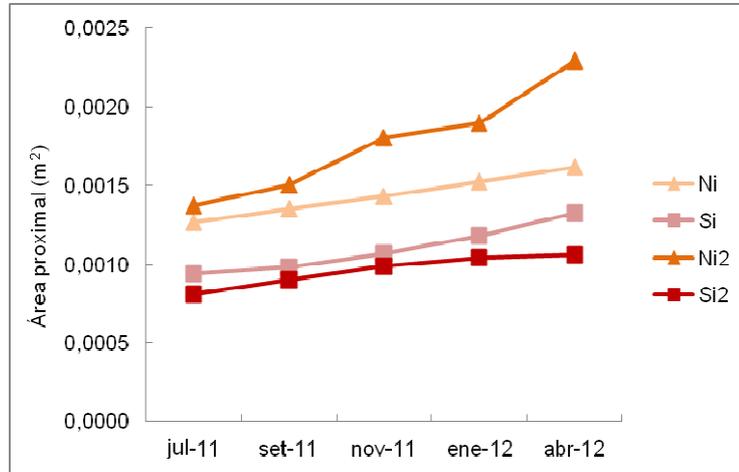


Figura 17. Área promedio del nudo proximal ( $m^2$ ) por orientación de rama (norte y sur) y tratamiento ( $i_1$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones), en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,000281).

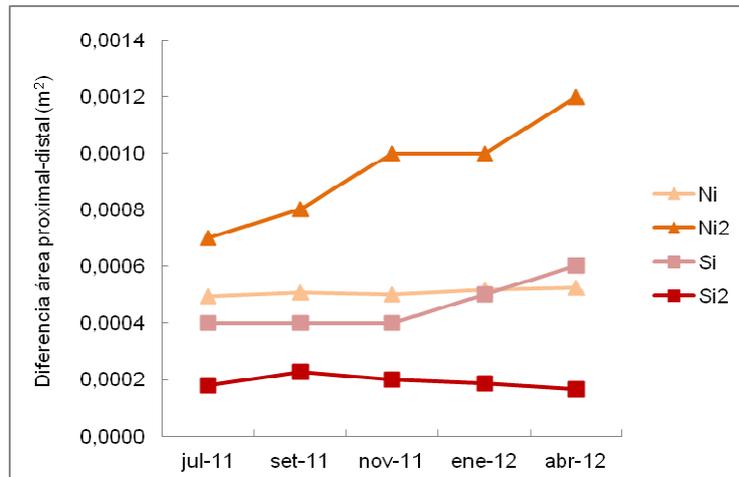


Figura 18. Diferencia de área entre nudos ( $m^2$ ) por orientación de rama (norte y sur) y tratamiento ( $i_1$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones), en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre julio/2011 y abril/2012 (Error estándar 0,000133).

Las tasas de crecimiento de las ramas (TC rama, TC proximal y TC distal) no fueron modificadas por ninguno de los componentes del modelo. Por lo tanto, no variaron debido a fecha, manejo ni orientación.

### 4.3. POTENCIAL HÍDRICO DEL ÁRBOL

El  $\Psi_b$  fue afectado por fecha y manejo, mientras que en el  $\Psi_{md}$  existió interacción tratamiento\*fecha. El gradiente de potencial hídrico ( $\Delta\Psi_w$ ) no presentó efecto de ningún componente del modelo (Cuadro 5).

Cuadro 5. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de  $p < F$  del ANAVA para las variables  $\Psi_b$ ,  $\Psi_{md}$  y  $\Delta\Psi_w$  a nivel del árbol.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor $p > F$		
		$\Psi_b$	$\Psi_{md}$	$\Delta\Psi_w$
tratamiento	1	0,0300	0,6000	0,1144
fecha	9	<0,0001	0,0004	0,1818
tratamiento*fecha	9	0,2377	0,0474	0,2372
C.V		36,61	25,88	87,95
Media		-0,7773	-0,9842	0,2955

Los potenciales ( $\Psi_b$  y  $\Psi_{md}$ ) presentaron una dinámica estacional con máximos en julio y mínimos en enero y el manejo afectó ambos parámetros. Los árboles con una poda presentaron valores promedio inferiores a los podados dos veces (Figura 19 y 20).

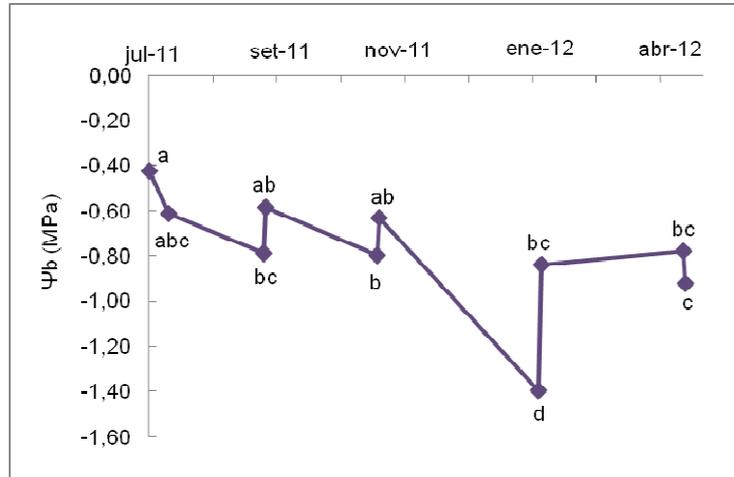


Figura 19. Potencial hídrico base ( $\Psi_b$ ) (MPa) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,06689).

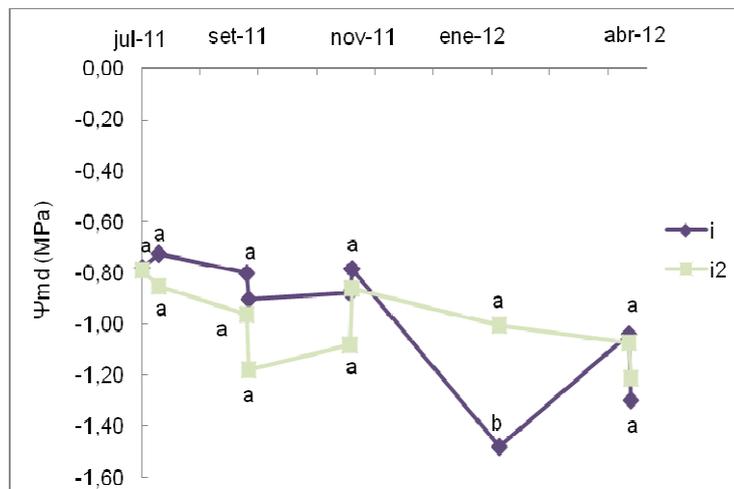


Figura 20. Potencial hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) según tratamiento ( $i$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones), entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,09813).

#### 4.4. POTENCIAL HÍDRICO DE RAMA

Las variables estudiadas se modificaron únicamente en función de la fecha, excepto el  $\Delta\Psi_{md}$  que no tuvo efecto de ningún componente del modelo. El  $\Psi_{md}$  en el nudo proximal presentó efecto de las interacciones tratamiento\*fecha y tratamiento\*rama, sin embargo, en el nudo distal sólo existió esta última (Cuadro 6).

Cuadro 6. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de p<F del ANAVA para las variables  $\Psi_{md}$  proximal,  $\Psi_{md}$  distal y  $\Delta\Psi_{md}$  a nivel rama.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor p>F		
		$\Psi_{md}$ proximal	$\Psi_{md}$ distal	$\Delta\Psi_{md}$
tratamiento	1	0,7358	0,6436	0,7266
rama	1	0,9072	0,7112	0,6075
tratamiento*rama	1	0,0026	0,9111	0,1140
fecha	8	<0,0001	<0,0001	0,8392
tratamiento*fecha	8	0,0099	0,0205	0,2717
rama*fecha	8	0,2536	0,1037	0,3955
tratamiento*rama*fecha	8	0,3022	0,3842	0,1673
C.V (%)		28,48	30,91	109,05
Media		-0,9726	-0,9748	0,0021

El  $\Psi_{md}$  del nudo proximal fue máximo en julio/2011 ( $-0,76 \pm 0,09$  MPa) y mínimo en enero/2012 ( $-1,26 \pm 0,041$  MPa). Además, durante invierno-primavera el  $\Psi_{md}$  de los árboles con una poda fue mayor ( $-0,82$  vs  $-0,93$  MPa) aunque esta tendencia se invirtió durante el verano (Figura 21).

