

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**CURSO ESTACIONAL DEL ESTADO HÍDRICO,
CRECIMIENTO Y ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA EN UN
RODAL DE *Pinus taeda* L. EN URUGUAY**

por

José Manuel Gándara García

TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
Magíster en Ciencias Agrarias
opción Ciencias Vegetales

Montevideo
URUGUAY
Febrero 2013

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Ing. Agr. (PhD) Fabiana Pezzani, Ing. Ftal. (PhD) Roberto Scoz, Ing. Agr. (PhD) Mario Pérez Bidegain y la Ing. Agr. (MSc) Silvia Ross, el 08 de febrero de 2013. Autor: Ing. Agr. José Gándara. Director: Ing. Agr. (MSc) Luis Viega.

Dedico este trabajo a mi compañera de vida, Alejandra Silveira y a mi familia que ya no está a mi lado, especialmente a mi madre, Consuelo García. Todos ellos posibilitaron mi desarrollo personal y profesional.

AGRADECIMIENTOS

Al Ing. Agr. Juan Pedro Posse y a la empresa Weyerhaeuser Uruguay por el apoyo constante y financiamiento del trabajo. Su colaboración permitió la ejecución del proyecto.

Al Instituto de Investigación Agropecuaria (INIA) por el apoyo económico (beca de posgrado) y por su apoyo logístico durante el trabajo de campo.

A los Tec. Forestales Juliana Ivanchenko, Gerardo Osorio y Gustavo Echavaleta (Wyerhaeuser Uruguay) por su colaboración constante. El aprendizaje fue enorme y me permitió sortear numerosas dificultades.

A la Ing. Agr. (MSc) Carolina Munka por su ayuda en las mediciones a campo y por la orientación permanente. Su experiencia fue indispensable para comprender los procesos estudiados.

A Javier Gyenge y Ma Elena Fernández (INTA Bariloche) por el apoyo académico y generosidad. Ambos son referentes en mi desempeño profesional.

Al Dpto. de Biología Vegetal de Facultad de Agronomía por el soporte académico y humano. Especialmente, a los integrantes del Laboratorio de Fisiología y a mi tutor, Ing. Agr. Luis Viega, por su comprensión, paciencia y aliento permanente.

A todos, muchas gracias.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
RESUMEN.....	VI
SUMMARY.....	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE <i>Pinus taeda</i>	2
1.2. POTENCIAL HÍDRICO Y MOVIMIENTO DE AGUA.....	2
1.2.1. <u>Transpiración</u>	3
1.2.2. <u>Cavitación y embolia</u>	3
1.2.3. <u>Redistribución hidráulica en el suelo</u>	4
1.2.4. <u>Patrones de variación del potencial hídrico</u>	4
1.2.5. <u>Conductancia estomática</u>	5
1.2.6. <u>Flujo xilemático</u>	6
1.3. RESPUESTAS AL DÉFICIT HÍDRICO EN <i>Pinus taeda</i>	6
1.4. EFECTO DEL MANEJO SOBRE EL ESTADO HÍDRICO.....	7
1.4.1. <u>Raleo</u>	7
1.4.2. <u>Poda</u>	8
1.5. ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA en <i>P. taeda</i>	8
1.5.1. <u>Tasa fotosintética</u>	8
1.5.2. <u>Efecto del manejo</u>	9
1.6. <u>ÁREA FOLIAR</u>	10
1.6.1. <u>Dinámica del IAF en rodales de <i>P. taeda</i></u>	10
1.6.2. <u>Efecto del manejo</u>	11
1.7. CRECIMIENTO DE RODALES.....	12
1.7.1. <u>Efecto del raleo</u>	12
1.7.2. <u>Efecto de la poda</u>	12
1.8. OBJETIVO GENERAL.....	13
1.8.1. <u>Hipótesis</u>	13

1.8.2. <u>Objetivos específicos</u>	14
2. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	15
2.1. <u>CARACTERÍSTICAS DEL SITIO</u>	15
2.2. <u>METODOLOGÍA</u>	15
2.2.1. <u>Potencial hídrico</u>	16
2.2.2. <u>Área foliar</u>	17
2.2.3. <u>Actividad fotosintética</u>	18
2.2.4. <u>Determinaciones dasométricas</u>	18
2.2.5. <u>Información meteorológica</u>	18
2.2.6. <u>Análisis estadístico</u>	20
3. <u>RESULTADOS</u>	22
3.1. <u>INFORMACIÓN METEOROLÓGICA</u>	22
3.1.1. <u>Temperatura y precipitaciones</u>	22
3.1.2. <u>Demanda atmosférica</u>	23
3.2. <u>RELACIONES HÍDRICAS</u>	26
3.2.1. <u>Potencial hídrico base (Ψ_b)</u>	26
3.2.2. <u>Potencial hídrico de mediodía (Ψ_{md})</u>	29
3.2.3. <u>Curso estacional del gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$)</u>	32
3.2.4. <u>Relación entre $\Delta\Psi_w$ y déficit ETR</u>	35
3.2.5. <u>Relación entre Ψ_b y Ψ_{md}</u>	37
3.2.6. <u>Relación entre Ψ_b y Ψ_{md} durante el déficit de ETR</u>	40
3.3. <u>ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA</u>	42
3.3.1. <u>Tasa fotosintética (A)</u>	42
3.3.2. <u>Conductancia estomática (gs) y transpiración acicular (Tr)</u>	43
3.3.3. <u>Eficiencia intrínseca en el uso del agua (EU_{Ai})</u>	44
3.4. <u>ÁREA FOLIAR</u>	44
3.4.1. <u>Curso estacional del índice de área foliar (IAF)</u>	44
3.4.2. <u>Tasa de incremento del IAF (TC)</u>	45
3.4.3. <u>Dinámica estacional del IAF y $\Delta\Psi_w$</u>	47
3.5 <u>VARIABLES DASOMÉTRICAS</u>	50
3.5.1. <u>Diámetro de referencia (Dap)</u>	50
3.5.2. <u>Altura de fuste (Ht)</u>	51

3.5.3. <u>Volumen fustal por árbol</u>	52
3.5.4. <u>Tasa de crecimiento relativo (TCR)</u>	54
3.5.5. <u>Volumen fustal final</u>	55
3.6. <u>RELACIÓN ENTRE CRECIMIENTO Y POTENCIAL HÍDRICO</u>	56
4. <u>DISCUSIÓN</u>	58
4.1. <u>RELACIONES HÍDRICAS</u>	58
4.1.1. <u>Potencial hídrico base (Ψ_b)</u>	58
4.1.2. <u>Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md})</u>	59
4.1.3. <u>Relación entre Ψ_b y Ψ_{md}</u>	60
4.1.4. <u>Patrón de variación del potencial hídrico</u>	60
4.2. <u>ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA</u>	61
4.3. <u>ÁREA FOLIAR Y VARIABLES DASOMÉTRICAS</u>	61
4.4. <u>CRECIMIENTO Y POTENCIAL HÍDRICO</u>	62
5. <u>CONCLUSIONES</u>	63
6. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	64
7. <u>ANEXO: Efecto del manejo silvícola sobre el estado hídrico y crecimiento de <i>Pinus taeda</i> L. en el noreste de Uruguay</u>	78

RESUMEN

El pino taeda (*Pinus taeda* L.) ocupa más del 30% de la superficie forestada del Uruguay. El raleo y la poda son prácticas habituales promueven el crecimiento y modifican la disponibilidad de recursos. El objetivo del trabajo fue conocer los efectos de la poda y el raleo sobre el estado hídrico y crecimiento en una plantación comercial. En mayo/2008 se raleó (40%) y podó (50%) un rodal de 5 años en Tacuarembó, Uruguay (31° 38'S, 55° 41'W) y se instalaron parcelas de 314 m² en dos zonas contrastantes: suelos profundos y superficiales. Se midió: potencial hídrico foliar base (Ψ_b), potencial mediodía (Ψ_{md}), diámetro de referencia (D_{ap}) y altura total de fuste cada 6 semanas entre julio/2008 y enero/2010. Se calculó el déficit de presión de vapor (D_{pv}) y la evapotranspiración relativa (ETR) por fecha. Además, se calculó el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w = \Psi_b - \Psi_{md}$) y la tasa de crecimiento relativo (TCR). También se midió la tasa fotosintética (A) en la primavera 2008 y el índice de área foliar (IAF) por parcela cada 3 - 4 meses. Las parcelas manejadas presentaron menor Ψ_b en el otoño y el efecto se prolongó en los suelos superficiales. El Ψ_{md} también disminuyó pero sobre suelos profundos (-2,51 vs -2,09 \pm 0,34 MPa), posiblemente por una mayor actividad transpiratoria ($\Delta\Psi_w$). La correlación entre Ψ_b y Ψ_{md} fue lineal hasta $\Psi_b \sim -1,0$ MPa pero no hubo asociación durante el mayor déficit de ETR. La reducción del IAF fue mayor sobre suelos superficiales (67% vs 57%) y su recuperación posmanejo fue más lenta. La tasa fotosintética fue superior a lo esperado (10 - 17 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y no estuvo afectada por el manejo. Si bien TCR y $\Delta\Psi_w$ se correlacionaron linealmente ($R^2 = 0,75$), TCR fue más sensible al estrés hídrico. Los resultados sugieren que sobre suelos profundos el estrés postratamiento fue menor y la capacidad de crecimiento de los árboles fue mayor. Además, el crecimiento implicó un aumento del $\Delta\Psi_w$ que fue reforzado por el manejo durante el segundo año del estudio.

Palabras clave: pino taeda, potencial hídrico, crecimiento, poda y raleo.

SEASONAL EVOLUTION OF WATER STATUS, TREE GROWTH AND PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY ON A *Pinus taeda* L STAND IN URUGUAY

SUMMARY

Loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations occupy more than 30% of the Uruguayan forest surface. Thinning and pruning promote growth and modify resource availability. This study was designed to evaluate plant water status and growth after thinning and pruning. A 5-year-old stand in Tacuarembó, Uruguay (31° 38'S, 55° 41'W) was thinned (40%) and pruned (50%) on May 2008, and experimental plots were installed at two contrasting sites (shallow soil vs deep soil). Predawn (Ψ_{pd}) and midday (Ψ_{md}) needle water potential, diameter at breast height (Dbh) and stem height were measured every six weeks from July/2008 to January/2010. Vapor pressure deficit (Vpd), relative evapotranspiration (RET), water potential difference ($\Delta\Psi_w = \Psi_{pb} - \Psi_{md}$) and relative growth rate (RGR) were also calculated. Net photosynthetic rate (A) was measured at the upper third of crowns in spring/2008 and leaf area index (LAI) was estimated every 3 - 4 months at each plot. Managed plots had lower Ψ_{pd} during fall season and treatment effects lasted longer on plots with shallow soils. Silvicultural management reduced Ψ_{md} on deeper-soil plots (-2.51 vs -2.09 \pm 0.34 MPa) which may be due to higher transpiration rates ($\Delta\Psi_w$). Ψ_{pb} and Ψ_{md} were linearly correlated up to $\Psi_{pb} \sim -1$ MPa but there was no relationship during the highest RET-deficit period (autumn/2009). LAI reduction was higher at shallow soil plots (67% vs 57%) and tree growth rate was lower. Net photosynthetic rate was higher than expected (10 - 17 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and there were no management effects. RGR and $\Delta\Psi_w$ were linearly related ($r = 0.75$) but RGR was more sensitive to water stress. These results suggest that management stress was lower on deeper-soil plots and growth capacity was higher. Tree growth implied an increase of $\Delta\Psi_w$ that was reinforced by management throughout the second season.

Key words: loblolly pine, water potential, growth, thinning and pruning.

1. INTRODUCCIÓN

La producción forestal en Uruguay ha crecido considerablemente durante los últimos años y cubre más de 800.000 ha (Cardozo 2009). Las plantaciones de coníferas representan casi el 40% del área y el pino taeda (*Pinus taeda* L.) ha suscitado interés por su potencial de crecimiento, rusticidad y aptitud tecnológica (Schultz 1999). Los productos que se obtienen a partir de su madera son variados y comprenden desde pastas celulósicas hasta tableros y contrachapados de gran valor (Cabrís y Bussoni 2007).

Para mejorar la calidad de la madera, se realizan raleos y podas sistemáticos. El raleo consiste en la extracción de árboles para aumentar la disponibilidad de recursos (agua y nutrientes) en beneficio de los individuos promisorios. El objetivo es disminuir la competencia para incrementar el crecimiento individual. La poda adelanta la muerte y abscisión de ramas para reducir el cilindro nudoso y obtener madera libre de defectos (clear).

Estas prácticas afectan el crecimiento y para conocer su impacto es preciso estudiar procesos básicos que afectan la producción de biomasa como la transpiración y la actividad fotosintética. El estado hídrico se determina usualmente mediante el potencial hídrico (Ψ_w) ya que este parámetro permite inferir la actividad transpiratoria y conocer el nivel de estrés del vegetal. Por otro lado, los parámetros fotosintéticos caracterizan la fijación de CO_2 y son útiles para estimar la eficiencia en el uso de recursos (agua y nutrientes). Las intervenciones silvícolas modifican estos procesos y sus efectos dependen, en gran medida, del sitio e intensidad del tratamiento (Tang *et al.* 2003).

No obstante lo anterior, los estudios en pino taeda se concentraron en su zona de origen (EEUU) y en su mayoría refieren a condiciones de crecimiento controladas (Tang *et al.* 2003). Por lo tanto, para caracterizar las plantaciones locales es fundamental estudiar estos procesos en condiciones productivas y de este modo podría ajustarse el manejo para optimizar el uso de recursos.

El objetivo del presente trabajo fue estudiar el efecto del primer raleo y poda sobre el estado hídrico de los árboles y su relación con la tasa de crecimiento en un rodal del noreste de Uruguay.

1.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE *Pinus taeda*

El pino taeda (*Pinus taeda* L.) es una conífera originaria de América del Norte. Su habitat natural abarca una gran superficie desde los Apalaches (Virginia) a los Everglades (Florida) que se extiende hasta las llanuras occidentales de Texas. El clima dominante en esta región es húmedo y templado-húmedo con inviernos poco rigurosos. La temperatura anual promedio oscila entre 13 y 24 °C y la precipitación entre 600 y 1300 mm.

Es una especie diclino-monoica de floración estival con picos de brotación en primavera y otoño (Ewers *et al.* 2007, Cregg *et al.* 1993). Las bajas temperaturas imponen el límite norte de su distribución y aún no está claro si los ecotipos del sur (Golfo de México) presentan una verdadera dormancia (Dougherty *et al.* 1994, Carlson 1985). Sin embargo, es capaz de sobrevivir temperaturas mínimas de -20 °C y máximas de 38 °C (Hurrell y Bazzano 2007).

A diferencia de otros pinos, es una especie heliófila y pionera que coloniza rápidamente sitios degradados y de escasa fertilidad. Generalmente los bosques se desarrollan sobre suelos ácidos con deficiencias de nitrógeno (Oren *et al.* 2001).

1.2. POTENCIAL HÍDRICO Y MOVIMIENTO DE AGUA

El potencial hídrico (Ψ_w) representa la capacidad de realizar trabajo del agua y es un indicador del estado hídrico de los tejidos. Su medición es relativamente sencilla y permite predecir la dirección del flujo entre diferentes partes del sistema suelo-planta-atmósfera (Taiz y Zieger, 2010). Es un parámetro relevante porque los árboles regulan su tasa transpiratoria en función del Ψ_w foliar (Ewers *et al.* 2000) y éste es un indicador del nivel de estrés (McCutchan y Schackel 1992).

Existen una serie de factores que sumados le restan capacidad energética al agua. Estos son: la concentración de solutos, turgencia del tejido, fuerza gravitatoria y la matriz celular (intersticios de pared). El valor del Ψ_w es la suma algebraica de todos ellos y se expresa en unidades de presión (-MPa).

1.2.1. Transpiración

El agua ingresa a la raíz por un gradiente de Ψ_w y atraviesa la corteza hasta llegar a la endodermis. Este tejido presenta engrosamientos en sus paredes tangenciales que determinan el pasaje del agua al simplasto antes de su llegada al cilindro vascular. Así, la permeabilidad selectiva determina qué solutos ingresan al xilema. Una vez allí, el agua se mueve por un gradiente de tensión ($\Delta\Psi_w$) provocado por la evaporación en las paredes del mesófilo y la tensión se transmite via xilema hasta las raíces.

La teoría que explica este movimiento se denomina tenso-coheso-transpiratoria y es la responsable del transporte del agua a grandes distancias (Cochard *et al.* 2000, Sperry *et al.* 1996, Zimmermann *et al.* 1995, Tyree *et al.* 1994). Este transporte sucede por flujo de masas debido a las propiedades de cohesión y adhesión de las moléculas de agua y es preciso un gradiente de tensión de 0,02 MPa para que la columna ascienda un metro de altura (Taiz y Zieger 2010, Lambers y Pons 2008). Sin embargo, si la tensión es excesiva, puede ocurrir cavitación y reducción del flujo.

1.2.2. Cavitación y embolia

La cavitación consiste en la ruptura de la columna de agua e implica el ingreso del aire al xilema (embolia). Este fenómeno es común en árboles bajo activa transpiración y reduce notablemente la conductividad hidráulica de los mismos. Su ocurrencia es habitual en situaciones de sequía o congelamiento (Sperry *et al.* 2003) y las especies con madera porosa son las más susceptibles. En general, las gimnospermas son más resistentes que las angiospermas (Savé *et al.* 2005) pero las especies del género *Pinus* son más vulnerables que otras coníferas (Oliveras *et al.*

2003). Los conductos embolizados recuperan su función una vez que la tensión disminuye o de lo contrario, se obturan.

Asimismo, el Ψ_w xilemático actúa como señal para reducir los daños. Su descenso gradual genera una disminución de la tasa transpiratoria hasta un valor a partir del cual se induce el cierre estomático (Lambers y Pons 2008, Martínez-Vilalta y Piñol 2003, Sperry 2004, Tyree y Zimmermann 2002, Sperry *et al.* 1998). En *P. taeda* el cierre total de estomas ocurre entre -2 (Teskey *et al.* 1986) y -3 MPa (Richardson y Rundel 1998).

1.2.3. Redistribución hidráulica en el suelo

Las raíces de las leñosas permiten el transporte y redistribución de agua en el perfil del suelo. Este mecanismo bombea agua desde horizontes más profundos hacia los superficiales siguiendo el gradiente de Ψ_w entre el suelo y las raíces. Se trata de un transporte pasivo en horas nocturnas, cuando la magnitud de la transpiración es despreciable (Domec *et al.* 2004, Hultine *et al.* 2004, Stephen *et al.* 2001, Jackson *et al.* 2000, Caldwell *et al.* 1998) y se ha reportado en al menos 50 especies (Jackson *et al.* 2000).

El agua ingresa a la raíz en zonas húmedas del suelo y se descarga en las más secas, siguiendo el gradiente de Ψ_w . Este proceso mantiene la humedad en las regiones de mayor proliferación de raíces y contribuye en gran medida (30 - 50%) a la transpiración diaria. Domec *et al.* (2010) observaron que este mecanismo aumenta significativamente la productividad en rodales adultos de *P. taeda*.

1.2.4. Patrones de variación del potencial hídrico

Numerosas especies leñosas logran mantener el Ψ_w foliar relativamente constante, independientemente del nivel de humedad del suelo. Este comportamiento se denomina isohídrico y supone un elevado control de la apertura estomática (Ripullone *et al.* 2007, Martínez-Vilalta *et al.* 2004, Hubbard *et al.* 2001, Tardieu y Simonneau 1998). El objetivo es evitar la transpiración excesiva pero como

contrapartida, disminuye considerablemente la fijación de carbono. Este mecanismo adaptativo ha sido observado en árboles jóvenes de pino taeda (Hacke *et al.* 2000).

Otras especies muestran un comportamiento anisohídrico que implica un menor control estomático (Gyenge *et al.* 2009a, Franks *et al.* 2007, Ripullone *et al.* 2007) y por lo tanto, un descenso significativo del Ψ_w en función del déficit de presión de vapor (Dpv). Este patrón es frecuente en herbáceas de gran productividad como sorgo, girasol o trigo, cuya estrategia adaptativa es maximizar la tasa fotosintética a expensas de mayor tensión y cavitación. Asimismo, estas especies desarrollaron mecanismos rápidos y eficientes de recuperación (Brodribb y Holbrook 2004) asociados a ciclos de vida cortos.

Existe un tercer tipo de comportamiento, el patrón isohidrodinámico. Esta respuesta consiste en regular en menor medida la apertura estomática para mantener la tasa transpiratoria en función del $\Delta\Psi_w$ interno. De esta forma, la diferencia entre el Ψ_w foliar al amanecer y al mediodía permanece relativamente constante durante ciclos estacionales de humedad y demanda atmosférica (González-Benecke y Martin 2010, Franks *et al.* 2007). Este comportamiento fue reportado en *Eucalyptus gomphocephala* (Franks *et al.* 2007).