El estudio de la interacción tratamiento\*rama reveló efectos del manejo de acuerdo a la orientación de ramas. En las ramas norte, los árboles con una poda presentaron valores inferiores a los árboles con dos podas ( $-1,04$  vs  $-0,91$  MPa respectivamente). Sin embargo, en las ramas sur, el efecto fue al revés (Figura 22).

El  $\Psi_{md}$  en brotes del nudo distal presentó menor variación entre fechas que el  $\Psi_{md}$  del nudo proximal. Los valores máximos se observaron en invierno

( $-0,78 \pm 0,10$  MPa) y los mínimos en otoño ( $-1,17 \pm 0,19$  MPa). La interacción tratamiento\*fecha reveló un comportamiento similar al observado en el nudo proximal (Figura 23). Es decir, en invierno-primavera los valores fueron mayores en los árboles con una intervención ( $-0,81$  vs  $-0,95$  MPa) pero en verano fueron mayores en los árboles con dos podas ( $-1,01$  vs  $-1,48$  MPa).

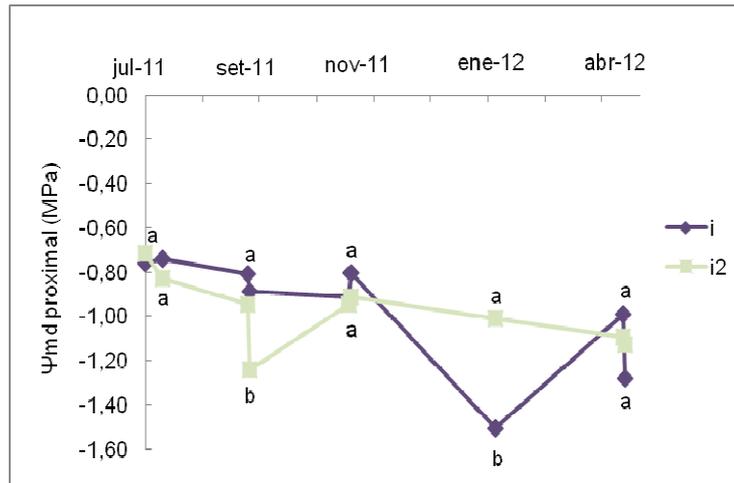


Figura 21. Potencial hídrico mediodía promedio del nudo proximal ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) según tratamiento ( $i$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones), entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,09532).

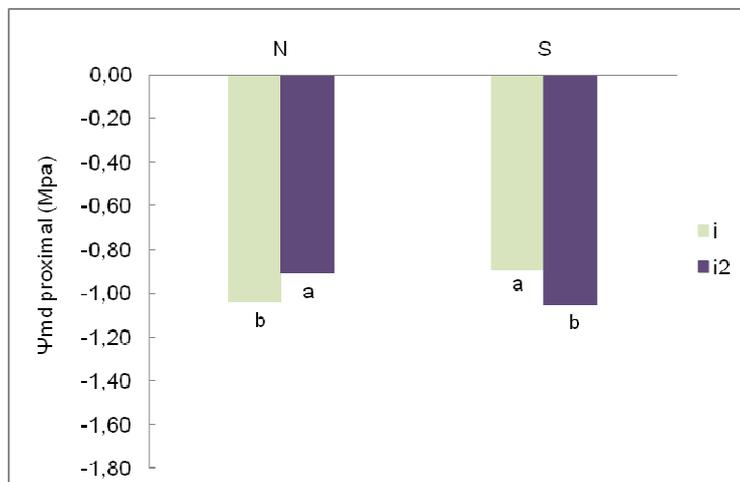


Figura 22. Potencial hídrico mediodía promedio del nudo proximal ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) según orientación de la rama (norte y sur), entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,0493).

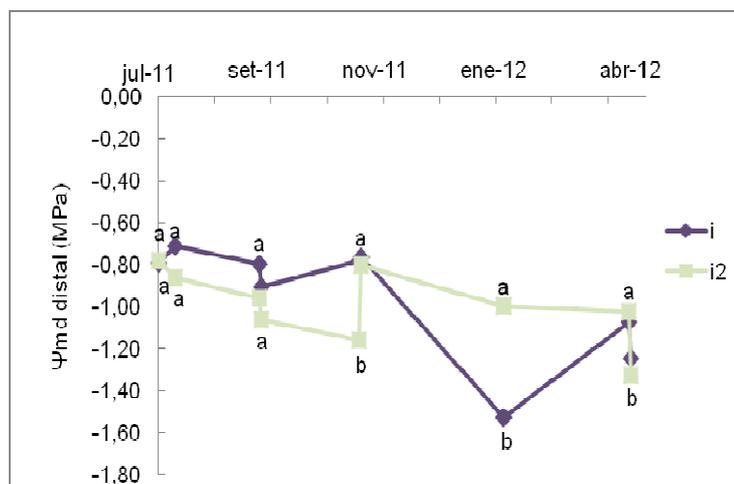


Figura 23. Potencial hídrico mediodía promedio del nudo distal ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) según tratamiento ( $i$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 0,1156).

#### 4.5. CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

La conductancia estomática tuvo efecto fecha e interacción tratamiento\*fecha. Cuando se consideró gs medida en nudo distal, también existió efecto de la triple interacción tratamiento\*rama\*fecha. Sin embargo, el gradiente de conductancia entre nudos ( $\Delta$ gs) presentó únicamente efecto rama\*fecha (Cuadro 7).

Cuadro 7. Fuentes de variación, grados de libertad y valores de  $p < F$  del ANAVA para las variables gs proximal, gs distal y  $\Delta$  gs a nivel de rama.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor $p > F$		
		gs prox.	gs dist.	$\Delta$ gs.
tratamiento	1	0,3187	0,0013	0,4651
rama	1	0,7416	0,7166	0,4789
tratamiento*rama	1	0,5803	0,4110	0,1574
fecha	8	<0,0001	<0,0001	0,6354
tratamiento*fecha	8	0,0174	0,0140	0,2082
rama*fecha	8	0,0720	0,1941	0,0438
tratamiento*rama*fecha	8	0,1270	0,0479	0,1271
C.V (%)		47,02	52,47	248,6
Media		101,40	122,62	-17,445

La conductancia promedio del nudo proximal fue mayor en invierno-primavera ( $118,54 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en verano ( $34,18 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y la interacción tratamiento\*fecha reveló que los árboles con dos podas presentaron mayor apertura estomática durante invierno-primavera en relación al verano ( $133,15$  vs  $103,93 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , promedio de las tres primeras mediciones y la de enero respectivamente) (Figura 24). Los valores obtenidos en brotes del nudo distal fueron afectados por el manejo ( $p = 0,0013$ ), siendo mayor en los árboles con dos podas ( $27,22$  vs  $93,14 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

El curso estacional indica que los árboles con dos podas mantuvieron relativamente constante su conductancia máxima ( $166,81 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Sin embargo, los podados una vez presentaron mayor variabilidad y los máximos fueron menores ( $138,61 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La orientación de rama modificó gs

en la primavera (día 100), ya que las ramas norte mostraron valores significativamente superiores. No obstante, en verano todos los árboles presentaron valores similares, independientemente del manejo (Figura 25).

Por otra parte, el gradiente de  $g_s$  fue afectado por la fecha y la orientación de rama. Dichos valores fueron en promedio negativos, es decir, la conductancia en el nudo proximal fue menor que en el distal. Si bien hubo diferencias por orientación de rama, no se observó un comportamiento definido (Figura 26).