1.2.5. Conductancia estomática

La apertura estomática es el principal control que ejercen las plantas sobre la pérdida de agua (Schulze *et al.* 1994) ya que determina la capacidad de intercambio gaseoso. Su valor se expresa mediante la conductancia estomática (gs) al agua o al CO₂ y depende directamente de la concentración de CO₂, déficit de presión de vapor (Dpv) e irradiancia. En coníferas existen caracteres xeromórficos (ceras, tejido hipodérmico, estomas hundidos) que disminuyen gs para reducir las pérdidas de agua (Larcher 2003, Meinzer 1993).

La regulación de gs es fundamental para evitar la transpiración excesiva. Además de los factores mencionados, en leñosas existe una compleja red de señalización que reduce gradualmente gs mediante cambios de la conductancia hidráulica en raíces y fustes. De este modo, se mantiene el flujo de agua sin que el potencial hídrico

disminuya abruptamente (Franks *et al.* 2007, Martínez-Vilalta *et al.* 2004) y constituye un mecanismo desarrollado por los pinos para proteger su sistema vascular (Hubbard *et al.* 1999).

En *P. taeda*, los valores de g_s oscilan entre 0,08 y 0,10 mol H₂O m⁻² s⁻¹ (Will y Teskey 1999), alcanzando 0,2 mol H₂O m⁻² s⁻¹ en individuos con activo crecimiento (Ford *et al.* 2004a, Pataki *et al.* 1998). Estos niveles de apertura estomática son superiores a los observados en otras coníferas.

1.2.6. Flujo xilemático

La actividad transpiratoria de la especie se mantiene en niveles altos durante todo el año pero es sensible al Dpv, irradiancia y humedad del suelo (Ford *et al.* 2004b, Martin 2000). En condiciones de alta humedad, la tasa transpiratoria del dosel es mínima pero durante períodos secos puede superar los 4 mm día⁻¹ (Martin 2000).

Por otra parte, el flujo transpiratorio no es uniforme en sentido radial. En árboles adultos la mayor parte se concentra en la albura externa y se reduce en dirección centripeta. Desde la médula, los primeros 4 cm representan el 10% del flujo y los últimos 4 cm entre 50 y 60% del mismo (Ford *et al.* 2004b). Además, en árboles adultos existe un defasaje de aproximadamente 30 minutos entre el flujo en la base del fuste y la transpiración del dosel. Este retraso es importante desde el punto de vista fisiológico porque refleja la capacidad de reserva de agua en la albura.

1.3. RESPUESTAS AL DÉFICIT HÍDRICO EN *Pinus taeda*

La especie es sensible al déficit hídrico (Oren *et al.* 1998, Stogsdill *et al.* 1992) y la absorción de agua se concentra en las capas superficiales del suelo (60 - 80%) (González-Benecke y Martin 2010, Retzlaff *et al.* 2001, Oren 1998). A pesar de ello, en situaciones de escasez se activan mecanismos para su extracción desde zonas más profundas. Algunas estrategias se basan en incrementar la relación raíz/hojas, la conductividad hidráulica y la profundidad de arraigamiento. Asimismo, se eleva la relación albura/hojas para sostener el flujo con una menor apertura estomática.

Hacke *et al.* (2000) observaron que todos estos mecanismos operan a mayores Ψ_w en suelos de textura arenosa y le confieren a la especie una elevada capacidad de aclimatación.

Otra respuesta consiste en modificar la morfología de raíces. Kumar *et al.* (2007) reportaron una disminución del crecimiento en longitud y un aumento del grosor de raíces absorbentes. Este proceso ocurre simultáneamente con el aumento de biomasa radical (Barnes 2002).

La falta de agua también activa mecanismos a nivel celular y uno de los más importantes es el ajuste osmótico. Esta respuesta consiste en acumular solutos compatibles para mantener el Ψ_w de la raíz en valores inferiores al Ψ_w del suelo. Así, se conserva la turgencia de los tejidos y el flujo de agua hacia la planta. Este mecanismo fue observado en pino taeda, tanto en árboles jóvenes (Meier *et al.* 1992, Seiler y Johnson 1988) como en cultivo de tejidos (Newton *et al.* 1986).

1.4. EFECTO DEL MANEJO SOBRE EL ESTADO HÍDRICO

1.4.1. Raleo

Las intervenciones silvícolas modifican la disponibilidad de recursos y la fisiología acicular del pino taeda (Gravatt *et al.* 1997, Cregg *et al.* 1990). El raleo incrementa la disponibilidad hídrica y la tasa transpiratoria (Cregg *et al.* 1990), generando un descenso del Ψ_w foliar. Estos efectos son más evidentes durante los períodos de emisión y expansión acicular (Tang *et al.* 2003) y frecuentemente son afectados por la posición en el dosel. Además, esta práctica altera la partición de biomasa y promueve el crecimiento en diámetro (Youngblood 2010, Granier 1987).

Cregg *et al.* (1990) observaron que el raleo aumenta la actividad transpiratoria en estratos bajos del dosel debido a cambios en las condiciones microclimáticas. Ginn *et al.* (1991) reportaron este comportamiento en rodales jóvenes (8 años) durante el primer año posraleo, independientemente de la altura. Sin embargo, durante el segundo año este efecto se observó únicamente en las partes bajas. Posiblemente, la

respuesta depende de la especie y de la intensidad del tratamiento (Stoneman *et al.* 1996).

1.4.2. Poda

La información sobre los efectos de la poda en pino taeda es escasa aunque se sabe que promueve la apertura estomática en árboles jóvenes. Este efecto operaría a corto plazo (horas) y es causado por factores hidráulicos para compensar la reducción del área foliar (Pataki *et al.* 1998). Por el contrario, en otros pinos (*Pinus ponderosa*) se observó una reducción de gs en función de la densidad de los rodales (Gyenge *et al.* 2009b).

1.5. ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA EN *P. taeda*

La fotosíntesis es el proceso más importante y definitorio de todas las plantas verdes (Cowan 1977). Los vegetales ceden agua a la atmósfera para lograr el ingreso de CO₂, fijando solamente 1 mol de CO₂ por cada 200 a 400 moles de H₂O transpirada. Por lo tanto, existe un compromiso entre ganancia de carbono y transpiración que limita la tasa fotosintética (A) y determina la eficiencia en el uso del agua (EUA).

1.5.1. Tasa fotosintética (A)

P. taeda mantiene tasas de fijación de CO₂ relativamente altas durante todo el año. Los máximos se observan en primavera, los mínimos en invierno (60% del máximo) (Tang *et al.* 2003) y se han reportado aumentos durante la brotación de otoño (Gough *et al.* 2004, Boltz *et al.* 1986). Los valores de A máximos oscilan entre 3 y 6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Myers *et al.* 1999, Ceulemans y Saugier 1991, Teskey *et al.* 1986) y son inferiores a los observados en otros pinos (Ceulemans y Saugier 1991).

La irradiancia y la temperatura afectan la fijación de CO₂. Las tasas máximas se observan entre 1000 - 1200 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 20 - 35 °C (Teskey *et al.* 1986). Si bien la luz limita el proceso, los cambios de *g_s* son más lentos que en otras leñosas (Teskey y Will 1999, Whitehead y Teskey 1995).

En los últimos tiempos se ha estudiado intensamente el impacto de la concentración ambiental de CO₂ sobre la fotosíntesis y la eficiencia en el uso del agua. En estudios a campo se observó que *A* máxima aumenta entre 3 y 4 veces al duplicar la concentración atmosférica del gas (Myers *et al.* 1999) y, en consecuencia, aumenta tanto la producción de biomasa (Tissue *et al.* 1997) como la EUA (Pallardy 2007). No obstante, a largo plazo existiría una estabilización de *A* debido a una disminución en la concentración y actividad de las enzimas del ciclo de Calvin (Pataki *et al.* 1998, Eamus y Jarvis 1989).

1.5.2. Efecto del manejo

El raleo modifica la fijación de CO₂ porque incrementa la disponibilidad de luz. Los principales efectos son el aumento de *g_s* y *A* en las partes bajas del dosel (Pataki *et al.* 1998, Ginn *et al.* 1991). En árboles jóvenes este efecto puede persistir hasta 6 años aunque la tasa fotosintética por árbol no aumente de forma significativa (Peterson *et al.* 1997). En montes adultos (más de 20 años) el raleo intensivo incrementa la tasa de fijación (85%) en las zonas bajas de la copa aunque no altera la fotosíntesis global (Gough *et al.* 2004, Tang *et al.* 2003).

La poda modifica la fotosíntesis de leñosas pero sus efectos generan controversia. En algunas especies (acacia, manzano, eucalyptus) promueve un aumento de *g_s* y *A* (Medhurst *et al.* 2006, Mierowska *et al.* 2001, Pinkard *et al.* 1998) pero en otras acelera la emisión y expansión foliar (eucalyptus) (Montagu *et al.* 2003). En el primer caso, la estrategia es maximizar la fotosíntesis del follaje remanente y en el segundo es regenerar rápidamente el área foliar. Ambos tipos de respuesta incrementan la tasa fotosintética y *P. taeda* se ajustaría al primero de ellos (Pataki *et al.* 1998).

1.6. ÁREA FOLIAR

El área foliar de un rodal define la cantidad de radiación interceptada y por lo tanto, su actividad fotosintética, transpiratoria y capacidad de crecimiento. El índice de área foliar (IAF) es un parámetro que expresa la proyección del follaje por área de suelo (Brèda 2003, Myneni *et al.* 1997) e integra el tamaño de los árboles, densidad del bosque y disponibilidad de recursos (Albaugh *et al.* 2006). En *Pinus taeda* se ha difundido su medición porque permite estimar el crecimiento y productividad de las plantaciones comerciales (Lawlor 1995, Dalla Tea y Jokela 1992, Vose y Hill 1988).

El IAF se mide a través de métodos directos e indirectos. Los directos implican técnicas destructivas y dificultosas, mientras que los indirectos son rápidos y de fácil manejo. Estos últimos se basan en técnicas ópticas validadas en diversas especies, entre ellas, el pino taeda (Iiames *et al.* 2008, Sampson *et al.* 2003, Gatch *et al.* 2002).

1.6.1. Dinámica del IAF en rodales de pino taeda

El IAF máximo en rodales comerciales se alcanza entre los 4 y 6 años, valor que representa el óptimo de productividad en plantaciones (Gholz 1986, citado por Vose *et al.* 1994). Durante el cierre de copas comienza la senescencia del follaje sombreado y se acelera el crecimiento en los estratos superiores (Smith y Long 2001, Xu y Harrington 1998). Sin embargo, los patrones de senescencia y abscisión son muy variables por los múltiples eventos de brotación que presenta la especie. Además, estos procesos dependen en gran medida de la fertilidad del suelo y disponibilidad hídrica (Dougherty *et al.* 1995, Vose y Hill 1988).

En rodales jóvenes el IAF máximo ocurre al final de la expansión de acículas (verano-otoño) y a partir de entonces, se acelera la caída del follaje viejo (Kinerson *et al.* 1974). En el SE de EEUU el área foliar se duplica interanualmente (Samuelson *et al.* 2004) ya que las acículas viven en promedio 1,5 a 2 años (Schoettle y Fahey, 1994, Gholz *et al.* 1991).

1.6.2. Efecto del manejo

Las prácticas silvícolas reducen el área foliar, ya sea por la eliminación de ramas, árboles, o ambas. Estos eventos determinan respuestas fisiológicas que modifican la eficiencia en el uso de nutrientes.

La disponibilidad de estos elementos afecta la emisión y expansión de acículas, causando variaciones en la distribución del área foliar. Vose y Hill (1988) estudiaron el impacto del raleo y la disponibilidad de nutrientes sobre la variación del IAF. En rodales con baja densidad, el agregado de nitrógeno y fósforo aumentó de forma homogénea el área foliar. Sin embargo, en montes más densos el crecimiento foliar se concentró en los estratos superiores.

Un comportamiento similar se observa con el agua ya que existe una relación directa entre el IAF y la transpiración del dosel (Hebert *et al.* 1998). Por consiguiente, el manejo disminuye la transpiración del rodal y aumenta la disponibilidad de agua en el suelo (Cregg *et al.* 1990). Por otro lado, los montes manejados tienen menores pérdidas por interceptación y esto favorece la acumulación del agua (Amatya y Skaggs 2008, Stogsdill *et al.* 1992). En montes de coníferas la interceptación puede superar el 15% del agua recibida por precipitaciones (Waring y Runnig 1998).

Las variaciones en irradiancia determinan un gradiente vertical del IAF. En los montes sin manejo, se filtra menos luz a los estratos inferiores y por lo tanto, disminuye la eficiencia fotosintética. En estas condiciones, los costos de mantenimiento exceden a la fijación de carbono y disminuye la emisión de acículas (Vose *et al.* 1994). Este efecto es marcado en *P. taeda* debido a su baja tolerancia al sombreado.

Munka (2010) estudió el impacto del sitio y manejo sobre la dinámica anual del IAF en Uruguay y evaluó el efecto del manejo (raleo y poda) durante dos años. El IAF máximo promedio sobre suelos profundos fue mayor (2,02) que en los superficiales (0,8). Además, el crecimiento posmanejo en los sitios más limitantes fue menor y este comportamiento fue consistente con el curso de la evapotranspiración relativa.

1.7. CRECIMIENTO DE RODALES

1.7.1. Efecto del raleo

Las plantaciones raleadas tienen menores pérdidas por transpiración e intercepción lo que determina mayor disponibilidad de recursos (agua, nutrientes, luz) para la actividad transpiratoria y fotosintética. En consecuencia, aumenta la biomasa aérea y la translocación de asimilados hacia el fuste, promoviendo un incremento del diámetro de los árboles (Rodríguez *et al.* 2011, Gauthier 2008, Samuelson *et al.* 2004, Burkes *et al.* 2003, Donoso y Ruiz 2001, Donner y Running 1986).

En *P. taeda* se reportó un incremento diamétrico durante los primeros años posmanejo (Fassola *et al.* 1999, Crechi *et al.* 1992, Ginn *et al.* 1991). Frecuentemente, la tasa de crecimiento relativo (TCR) de rodales jóvenes (4 años) aumenta con la densidad pero el incremento no es proporcional, probablemente, por la competencia entre individuos. Will *et al.* (2005) demostraron que TCR se correlaciona en mayor grado con la irradiancia ($r = 0,90$) que con el IAF ($r = 0,67$) o el nitrógeno foliar ($r = 0,55$). Por lo tanto, las plantaciones densas son más eficientes en conversión de biomasa pero presentan menor crecimiento individual.

1.7.2. Efecto de la poda

La eliminación de ramas altera las relaciones hídricas y promueve mecanismos de respuesta. En un principio, disminuye la actividad transpiratoria pero esta situación se revierte en función de la especie y densidad de los rodales (Pinkard 2002). Como consecuencia, se reduce el crecimiento diamétrico del fuste pero no afecta el incremento en altura (Kozlowski y Pallardy 1997). En pino taeda, el Dap disminuye significativamente con intensidades de poda cercanas al 50% (Keller *et al.* 2004, Stöhr y Emerciano 1987) y por lo tanto, tratamientos severos conllevan menor crecimiento del rodal (Duarte y Ahrens 2003, Fassola *et al.* 1999).

Por otra parte, el crecimiento de las ramas también es afectado (Gyenge *et al.* 2010). Por ejemplo, en pino ponderosa esta disminución se debe a una reducción del intercambio gaseoso debido a un descenso de la conductancia estomática. Probablemente, en pino taeda la respuesta sea similar.

1.8. OBJETIVO GENERAL

Conocer la dinámica espacial y temporal del estado hídrico y crecimiento en un rodal de *Pinus taeda* L. en Tacuarembó luego de la primera intervención de raleo y poda.

1.8.1. Hipótesis

- a. El estado hídrico foliar de *P. taeda* puede ser cuantificado por el potencial hídrico acicular y se modifica por el manejo (primer raleo y poda), características edáficas, altura del dosel y época del año.
- b. El gradiente de potencial hídrico entre el alba y el mediodía es un estimador de la capacidad transpiratoria del rodal y es modificado por el manejo (primer raleo y poda), características edáficas y época del año.
- c. El estado hídrico de un rodal de *P. taeda* está relacionado con el índice de área foliar el cual es afectado por el manejo, características edáficas y época del año.
- d. El crecimiento de un rodal de *P. taeda* está asociado al estado hídrico y es modificado por características edáficas y manejo.
- e. La tasa fotosintética acicular de *P. taeda* y sus variables asociadas (conductancia y transpiración) se modifican por causa del manejo y de las características edáficas.

1.8.2. Objetivos específicos

- a. Estudiar la dinámica estacional del potencial hídrico acicular (base y mediodía) en un rodal de *P. taeda* y sus variaciones debido a características edáficas, manejo silvícola y altura del dosel.
- b. Conocer las variaciones del gradiente de potencial hídrico (base - mediodía) asociadas a características edáficas y manejo en un rodal de *P. taeda*.
- c. Analizar el curso estacional del índice de área foliar y su relación con el gradiente de potencial hídrico en función del manejo silvícola.
- d. Conocer la relación entre la tasa de crecimiento de los árboles y el gradiente de potencial hídrico, analizando el efecto de características edáficas y del manejo silvícola.
- e. Estudiar la influencia de las características edáficas y del manejo sobre la tasa fotosintética, conductancia estomática y transpiración acicular de *P. taeda* durante la primavera postratamiento.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. CARACTERÍSTICAS DEL SITIO

El trabajo se realizó en el predio “El Cerro” de la empresa Weyerhaeuser Uruguay S. A. en Tacuarembó, Uruguay (31° 38’S, 55° 41’W). En 1999 se delimitaron dos cuencas pareadas en el Establecimiento Forestal “La Corona” para estudiar el impacto de la forestación sobre el régimen hídrico (Chescheir *et al.* 2006, Olaf 2005). En julio de 2003 se implantó un rodal de *Pinus taeda* en una de ellas (108 ha) con una densidad de 1000 árboles ha⁻¹ y un espaciamiento de 4 x 2,5 m.

En el presente estudio, se instalaron parcelas de 314 m² en zonas con características ambientales contrastantes con sus respectivas áreas control. Los sitios 1 y 2 se ubicaron en la zona más baja de la cuenca (150 -180 msnm) sobre suelos profundos (1 m de espesor del horizonte A) de textura arenosa a arenoso-franca (70% arena) y buen drenaje. El sitio 3 se localizó en la parte más elevada de la cuenca (200 msnm) sobre suelos superficiales (0,20 m de espesor del horizonte A) de textura areno-limosa (40% arena) con afloramientos basálticos (Molfino 2000) (Figura 1).

2.2. METODOLOGÍA

En mayo de 2008 se realizó la primera intervención silvícola. Se raleó el 40% de los árboles y se eliminó el 50% de copa de los individuos remanentes. En todas las parcelas se seleccionaron 2 árboles por porte y aspecto general para la medición de parámetros hídricos, intercambio gaseoso y crecimiento. A su vez, se midió el área foliar de cada parcela.



Figura 1. Ubicación de las parcelas experimentales de los tres sitios (○) en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó). Imagen modificada de Google Earth® 2011.

2.2.1. Potencial hídrico

Se midió el potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) en dos árboles de cada parcela. Las determinaciones se realizaron en fascículos de 1 año mediante cámara de presión (PMS Instrument Corp®, Corvallis, OR, USA) (Schölander *et al.* 1965). El Ψ_b se tomó a 3 m de altura entre las 05:00 - 06:00 hs y se calculó el promedio por árbol con tres medidas en cada uno. El Ψ_{md} se tomó en tres estratos (3, 5 y 7 m) entre las 12:30-17:00 hs con tres medidas en cada uno (9 medidas/árbol). En el sitio 3 se midió en dos estratos (3 y 5 m) por la menor altura del dosel. Con los promedios por árbol (Ψ_b y Ψ_{md}) se obtuvieron los promedios por parcela.

Las mediciones se efectuaron cada 6 - 8 semanas entre julio/2008 y enero/2010 en las siguientes fechas: 23-24/07/08, 2-3/09/08, 16-17/10/08, 16-17/12/08,

4-5/02/09, 18-19/03/09, 15-16/05/09, 2-3/07/09, 7-8/08/09, 16-17/10/09 y 7-8/01/10. Se calculó el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) como la diferencia entre Ψ_b y Ψ_{md} .

2.2.2. Área foliar

Se midió el índice de área foliar (IAF) de cada parcela mediante un analizador de canopy LAI 2000[®] (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA). Las medidas se tomaron bajo luz difusa con un ángulo visual de 180° y a 1 m sobre el nivel del suelo. Cada valor fue el promedio de 7 puntos de la parcela (Munka 2010) (Figura 2) y las fechas de medición fueron: 07/04/2008, 21/05/08, 16/12/08, 25/03/09, 02/07/09 y 16/12/09. Se calculó la tasa de crecimiento relativo en IAF como:

$$TC (\%) = (IAF_n - IAF_{n-1}) / (IAF_{n-1} (T_n - T_{n-1})).100 \quad (1)$$

donde, T = tiempo.