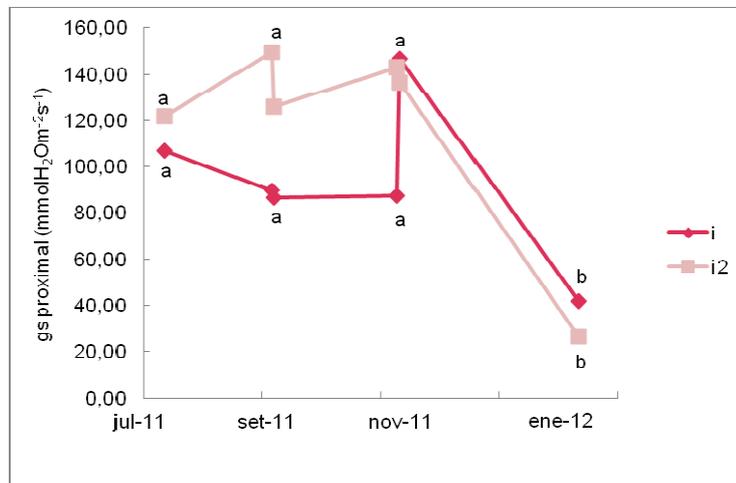


Figura 24. Conductancia estomática promedio de brotes del nudo proximal ( $g_s$ ) ( $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) según tratamiento ( $i$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones), entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 17,0332).

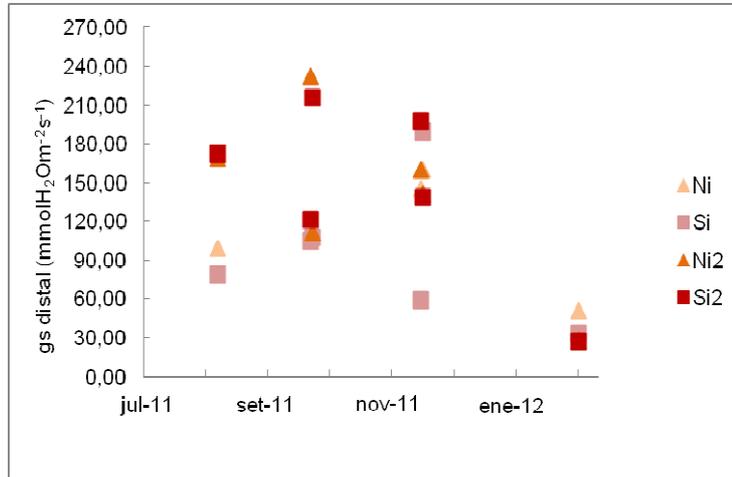


Figura 25. Conductancia estomática promedio de brotes del nudo distal (gs) ( $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) según tratamiento ( $i_1$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones) y orientación de la rama (norte y sur), entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 27,3985).

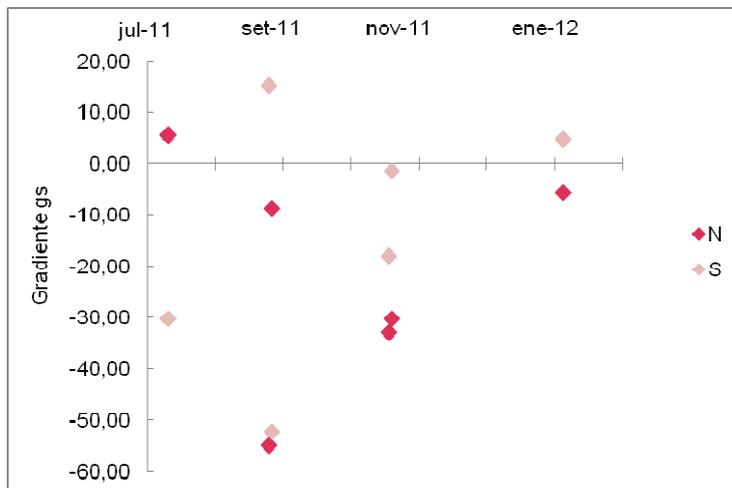


Figura 26. Gradiente de conductancia estomática según orientación de la rama (norte y sur) entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) (Error estándar 14,8649).

#### 4.6. RELACIONES ENTRE VARIABLES

A nivel de árbol, existió una correlación lineal entre los  $\Psi_b$  y  $\Psi_{md}$  ( $r = 0,45$ ). El análisis de regresión entre dichas variables muestra que el  $\Psi_{md}$  descendió en función del descenso del  $\Psi_b$ , pero dicha tendencia fue diferente según el manejo siendo mayor en el caso de los árboles con dos podas (Figura 27).

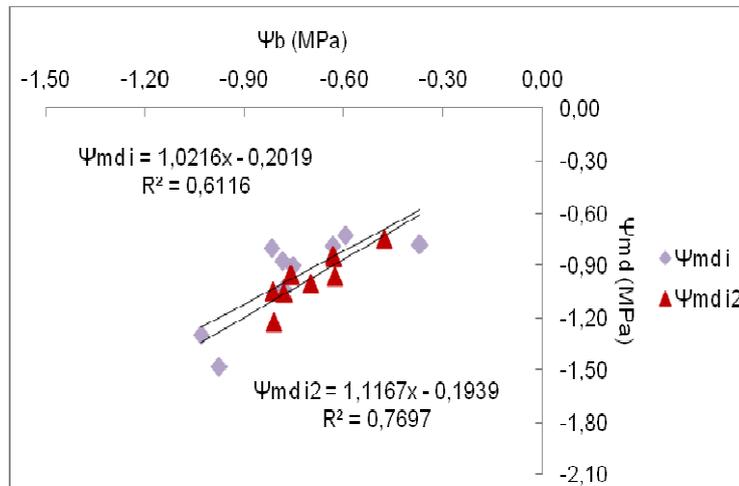


Figura 27. Relación entre potencial hídrico base ( $\Psi_b$ ) y mediodía ( $\Psi_{md}$ ) según tratamiento ( $i$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).

El descenso del potencial hídrico ( $\Psi_b$  y  $\Psi_{md}$ ) estuvo asociado con incrementos de volumen y altura del árbol. El  $\Psi_b$  se correlacionó con volumen ( $r = -0,35$ ) y altura ( $r = 0,55$ ) pero el  $\Psi_{md}$  lo hizo sólo con la altura ( $r = -0,45$ ) (Figuras 28 y 29).

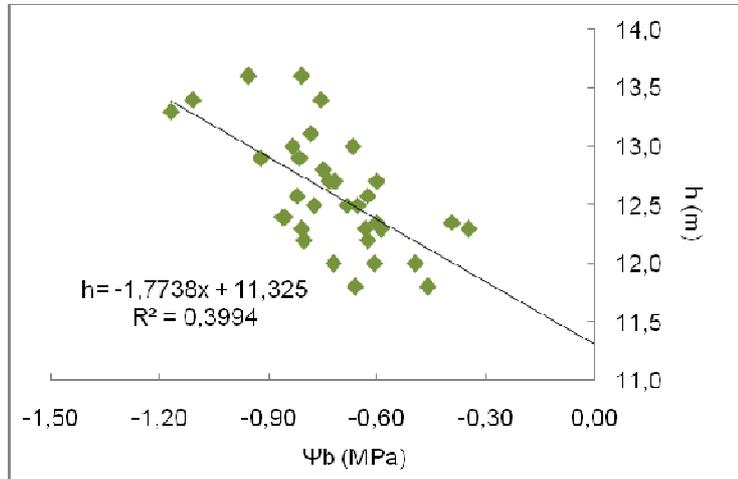


Figura 28. Relación entre potencial hídrico base ( $\Psi_b$ ) (MPa) y altura entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).

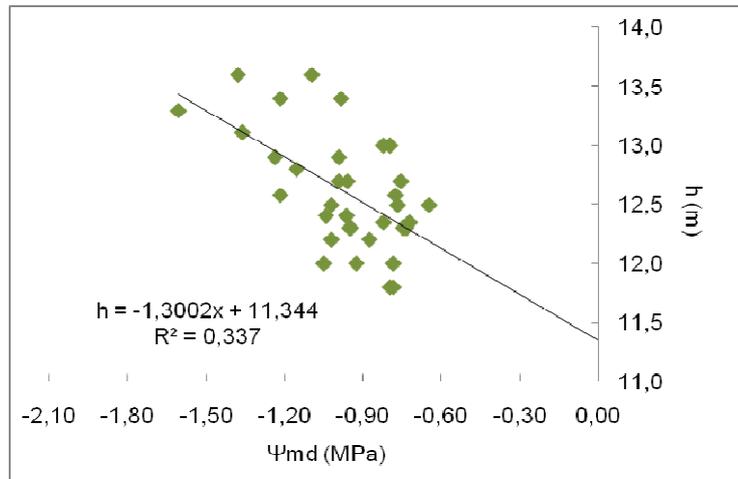


Figura 29. Relación entre potencial hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) (MPa) y altura ( $h$ ) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).