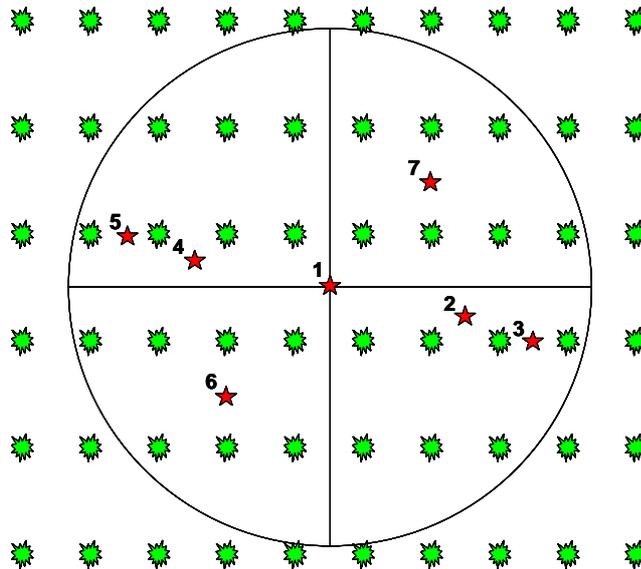


Figura 2. Ubicación de los árboles (☀) y puntos de medición del IAF (★) en cada parcela (Munka, 2010).

2.2.3. Actividad fotosintética

Se tomaron tres fascículos del tercio superior de copa y se midió: irradiancia (PAR), tasa fotosintética (A), conductancia estomática (gs), temperatura foliar y tasa transpiratoria (Tr) mediante análisis de gases por infrarrojo, IRGA Li-Cor[®] 6400 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA) con flujo de aire de 500 $\mu\text{mol s}^{-1}$ y una concentración de CO₂ externa entre 360 y 380 $\mu\text{L L}^{-1}$. Las mediciones se realizaron en los días 11-12/11/2008 entre las 11:30 - 14:30 hs y se calcularon los promedios por árbol y parcela. Además, con la información obtenida se calculó la eficiencia intrínseca en el uso de agua (EU_{Ai}) como: $\text{EU}_{\text{Ai}} = \text{A}/\text{gs}$, asumiendo un déficit de presión de vapor constante.

2.2.4. Determinaciones dasométricas

Se midió el diámetro de referencia (Dap) y la altura de fuste (Ht) de los árboles seleccionados. Las medidas se tomaron con pértiga telescópica (centimetrada) y cinta diamétrica (milimetrada) en las fechas de medición del potencial hídrico. Con esta información se calculó el volumen fustal (factor de forma = 0,5) y la tasa de crecimiento relativo (TCR) de cada parcela como:

$$\text{TCR (\%)} = \frac{V_n - V_{n-1}}{(V_{n-1}(T_n - T_{n-1}))} \cdot 100 \quad (2)$$

donde, V = volumen fustal y T = tiempo.

En la última fecha (enero/2010) se midieron todos los árboles de cada parcela y se estimó el volumen fustal final.

2.2.5. Información meteorológica

La información meteorológica diaria (temperatura del aire, humedad relativa, precipitaciones, velocidad del viento y radiación solar) se obtuvo mediante un

sistema automático de medición (Campbell Scientific CR10X, Logan, UT, USA) en una estación meteorológica próxima al rodal.

Se calculó el déficit de presión de vapor (Dpv) para la totalidad del rodal según Allen *et al.* (2006). Asimismo, se calculó la evapotranspiración relativa (ETR) por sitio a partir de la evapotranspiración potencial (ET_0) y real (ET_{real}) como: ET_{real}/ET_0 . Estas estimaciones fueron realizadas para los sitios 1 y 2 por un lado y para el sitio 3 por el otro. De esta manera, se infirió el consumo de agua del tapiz. ET_0 se calculó mediante la ecuación de Penman Monteith-FAO como:

$$ET_0 = \frac{0,408\Delta(R_n - G) + \gamma(900/T + 273)u_2(e_s - e_a)}{\Delta + \gamma(1 + 0,34u_2)} \quad (3)$$

donde,

ET_0 - evapotranspiración del cultivo de referencia (alfalfa a 12 cm de altura) (mm mes^{-1}).

R_n - radiación neta en la superficie del cultivo ($\text{MJ m}^{-2} \text{mes}^{-1}$).

G - calor sensible desde la superficie al interior del suelo ($\text{MJ m}^{-2} \text{mes}^{-1}$).

u_2 - velocidad del viento media mensual medida a 2 m de altura (m s^{-1}).

e_s - presión de vapor a saturación (KPa).

e_a - presión de vapor actual del aire (KPa).

Δ - pendiente de la curva temperatura vs presión de vapor a saturación ($\text{KPa } ^\circ\text{C}^{-1}$).

γ - constante psicrométrica del aire ($\text{KPa } ^\circ\text{C}^{-1}$).

T- temperatura del aire a 2 m de altura ($^\circ\text{C}$).

La ET_{real} se obtuvo mediante el método de balance hídrico (Método Thornwaite-Mather) considerando láminas de agua de 60 mm (sitios 1 y 2) y 12 mm (sitio 3). Finalmente, se obtuvo el déficit de ETR como:

$$\text{Déficit ETR} = (1 - [ET_{real}/ET_0]) \quad (4)$$

2.2.6. Análisis estadístico

El análisis se realizó mediante modelos lineales de efectos fijos (MLG) para medidas repetidas en el tiempo y se tomó la autocorrelación SP-POW (criterio de Akaike modificado, AICC). En el ANAVA se consideró al sitio como bloque, al árbol como repetición y se contrastaron las medias mediante tests de Tukey-Kramer y DMS ($p < 0,05$). También se estudió la asociación entre Ψ_b y Ψ_{md} mediante regresión y análisis de polinomios segmentados (procedimiento NLIN). El procesamiento de la información se realizó con los paquetes SAS 9.1.3 (SAS Institute, Cary, NC, USA) e InfoStat 2008 (Grupo InfoStat, FCA, Argentina). El MLG propuesto fue:

$$Y_{ijklm} = \mu + \text{sitio}_i + \text{tratamiento}_j + \text{fecha}_l + E_{ijk} + (\text{sitio} * \text{tratamiento})_{ij} + (\text{tratamiento} * \text{fecha})_{jl} + E_{ijkl} + (\text{sitio} * \text{tratamiento} * \text{fecha})_{ijl} + E_{ijklm}.$$

Los modelos específicos fueron:

Potencial hídrico (base y mediodía)

$$\Psi_w = \Psi_{w_i + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{sitio} + \text{sitio} * \text{tratamiento} * \text{fecha} + E.$$

Parámetros fotosintéticos

Tasa de fotosíntesis neta

$$A = A_i + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{sitio} * \text{tratamiento} + E.$$

Conductancia estomática

$$g_s = g_{s_i} + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{sitio} * \text{tratamiento} + E.$$

Tasa transpiratoria acicular

$$Tr = Tr_i + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{sitio} * \text{tratamiento} + E.$$

Área foliar

$$IAF = IAF_i + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{fecha} + E.$$

Diámetro de referencia

$$D_{ap} = D_{ap_i} + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{fecha} + \text{sitio} * \text{tratamiento} + \text{sitio} * \text{día} + \text{tratamiento} * \text{fecha} + \text{sitio} * \text{tratamiento} * \text{fecha} + \text{sitio} * \text{tratamiento} * \text{fecha} + E.$$

Altura total del fuste

$$H_t = H_{t_i} + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{sitio} * \text{tratamiento} + \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{fecha} + E.$$

Volumen

$$V = V_{i_i} + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{sitio} * \text{tratamiento} + \text{fecha} + \text{sitio} * \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{fecha} + \text{sitio} * \text{tratamiento} * \text{fecha} + E.$$

Tasa de crecimiento relativo en volumen

$$TCR = TCR_{i_i} + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{fecha} + E.$$

En todos los casos: i = media observada, E = error experimental.

3. RESULTADOS

3.1. INFORMACIÓN METEOROLÓGICA

3.1.1. Temperatura y precipitaciones

La región presenta una temperatura promedio de 16,3 °C (22,3 °C en enero y 10,3 °C en julio) con una precipitación promedio de 1484 mm regularmente distribuidos en el año (INIA, Instituto de Investigación Agropecuaria 2009). Durante los años del estudio (2008 y 2009) la temperatura mostró una evolución similar (Figura 3), sin embargo, no ocurrió lo mismo con las precipitaciones (Figura 4). El año 2008 finalizó con registros pluviométricos inferiores al promedio (967 mm) que marcaron el inicio de un período de déficit hídrico. Sin embargo, esta situación se revirtió en la primavera siguiente y el 2009 finalizó con registros superiores al promedio histórico (1560 mm).

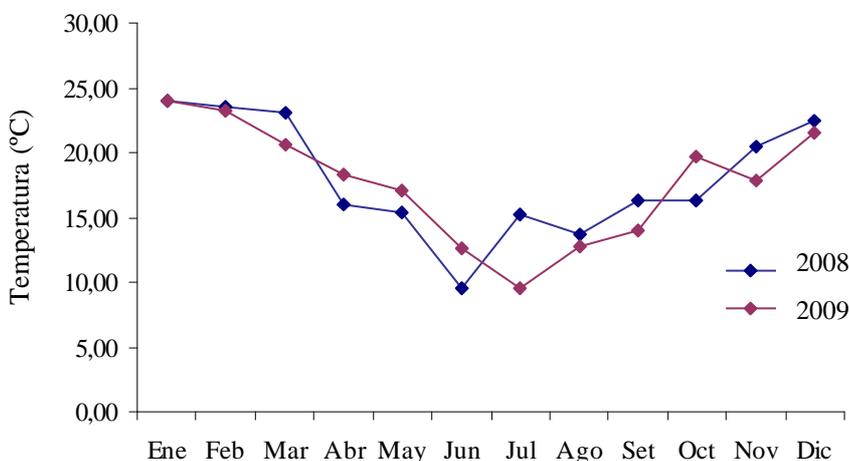


Figura 3. Temperatura promedio mensual en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Uruguay) durante los años 2008 y 2009.

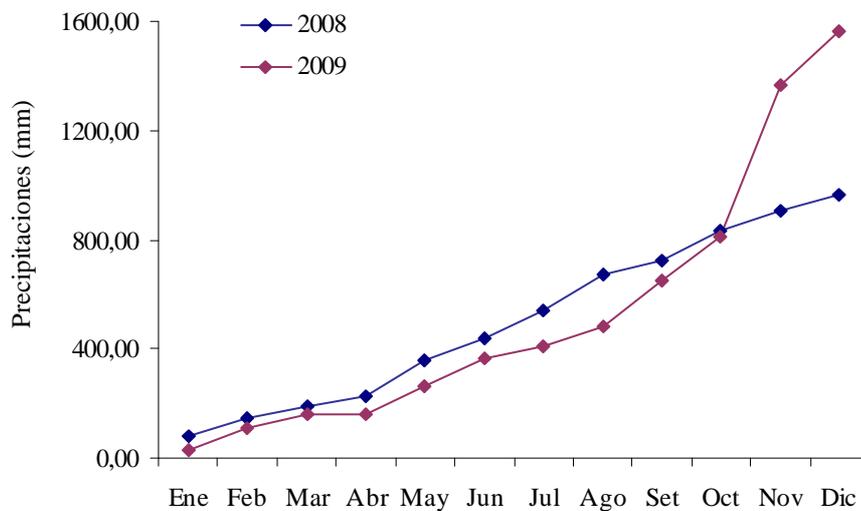


Figura 4. Precipitación acumulada en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) durante los años 2008 y 2009.

3.1.2. Demanda atmosférica

El déficit de presión de vapor del aire (Dpv) es un indicador de la demanda atmosférica que se relaciona con la evapotranspiración. El Dpv promedio entre las 12:00 y 14:00 presentó una variación estacional similar a la temperatura. La demanda máxima se registró en verano mientras que la mínima ocurrió en invierno. Sin embargo, hubo diferencias entre años. En verano/2010 (enero) el Dpv fue menor al verano anterior y en invierno/2009 (julio) fue mayor que en 2008 (Figura 5).

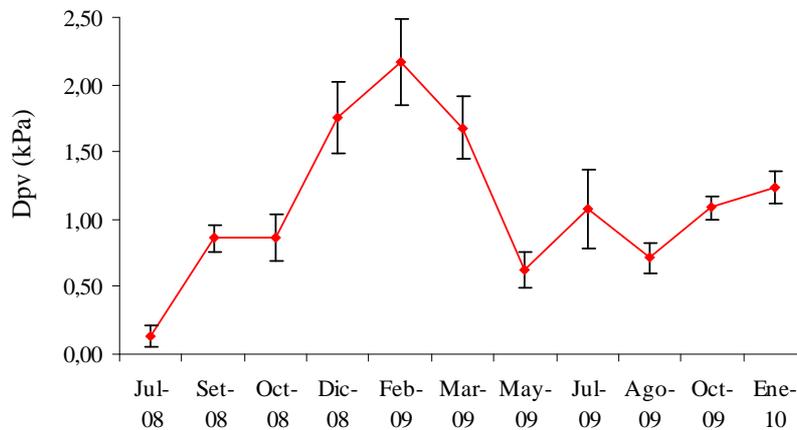


Figura 5. Déficit de presión de vapor (Dpv) promedio en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay) entre las 12:00 y 16:00 hs durante las medición del potencial hídrico. Líneas verticales indican el desvío estándar.

La evapotranspiración relativa (ETR) expresa la relación entre la evapotranspiración real (ET_{real}) y la potencial (Et_0) y además, permite estimar tanto el consumo de agua como la magnitud del déficit hídrico (déficit de ETR). Los resultados indican que las mayores deficiencias ocurrieron en otoño/2009 y por lo tanto, este período correspondió al de mayor estrés hídrico (Cuadro 1).

Cuadro 1. Déficit de evapotranspiración relativa mensual (ETR) entre julio/2008 y enero/2010 en el Establecimiento Forestal “La Corona” (Tacuarembó, Uruguay).

Mes	Déficit de ETR (mm)	
	Sitios 1 y 2	Sitio 3
Julio/08	0,00	0,00
Agosto/08	0,00	0,00
Setiembre/08	0,06	0,18
Octubre/08	0,00	0,00
Noviembre/08	0,28	0,46
Diciembre/08	0,01	0,01
Enero/09	0,64	0,73
Febrero/09	0,26	0,28
Marzo/09	0,60	0,61
Abril/09	0,95	0,95
Mayo/09	0,00	0,00
Junio/09	0,00	0,00
Julio/09	0,002	0,01
Agosto/09	0,01	0,02
Setiembre/09	0,00	0,00
Octubre/09	0,00	0,00
Noviembre/09	0,00	0,00
Diciembre/09	0,00	0,00
Enero/10	0,05	0,16

3.2. RELACIONES HÍDRICAS

3.2.1. Potencial hídrico base (Ψ_b)

El modelo formulado ($R^2 = 0,95$) mostró efectos significativos de sitio, tratamiento, fecha y de las interacciones tratamiento*fecha y sitio*tratamiento*fecha. Sin embargo, no existió interacción sitio*tratamiento (Cuadro 2).

Cuadro 2. Resultados del ANAVA para el MLG propuesto para el potencial hídrico base (Ψ_b).

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor p>F	% CV explicado por efecto
sitio	2	6,02	0,0364	----
tratamiento	1	8,05	0,0294	1,49
fecha	10	133,89	<0,0001	83,60
sitio*tratamiento	2	2,79	0,1389	----
tratamiento*fecha	10	5,95	<0,0001	3,73
sitio*tratamiento*fecha	40	3,67	<0,0001	1,50

Los valores de Ψ_b promedio fueron mayores en el sitio 2 ($-0,65 \pm 0,13$ MPa) y menores en el sitio 3 ($-0,74 \pm 0,15$ MPa). En todos los casos, se observó un patrón estacional con valores superiores durante invierno-primavera (Figura 6, Cuadro 3).

El Ψ_b es útil para inferir el Ψ_w del suelo porque ambos valores se igualan al final de la noche. Por lo tanto, el contenido de humedad del suelo fue mínimo entre marzo y mayo/2009, es decir, durante las mayores deficiencias de ETR. Además, la interacción sitio*tratamiento*día reveló diferencias durante este período. En los sitios 1 y 2 las parcelas manejadas mostraron menor Ψ_b en marzo pero en el sitio 3 esto ocurrió en marzo y mayo (Cuadro 3). En el resto de las fechas no hubo efectos del manejo.

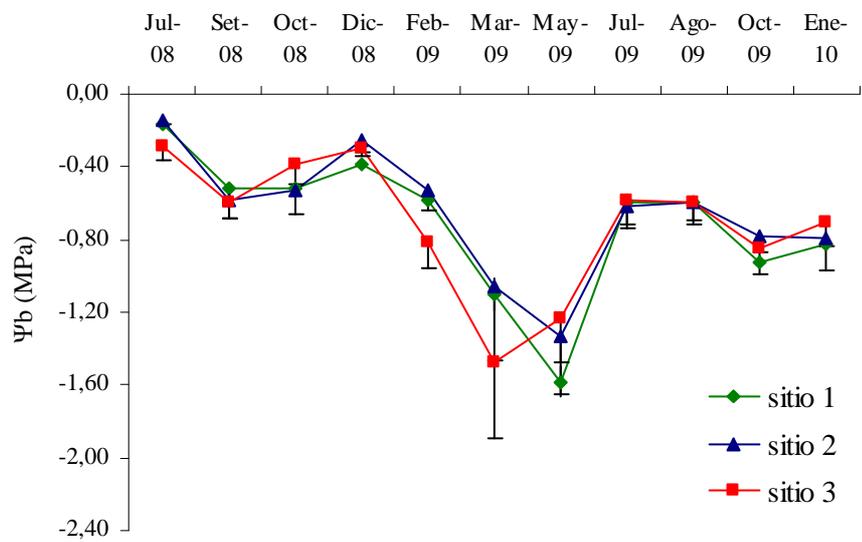


Figura 6. Potencial hídrico base (Ψ_b) por sitio (promedio - desvío estándar) entre julio/2008 y enero/2010.

Cuadro 3. Potencial hídrico base promedio (Ψ_b) (MPa) por sitio y tratamiento entre julio/2008 y enero/2010. Letras distintas indican diferencias entre fecha (sentido de las columnas) y tratamiento (sentido de las filas). El contraste de medias se realizó mediante Tukey ($p < 0,05$). Error estándar = 0,08.

Sitio	Tratamiento	Fecha										
		Jul-08	Set-08	Oct-08	Dic-08	Feb-09	Mar-09	May-09	Jul-09	Ago-09	Oct-09	Ene-10
1	raleo y poda	-0,13	-0,53	-0,47	-0,42	-0,70	-1,36b	-1,42b	-0,63	-0,70	-0,90	-0,80
	control	-0,18	-0,51	-0,29	-0,35	-0,47	-0,83a	-1,73c	-0,55	-0,71	-0,94	-0,88
2	raleo y poda	-0,13	-0,61	-0,57	-0,42	-0,70	-1,20b	-1,10a	-0,61	-0,57	-0,75	-0,78
	control	-0,14	-0,55	-0,50	-0,35	-0,47	-0,91a	-1,54bc	-0,63	-0,51	-0,83	-0,82
3	raleo y poda	-0,30	-0,62	-0,47	-0,31	-0,84	-1,80c	-1,36c	-0,57	-0,75	-0,90	-0,66
	control	-0,27	-0,56	-0,29	-0,29	-0,80	-1,16b	-1,16b	-0,58	-0,58	-0,80	-0,77
	Promedio	-0,19a	-0,56bc	-0,43b	-0,36c	-0,66c	-1,21e	-1,38f	-0,60c	-0,64c	-0,85d	-0,79d
	D.E.	0,04	0,09	0,08	0,08	0,11	0,24	0,23	0,14	0,09	0,10	0,12
	C.V. (%)	23,47	15,74	18,07	21,96	17,24	19,75	16,45	23,08	14,06	11,76	14,82

3.2.2. Potencial hídrico de mediodía (Ψ_{md})

El modelo presentó un elevado grado de ajuste ($R^2 = 0,96$) con efectos de fecha, tratamiento e interacción sitio*tratamiento*fecha. Sin embargo, el sitio y las demás interacciones no mostraron efectos (Cuadro 4). Por otra parte, el efecto estrato (altura del dosel) presentó bajo grado de ajuste por lo que no se incluyó en el MLG.

Cuadro 4. Resultados del ANAVA para el MLG formulado para el potencial hídrico mediodía (Ψ_{md}).

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor p>F	% CV explicado por efecto
sitio	2	1,03	0,3786	----
tratamiento	1	20,10	0,0003	16,52
fecha	10	113,59	<0,0001	80,30
sitio*tratamiento	2	0,09	0,9132	----
tratamiento*fecha	10	1,30	0,2616	----
sitio*tratamiento*fecha	38	2,51	0,0025	0,26

Al igual que el Ψ_b , el Ψ_{md} fue mayor en invierno-primavera (julio-diciembre/2008) y menor en otoño (marzo-mayo/2009) aunque existieron diferencias entre años. En invierno-primavera/2008 los valores fueron superiores a igual período de 2009 ($-0,47 \pm 0,08$ vs $-1,35 \pm 0,14$ MPa) y durante el primer verano fueron mayores ($-1,22 \pm 0,29$ MPa) al segundo ($-1,71$ MPa $\pm 0,16$) (Figura 7, Cuadro 5).

El raleo y la poda también afectaron el Ψ_{md} en otoño (marzo/2009). Este efecto se observó en el sitio 2, donde la parcela manejada presentó menor Ψ_{md} que el control ($-2,51$ vs $-1,51 \pm -0,56$ MPa). En los otros sitios no hubo diferencias (Cuadro 5).

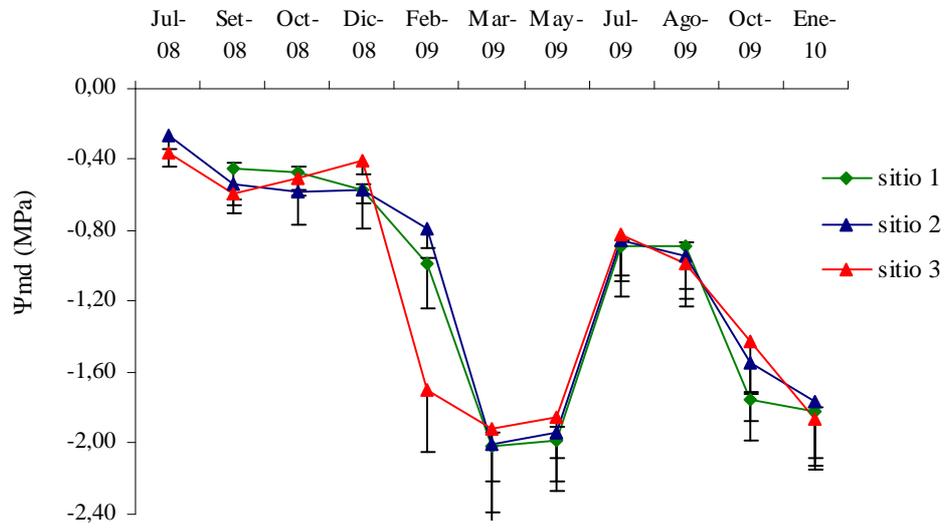


Figura 7. Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md}) por sitio (promedio - desvío estándar) entre julio/2008 y enero/2010.

Cuadro 5. Potencial hídrico mediodía promedio (Ψ_{md}) (MPa) por sitio y tratamiento entre julio/2008 y enero/2010. Letras distintas indican diferencias entre fecha (sentido de las columnas) y tratamiento (sentido de las filas). El contraste de medias se realizó mediante Tukey ($p < 0,05$). Error estándar = 0,08.

Sitio	Tratamiento	Fecha										
		Jul-08	Set-08	Oct-08	Dic-08	Feb-09	Mar-09	May-09	Jul-09	Ago-09	Oct-09	Ene-10
1	raleo y poda	--	-0,51	-0,63	-0,61	-1,16	-2,12c	-2,01	-0,99	-0,95	-1,75	-1,95
	control	--	-0,38	-0,41	-0,53	-0,82	-1,92bc	-1,96	-0,79	-0,77	-1,76	-1,69
2	raleo y poda	-0,26	-0,59	-0,57	-0,61	-0,89	-2,51c	-1,99	-1,00	-0,95	-1,59	-1,83
	control	-0,26	-0,48	-0,50	-0,53	-0,68	-1,51a	-1,96	-0,70	-0,92	-1,50	-1,68
3	raleo y poda	-0,39	-0,63	-0,56	-0,45	-1,82	-2,09bc	-1,75	-0,96	-1,11	-1,62	-2,03
	control	-0,34	-0,53	-0,45	-0,37	-1,57	-1,75ab	-1,76	-0,72	-0,92	-1,29	-1,75
	Promedio	-0,31a	-0,53a	-0,52a	-0,52a	-1,16c	-1,98e	-1,93e	-0,86b	-0,94b	-1,59d	-1,83e
	D.E.	0,06	0,10	0,08	0,09	0,45	0,34	0,12	0,14	0,11	0,18	0,14
	C.V. (%)	20,47	18,22	15,82	18,10	39,10	17,32	6,12	16,16	11,57	11,05	7,86

3.2.3. Curso estacional del gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$)

La variación de Ψ_b y Ψ_{md} presentó una evolución similar en los tres sitios, independientemente del manejo (Figura 8 - 10). Frecuentemente, la diferencia entre ambos parámetros ($\Delta\Psi_w$) se utiliza como indicador de la actividad transpiratoria y de esta forma se estudia la dinámica del agua en el sistema.

El $\Delta\Psi_w$ se mantuvo relativamente constante en cada estación y sus fluctuaciones se ajustaron a una función de sexto grado ($R^2 = 0,99$). En promedio, este gradiente se incrementó en primavera-verano y la tendencia se acentuó durante las deficiencias de ETR (Figura 11). Mientras tanto, se observó un descenso significativo en el invierno (2008).

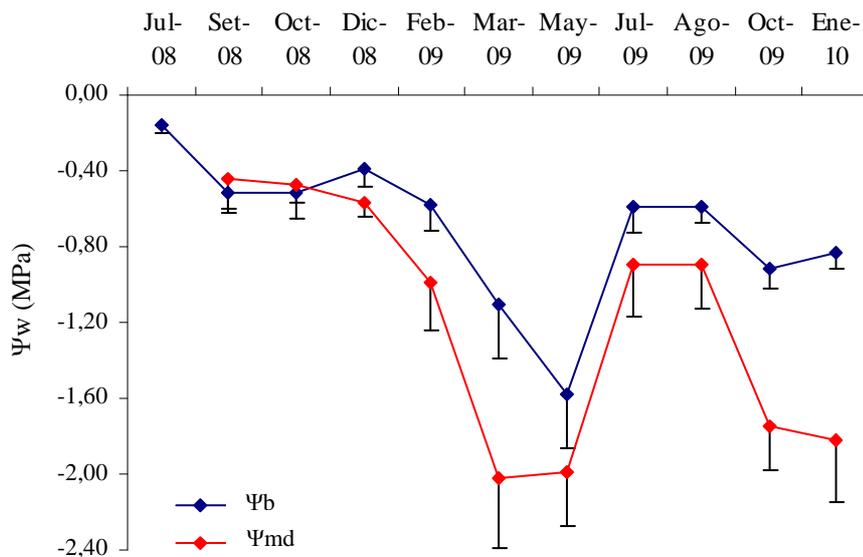


Figura 8. Potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio - desvío estándar) entre julio/2008 y enero/2010 en el sitio 1.

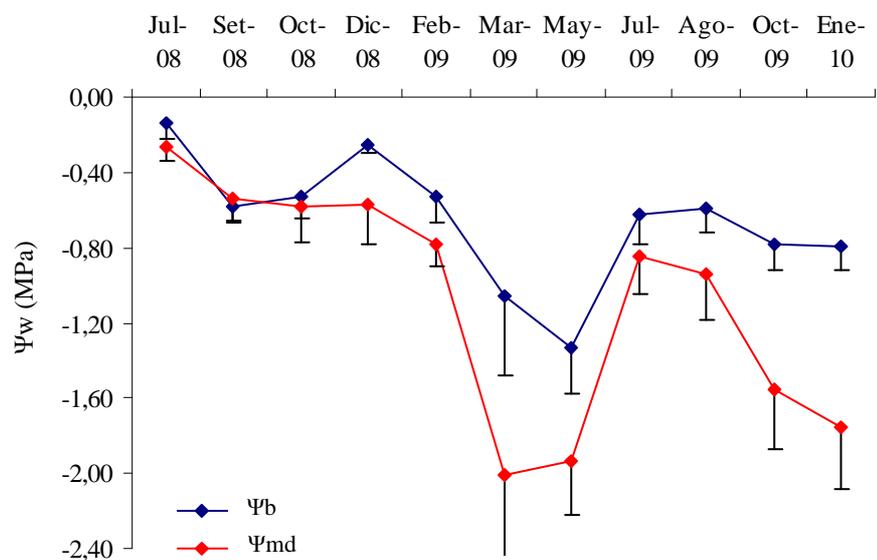


Figura 9. Potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio - desvío estándar) entre julio/2008 y enero/2010 en el sitio 2.

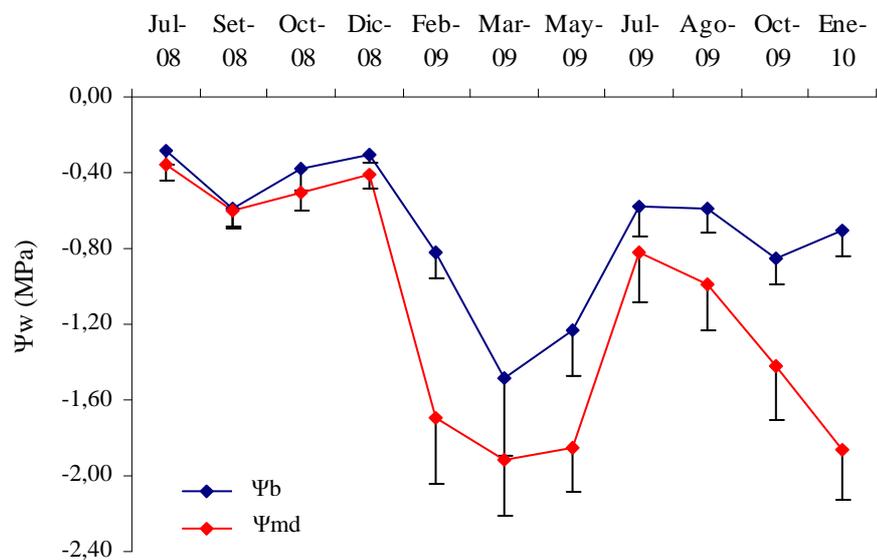


Figura 10. Potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio - desvío estándar) entre julio/2008 y enero/2010 en el sitio 3.

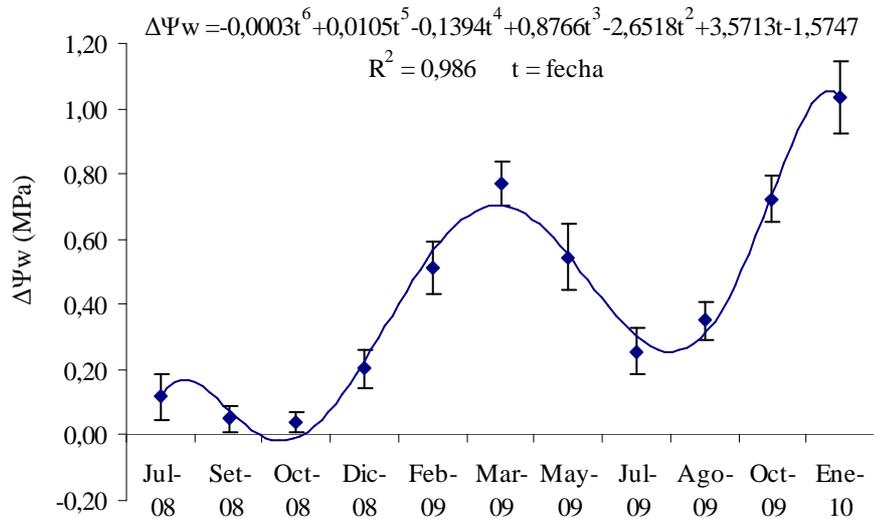


Figura 11. Evolución del gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) (promedio por parcela \pm error estándar) entre julio/2008 y enero/2010. La información comprende el promedio de tratamiento y control para los tres sitios.

El $\Delta\Psi_w$ fue afectado por el tratamiento silvícola. En promedio, las parcelas manejadas presentaron valores superiores al control en otoño (mayo/2009). Es decir, el efecto se observó un año posmanejo y se mantuvo hasta el final del estudio. A su vez, el curso del $\Delta\Psi_w$ en función del tiempo se ajustó a las siguientes funciones polinómicas (Figura 12).

En parcelas manejadas:

$$\Delta\Psi_w \text{ (MPa)} = -0,0003x^6 + 0,0094x^5 - 0,1262x^4 + 0,7986x^3 - 2,405x^2 + 3,175x - 1,3238 \quad (R^2 = 0,98).$$

En parcelas control:

$$\Delta\Psi_w \text{ (MPa)} = 0,0003x^6 + 0,0105x^5 - 0,1394x^4 + 0,8766x^3 - 2,6518x^2 + 3,5713x - 1,5747 \quad (R^2 = 0,95).$$

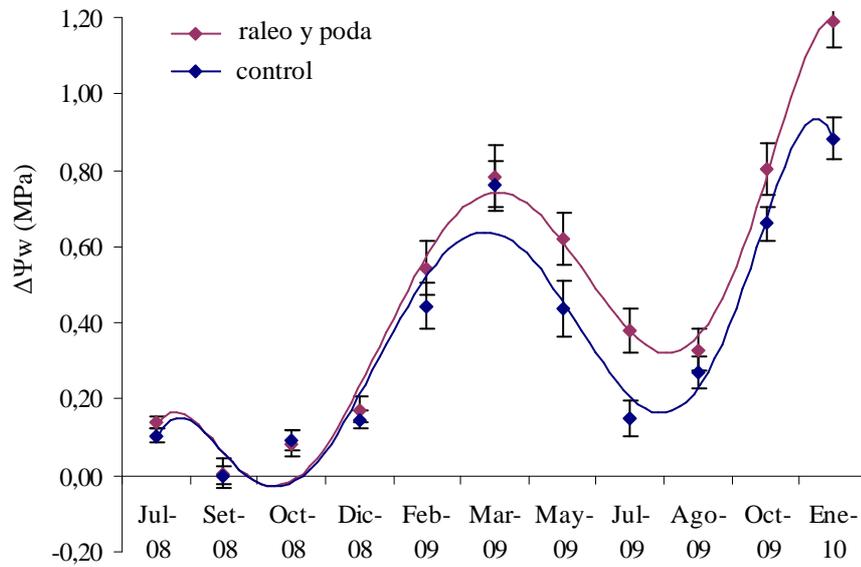


Figura 12. Gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) por tratamiento (promedio por parcela \pm error estándar) entre julio/2008 y enero/2010. La información comprende el promedio de los tres sitios.

3.2.4. Relación entre $\Delta\Psi_w$ y déficit de evapotranspiración relativa (ETR)

El $\Delta\Psi_w$ es representativo de la actividad transpiratoria y es útil para comprender el comportamiento de los árboles durante el período de estrés. El curso estacional de $\Delta\Psi_w$ y ETR fue similar aunque hubo diferencias entre sitios. En los sitios 1 y 2 el $\Delta\Psi_w$ fue máximo ($0,94 \text{ MPa} \pm 0,12 \text{ MPa}$) durante las mayores deficiencias de ETR pero en el sitio 3 no sucedió lo mismo ($0,44 \pm 0,10 \text{ MPa}$) (Figura 13 - 14).

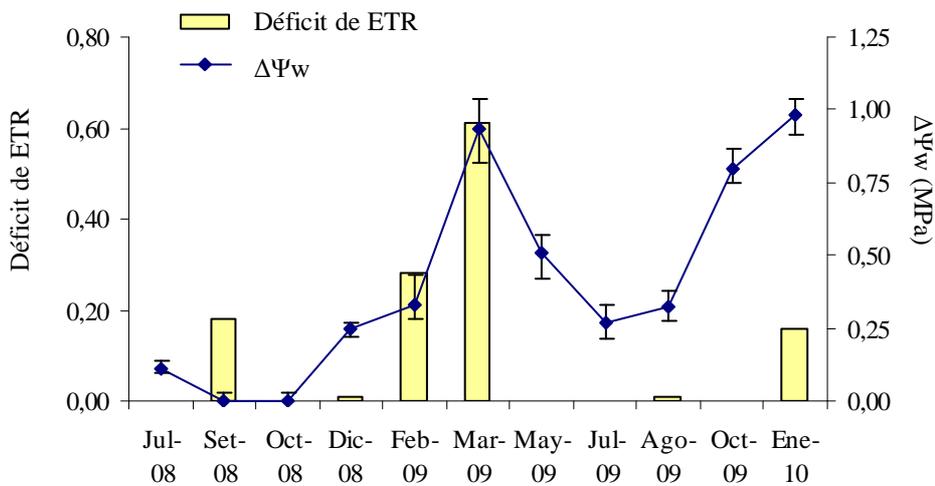


Figura 13. Curso del gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) por parcela (promedio \pm error estándar) y déficit de evapotranspiración relativa (ETR) entre julio/2008 y enero/2010 en los sitios 1 y 2. La información corresponde al promedio de tratamiento y control.

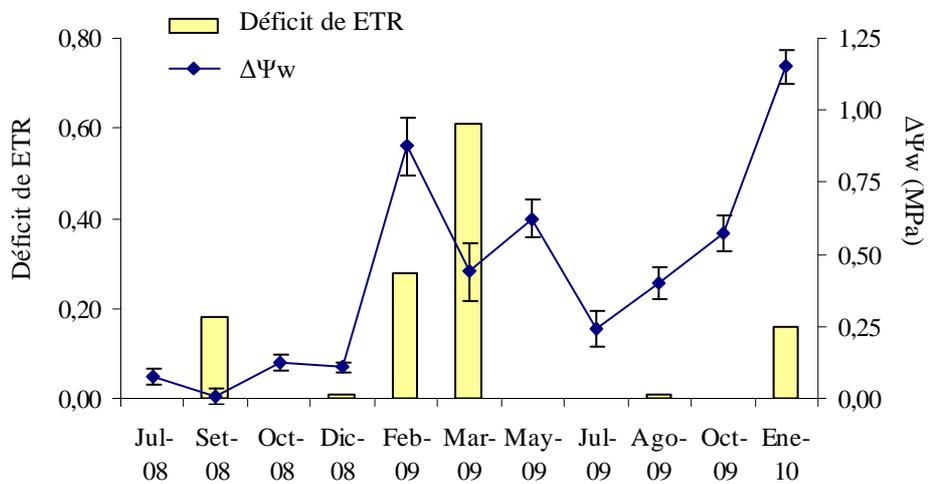


Figura 14. Curso del gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) por parcela (promedio \pm error estándar) y déficit de evapotranspiración relativa (ETR) entre julio/2008 y enero/2010 en el sitio 3. La información corresponde al promedio de tratamiento y control.

3.2.5. Relación entre Ψ_b y Ψ_{md}

La correlación entre Ψ_b y Ψ_{md} fue elevada tanto en las parcelas intervenidas ($r = 0,73$) como en el control ($r = 0,80$). La asociación entre ambas variables fue lineal hasta un valor umbral, a partir del cual el Ψ_{md} permaneció relativamente constante ($-1,5 < \Psi_b < 2,0$ MPa). El análisis de todos los datos en conjunto determinó este punto en $\Psi_b = -0,988 \pm 0,19$ MPa (Figura 15). El mismo análisis por sitio reveló un comportamiento similar y no existieron diferencias entre los valores umbral (95% de confianza) (Figura 16 - 18).

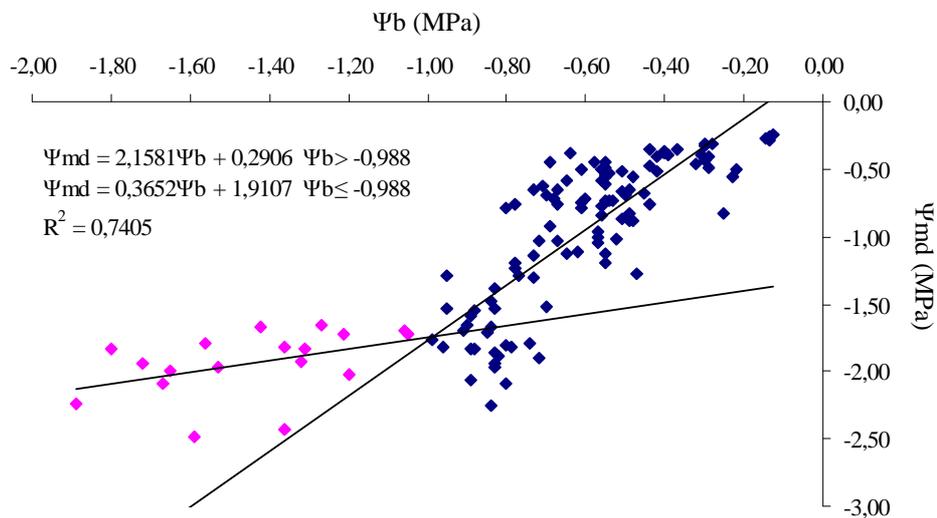


Figura 15. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) entre julio/2008 y enero/2010. La información corresponde al promedio de tratamiento y control. Se indican funciones obtenidas y ajuste del modelo.