A nivel de rama existió una correlación lineal entre el  $\Psi_{md}$  del nudo proximal y el  $\Psi_{md}$  del nudo distal para ambos tratamientos (0,81 y 0,55, para árboles con una y dos podas respectivamente). En la medida que desciende el  $\Psi_{md}$  del nudo proximal, desciende el  $\Psi_{md}$  del nudo distal, si bien la pendiente es menor en el caso del tratamiento con dos podas (Figura 30).

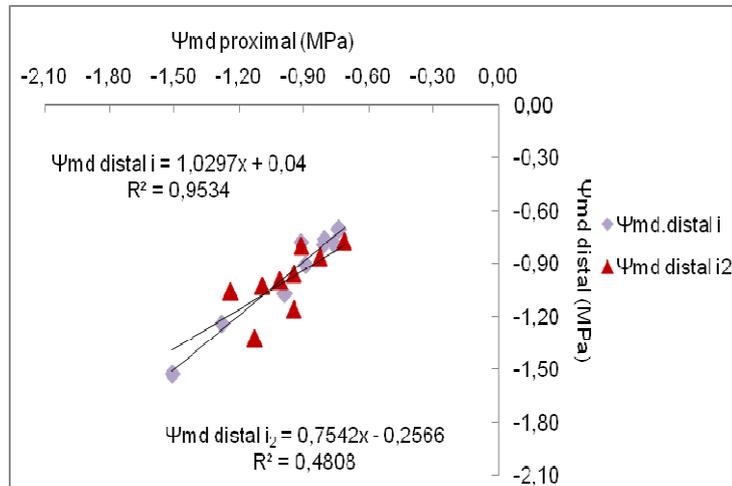


Figura 30. Relación entre los potenciales hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) de los brotes (proximal y distal) según tratamiento ( $i$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).

Por otro lado, la correlación de la  $g_s$  en acículas de ambos nudos también fue significativa (0,79 y 0.67, con dos podas y con una poda, respectivamente). En ambos tratamientos la regresión entre variables mostró un patrón similar, incrementándose la  $g_s$  distal en la medida que incrementa la  $g_s$  proximal (Figura 31).

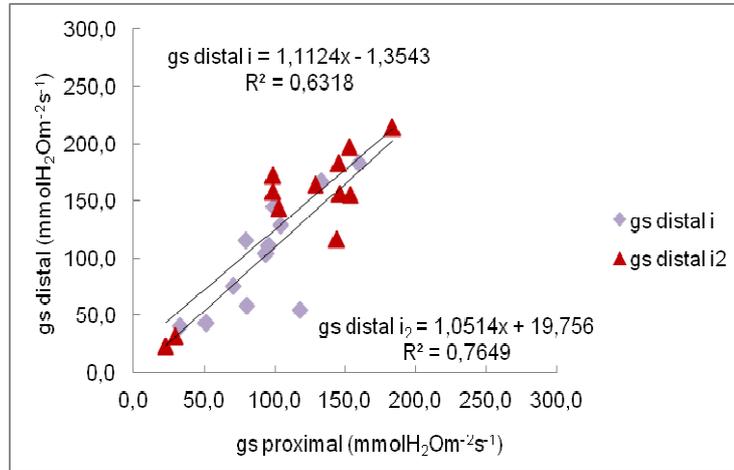


Figura 31. Relación entre la conductancia estomática (gs) del los brotes (proximal y distal) según tratamiento ( $i$  = una intervención,  $i_2$  = dos intervenciones) entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).

Considerando la orientación de la rama las correlaciones entre el  $\Psi_{md}$  del nudo proximal y distal y la gs del nudo proximal y distal fueron lineales y positivas (0,66 y 0,76 respectivamente para rama norte y 0,69 y 0,76 respectivamente para rama sur). La regresión entre los  $\Psi_{md}$  de ambos nudos mostró una tendencia similar independientemente de la orientación de la rama (Figura 32). Lo mismo ocurrió con la regresión entre los valores de gs, no evidenciándose un comportamiento diferencial por ubicación de la rama (Figura 33).

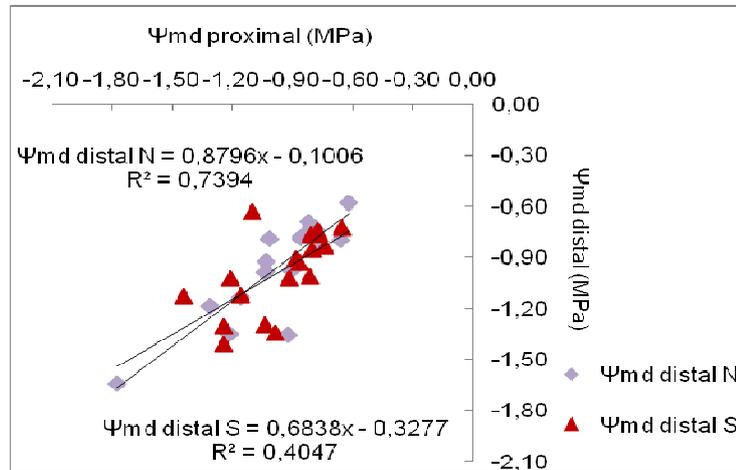


Figura 32. Relación entre el potencial hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) de los brotes (proximal y distal), según orientación de rama (norte y sur) entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).

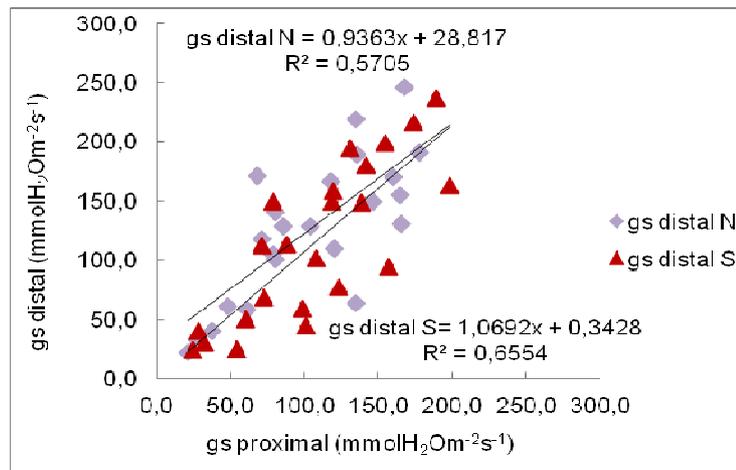


Figura 33. Relación entre la conductancia estomática ( $g_s$ ) del los brotes (proximal y distal) según orientación de rama (norte y sur) entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).

Por otra parte, existió asociación entre variables de crecimiento y variables hídricas. El  $\Psi_{md}$  en brotes del nudo proximal se correlacionó negativamente con el diámetro de la rama ( $r = -0,23$ ). Asimismo, la diferencia de área entre nudos se correlacionó con el gradiente de  $\Psi_{md}$  ( $r = 0,27$ ) y con la

distancia entre los nudos ( $r = 0,53$ ). Respecto al manejo, esta correlación fue significativa en los árboles con dos podas ( $r = 0,71$ ) y en las ramas sur ( $r = 0,74$ ).

Si se consideran las variables meteorológicas, el Dpv se asoció tanto con el  $\Psi_{md}$  ( $r = -0,49$ ) como con la  $gs$  ( $r = -0,36$ ). Las regresiones entre Dpv y  $\Psi_{md}$  y Dpv y  $gs$ , mostraron que en la medida que aumenta el Dpv descende el  $\Psi_{md}$  y la  $gs$ , tanto en el nudo proximal como en el distal (Figuras 34 y 35).