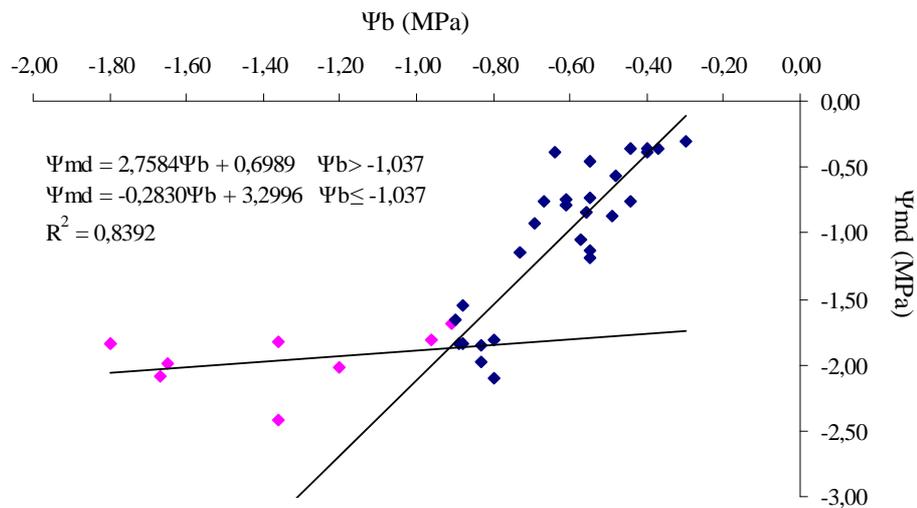


Figura 16. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) entre julio/2008 y enero/2010 en el sitio 1. La información corresponde al promedio de tratamiento y control. Se indican funciones obtenidas y ajuste del modelo.

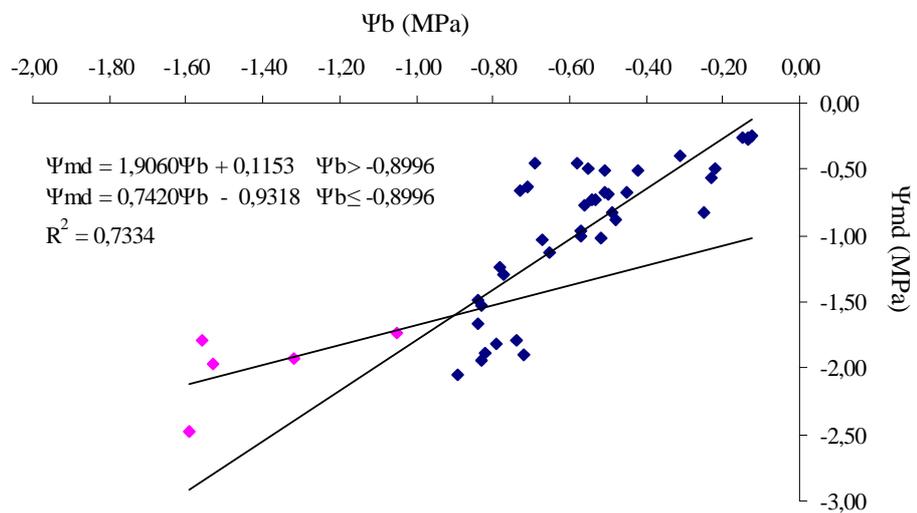


Figura 17. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) en el sitio 2 entre julio/2008 y enero/2010. La información corresponde al promedio de tratamiento y control. Se indican funciones obtenidas y ajuste del modelo.

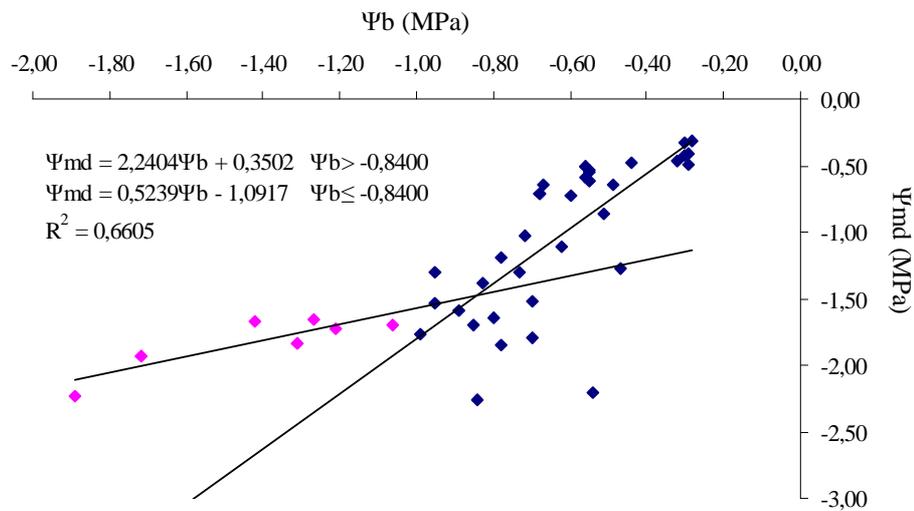


Figura 18. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) en el sitio 3 entre julio/2008 y enero/2010. La información corresponde al promedio de tratamiento y control. Se indican funciones obtenidas y ajuste del modelo.

Del mismo modo, se obtuvieron funciones de regresión para cada combinación sitio*tratamiento (Cuadro 6). En este análisis tampoco hubo diferencias significativas entre los valores así como tampoco entre los coeficientes de regresión (95% de confianza).

Sin embargo, hubo dos combinaciones sitio*tratamiento que presentaron asociación lineal para todo el rango de datos. Esto ocurrió en la parcela intervenida del sitio 2 ($R^2 = 0,70$) y en el control del sitio 3 ($R^2 = 0,72$) (Cuadro 4).

Cuadro 6. Modelos de regresión para potencial mediodía (Ψ_{md}) en función del potencial hídrico base (Ψ_b) (MPa). Se indica el grado de ajuste para cada combinación sitio*tratamiento.

Sitio	Tratamiento	Modelo	R^2
1	raleo y poda	$\Psi_{md} = 2,751\Psi_b + 0,699$ $\Psi_b > -1,020$	0,75
		$\Psi_{md} = -0,111\Psi_b + 2,220$ $\Psi_b \leq -1,020$	
	control	$\Psi_{md} = 2,516\Psi_b + 0,398$ $\Psi_b > -0,880$	0,86
		$\Psi_{md} = 0,151\Psi_b - 1,683$ $\Psi_b \leq -0,880$	
2	raleo y poda	$\Psi_{md} = 1,627\Psi_b + 0,079$ $\Psi_b < 0$	0,70
		$\Psi_{md} = 2,715\Psi_b + 0,071$ $\Psi_b > -1,150$	
	control	$\Psi_{md} = 0,283\Psi_b - 1,220$ $\Psi_b \leq -1,150$	0,80
		$\Psi_{md} = 2,023\Psi_b + 0,182$ $\Psi_b > -0,850$	
3	raleo y poda	$\Psi_{md} = 0,529\Psi_b - 0,998$ $\Psi_b \leq -0,850$	0,55
		$\Psi_{md} = 1,676\Psi_b + 0,084$ $\Psi_b < 0$	
	control	$\Psi_{md} = 1,676\Psi_b + 0,084$ $\Psi_b < 0$	0,72

3.2.6. Relación entre Ψ_b y Ψ_{md} durante el déficit de ETR

Durante la deficiencia de ETR varió la relación entre Ψ_b y Ψ_{md} . Durante el período febrero-mayo/2009 existió asociación lineal entre $0 > \Psi_b > -0,833$ ($R^2 = 0,79$) (Figura 19) pero entre marzo y mayo no hubo correlación entre parámetros ($R^2 = 0,02$) (Figura 20). Cabe recordar, que en abril las deficiencias de ETR fueron máximas.

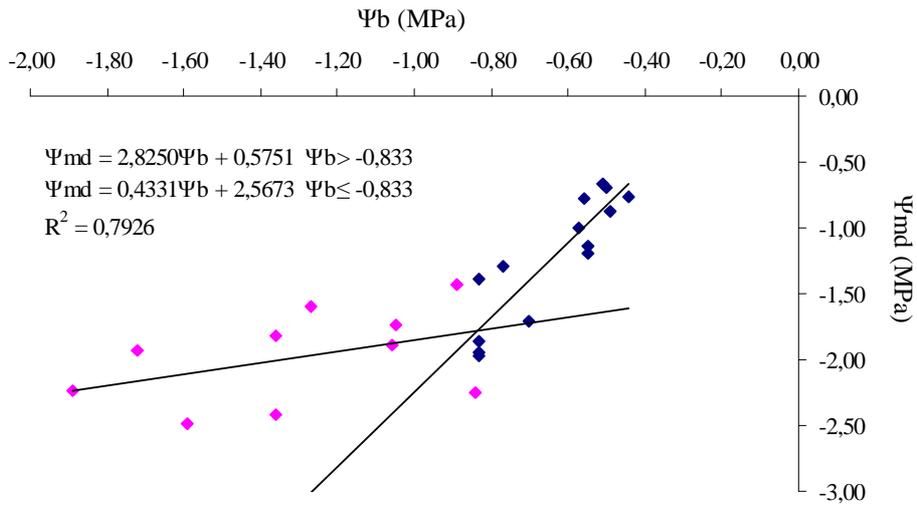


Figura 19. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) entre febrero y marzo/2009. La información corresponde al promedio de tratamiento y control de los tres sitios. Se indican funciones obtenidas y ajuste del modelo.

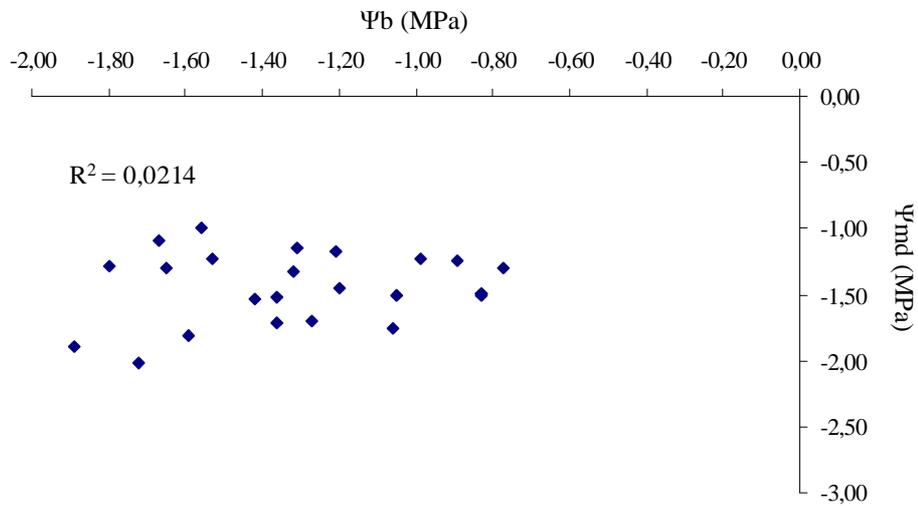


Figura 20. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) entre marzo y mayo/2009. La información corresponde al promedio de tratamiento y control de los tres sitios.

3.3. ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA

3.3.1. Tasa fotosintética (A)

El modelo ($R^2 = 0,60$) no arrojó efectos del tratamiento pero sí del sitio y de la interacción sitio*tratamiento (Cuadro 7). El valor de A osciló entre 10,92 y 16,37 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Cuadro 6).

Cuadro 7. Resultados del ANAVA para el MLG propuesto para tasa fotosintética (A) con una probabilidad de significancia $p < 0,05$.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor $p > F$
sitio	2	5,81	0,0072
tratamiento	1	0,47	0,4965
sitio*tratamiento	2	17,77	<0,0001

La interacción sitio*tratamiento mostró un aumento de A en las parcelas manejadas del 1 y una reducción en el sitio 2. En el sitio 3, no hubo efecto y además la actividad fotosintética fue mayor a los otros sitios. Por lo tanto, la intervención silvícola habría modificado la fijación de CO_2 únicamente en el sitio 1 (Cuadro 8).

Cuadro 8. Tasa fotosintética (A) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) por sitio y tratamiento. Contraste de medias por Tukey ($p < 0,05$). Error estándar = 0,90.

Sitio	Tratamiento	A
1	raleo y poda	17,32 a
	control	10,92 b
2	raleo y poda	10,98 b
	control	15,05 a
3	raleo y poda	15,57 a
	control	16,40 a

3.3.2. Conductancia estomática (gs) y transpiración acicular (Tr)

De acuerdo al modelo ($R^2 = 0,66$), el sitio ($p < 0,5231$) y el tratamiento ($p < 0,3551$) no modificaron la conductancia estomática al agua (gs). El valor de gs promedio fue $0,11 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con un máximo de 0,141 y un mínimo de $0,091 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Cuadro 9).

Cuadro 9. Resultados del ANAVA para el MLG formulado para la conductancia estomática (gs) con una probabilidad de significancia $p < 0,05$.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor p>F
sitio	2	0,72	0,5231
tratamiento	1	1,00	0,3551
sitio*tratamiento	2	1,66	0,2665

También se midió la tasa transpiratoria (Tr) acicular y se extrapolo a nivel de parcela. El análisis del modelo ($R^2 = 0,77$) demostró que Tr no fue afectada por sitio ni manejo (Cuadro 10). El promedio de Tr fue $3,45 \pm 1,01 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con un mínimo de 1,68 (sitio 2) y un máximo de 3,42 (sitio 3).

Cuadro 10. Resultados del ANAVA para el MLG formulado para la transpiración acicular (Tr) con una probabilidad de significancia $p < 0,05$.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor p>F
sitio	2	3,08	0,1203
tratamiento	1	0,02	0,8862
sitio*tratamiento	2	3,56	0,0962

3.3.3. Eficiencia intrínseca en el uso del agua (EUAI)

La eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/g) fue afectada por sitio ($p < 0,0002$) pero no por tratamiento ($p < 0,2297$). Los máximos ocurrieron en el sitio 3 ($184,40 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mol H}_2\text{O}$) y los mínimos en el sitio 1 ($125,97 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mol H}_2\text{O}$) (Cuadro 11).

Cuadro 11. Eficiencia intrínseca en el uso del agua (EUAI) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mol H}_2\text{O}$) promedio por sitio y tratamiento. Medias comparadas por Tukey $p < 0,05$.

Sitio	Tratamiento	EUAI
1	raleo y poda	125,97 bc
	control	114,19 c
2	raleo y poda	126,57 bc
	control	133,25 bc
3	raleo y poda	148,48 b
	control	184,40 a

3.4. ÁREA FOLIAR

3.4.1. Curso estacional del índice de área foliar (IAF)

El IAF varió en función del sitio, tratamiento y fecha de medición pero no hubo efecto de la interacción entre ellos (Cuadro 12). La reducción del área foliar en los sitios 1 y 2 fue 57,5% y en el sitio 3 fue 71,4%.

La dinámica estacional del IAF mostró diferencias entre sitios. En los sitios 1 y 2, las parcelas con manejo igualaron en IAF al control en la última fecha (diciembre/2009). Sin embargo, en el sitio 3 los valores de la parcela manejada fueron siempre menores al control (Cuadro 13).

Cuadro 12. Resultados del ANAVA para el MLG para el índice de área foliar (IAF) con una probabilidad de significancia $p < 0,05$.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor $p > F$
sitio	2	27,81	0,0001
tratamiento	1	60,82	0,0001
fecha	5	4,38	0,0074
tratamiento*fecha	5	2,22	0,0923

Cuadro 13. Índice de área foliar (IAF) promedio por sitio, tratamiento y fecha. Contraste de medias mediante Tukey $p < 0,05$. Error estándar = 0,14.

Sitio	Tratamiento	May-08	Dic-08	Mar-09	Jul-09	Dic-09
1	raleo y poda	1,20 b	1,32 b	1,70 b	1,72 b	2,59 a
	control	2,60 a	2,55 a	2,87 a	2,36 a	3,07 a
2	raleo y poda	0,90 b	1,37 b	3,45 b	2,58 b	2,23 a
	control	2,31 a	2,62 a	1,72 a	3,36 a	2,91 a
3	raleo y poda	0,46 b	0,55 b	1,18 b	1,77 b	0,75 b
	control	1,40 a	2,25 a	1,76 a	0,63 a	2,16 a
	Promedio	1,41	1,78	2,11	2,07	2,29
	D.E.	0,66	0,75	0,78	0,85	0,76
	C.V. (%)	46,66	42,44	37,06	40,87	33,30

3.4.2. Tasa de crecimiento relativo en IAF (TC)

El modelo para TC presentó bajo grado de ajuste ($R^2 = 0,33$) y los datos se analizaron según su desvío estándar. En los sitios 1 y 2 el IAF presentó un crecimiento constante durante el primer año (julio/2008-julio/2009) que aumentó durante el segundo (julio-diciembre/2009). En ninguno de estos sitios hubo efecto del manejo (Figura 21).

En el sitio 3 la dinámica fue distinta. Durante la primavera posmanejo (julio-diciembre/2008) la TC del control duplicó a la parcela manejada pero en el verano disminuyó abruptamente. Sin embargo, en la primavera siguiente (2009) ambas parcelas presentaron un crecimiento similar. Además, la parcela manejada redujo su IAF (TC negativas) durante el déficit hídrico (Figura 21).

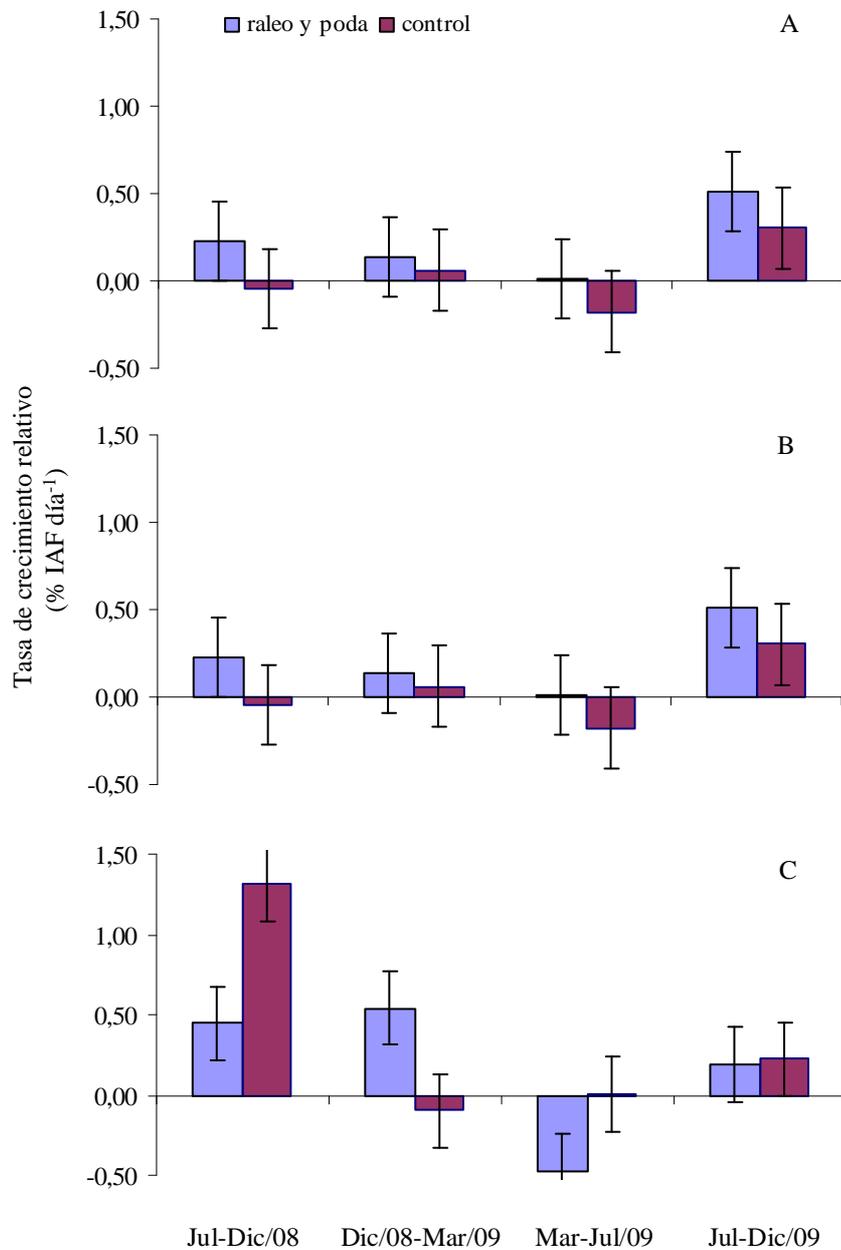


Figura 21. Tasa de crecimiento relativo en IAF (TC) (promedio por parcela \pm desvío estándar) en los sitios 1 (A), 2 (B) y 3 (C) entre julio/2008 y diciembre/2009.

3.4.3. Dinámica estacional del IAF y $\Delta\Psi_w$

No existió correlación entre el IAF y el $\Delta\Psi_w$ en las parcelas manejadas ($p < 0,08$) ni tampoco en el control ($p < 0,10$). En las parcelas manejadas, el IAF creció de forma

sostenida en primavera-verano y luego permaneció constante. Sin embargo, en el control el crecimiento fue menor y hubo una retracción en otoño. El $\Delta\Psi_w$ presentó un patrón similar y además aumentó significativamente en las parcelas con manejo durante la primavera/2009 (Figura 22 - 23).

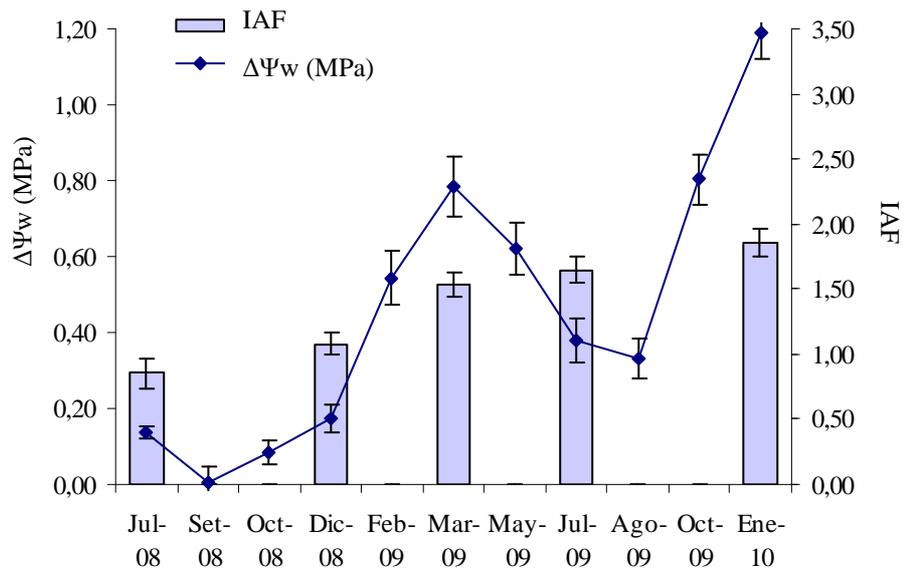


Figura 22. Evolución del índice de área foliar (IAF) y del gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) (promedio \pm error estándar) entre julio/2008 y enero/2010 en las parcelas manejadas. La información corresponde al promedio de los tres sitios.

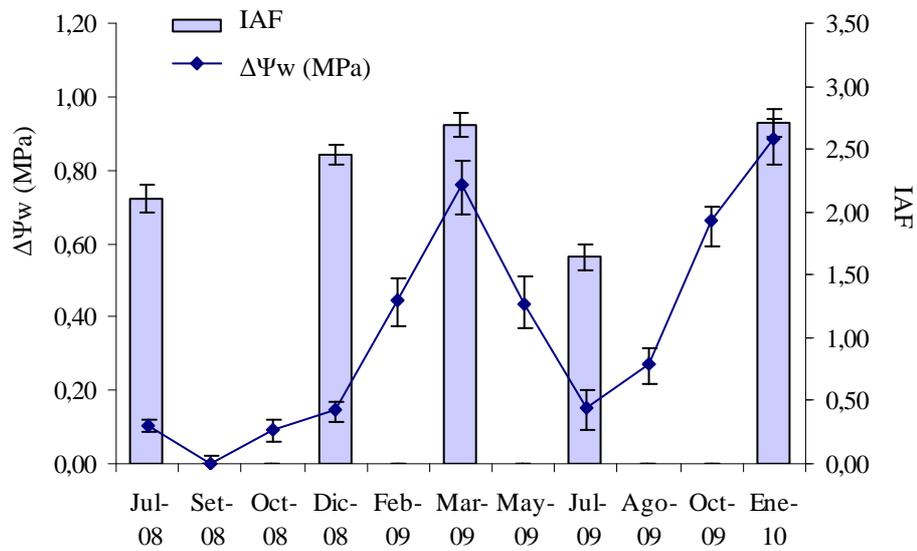


Figura 23. Evolución del índice de área foliar (IAF) y del gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) (promedio \pm error estándar) entre julio/2008 y enero/2010 en las parcelas control. La información corresponde al promedio de los tres sitios.

3.5. VARIABLES DASOMÉTRICAS

3.5.1. Diámetro de referencia (Dap)

El análisis del modelo ($R^2 = 0,99$) arrojó efectos de fecha y sitio pero no del manejo. A su vez, no hubo efecto de las interacciones entre componentes del modelo (Cuadro 14).

Cuadro 14. Resultados del ANAVA para el MLG formulado para diámetro de referencia (Dap).

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor p>F
sitio	2	7,04	0,0187
tratamiento	1	4,70	0,0639
fecha	10	12,80	<0,0001
sitio*tratamiento	2	0,67	0,5374
sitio*fecha	19	0,13	1,0000
tratamiento*fecha	10	0,13	0,9988
sitio*tratamiento*fecha	19	0,11	1,0000

El Dap promedio aumentó durante la primavera/2008 y se mantuvo constante hasta la primavera siguiente. A partir de entonces, se observó un aumento sostenido (Figura 24). Además, el Dap varió entre sitios ya que el promedio en los sitios 1 y 2 ($0,185 \pm 0,01$ m) fue mayor que en el sitio 3 ($0,157 \pm 0,01$ m) (Cuadro 15).

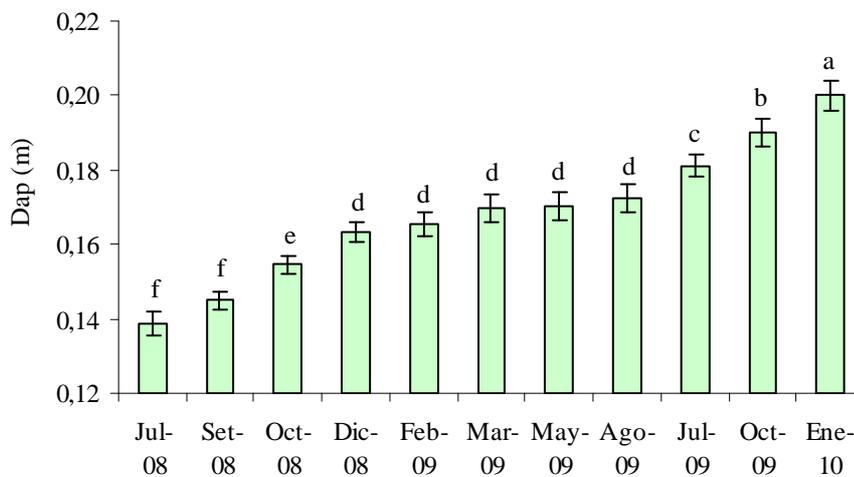


Figura 24. Diámetro de referencia (Dap) por parcela (promedio \pm error estándar) entre julio/2008 y enero/2010. La información corresponde a las parcelas manejadas y control de los tres sitios. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 15. Diámetro promedio (Dap) por sitio. Se muestra el promedio de todas las fechas medido en 2 árboles/parcela. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$). Error estándar = 0,01 m.

Sitio	Dap (m)
1	0,185 a
2	0,172 ab
3	0,157 b

3.5.2. Altura de fuste (Ht)

El MLG con los datos de los árboles seleccionados (2/parcela) presentó un bajo grado de ajuste ($R^2 = 0,49$). Sin embargo, en la última fecha (enero/2010) se midieron todos los árboles de cada parcela y se observó efecto del sitio. Ht fue máxima en el sitio 1 ($10,23 \pm 0,11$ m), mínima en el sitio 3 ($8,19 \pm 0,11$ m) y los valores del sitio 2 fueron intermedios (Cuadro 16).

Cuadro 16. Altura de fuste (Ht) (promedio de todos los árboles c/parcela) por sitio en enero/2010. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$).

Sitio	Ht (m)	Error estándar
1	10,23 a	0,114
2	9,70 b	0,110
3	8,19 c	0,105

3.5.3. Volumen fustal por árbol

El modelo para volumen fustal por árbol ($R^2 = 0,79$) presentó efectos significativos de sitio y fecha (Cuadro 17), al igual que el Dap (Cuadro 18). Ninguna de las interacciones modificó significativamente el volumen fustal.

Cuadro 17. Resultados del ANAVA para el MLG formulado para volumen fustal por árbol con una probabilidad de significancia $p < 0,05$.

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor $p > F$
sitio	2	7,04	0,0187
tratamiento	1	4,70	0,0639
fecha	10	12,80	$< 0,0001$
sitio*tratamiento	2	0,67	0,5374
sitio*fecha	19	0,13	1,0000
tratamiento*fecha	10	0,13	0,9988
sitio*tratamiento*fecha	19	0,11	1,0000

Cuadro 18. Volumen fustal por árbol entre julio/2008 y enero/2010. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$). Error estándar = 0,007.

Fecha	Volumen (m^3 árbol ⁻¹)
Enero/10	0,14 a
Octubre/09	0,12 b
Agosto/09	0,11 c
Julio/09	0,11 c
Mayo/09	0,11 c
Marzo/09	0,10 d
Febrero/09	0,10 d
Diciembre/08	0,09 e
Octubre/08	0,07 f
Setiembre/08	0,06 g
Julio/08	0,05 g

Por otra parte, el volumen varió entre sitios. Los árboles del sitio 1 presentaron el mayor promedio ($0,13 \pm 0,01 m^3$ árbol⁻¹) y los del sitio 3 el menor (55% inferior). La situación del sitio 2 fue intermedia ($0,11 \pm 0,01 m^3$ árbol⁻¹) (Cuadro 19).

Cuadro 19. Volumen fustal por árbol. La información corresponde al promedio de tratamiento y control entre julio/2008 y enero/2010. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$). Error estándar = 0,012.

Sitio	Volumen fustal por sitio (m^3 árbol ⁻¹)
1	0,13 a
2	0,11 ab
3	0,07 b

3.5.4. Tasa de crecimiento relativo (TCR)

El análisis del modelo ($R^2 = 0,82$) mostró efectos únicamente de la fecha (Cuadro 20). TCR se incrementó en primavera y descendió en verano-otoño, al igual que otras variables dasométricas. Este comportamiento se observó en los dos años del trabajo pero durante primavera/2009 el aumento fue de menor magnitud (Figura 25). Además, la dinámica temporal de TCR fue descrita por la siguiente función polinómica: $-0,0002x^5 + 0,0046x^4 - 0,00395x^3 + 0,0976x^2 + 0,1046x - 0,0766$ ($R^2 = 0,988$).

Cuadro 20. Resultados del ANAVA para el MLG propuesto para tasa de crecimiento relativo (TCR).

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor p>F
sitio	2	0,02	0,9769
tratamiento	1	1,30	0,2589
fecha	9	26,52	<0,0001
sitio*tratamiento	2	0,18	0,8352
sitio*fecha	18	0,57	0,8896
tratamiento*fecha	9	1,72	0,1148
sitio*tratamiento*fecha	18	1,08	0,3926

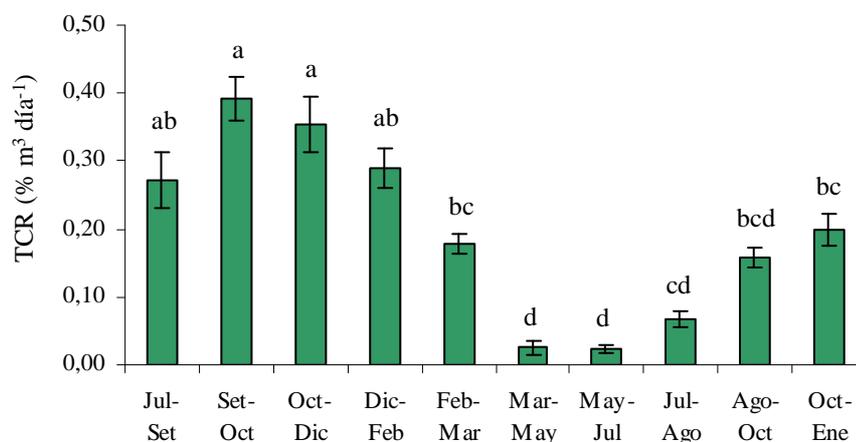


Figura 25. Tasa de crecimiento relativo (TCR) por parcela (promedio \pm error estándar) entre julio/2008 y enero/2010. La información corresponde a parcelas manejadas y control de los tres sitios. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$).

3.5.5. Volumen fustal final

En la última fecha se estimó el volumen final a partir de todos los árboles de cada parcela. El ANAVA del modelo ($R^2 = 0,60$) reveló diferencias entre sitios pero no entre tratamientos (Cuadro 21).

El mayor volumen por parcela se obtuvo en el sitio 1 ($5,06 \pm 0,010 \text{ m}^3 \text{ parcela}^{-1}$) y el menor en el sitio 3 ($2,37 \pm 0,003 \text{ m}^3 \text{ parcela}^{-1}$). En el sitio 2 se observó una situación intermedia (Cuadro 22). Este comportamiento fue el mismo que se observó en volumen por árbol.

Cuadro 21. Resultados del ANAVA para el MLG propuesto para volumen final en la última fecha (enero/2010).

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor $p > F$
sitio	2	103,48	<0,0001
tratamiento	1	1,06	0,3058
sitio*tratamiento	2	1,65	0,1906

Cuadro 22. Volumen fustal final en la última fecha (enero/2010). Los valores corresponden al volumen por parcela. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey, $p < 0,05$).

Sitio	Volumen (m^3 parcela $^{-1}$)	Error estándar
1	5,06 a	0,010
2	4,23 b	0,010
3	2,37 c	0,003

3.6. RELACIÓN ENTRE CRECIMIENTO Y POTENCIAL HÍDRICO

La asociación entre el crecimiento y estado hídrico implicó el estudio de la relación entre TCR y $\Delta\Psi_w$ para cada fecha. Ambas variables estuvieron correlacionadas ($r = 0,86$) y se asociaron linealmente según: $TCR = 0,056(\Delta\Psi_w) + 0,0756$ ($R^2 = 0,75$) (Figura 26).

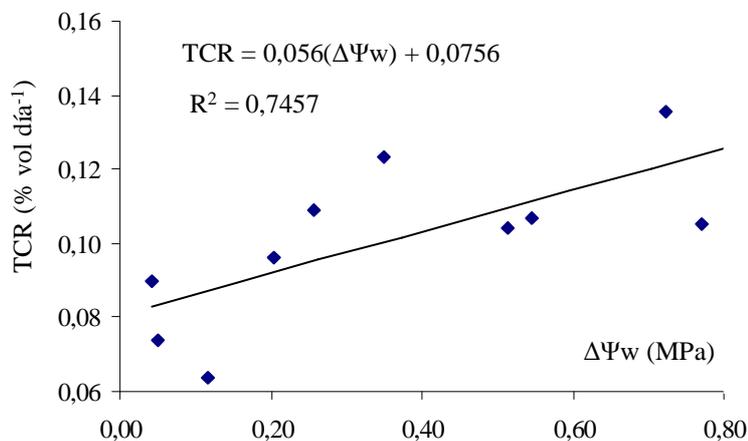


Figura 26. Correlación entre tasa de crecimiento relativo (TCR) y el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) por parcela entre julio/2008 y enero/2010. La información comprende parcelas con manejo y control de los tres sitios.

El curso estacional de TCR y $\Delta\Psi_w$ fue similar. Los árboles crecieron a mayores tasas en primavera-verano y esto se correspondió con aumentos del

$\Delta\Psi_w$, excepto entre julio-octubre/08. Además, durante el déficit hídrico (diciembre-abril/2009) TCR y $\Delta\Psi_w$ evolucionaron de forma inversa. Es decir, la tasa de crecimiento relativo disminuyó mientras que el gradiente de potencial hídrico aumentó. Sin embargo, durante el segundo año (julio/09-enero/2010) ambos parámetros presentaron una dinámica similar (Figura 27).

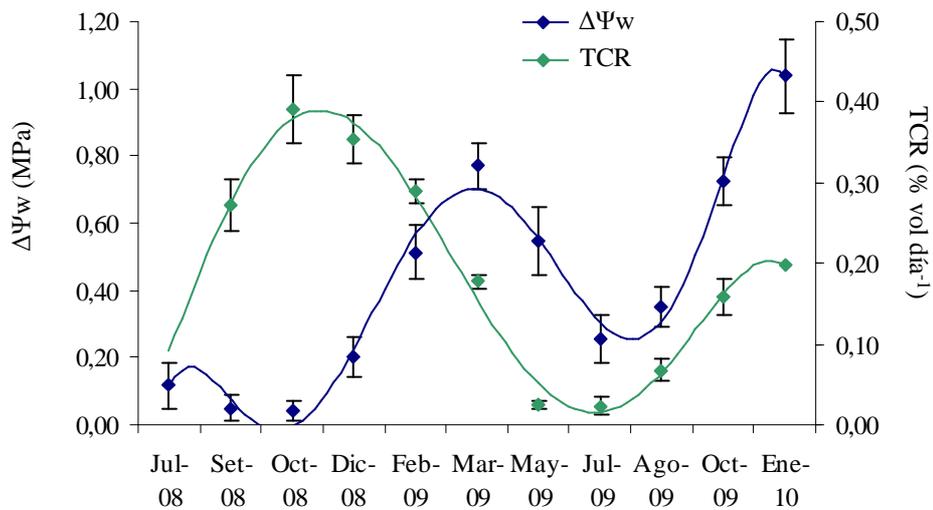


Figura 27. Tasa de crecimiento relativo (TCR) y gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) por parcela (promedio \pm error estándar) entre julio/2008 y enero/2010. La información comprende parcelas con manejo y control de los tres sitios.

4. DISCUSIÓN

4.1. RELACIONES HÍDRICAS

4.1.1. Potencial hídrico base (Ψ_b)

El Ψ_b es un indicador del contenido de agua suelo (Franks *et al.* 2007) y depende en gran medida de la evapotranspiración del tapiz. La fecha explicó la mayor parte (83%) de la variabilidad del parámetro y los valores siguieron el curso del Dpv. Durante el período de mayor estrés hídrico (deficiencias de ETR) el Ψ_b fue mínimo. Es probable, que las escasas precipitaciones (150 mm de febrero - abril) y la elevada demanda atmosférica determinaran un descenso del contenido hídrico del suelo y por lo tanto, del Ψ_b . Este comportamiento se observó en los tres sitios y fue independiente del manejo.

También existió un leve déficit de ETR en invierno/2009 (Cuadro 1) que se tradujo en un descenso del Ψ_b (Cuadro 3). Posiblemente, la sensibilidad de la especie al Dpv (Martin 2000) incrementó la actividad transpiratoria y como consecuencia, se redujo la humedad del suelo. Tang *et al* (2003) observaron un comportamiento similar en EEUU y señalaron que en inviernos poco rigurosos el pino taeda alcanza altas tasas de intercambio gaseoso.

El Ψ_b de las parcelas manejadas fue menor durante el déficit hídrico y este efecto duró más tiempo (2 meses) en suelos superficiales (Cuadro 3, Figura 6). Quizás, en suelos profundos la redistribución hidráulica mantuvo la humedad dado su espesor (aprox. 1,20 m) y porosidad (60 - 70% arena). Domec *et al* (2010) reportaron que este comportamiento afecta significativamente el Ψ_b en rodales adultos y contribuye en gran medida (30 - 50%) a la transpiración diurna.

No obstante lo anterior, el Ψ_b no representa necesariamente al Ψ_w del suelo. En leñosas el equilibrio entre ambos puede retrasarse y alcanzarse después del alba (Bucci *et al.* 2004, Sellin 1999). Uno de los mecanismos que explican este defasaje es el fenómeno de “transpiración nocturna”. Este proceso se debe al cierre incompleto de estomas que es frecuente en noches con elevados Dpv, principalmente

en coníferas (Kavanagh *et al.* 2007, Daley y Phillips 2006, Bucci *et al.* 2004, Snyder *et al.* 2003). En numerosas especies, la apertura nocturna de estomas puede alcanzar el 33% de los valores diurnos y esto determina tasas transpiratorias significativas (15 - 20% de las diurnas) (Pallardy 2007, Daley y Phillips 2006). Eventualmente, este proceso contribuyó al descenso del Ψ_b en todos los sitios.

4.1.2. Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md})

La dinámica estacional del Ψ_{md} fue consistente con el curso del Dpv, es decir, durante la mayor demanda atmosférica el Ψ_{md} se redujo (Figura 5, Cuadro 5). Los mínimos ocurrieron durante el mayor déficit de ETR (otoño/2009) y se explicarían por un aumento de la actividad transpiratoria.