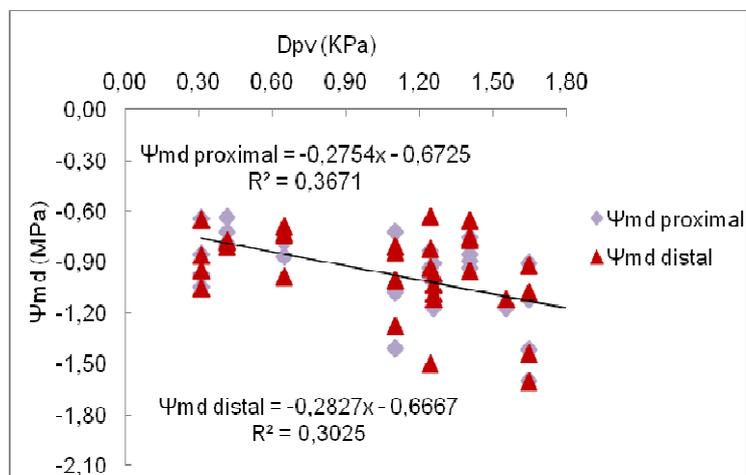


Figura 34. Relación entre potencial hídrico mediodía ( $\Psi_{md}$ ) de los brotes (proximal y distal) y el Dpv, entre julio/2011 y abril/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal "La Corona" (Tacuarembó, Uruguay).

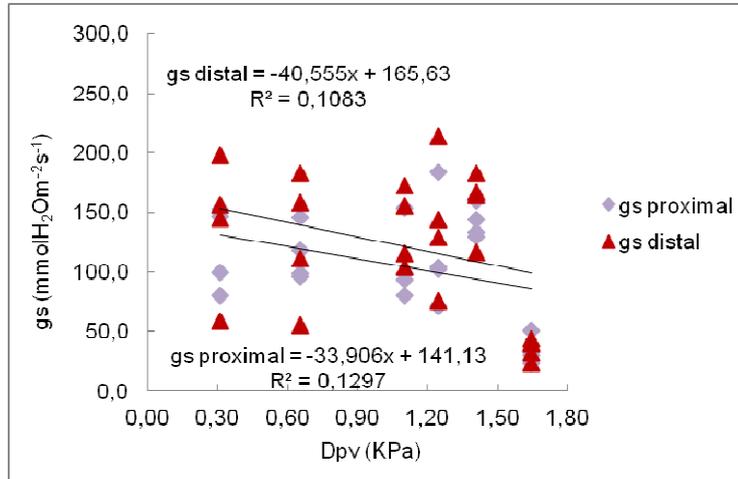


Figura 35. Relación entre la conductancia estomática (gs) de los brotes (proximal y distal) y el Dpv, entre julio/2011 y enero/2012 en árboles de un rodal del Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. DINÁMICA ESTACIONAL DE $\Psi_w$ , $g_s$ Y CRECIMIENTO

En las fechas de mayor Dpv (verano) el contenido de agua del suelo (inferido mediante el  $\Psi_b$ ) y el del árbol ( $\Psi_{md}$  proximal y distal) disminuyeron. Un comportamiento similar también se observó en la conductancia estomática. Durante el invierno los valores de ambas variables fueron mayores al resto del período.

Por otro lado, el  $\Delta\Psi_w$  del árbol ( $\Psi_b - \Psi_{md}$ ) no fue afectado por la fecha ni por el manejo. Es decir, el gradiente de potencial hídrico fue relativamente constante durante ciclos estacionales de Dpv y probablemente, de humedad del suelo. Esta tendencia coincide con lo observado por Gándara (2013) en el mismo rodal. Asimismo, Franks et al. (2007) reportaron este comportamiento en *Eucalyptus gomphocephala* que lo definieron como isohidrodinámico. Por lo tanto, no se observó el comportamiento esperado en *P. taeda* (isohídrico) (Hacke et al., 2000).

En términos de rama, el  $\Delta\Psi_{md}$  ( $\Psi_{md}$  proximal -  $\Psi_{md}$  distal) tampoco varió significativamente. Esto sugiere que durante las horas de mayor actividad transpiratoria no se modificaría el  $\Psi_w$  entre nudos. Por lo tanto, es posible que el pino taeda no presente una compartimentalización hidráulica tan marcada dentro de la rama.

La distancia entre los nudos y la base de rama fue afectada únicamente por la fecha de medición. En promedio, las distancias fueron mínimas en invierno-primavera (2011) y máximas en otoño (2012) (Figura 11). Además, existió una correlación lineal entre el  $\Psi_{md}$  y la distancia entre nudos. Esta información indica que el crecimiento en longitud está asociado con una mayor actividad transpiratoria, inferida por la reducción del  $\Psi_{md}$ . Este comportamiento fue consistente con el incremento del área transversal de ramas (en nudos proximal y distal).

### 5.2. EFECTO DEL MANEJO

#### 5.2.1. Potencial hídrico y conductancia estomática

El manejo afectó el potencial hídrico, tanto el  $\Psi_b$  como el  $\Psi_{md}$ . Los árboles que recibieron dos tratamientos de poda presentaron mayor  $\Psi_b$  promedio (-1,01 vs -1,51 MPa). Probablemente, estos árboles extrajeron menor cantidad de agua del suelo y esto se tradujo en valores mayores del  $\Psi_b$ . Otra de las causas de dicho comportamiento es que el manejo (segunda poda)

promueva un mayor control de la apertura estomática (reducción de  $g_s$ ), independientemente de la orientación de rama. Esta situación ocurrió en la medición del verano, es decir, cuando el estrés fue mayor. Pataki et al. (1998) también observaron una reducción de  $g_s$  luego de la defoliación progresiva que se revirtió a largo plazo.

Por otro lado, en ambos tratamientos se observó una relación lineal entre  $\Psi_b$  y  $\Psi_{md}$ . Es decir, en la medida que la actividad transpiratoria aumentó, el  $\Psi_{md}$  se redujo y por lo tanto, el contenido de agua del suelo ( $\Psi_b$ ) también (Figura 27). Este comportamiento es consistente con el observado por Gándara (2013) en el mismo rodal aunque dicho autor observó esta respuesta hasta valores del  $\Psi_{md}$  próximos a  $-1,5$  MPa (cierre estomático).

El manejo modificó los valores de  $g_s$  en las ramas norte. Esta situación se observó en primavera y en los brotes de nudos distales. En nudos proximales no hubo efecto de la orientación de rama (Cuadro 7). Probablemente, en zonas con mayor iluminación (ramas norte) el manejo (segunda poda) y el mayor contenido hídrico promovió una mayor apertura estomática para compensar la pérdida de área foliar (Pataki et al., 1998). Quizás, esto afecte en mayor medida a las posiciones más alejadas del fuste (distales) ya que presentan tejidos meristemáticos, menor flujo de agua y por lo tanto, menor  $\Psi_w$ . Otros autores señalaron que este aumento está relacionado con incrementos en la conductancia hidráulica para abastecer las fosas en activo crecimiento (Teskey et al., Reich y Hinckley, citados por Pataki et al., 1998). Los resultados del presente estudio sugieren que la rama responde como una unidad a la pérdida de agua aunque existan diferencias entre nudos ( $g_s$  proximal fue menor que  $g_s$  distal). Incluso puede existir interconexión con otras ramas del verticilo que permitan compensar las pérdidas de agua del follaje iluminado (Sprugel et al., 1991).

Por otra parte, en verano la  $g_s$  se redujo en todos los árboles y ramas. Este descenso estaría explicado por la reducción del potencial hídrico foliar en función del elevado  $D_{pv}$  y por lo tanto, indicaría mayor control de la apertura estomática (Mc Culloch y Sperry, 2005).

### 5.2.2. Efecto sobre variables dasométricas

El tratamiento no afectó el diámetro de referencia ni el diámetro en la base de ramas. El diámetro de los nudos presentó una evolución estacional con mínimos en invierno (2011) y máximos en otoño (2012) (Figuras 8 y 10) pero no se relacionó con el potencial hídrico. Los resultados son similares a los observados por Gyenge et al. (2009) en pino ponderosa y posiblemente, el

efecto sobre el diámetro no se observe en períodos cortos (meses) sino que se requerirían años para observarlos (Ginn et al., 1999).

La altura de fuste fue menor en los árboles con dos podas (Figura 6). Además, se observó una relación lineal negativa entre la altura y el  $\Psi_{md}$  (Figuras 29 y 30). Es decir, el incremento en altura implicó descensos del potencial hídrico quizás por causa de una mayor actividad transpiratoria.

El crecimiento en longitud de la rama fue afectado por la orientación de las mismas. Las ramas orientadas al sur (menor iluminación) presentaron mayor distancia desde su base hasta el nudo proximal pero en las ramas hacia el norte fue mayor la distancia base-distal (Figuras 11 y 12). Probablemente, la mayor irradiancia (ramas norte) promovió un mayor crecimiento en zonas cercanas al ápice de cada rama y esto fue más acentuado en los árboles con una poda (Figura 13), es decir, árboles con menor estrés. Además, las ramas norte presentaron mayor distancia entre nudos que las ramas sur, lo que confirmaría su mayor capacidad de crecimiento.

El volumen fustal no fue afectado por el tratamiento, probablemente porque tampoco lo fue el dap. Estos resultados confirmarían que el diámetro del fuste es menos sensible que la altura a las intervenciones silvícolas (Mowat, citado por Gyenge et al., 2009).

El área transversal de rama en los nudos así como la diferencia entre ambas creció desde el inicio del estudio (Figura 16). En el nudo proximal como también en la diferencia de área de ambos nudos, se presentó interacción tratamiento\*rama\*fecha siendo mayor en ramas norte del tratamiento con dos podas (Figura 17 y 18). Esto sugiere que las ramas norte fueron más cónicas. Estos resultados son consistentes con la reducción del potencial hídrico foliar. En tal sentido, existió una correlación negativa entre la distancia entre nudos y el  $\Psi_{md}$ .

Finalmente, las tasas de crecimiento en volumen no fueron afectadas por el manejo silvícola. Es decir, la segunda intervención de poda no modificó la velocidad de crecimiento de las ramas así como tampoco el crecimiento de los árboles.

## 6. CONCLUSIONES

Los individuos con dos podas presentaron mayor potencial hídrico, mayor conductancia estomática y menor crecimiento en altura. Probablemente, la reducción de área foliar provocada por la poda produjo una mayor apertura estomática del área foliar remanente, aunque ello no se tradujo en un mayor crecimiento en altura. La posición proximal en ramas norte presentó mayor crecimiento que se asoció a una mayor actividad transpiratoria, reflejada en un descenso del potencial hídrico y un aumento de la conductancia estomática.

En términos estacionales, los valores de potencial hídrico, conductancia estomática y variables dasométricas fueron mayores en invierno-primavera. Sin embargo, los gradientes de potencial hídrico ( $\Delta\Psi_w$  y  $\Delta\Psi_{md}$ ) no fueron afectados por el manejo, fecha, ni orientación de rama. Estos resultados indicarían un comportamiento isohidrodinámico en lugar de isohídrico y evidencian cierto grado de compartimentalización del flujo hídrico en términos de rama.

## 7. RESUMEN

En Uruguay las plantaciones de *Pinus taeda* y *Pinus elliotti* E, ocupan 170.000 ha de la superficie forestada en el país. El manejo incide sobre la disponibilidad de recursos, es importante conocer su impacto sobre el estado fisiológico de los árboles, especialmente sobre el estado hídrico y sobre la capacidad de crecimiento. El objetivo del trabajo fue analizar la dinámica del agua a nivel de rama y estudiar los efectos de la segunda poda sobre el estado hídrico y sobre el crecimiento de los árboles. El trabajo se realizó en Tacuarembó, Uruguay (31° 38'S, 55° 41'W). En 2003 se implantó un rodal de *P. taeda* y en mayo de 2008 fue raleado (al 40%) y podado (al 50%). En 2011 se seleccionaron dos parcelas circulares de 314 m<sup>2</sup> y a una de ellas se le realizó una segunda poda (al 50%). En cada parcela se seleccionaron 2 árboles para medir el potencial hídrico acicular, conductancia estomática y crecimiento de los árboles. Se calculó el déficit de presión de vapor (Dpv), tasa de crecimiento relativo (TCR), volumen fustal, gradiente de potencial hídrico ( $\Delta\Psi_w$ ) y conductancia estomática (gs). El período de medición se extendió desde julio de 2011 hasta abril de 2012. El manejo afectó el  $\Psi_w$ , gs, altura fustal, distancia entre nudos y diámetro de rama. Los árboles con dos podas presentaron mayor potencial hídrico y menor altura, quizás, por una menor actividad transpiratoria y mayor control estomático. Sin embargo el  $\Delta\Psi_w$  no fue afectado por el manejo ni por la orientación de rama. Las ramas norte de los árboles con dos podas fueron más cónicas y por lo tanto, su crecimiento fue mayor. Además, la actividad transpiratoria habría sido mayor (menor  $\Psi_{md}$ ) en los nudos distales y la distancia entre nudos se correlacionó negativamente con el potencial hídrico de mediodía. El  $\Psi_b$  permitió inferir el estado hídrico del suelo y junto al resto de variables, mostró una dinámica estacional, con máximos en invierno-primavera y mínimos en verano. Los resultados sugieren que los árboles con dos podas sufrieron mayor estrés y presentaron menor capacidad de crecimiento.

Palabras clave: Pino taeda; Potencial hídrico; Conductancia estomática; Crecimiento y poda.

## 8. SUMMARY

Loblolly pine (*Pinus taeda* L.) and slash pine (*Pinus elliottii*) plantations occupy almost 170,000 ha of the Uruguayan forest surface. Silvicultural management (thinning and pruning) modify resource availability and tree water dynamics and growth. This study was designed to analyze the impact of second pruning on branch water status and tree growth. A 5-year-old *Pinus taeda* stand (1000 tree ha<sup>-1</sup>) in Tacuarembó, Uruguay (31° 38'S, 55° 41'W) was thinned (40%) and pruned (50%) in autumn 2008). In winter 2011 it was pruned again (50%) and two experimental plots (control and pruned) were installed. Two trees per plot were selected for physiological measurements and two positions (north and south) were considered. Predawn ( $\Psi_{pd}$ ) and midday ( $\Psi_{md}$ ) needle water potential, stomatal conductance ( $g_s$ ), diameter at breast height (Dbh), stem and branch growth were measured every six weeks from winter 2011 to autumn 2012. Vapor pressure deficit ( $V_{pd}$ ), water potential difference ( $\Delta\Psi_w = \Psi_{pb} - \Psi_{md}$ ) and relative growth rate (RGR) were also calculated. Silvicultural management modified  $\Psi_{md}$ ,  $g_s$ , tree and branch length, and branch girth. Trees pruned twice had higher  $\Psi_{md}$  and lower height growth, probably, due to a higher stomatal control. However,  $\Delta\Psi_w$  remained relatively constant and it was not modified by branch position. Trees pruned once had lower  $\Psi_{md}$  and higher  $g_s$  on north-oriented branches. These branches were more conic and showed a higher growth capacity. In addition, transpiration rates had been higher (lower  $\Psi_{md}$  values) at the top of branches and branch length was negatively correlated with midday water potential. Soil water content was inferred by  $\Psi_b$ , with higher values in winter-spring. Other variables showed a similar seasonal dynamics. These results suggest that trees pruned twice were more stressed and had lower tree growth.