El manejo redujo el valor del Ψ_{md} durante el período de mayor estrés. Este efecto se observó un año después de la intervención (Cuadro 5) y en los suelos profundos estaría explicado por un aumento de la actividad transpiratoria. Por otra parte, en los suelos superficiales se observó una reducción del $\Delta\Psi_w$ que indicaría mayor control de la apertura estomática y, en consecuencia, mayor estrés (Mc Culloch y Sperry 2005) (Figura 13 - 14).

El aumento en la disponibilidad de recursos (luz y nutrientes) posraleo probablemente incrementó el metabolismo acicular (Wang *et al.* 1995) y la poda habría potenciado este efecto mediante un aumento de g_s (Pataki *et al.* 1998). Este comportamiento fue similar al observado por Ginn *et al.* (1991) en rodales jóvenes, principalmente en los estratos bajos del dosel.

Posiblemente, en suelos profundos y de textura gruesa operaron mecanismos de respuesta al déficit hídrico que facilitaron la absorción de agua. Entre ellos, el aumento de la relación raíz/hoja así como también de la conductividad hidráulica (Hacke *et al.* 2000) y permeabilidad de raíces (Franks *et al.* 2007). Estas respuestas fueron observadas por Hacke *et al.* (2000) en árboles jóvenes.

No obstante lo anterior, el $\Delta\Psi_w$ no necesariamente implica altas tasas transpiratorias. La tasa transpiratoria (E) está determinada por el $\Delta\Psi_w$ y por la conductancia hidráulica (K_h) entre raíces y hojas. Por lo tanto, es posible mantener

altos valores de E a expensas de un ajuste de las propiedades hidráulicas, sin observar un cambio significativo del gradiente de potencial hídrico. Por otro lado, el agua almacenada en la albura puede sostener la actividad transpiratoria al inicio del día, independientemente del estado hídrico del suelo (Pallardy 2007, Ford *et al.* 2004b). En estos casos, el incremento de E tampoco implica un aumento del $\Delta\Psi_w$.

La altura no afectó el Ψ_{md} porque los fascículos se ubicaron a diferentes distancias del fuste. En tales condiciones, las resistencias al flujo de agua determinarían un gradiente del Ψ_{md} en sentido horizontal en lugar de vertical (Richter 1973 citado por Pallardy 2007).

4.1.3. Relación entre Ψ_b y Ψ_{md}

El Ψ_{md} disminuyó linealmente en la medida que el Ψ_b se redujo hasta aproximadamente -1 MPa. A valores inferiores, el descenso de Ψ_{md} se dio a menores tasas (Figura 15). Sin embargo, durante el mayor déficit de ETR no hubo asociación entre estos parámetros y el Ψ_{md} se mantuvo entorno a -2 MPa. En pino taeda, Teskey *et al.* (1986) observaron que a dichos valores de Ψ_{md} los estomas permanecen cerrados. La respuesta estaría asociada a un mecanismo de control que evita la cavitación masiva a bajos potenciales hídricos (Nardini y Salleo 2000, Tyree y Sperry 1988). En *Pinus pinaster* la conductancia estomática disminuye drásticamente cuando el Ψ_{md} se aproxima a -1 MPa por esta misma razón (Ripullone *et al.* 2007).

4.1.4. Patrón de variación del potencial hídrico

El curso estacional del potencial hídrico siguió un patrón isohidrodinámico, a diferencia de lo esperado (isohídrico) (Bucci *et al.* 2004). Es decir, el Ψ_{md} varió pero el $\Delta\Psi_w$ permaneció relativamente constante en ciclos estacionales de humedad, temperatura y Dpv. Este comportamiento fue reportado por Franks *et al.* (2007) en *Eucalyptus gomphocephala* y supone una regulación de la actividad transpiratoria en función del $\Delta\Psi_w$ interno del árbol ($\Psi_b - \Psi_{md}$). La base del mecanismo es el

aumento de K_h en las raíces para incrementar el intercambio gaseoso. Generalmente, las especies que adoptan esta estrategia habitan zonas con sequías estacionales, similares al norte del Uruguay.

4.2. ACTIVIDAD FOTOSINTÉTICA

La tasa fotosintética fue significativamente superior ($10 - 17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a los valores reportados en la especie ($4 - 6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, Teskey *et al.* 1986). Sin embargo, estas tasas fueron similares a las obtenidas en el sur de Brasil y se aproximaron a las reportadas en pinos tropicales (*P. caribaea*) (Souza *et al.* 2010).

En los suelos superficiales, A fue mayor pero los árboles presentaron menor tamaño y por lo tanto, cabría esperar una menor fijación global. El efecto del manejo no fue claro (Cuadro 6).

Por otro lado, la conductancia estomática también fue elevada ($0,09 - 0,14 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y similar a la observada por Bulfe *et al.* (2010) en Argentina. Si bien no hubo efectos de sitio y manejo, es probable que g_s se incrementara inmediatamente después del tratamiento (Pataki *et al.* 1998) y por lo tanto, A habría aumentado. La EUA_i fue mayor en los suelos superficiales y se debería al incremento de A en lugar de la reducción de g_s . Eventualmente, los mecanismos de respuesta al estrés (hidráulico, morfológico y osmótico) operaron en menor medida que sobre suelos profundos.

Cabe señalar que los parámetros fotosintéticos se midieron en una fecha y en un único sector de la copa (tercio superior). Por lo tanto, los resultados no serían concluyentes.

4.3. ÁREA FOLIAR Y VARIABLES DASOMÉTRICAS

La reducción del IAF fue mayor sobre suelos superficiales y su recuperación posmanejo fue más lenta (TC). En este sitio, el efecto del manejo acentuó la caída estacional del IAF (Figura 21) y es posible que el descenso de ETR afectara el crecimiento foliar (Figura 14). En el control de los tres sitios existió una reducción

estacional del IAF que estuvo asociada con un descenso del $\Delta\Psi_w$. Posiblemente, la pérdida de follaje contribuyó a la disminución de la tasa transpiratoria.

El sitio y la fecha afectaron el Dap, Ht y volumen por árbol, con máximos en los sitios 1 y 2. Si bien el manejo no afectó estas variables, Ginn *et al.* (1991) observaron que en rodales similares el Dap aumenta significativamente a partir del segundo año posraleo.

4.4. CRECIMIENTO Y POTENCIAL HÍDRICO

TCR y $\Delta\Psi_w$ se correlacionaron positivamente. La excepción ocurrió entre julio y octubre/08 ya que TCR aumentó pero el gradiente de potencial hídrico permaneció constante. Sin embargo, esto no significa que la actividad transpiratoria (E) haya disminuido. Como se mencionó anteriormente, E depende directamente de la conductancia hidráulica del árbol (Kh) y del $\Delta\Psi_w$, e inversamente del Dpv. Por lo tanto, si el Dpv no varía, los incrementos de Kh pueden determinar aumentos de E aunque el $\Delta\Psi_w$ permanezca constante (Bond y Kavannagh 1999, Tyree y Ewers 1991). Esta situación es frecuente en suelos húmedos (elevados Ψ_b) y explicaría el defasaje entre TCR y $\Delta\Psi_w$ en la primavera/08.

Durante el déficit hídrico se reduce la actividad transpiratoria (por limitantes hidráulicas) afectando la tasa de crecimiento del rodal (Ryan *et al.* 2006, Delzon *et al.* 2004, Magnani *et al.* 2000). Probablemente, en verano-otoño/09 la actividad transpiratoria sostuvo principalmente a la brotación de otoño en detrimento del crecimiento del fuste. Una vez superado el estrés, TCR aumentó pero los valores fueron inferiores al año anterior (Figura 27).

5. CONCLUSIONES

El potencial hídrico foliar (base y mediodía) y el gradiente de potencial hídrico variaron en función de fecha, sitio y manejo. La altura del dosel no modificó estos parámetros. Los valores de potencial hídrico (Ψ_b y Ψ_{md}) fueron mayores en invierno-primavera y disminuyeron debido al manejo (raleo y poda) durante el período de estrés (otoño/09). Este efecto fue más acentuado en suelos superficiales e implicó una reducción del $\Delta\Psi_w$, quizás por una menor actividad transpiratoria.

La dinámica estacional del gradiente de potencial hídrico sugiere un patrón isohidrodinámico que implica un ajuste estacional de la tasa transpiratoria. En el promedio de los sitios, la poda y el raleo incrementaron este gradiente durante el segundo año del estudio.

El Ψ_{md} descendió linealmente en la medida que se redujo el Ψ_b . Valores de Ψ_b inferiores a -1 MPa no modificaron significativamente el Ψ_{md} lo que indica un fuerte control estomático. Este valor representaría el umbral de fallas hidráulicas masivas. Durante el período de mayor estrés no existió relación entre los parámetros.

La reducción del IAF por la intervención fue mayor en suelos superficiales y su recuperación posmanejo fue más lenta. La no intervención del rodal provocó una caída estacional del área foliar y un menor descenso del Ψ_{md} . La tasa fotosintética en primavera fue mayor a lo esperado, siendo más alta en suelos superficiales. El manejo no modificó este parámetro.

El crecimiento acumulado fue mayor en suelos profundos y no fue afectado por el manejo. La tasa de crecimiento relativo presentó una dinámica similar al $\Delta\Psi_w$, no siendo modificada por sitio ni manejo.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Albaugh T, Allen H, Fox T. 2006. Individual tree crown and stand development in *Pinus taeda* under different fertilization and irrigation regimes. *Forest Ecology and Management*, 234(1-3): 10 - 23.
- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M. 2006. Evapotranspiración del cultivo: Guías para la determinación de los requerimientos de agua en los cultivos. Roma: FAO. 298 p.
- Amatya DM, Skaggs WR. 2008. Effects of thinning on hydrology and water quality of a drained pine forest in coastal North Carolina. [En línea]. 14 diciembre 2011. <http://www.srs.fs.usda.gov/pubs/30582>.
- Barnes A. 2002. Effects of phenology, water availability and seed source on loblolly pine biomass partitioning and transpiration. *Tree Physiology*, 22(10): 733 - 740.
- Boltz B, Bongarten, B, Teskey R. 1986. Seasonal patterns of net photosynthesis of loblolly pine from diverse origins. *Canadian Journal of Forest Research*, 16(5): 1063 - 1068.
- Bond B, Kavanagh K. 1999. Stomatal behaviour of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*, 19(8): 503 - 510.
- Brèda, N. 2003. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, (54)392: 2403 - 2417.
- Brodribb TJ, Holbrook NM. 2004. Diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a tropical tree species. *Plant Cell and Environment*, 27(7): 820 - 827.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein JL, Meinzer FC, Hinojosa JA, Hoffman WA, Augusto CF. 2004. Processes preventing nocturnal equilibrium between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology*, 24(10): 1119 - 1127.

- Bulfe N, Fernández M, Gyenge J. 2010. Control estomático en plantines de *Pinus taeda* L. sometidos a estrés hídrico en Misiones, Argentina. En: Reunión Argentina de Fisiología Vegetal (28^{va}, La Plata, Argentina, 2010). p 113.
- Burkes E, Will R, Barron G, Teskey R, Shiver B. 2003. Biomass Partitioning and Growth Efficiency of Intensively Managed *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* Stands of Different Planting Densities. *Forest Science*, 49(2): 224 - 234.
- Cabris J, Bussoni A. 2007. Forestal-31, Revista de la Sociedad de Productores Forestales, 11(31): 20 - 24.
- Caldwell MM, Dawson TE, Richards JH. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, 113(2): 151 - 161.
- Cardozo E. 2009. El Complejo Forestal, Madera larga vida. *El País Agropecuario*, (168): 12-19.
- Carlson WC. 1985. Effects of natural chilling and cold storage on budbreak and root growth potencial of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Canadian Journal of Forest Research*, 15(4): 651 - 656.
- Ceulemans R, Saugier B. 1991. Photosynthesis. En: Raghavendra, AS. (Eds). *Physiology of Trees*. New York: Wiley-Interscience Publications. 21 - 40.
- Chescheir G, Stakelberg N, Devendra M, Skaggs W. 2006. Effects of Afforestation on the Hydrologic Behavior of a Basin in the Tacuarembó River, Uruguay. Preliminary Results. Biological and Agricultural Engineering Department, North Carolina State University, Raleigh, NC. 95 p.
- Cochard H, Bodet C, Ameglio T, Cruiziat P. 2000. Cryoscanning electron microscopy observations of vessel content during transpiration in walnut petioles. Facts or artifacts? *Plant Physiology*, 124(3): 1191 - 1202.
- Costas R, Korth S, Figueredo S, Weber E, McDonagh P, Friedl A, Heck J, Alves do Porto. 2007. Sistema de ecuaciones de producción y crecimiento de *Pinus taeda* L. con variables asociadas a las podas. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 16(2): 136 - 144.
- Cowan IR, 1977. Stomatal behavior and environment. *Advances in Botanical Research*, 4(1): 117 - 228.

- Crechi E, Friedl A, Fernández R. 1992. Efecto de la densidad de plantación sobre el crecimiento de *Pinus taeda* L. En: Jornadas Sobre Pinos Subtropicales, (1^{er}, Eldorado, Argentina). Actas. Eldorado, Argentina, CIEF. pp 92 - 110.
- Cregg B, Teskey RO, Dougherty PM. 1993. Effect of shade stress on growth, morphology and carbon dynamics of loblolly pine branches. *Trees*, 7(4): 208 - 213.
- Cregg BM, Hennesse TC, Dougherty PM. 1990. Water relations of loblolly pine trees in southeastern Oklahoma following precommercial thinning. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(9): 1508 - 1513.
- Daley MJ, Phillips NG. 2006. Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiology*, 26(4): 411 - 419.
- Dalla Tea F, Jokela E. 1992. Estimación del índice de área foliar en plantaciones de *Pinus elliottii* var *elliottii* y *Pinus taeda*. *Sistemas y Recursos Forestales*, 1(2): 123 - 136.
- Delzon S, Sartore M, Burlett R, Dewar R, Loustau D. 2004. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant Cell Environment*, 27(9): 1078 - 1087.
- Domec 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.
- Domec J, Warren JM, Meinzer FC, Brooks JR, Coulombe R. 2004. Native root embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia*, 14(1): 7 - 16.
- Donner B, Running S. 1986. Water stress response after thinning *Pinus contorta* stands in Montana. *Forest Science*, 32(3): 614 - 625.
- Donoso S, Ruiz F. 2001. Potencial hídrico y crecimiento de *Eucalyptus globulus* plantado a diferentes espaciamientos en la Provincia de Huelva, España. *Bosque*, 22(1): 37 - 44.

- Dougherty PM, Hennessey TC, Zarnoch SJ, Stenberg PT, Holeman, RT, Wittwer RF. 1995. Effects of stand development and weather on monthly leaf biomass dynamics of a loblolly pine (*Pinus taeda* L.) stand. *Forest Ecology and Management*, 72 (2-3): 213 - 227.
- Dougherty M, Whitehead D, Vose J. 1994. Environmental influences on the phenology of pine. *Ecological Bulletins*, 43(1): 64 - 75.
- Duarte J, Ahrens S. 2003. Efeito da desrama sobre a espessura e a densidade da Madeira dos anéis de crescimento de *Pinus taeda* L. *Boletim de Pesquisa Florestal*, (46): 47 - 56.
- Eamus D, Jarvis P. 1989. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Advances in Ecology Research*, 19(1): 1 - 55.
- Ewers BE, Mackay DS, Samanta S. 2007. Interannual consistency in canopy stomatal conductance control of leaf water potential across seven trees species. *Tree Physiology*, 27(1): 11 - 24.
- Ewers B, Oren R, Sperry J. 2000. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*. *Plant Cell and Environment*, 23(10): 1055 - 1066.
- Fassola, Fahler, Ferrere, Alegranza. 1999. Estudio del rendimiento de madera libre de nudos y variables que la determinan en rodales podados de pino taeda. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 31(1): 121 - 138.
- Ford C, Goranson C, Mitchell R, Will R, Teskey R. 2004a. Diurnal and seasonal variability in the radial distribution of sap flow: predicting total stem flow in *Pinus taeda* trees. *Tree Physiology*, 24(9): 951 - 960.
- Ford D, McGuire M, Mitchell R, Teskey R. 2004b. Assessing variation in the radial profile of sap flux density in *Pinus* species and its effect on daily water use. *Tree Physiology*, 24(39): 241 - 249.
- Franks PJ, Drake PL, Froend RH. 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.

- Gatch J, Harrington T, Castlberry J. 2002. LAI-2000, accuracy, precision and application to visual estimation of leaf area index of loblolly pine. En: Biennial Southern Silvicultural Research Conference. (11th, Knoxville, TN, USA). Proceedings. Asheville, NC, USDA Forest Service, Southern Research. pp 77 - 78.
- Gauthier MM. 2008. Morphological and physiological responses of fine hardwood tree species to plantation thinning. Purdue University, Indiana. [En línea]. 14 octubre 2011. <http://docs.lib.purdue.edu/dissertations/AAI3373139>.
- Gholz HL, Vogel SA, Cropper WP, McKelvey K, Ewel KC, Teskey RO, Curran P. 1991. Dynamics of canopy structure and light interception in *Pinus elliottii* stands, North Florida. *Ecological Monographs*, 61(1): 33 - 51.
- Ginn S, Seiler J, Cazell B, Kreh R. 1991. Physiological and growth responses of eight-year-old loblolly pine stands to thinning. *Forest Science*, 37(4): 1030 - 1040.
- González-Benecke C, Martin T. 2010. Water availability and genetic effects on water relations of loblolly pine (*Pinus taeda*) stands. *Tree Physiology*, 30(3): 376 - 392.
- Gough C, Seiler J, Johnsen K, Sampson D. 2004. Seasonal photosynthesis in fertilized and non-fertilized loblolly pine. *Forest Science*, 50(1): 1 - 9.
- Granier A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 3(4): 309 - 320.
- Gravatt DA, Chambers JL, Barnett JP. 1997. Temporal and spatial patterns of net photosynthesis in 12-year-old loblolly pine five growing seasons after thinning. *Forest Ecology and Management*, 97(1):73 - 83.
- Gyenge J, Fernández M, Schlichter T. 2010. Effect of stand density and pruning on growth of ponderosa pine in NW Patagonia, Argentina. *Agorforestry Systems*, 78(3): 233 – 241.
- Gyenge J, Fernández M, Schlichter T. 2009a. Water flux and canopy conductance of natural versus planted forests in Patagonia, South America. *Trees*, 23(2): 415 - 427.

- Gyenge J, Fernández M, Schlichter T. 2009b. Effect of pruning on branch production and water relations in widely spaced ponderosa pines. *Agorforestry Systems*, 77(3): 223 - 225.
- Hacke U, Sperry J, Ewers B, Ellsworth D, Schäffer K, Oren R. 2000. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia*, 124(4): 495 - 505.
- Hebert M, Jack SB. 1998. Leaf area index and site water balance of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) across a precipitation gradient in East Texas. *Forest Ecology and Management*, 105(1): 273 - 282.
- Hubbard R, Ryan M, Stiller V, Sperry J. 2001. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant Cell and Environment*, 24(1): 113 - 121.
- Hubbard RM, Bond BJ, Ryan MG. 1999. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*, 19(3): 165 - 172.
- Hultine KR, Scott RL, Cable WL, Goodrich DC, Williams DG. 2004. Hydraulic redistribution by a dominant, warm-desert phreatophyte: seasonal patterns and responses to precipitation pulses. *Functional Ecology*, 18(4): 530 - 538.
- Hurrell J, Bazzano D. 2007. *Plantas de la Argentina, pinos ornamentales y forestales*. Buenos Aires: LOLA. 239 p.
- Liames JS, Congalton R, Pilant A, Lewis T. 2008. Validation of an Integrated Estimation of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) Leaf Area Index (LAI) Using Two Indirect Optical Methods in the Southeastern United States. *Southern Journal of Applied Forestry*, 32(3): 101 - 110.
- InfoStat. 2008. *Manual del usuario versión 2008*. Córdoba: Brujas. 336 p.
- INIA (Instituto de Investigación Agropecuaria). 2010. Banco de datos agroclimáticos [En línea]. 4 mayo 2010. <http://www.inia.org.uy/online/site/106798I1.php>.
- Jackson R, Sperry J, Dawson T. 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science*, 5(11): 1360 - 1385.
- Kavanagh K, Pangle R, Schotzk AD. 2007. Nocturnal transpiration causing disequilibrium between soil and stem predawn water potential in mixed conifer forests of Idaho. *Tree Physiology*, 27(4): 621 - 629.