Key words: Loblolly pine; Water potential; Stomatal conductance; Growth and pruning.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

1. ABAL, G. 2010. Estimación de la irradiancia solar diaria promedio en Uruguay. Montevideo, Facultad de Ingeniería. 4 p.
2. ADDINGTON, R.; MITCHELL, R.; OREN, R.; DONOVAL, L. 2004 Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationships to hydraulic conductance in *Pinus paulstris*. *Tree Physiology*. 24: 561 - 569.
3. ALLEN, R.; PEREIRA, L.; RAES, D.; SMITH, M. 2006. Evapotranspiración del cultivo; guías para la determinación de los requerimientos de agua en los cultivos. Roma, FAO. 298 p.
4. AZCÓN-BIETO, J.; TALÓN, M. 2008. Fundamentos de fisiología vegetal. 2ª. ed. Madrid, McGraw-Hill. pp. 25 - 77.
5. BALLING, A.; ZIMMERMANN, U.; BUCHNER, K. 1988. Direct measurement of negative pressure in artificial-biological systems. (en línea). *Naturwissenschaften*. 75:409-411. Consultado 21 mar. 2013. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007%2FBF00377819?LI=true#page-1>
6. BETANCOURT, L.; RODRÍGUEZ, L.; GÓMEZ, R.; JIMÉNEZ, J. 2008. Crecimientos y respuestas fisiológicas de *Phaseolus ssp.* en condiciones de salinidad. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 31 (3): 213 - 223.
7. BOND, B.; KAVANAGH, K. 1999. Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*. 19: 503–510.
8. BROOKS, J.; SCHULTE, P.; BOND, B.; COULOMBE, R.; DOMEQ, J.; HINCKLEY, T.; MCDOWELL, N.; PHILLIPS, N. 2002. Does foliage on the same branch compete for the same water?. *Experiments on Douglas-fir trees*. *Trees*.17: 101-108.
9. BULFE, N; FERNÁNDEZ, M; GYENGE, J. 2010. Control estomático en plantines de *Pinus taeda* L. sometidos a estrés hídrico en Misiones, Argentina. In: Reunión Argentina de Fisiología Vegetal (28a., 2010, La Plata, Argentina). Libro de resúmenes. La Plata, Sociedad Argentina de Fisiología Vegetal. p. 113.

10. CAVAGNARO, P.; SERVETTI, A. 2009. Evaluación de un ensayo de poda en *P.taeda L.* en Tacuarembó. Etapa I; crecimiento e incremento a la edad de 11 años. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 101 p.
11. CERMEK, J. 1989. Solar equivalent leaf area as the efficient biometrical parameter of individual leaves, trees and stands. *Tree Physiology*. 5: 269 - 289.
12. CHATELET, D. 2004. Hydraulic properties of roots of loblolly pine (*P.taeda L.*) seedlings. Tesis Dr. Oklahoma, USA. Oklahoma State University. pp. 22 - 29.
13. COSTAS, R.; MACDONAGH, P.; WEBER, E.; IRSCHICK, P.; PALAVECINO, J. 2002. Efectos de la densidad de plantación y la altura de poda sobre la producción de *P.taeda L.* a los 5 años de edad. *Revista Floresta*. 33 (1): 79 - 87.
14. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; FIGUEREDO, S.; IRSCHICK, P. 2005. Influencias de la densidad y podas sobre la producción de *P.taeda L.* a los 7 años de edad. *Revista Ciencia Forestal*. 15 (3): 275 - 284.
15. CRUIZIAT, P.; COCHARD, H.; AMÉGLIO, T. 2002. Hydraulic architecture of trees; main concepts and results. 2002. *Annals of Forest Science*. 59: 723 - 752.
16. DOMEK, J.; KING, J.; NOORMETS, A.; TREASURE, E.; GAVAZZI, M.; SUN, G.; MCNULTY, S. 2010. Hydraulic redistribution of soil water by roots affects whole-stand evapotranspiration and net ecosystem carbon exchange. *New Phytologist*. 187 (1): 171 - 183.
17. ERASO, J. 2011. Estimación de métodos de estimación del estados hídrico de la variedad de vid "tempranillo" para la toma de decisiones de riesgo. Tesis Ing. Agr. (MSc). Madrid, España. Universidad Pública de Navarra. 149 p.
18. EWER, B.; OREN, R.; SPERRY, J. 2000. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *P.taeda*. *Plant Cell Environment*. 23:1055 - 1066.
19. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; KIM, H.; BOHRER, G.; LAI, T. 2007. Effects of hydraulic architecture and spatial variation in light on mean stomatal

- conductance of tree branches and crowns. *Plant, Cell and Environment*. 30: 483 - 496.
20. FORD, C.; MCGUIRE, M.; MITCHELL, R.; TESKEY, R. 2004a. Assessing variation in the radial profile of sap flux density in pinus species and its effect on daily water use. *Tree Physiology*. 24:241 - 249.
  21. \_\_\_\_\_.; GORANSON, C.; MITCHELL, R.; WILL, R.; TESKEY, R. 2004b. Diurnal and seasonal variability in the radial distribution of sap flow; predicting total stem flow in *P.taeda* trees. *Tree Physiology*. 24: 951 - 960.
  22. FRANKS, P.; FARQUHAR, G. 1999. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C3 plants. *Plant Cell Environment*. 22:1337 - 1349.
  23. \_\_\_\_\_.; DRAKE, P.; FROEND, R. 2007. Anisohydric but isohydrodynamic; seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell and Environment*. 30 (1): 19 - 30.
  24. GÁNDARA, M. 2013. Curso estacional del estado hídrico, crecimiento y actividad fotosintética en un rodal de *P.taeda* L. en Uruguay. Tesis MSc. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 71 p.
  25. GONZAGA, L. 2002. Hidrología forestal; memorias. Medellín, Universidad Nacional de Colombia. pp. 95 - 96.
  26. GYENGE, J.; FERNÁNDEZ, M.; SCHLICHTER, T. 2008. Effect of pruning on branch production and water relations in widely spaced ponderosa pines. *Agroforest Systems*. 77: 223 - 235.
  27. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2009. Effect on stand density and pruning on growth of ponderosa pines in NW Patagonia, Argentina. *Agroforest Systems*. 78: 233 - 241.
  28. HACKE, U.; SPERRY, J.; EWERS, B.; ELLSWORTH, D.; SCHÄFER, K.; OREN, R. 2000. Influence of soil porosity on water use in *P.taeda*. *Oecologia*. 124: 495-505.
  29. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; POCKMANN, W.; DAVIS, S.; MCCULLOH, K. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*. 126:457 - 461.

30. HUBBARD, R.; BOND, B.; RYAN, M. 1999. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*. 19:165 - 172.
31. HURRELL, J. 2006. Pinos ornamentales y forestales; plantas de la Argentina silvestres y cultivadas. Buenos Aires, LOLA. pp.175 -177.
32. INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACIONES AGROPECUARIAS (INIA). Unidad GRAS. 2012a. Síntesis de la situación agroclimática de enero. *Boletín Agroclimático*. 7 (1): s.p.
33. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2012b. Síntesis de la situación agroclimática de abril. *Boletín Agroclimático*. 7 (4): s.p.
34. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2012c. Síntesis de la situación agroclimática de julio. *Boletín Agroclimático*. 7 (7): s.p.
35. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2012d. Síntesis de la situación agroclimática de octubre. *Boletín Agroclimático*. 7 (10): s.p.
36. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2012e. Síntesis de la situación agroclimática de diciembre. *Boletín Agroclimático*. 7 (12): s.p.
37. KOCH, P. 1972. Utilization of the southern pines. Washington, D. C., USDA. v.1, pp. 12 - 15.
38. LAFFITTE, M.; TORTEROLO, S. 2010. Evaluación de un ensayo de poda en *P.taeda L.* en Rivera etapa 2. Crecimiento e incremento a la edad de 9 años. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 81 p.
39. LARCHER, W. 2003. *Physiological plant ecology*. Berlin, Springer. 513 p.
40. LOUSTAU, D.; BERBIGIER, P.; ROUMAGNAC, P.; ARRUDA-PACHECO, C.; DAVID, J.; FERREIRA, M.; PEREIRA, J.; TAVARES, R. 1996. Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. 1. Seasonal course of water flux through maritime pine. *Oecologia*. 107: 33 - 42.
41. MCCULLOH, K. A.; SPERRY, J. S. 2005. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology*. 25(3): 257 – 267.

42. MACKAY, D.; AHL, D.; EWERS, B.; SAMANTA, S.; GOWER, S.; BURROWS, S. 2003. Physiological tradeoffs in the parameterization of a model of canopy transpiration. 2003. *Advances in Water Resources*. 26: 179 - 194.
43. MAIER, C.; JOHNSEN, K.; BUTNOR, J.; KRESS, L.; ANDERSON, P. 2002. Branch growth and gas exchange in 13-year-old loblolly pine (*P.taeda*) trees in response to elevated carbon dioxide concentration and fertilization. *Tree Physiology*. 22: 1093 - 1106.
44. MARTIN, T. 2000. Winter season tree sap flow and stand transpiration in an intensively-managed loblolly and slash pine plantation. (en línea). *Journal of Sustainable Forestry*. 10: 155-163. Consultado 21 mar. 2013. Disponible en [http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1300/J091v10n01\\_18#.Uws6JfI5Muk](http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1300/J091v10n01_18#.Uws6JfI5Muk)
45. MEINZER, F.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A.; BUSTAMANTE, M.; IGLER, E.; JACKSON, P.; CALDAS, L.; RUNDEL, P. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology*. 13: 273 - 282.
46. METHOL, R. 2001. Ensayo de intensidad de poda en *P.taeda* y *Pinus elliotti*. In: Seminario de Actualización en Tecnologías Forestales para Areniscas de Tacuarembó y Rivera (2001, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 119 – 121 (Serie Técnica no. 123).
47. MOLFINO, J. 2000. Estudio detallado de suelos de dos cuencas en el departamento de Tacuarembó. Proyecto de instalación de cuencas experimentales para el estudio de efectos del establecimiento de áreas forestales con pino en Uruguay. Tacuarembó, Colonvade 24 p.
48. MUNKA, C. 2008. Variación del índice de área foliar y de la evapotranspiración en *P.taeda* debido al manejo silvicultural. Tesis Ing. Agr. (MSc). Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. p. 6.
49. OREN, R.; PHILLIPS, N.; KATUL, G.; EWERS, B.; PATAKI, D. 1998. Scaling xylem sap flux and soil water balance, and calculating variance; a method for partitioning water flux in forests. *Annals of Forest Science*. 55:191-216.

50. PATAKI, D.; OREN, R.; KATUL, G.; SIGMON, J. 1996. Canopy conductance of *P.taeda*, *Liquidambar styraciflua* and *Quercus phellos* under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiology*. 18: 307-315.
51. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; PHILLIPS, N. 1998. Responses of sap flux stomatal conductance of *P.taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area. *Journal of Experimental Botany*. 49 (322): 871 - 878.
52. RICHARDSON, D.; RUNDEL, P. 1998. Ecology and biogeography of Pinus; an introduction. In: Richardson, D.M. ed. Ecology and biogeography of Pinus. s.l., Cambridge University Press. p.irr.
53. RIPULLONE, F.; GUERRIERI, M.; NOLE, A.; MANGNANI, F.; BORGHETTI, M. 2007. Stomatal conductance and leaf water potential responses to hydraulic conductance variation in *Pinus pinaster* seedlings. *Trees*. 21: 371 - 378.
54. RIVAS, R. 2004. Propuesta de un modelo operativo para la estimación de la evapotranspiración. Tesis Dr. Valencia, España. Facultad de Física. pp. 29 - 32.
55. RODRÍGUEZ, C. 2007. Evaluación de un ensayo de poda en *P.taeda* L. en Rivera. Etapa 1. Crecimiento e incremento a la edad de 6 años. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. pp. 1-39.
56. SÁNCHEZ, F. 2012. Conceptos fundamentales de hidrogeología. Salamanca, Universidad de Salamanca. p 9.
57. SCHÖLANDER, P; HAMMEL, H; BRADSTREET, E; HEMMINGSEN, E. 1965. Sap pressure in vascular plants, negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*. 148 (3668): 339 - 346.
58. SEITZ, R. 1995. Manual de poda de espécies arbóreas florestais. (en línea). Curitiba, FUPEF/DURATEX S.A./KLABIN Fabricadora de Papel e Celulose. pp.16-22. Consultado 16 mar. 2013. Disponible en [http://www.ipef.br/publicacoes/curso\\_arborizacao\\_urbana/cap08.pdf](http://www.ipef.br/publicacoes/curso_arborizacao_urbana/cap08.pdf)
59. SNOWDON, P.; WARING, H. 1995. Response of young densely stocked stands of *Pinus radiata* to thinning and refertilization. (en línea). *New Forest*. 10: 207-223. Consultado 16 mar 2013. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00027924#page-1>

60. SPRUGEL, D.; HINCKLEY, T.; SCHAAP, W. 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 22: 309 - 334.
61. TAIZ, L.; ZEIGER, E. 2010. *Plant physiology*. 5th. ed. Sunderland, Sinauer Associates. pp. 65-101.
62. TANG, Z.; CHAMBERS, J.; SWORD, M.; BARNETT, J. 2003. Seasonal photosynthesis and water relations of juvenile loblolly pine relative to stand density and canopy position. *Trees*. 17: 424 - 430.
63. TARDIEU F, SIMONNEAU T. 1998. Variability of species among stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand; modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*. 49 (special issue): 419 - 432.
64. TESKEY, R.; FITES, L.; SAMUELSON, J.; BONGARTEN, C. 1986. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in *P.taeda L.* under different environmental conditions. *Tree Physiology*. 2: 131 - 142.
65. \_\_\_\_\_.; BONGARTEN, B.; CREGG, B.; DOUGHERTY, P.; HENNESSEY, T. 1987. Physiology and genetics of tree growth response to moisture and temperature stress; an examination of the characteristics of loblolly pine. *Tree Physiology*. 3: 41 - 61.
66. \_\_\_\_\_.; WILL, R. 1998. Acclimation of loblolly pine (*P.taeda*) seedlings to high temperatures. *Tree Physiology*. 19: 519 - 525.
67. TINOCO-OJANGUREN, C.; PEARCY, R. 1992. Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory piper species acclimated to high and low light. (en línea). *Oecologia*. 92:222-228. Consultado 16 mar. 2013. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00317368#page-1>
68. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 1993a. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest piper species. II. Stomatal versus biochemical limitations during photosynthetic induction. (en línea). *Oecologia*. 94:395-402. Consultado 16 mar. 2013. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00317115#page-1>
69. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 1993b. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest piper species. I. VPD effects on the transient stomatal response to lightflecks. (en línea). *Oecologia*. 94:

388 - 394. Consultado 16 mar. 2013. Disponible en <http://www.istor.org/discover/10.2307/4220366?uid=3739264&uid=2&uid=4&sid=21102032982633>

70. TYREE, M.; SPERRY, J. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? answers from a model. *Plant Physiology*. 88:574 - 580.
71. URUGUAY. MINISTERIO DE DEFENSA NACIONAL. DIRECCIÓN NACIONAL DE METEOROLOGÍA. s.f. Mapas climáticos. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado feb. 2013. Disponible en <http://meteorologia.gub.uy/index.php/mapas-climaticos>
72. \_\_\_\_\_. MINISTERIO DE GANADERÍA AGRICULTURA Y PESCA. DIRECCIÓN GENERAL FORESTAL. s.f. Recurso forestal (en línea). Montevideo. s.p. Consultado jun. 2013. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/portal/hgxpp001.aspx?7,20,441,O,S,0,MNU;E:134;2;MNU>
73. WAKAMIYA-NOBORIO, I.; HEILMAN, J.; NEWTON, R.; MESSINA, M. 1998. Diurnal changes in water conduction in loblolly pine (*P.taeda*) and virginia pine (*P.virginiana*) during soil dehydration. *Tree Physiology*. 19: 575-581.
74. WANG, Y.; JARVIS, P. 1990. Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce; application of model (MAESTRO). *Tree Physiology*. 7:297–316.
75. WHITEHEAD, D.; TESKEY, R. 1995. Dynamic response of stomata to changing irradiance in loblolly pine (*P.taeda* L.). *Tree Physiology*. 15: 245 - 251.
76. WILL, R.; TESKEY, O. 1998. Influence of rate of change in stomatal conductance to fluctuating irradiance on estimates of daily water use by *P.taeda* leaves. *Tree Physiology*. 19: 761-765.
77. \_\_\_\_\_.; BARRON, G.; BURKES, E.; SHOVER, B.; TESKEY, R. 2000. Relationship between intercepted radiation, net photosynthesis, respiration, and rate of stem volume growth of *P.taeda* and *Pinus elliotii* stands of different densities. *Forest Ecology and Management*. 154: 155 – 163.

78. ZIMMERMANN, M. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany*. 56: 236 - 2295.
79. ZIMMERMANN, U. 1995. How does wáter ascend in tall trees and other vascular plants?. *Annals of Botany*. 76: 545 - 551