- Keller A, Fassola H, Pachas N. 2004. Efecto de la poda y raleo sobre el crecimiento de *Pinus taeda* L. A los 11 años de edad en el Departamento de Iguazú, Misiones. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, (3): 103 - 118.
- Kinerson RS, Higginbotham RC, Chapman RC. 1974. The dynamics of foliage distribution within a forest canopy. *Journal of Applied Ecology*, 11(1): 347 - 353.
- Kozlowski T, Pallardy S. 1997. Growth control in woody plants. San Diego: Academic Press Inc. 641 pp.
- Kumar P, Hallgren S, Enstone D, Peterson C. 2007. Root anatomy of *Pinus taeda* L.: seasonal and environmental effects on development in seedlings. *Trees*, 21(6): 693 - 706.
- Lambers H, Pons T. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Berlin: Springer. 604 p.
- Larcher W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. Berlin: Springer. 513 p.
- Lawlor D.W. 1995. Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany*, 46(special issue): 1449 - 1461.
- Magnani F, Mencuccini M, Grace J. 2000. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant Cell and Environment* 23(3): 251 - 263.
- Martin T. 2000. Winter season tree sap flow and stand transpiration in an intensively-managed loblolly and slash pine plantation. In: *Frontiers of Plant Physiology*. [En línea]. 6 mayo 2011. <http://sfrc.ufl.edu/faculty/martin/Martin%202000.pdf>.
- Martínez-Vilalta J, Sala A, Piñol J. 2004. The hydraulic architecture of Pinaceae -a review. *Plant Ecology*, 171(1-2): 3 - 13.
- Martínez-Vilalta J, Piñol J. 2003. Limitantes hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. *Ecosistemas*, 12(1): 1 - 7.
- McCulloh KA, Sperry JS. 2005. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology*, 25(3): 257 - 267.
- McCutchan H, Shackel KA. 1992. Stem-water potential as a sensitive indicator of water stress in prune trees (*Prunus domestica* L. cv. French). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 117(4): 607 - 611.
- Medhurst JL, Pinkard EA, Beadle CL, Worledge D. 2006. Photosynthetic capacity increases in *Acacia melanoxylon* following form

- pruning in a two-species plantation. *Forest Ecology and Management*, 233(2-3): 250 - 259.
- Meier CE, Newton RJ, Puryear JD, Sen S. 1992. Physiological responses of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings to drought stress: osmotic adjustment and tissue elasticity. *Journal of Plant Physiology*, 140(6): 754 - 760.
- Meinzer FC. 1993. Stomatal control of transpiration. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(8):289 - 294.
- Mierowska A, Keutgen N, Huysamer M, Smith V. 2001. Photosynthetic acclimation of apple spur leaves to summer-pruning. *Scientia Horticulturae*, 92(1): 9 - 27.
- Molfino. 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. Colonvade S. A. 24 p.
- Montagu KD, Kearney DE, Smith RG. 2003. The biology and silviculture of pruning planted eucalypts for clear wood production-a review. *Forest Ecology and Management*, 179(1-3): 1 - 13.
- Munka C. 2010. Variación del índice de área foliar y de la evapotranspiración en *Pinus taeda* debido al manejo silvicultural. Tesis de maestría. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 78 p.
- Myers D, Thomas R, Delucia E. 1999. Photosynthetic response of loblolly pine (*Pinus taeda*) to experimental reduction of sink demand. *Tree Physiology*, 19(4-5): 235 - 242.
- Myneni RB, Nemani RR, Running SW. 1997. Estimation of global leaf area index and absorbed par using radiative transfer models. *IEE Transactions on Geoscience and remote Sensing*, 35(6): 1380 - 1393.
- Nardini A, Salleo S. 2000. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Trees*, 15(1): 14 - 24.
- Newton RJ, Sen S, Puryear JD. 1986. Free proline changes in *Pinus taeda* L. callus in response to drought stress. *Tree Physiology*, 1(3): 325 - 332.

- Olaf N. 2005. Simulation of the hydrological effects afforestation on the hydrologic behavior of a basin in the Tacuarembó River, Uruguay. Tesis de maestría. American Society of Agricultural and Biological Engineers, 50(2): 455 - 468.
- Oliveras I, Martínez-Vilalta J, Jiménez-Ortiz T, Lledó MJ, Piñol J. 2003. Hydraulic properties of *Pinus halepensis*, *Pinus pinea* and *Tetraclinis articulata* in a dune ecosystem of Eastern Spain. *Plant Ecology*, 169(1): 131 - 141.
- Oren R, Ellsworth DS, Johnsen KH, Phillips N, Ewers BE, Maier C, Schäfer KV, McCarthy H, Hendrey G, McNulty SG, Katul GG. 2001. Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature*, 411(6836): 469 - 472.
- Oren R, Ewers B, Todd P, Phillips N, Katul G. 1998. Water balance delineates the soil layer in which moisture affects canopy conductance. *Ecological Applications*, 8(4): 990 - 1002.
- Pallardy, S. 2007. *Physiology of woody plants*. San Diego: Academic Press. 454 p.
- Pangle L, Vose J.M, Teskey R.O. 2009. Radiation use efficiency in adjacent hardwood and pine forests in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management*, 257(3): 1034 - 1042.
- Pataki D, Oren R, Phillips N. 1998. Response of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. to stepwise reductions in leaf area. *Journal of Experimental Botany*, 49 (322): 871 - 878.
- Peterson J, Seiler J, Nowak S, Ginn S, Kreh R. 1997. Growth and physiological responses of young loblolly pine stands to thinning. *Forest Science*, 43(4): 529 - 534.
- Pinkard EA. 2002. Effects of pattern and severity of pruning on growth and branch development of pre-canopy closure *Eucalyptus nitens*. *Forest Ecology and Management*, 157(1-3): 217 - 230.
- Pinkard EA, Beadle CL, Davidson NJ, Battaglia M. 1998. Photosynthetic responses of *Eucalyptus nitens* (Deane and Maiden) Maiden to green pruning. *Trees*, 12(3): 119 - 129.

- Retzlaff WA, Blaisdell GK, Topa MA. 2001. Seasonal changes in water source of four families of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Trees Structure and Function*, 15(3): 154 - 162.
- Richardson DM, Rundel PW. 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. En: Richardson D.M. (Eds.). *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge: University Press. 535 p.
- 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(3): 371 - 378.
- Rodríguez G, Aldrete, A, Víctor A, González H, De Los Santos H, Gómez A, Fierros A. 2011. ¿Afectan los aclareos la acumulación de biomasa aérea en una plantación de *Pinus patula*? *Agrociencia (México)*, 45(6): 719 - 732.
- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ. 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell and Environment*, 29(3): 367 - 381.
- Sampson D, Albaugh K, Johnsen H, Allen HL, Zarnoch SJ. 2003. Monthly leaf area index estimates from point-in-time measurements and needle phenology for *Pinus taeda*. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(12): 2477 - 2490.
- Samuelson L, Johnsen K, Stokes T. 2004. Production, allocation, and stemwood growth efficiency of *Pinus taeda* L: stands in response to 6 years of intensive management. *Forest Ecology and Management*, 192(1): 59 - 70.
- SAS Institute, Inc. 2006. Base SAS® 9.1.3 Procedures Guide. Cary: SAS Institute Inc. 1480 p.
- Savé R, De Herralde F, Biel C. 2005. Aproximación al ciclo del agua en ecosistemas forestales. *Sistemas y Recursos Forestales* 14(3): 497 - 512.
- Schoettle A, Fahey T. 1994. Foliage and fine root longevity of pines. *Ecological Bulletins*, 43(1): 136 - 153.
- Schultz R. 1999. Loblolly- the pine for the twenty-first century. *New Forests*. 17(1-3): 71 - 88.
- Schulze ED, Kelliher FM, Körner C, Lloyd J, Leuning R. 1994. Relationship among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon

- assimilation rate and plant nitrogen nutrition: A global ecology scaling exercise. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1): 629 - 660.
- 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.
- Seiler JR, Johnson JD. 1988. Physiological and morphological responses of three half-sib families of loblolly pine to water-stress conditioning. *Forest Science*, 34(2): 487 - 495.
- Sellin A. 1999. Does pre-dawn water potential reflect conditions of equilibrium in plant and soil water status? *Acta oecologica*, 20(1): 51 - 59.
- Smith FW, Long JN. 2001. Age-related decline in forest growth: an emergent property. *Forest Ecology and Management*, 144(1-3): 175 - 181.
- Snyder KA, Richards JH, Donovan LA. 2003. Night-time conductance in C3 and C4 species: do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany*, 54(383): 861 - 865.
- Souza MP, Munhoz JS, Stape JL, Gonçalves AN. 2010. Caracterização da capacidade fotossintética do *Pinus taeda* e do *Pinus caribaea* var *hondurensis* sob diferentes tratamentos. [En línea]. 12 de noviembre 2010. <https://uspdigital.usp.br/siicusp/cdOnlineTrabalhoVisualizarResumo?numeroInscricaoTrabalho=2414&numeroEdicao=18>.
- Sperry JS. 2004. Coordinating stomatal and xylem functioning an evolutionary perspective. *New Phytologist*, 162(3): 568 - 570.
- Sperry J, Stiller V, Hacke, U 2003. Xylem Hydraulics and the Soil-Plant-Atmosphere Continuum: Opportunities and Unresolved Issues. [En línea] 20 julio 2009. <http://bioweb.biology.utah.edu/sperry/publications/agjournal%2003.pdf>.
- Sperry JS, Adler FR, Campbell GS, Comstock JP. 1998. Limitation of water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant Cell and Environment*, 21(4): 347 - 359.
- Sperry JS, Saliendra NZ, Pockman WT, Cochard H, Cruiziat P, Davis SD, Ewers FW, Tyree MT. 1996. New evidence for large negative xylem pressures and

- their measurement by the pressure chamber method. *Plant, Cell and Environment*, 19(4): 427 - 436.
- Stephen SO, Burgess M, Adams N, Turner D, White A, Chin K. Tree roots: conduits for deep recharge of soil water. 2001. *Oecologia*, 126(2): 158 - 165.
- Stogsdill W, Wittwer R, Hennessey C, Dougherty P. 1992. Water use in thinned loblolly pine plantations. *Forest Ecology and Management*, 50(3-4): 233 - 245.
- Stoneman GL, Crombie DS, Whitford K, Hingston FJ, Giles R, Portlock CC, Galbraith JH, Dimmock GM. 1996. Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (jarrah) stands in response to thinning and fertilization. *Tree Physiology*, 17(4): 267 - 274.
- Stöhr G, Emereciano D, J. 1987. Green pruning of *Pinus taeda* and its influence on growth in Paraná-Brazil. En: Simposio sobre silvicultura y mejoramiento genético de especies forestales (1º, 1987, Buenos Aires). Trabajos voluntarios. CIEF. pp 197 - 204.
- Taiz L, Zieger E. 2010. *Plant Physiology*. Sunderland: Sinauer. 792 p.
- Tang Z, Chambers J, Sword M. 2003. Seasonal photosynthesis and water relations of juvenile loblolly pine relative to stand density and canopy position. *Trees*, 17(5): 424 - 430.
- 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.
- Teskey RO, Will R. 1999. Acclimation of loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings to high temperatures. *Tree Physiology*, 19(8): 519 - 525.
- Teskey RO, Fites LA, Samuelson J, Bongarten C. 1986. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in *Pinus taeda* L. under different environmental conditions. *Tree Physiology*, 2(1-2-3): 131 - 142.
- Tissue DT, Thomas RB, Strain BR. 1997. Atmospheric CO₂ enrichment increases growth and photosynthesis of *Pinus taeda*: a four year experiment in field. *Plant Cell and Environment*, 20(9): 1123 - 1134.

- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. New York: Springer. 282 p.
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *International Association of Wood Anatomists Journal*, 15(4): 335 - 360.
- Tyree MT, Ewers FW. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(3): 345 - 360.
- Tyree MT, Sperry JS. 1988. Do plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology*, 88(3): 574 - 580.
- Vose JM, Dougherty P, Long JL, Smith FW, Gholz HL, Curran PJ. 1994. Factors influencing the amount and distribution of leaf area in pine stands. En: Gholz HL, Linder S, McMurtrie RE. (Eds.). *Environmental constraints on the structure of pine forest ecosystems: a comparative analysis*. Copenhagen: Munksgaard International. 102 - 114.
- Vose J, Hill A. 1988. Leaf area, stemwood growth and nutrition relationships in loblolly pine. *Forest Science*, 34(3): 547 - 563.
- Wang JR, Smard SW, Kimmins, JP. 1995. Physiological responses of birch to thinning in British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 73(1-3): 177 - 184.
- Waring RH, Running SW. 1998. *Forest Ecosystems: Analysis at multiple scales*. San Diego: Academic Press. 370 p.
- Whitehead D, Teskey RO. 1995. Dynamic response of stomata to changing irradiance in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Tree Physiology*, 15(4): 245 - 251.
- Will RE, Narahan NV, Shiver BD, Teskey RO. 2005. Effects of planting density on canopy dynamics and stem growth for intensively managed loblolly pine stands. *Forest Ecology and Management*, 205(1-3): 29 - 41.
- Will RE, Teskey O. 1999. Influence of rate of change in stomatal conductance to fluctuating irradiance on estimates of daily water use by *Pinus taeda* leaves. *Tree Physiology*, 19(11): 761 - 765.

- Xu M, Harrington TB. 1998. Foliage biomass distribution of loblolly pine as affected by tree dominance, crown size, and stand characteristics. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(6): 887 - 892.
- Youngblood A. 2010. Thinning and burning in dry coniferous forests of the western United States: effectiveness in altering diameter distribution. *Forest Science*, 56(1): 46 - 60.
- Zimmermann U, Menizer F, Bentrup FW. 1995. How does water ascend in tall trees and other vascular plants? *Annals of Botany*, 76(6): 545 - 551.

7. ANEXO

A continuación se presenta un artículo científico como parte de los requisitos para obtener el título de Magíster en Ciencias Agrarias (Facultad de Agronomía, UdelaR). El formato elegido corresponde a la revista Agrociencia (Uruguay) y las instrucciones para autores se encuentran disponibles en: <http://www.fagro.edu.uy/~agrociencia/index.php/directorio/about/submissions#author> Guidelines.

Efecto del manejo silvícola sobre el estado hídrico y crecimiento de *Pinus taeda* L. en el noreste de Uruguay

Gándara, José¹; Viega, Luis¹; Ross, Silvia¹, Bentancourt, Óscar².

¹Dpto. de Biología Vegetal. Facultad de Agronomía. Avda. Garzón 780. Montevideo. Uruguay.

²Dpto. de Biometría, Estadística y Computación. Facultad de Agronomía. Avda. Garzón 780. Montevideo. Uruguay.

Correo electrónico: jgandara@fagro.edu.uy

Resumen

El raleo y la poda modifican la disponibilidad de recursos y el crecimiento de las plantaciones forestales. El crecimiento depende del estado hídrico y de la actividad transpiratoria de los árboles. El objetivo del trabajo fue conocer los efectos del raleo y la poda sobre el potencial hídrico y crecimiento en un rodal de *Pinus taeda* L. En mayo/2008 se raleó (40%) y podó (50%) un rodal de 5 años en Tacuarembó (Uruguay, 31° 38'S, 55° 41'W) y se instalaron parcelas en dos zonas contrastantes. Se midió: potencial hídrico foliar, base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}), diámetro de referencia (D_{ap}) y altura de fuste cada 6 semanas entre julio/2008 y enero/2010. Se calculó: déficit de presión de vapor (D_{pv}), evapotranspiración relativa (ETR), tasa de crecimiento relativo (TCR) y gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w = \Psi_b - \Psi_{md}$). El manejo redujo el Ψ_b en otoño y el efecto duró más tiempo sobre suelos superficiales. El Ψ_{md} también disminuyó pero sobre suelos profundos (-2,51 vs -2,09 \pm 0,34 MPa) quizás, por una mayor actividad transpiratoria ($\Delta\Psi_w$). La correlación entre Ψ_b y Ψ_{md} fue lineal hasta $\Psi_b \sim -1,00$ MPa aunque no hubo asociación durante el mayor déficit de ETR. TCR y $\Delta\Psi_w$ se asociaron linealmente ($r = 0,75$) pero TCR fue más sensible al estrés hídrico. Los resultados sugieren que sobre suelos profundos el estrés postratamiento fue menor y la capacidad de crecimiento de los árboles fue mayor. Además, el manejo implicó un aumento del $\Delta\Psi_w$ durante el segundo año del estudio.

Palabras clave: pino taeda, potencial hídrico, crecimiento, raleo y poda.

Effects of silvicultural management on water status and tree growth on a *Pinus taeda* L. stand in Northeastern Uruguay

Summary

Thinning and pruning modify resource availability and growth of forest plantations. Growth depends on water status and tree transpiration rate. This study was designed to evaluate plant water status and growth after thinning and pruning in a stand of *Pinus taeda* L. A 5-year-old stand in Tacuarembó, Uruguay (31° 38'S, 55° 41'W) was thinned (40%) and pruned (50%) on May 2008, and experimental plots were installed at two contrasting sites (shallow soil vs. deep soil). Predawn (Ψ_{pd}) and midday (Ψ_{md}) needle water potential, diameter at breast height (Dbh) and stem height were measured every six weeks from July/2008 to January/2010. Vapor pressure deficit (V_{pd}), relative evapotranspiration (RET), water potential difference

($\Delta\Psi_w = \Psi_{pb} - \Psi_{md}$) and relative growth rate (RGR) were also calculated. Managed plots had lower Ψ_{pd} during fall season and treatment effects lasted longer on plots with shallow soils. Silvicultural management reduced Ψ_{md} on deeper-soil plots (-2.51 vs -2.09 ± 0.34 MPa) which may be due to higher transpiration rates ($\Delta\Psi_w$). Ψ_{pb} and Ψ_{md} were linearly correlated up to $\Psi_{pb} = -1$ MPa, but there was no relationship during the highest RET-deficit period (autumn/2009). RGR and $\Delta\Psi_w$ were linearly related ($r = 0.75$) but RGR was more sensitive to water stress. These results suggest that management stress was lower on deeper-soil plots and growth capacity was higher. Tree growth implied an increase of $\Delta\Psi_w$ that was reinforced by management throughout the second season.

Key words: loblolly pine, water potential, growth, thinning and pruning.

Introducción

El manejo silvícola modifica la disponibilidad de recursos y activa mecanismos de respuestas en *Pinus taeda* L. (Cregg *et al.* 1990; Gravatt *et al.*, 1997). El raleo aumenta la disponibilidad hídrica y la tasa transpiratoria (Cregg *et al.*, 1990) y en consecuencia, desciende el potencial hídrico foliar (Ψ_w). Estos efectos son más evidentes durante la emisión y expansión foliar (Tang *et al.*, 2003) y están asociados a características de sitio y posición en el dosel. Por otra parte, los efectos de la poda en *Pinus* no son tan claros ya que dependen de la especie y densidad de los rodales (Gyenge *et al.*, 2009).

El Ψ_w de mediodía refleja el estado hídrico cuando la demanda atmosférica es máxima, mientras que el Ψ_w base se correlaciona con el contenido de agua en el suelo. Ambos parámetros presentan variaciones estacionales (Tang *et al.*, 2003) debido a la sensibilidad de *P. taeda* al déficit de presión de vapor (Dpv), irradiancia y humedad del suelo (Martin 2000; Ford *et al.* 2004). Estos factores modifican el intercambio gaseoso y determinan el cierre completo de estomas entre -2 (Teskey *et al.* 1986) y -3 MPa (Richardson y Rundel, 1998). Por otro lado, el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) se correlaciona con la actividad transpiratoria y su dinámica estacional define el comportamiento frente a ciclos estacionales de temperatura y humedad (Franks *et al.*, 2007).

El raleo afecta el potencial hídrico y modifica la partición de biomasa. Así, aumenta la translocación de fotoasimilados hacia el fuste y se promueve el crecimiento diamétrico (Donner y Running, 1986; Fassola *et al.*, 1999; Donoso y Ruiz, 2001; Burkes *et al.*, 2003; Samuelson *et al.*, 2004; Gauthier, 2008; Youngblood, 2010; Rodríguez *et al.*, 2011). Sin embargo, esta respuesta depende de la intensidad del manejo (Stoneman *et al.*, 1996) y edad de los rodales. Ginn *et al.* (1991) observaron que el tratamiento intensivo reduce el Ψ_{md} en rodales jóvenes y posteriormente, aumenta el crecimiento en diámetro.

La poda modifica las relaciones hídricas y desencadena mecanismos de respuesta. En pino taeda, origina un aumento de la conductancia estomática (gs) y un descenso del Ψ_w acicular. En tal sentido, Pataki *et al.* (1998) observaron que la respuesta ocurre en las primeras horas posmanejo e implica un incremento del metabolismo acicular y eventualmente, del crecimiento. Sin embargo, en otras especies se reportó una disminución de gs y un aumento en la tasa de emisión foliar. La estrategia consiste en regenerar rápidamente el área foliar (Montagu *et al.*, 2003).

Los estudios existentes en *P. taeda* se refieren, principalmente, a condiciones ambientales controladas y han sido realizados en el sur de EEUU (Tang *et al.*, 2003). Sin

embargo, es importante estudiar los impactos del manejo en situaciones locales para caracterizar las plantaciones. El objetivo del presente estudio fue conocer los efectos de la primera intervención de raleo y poda sobre la dinámica del potencial hídrico (Ψ_b y Ψ_{md}) y tasa de crecimiento relativo (TCR) en un rodal del noreste de Uruguay.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El trabajo se realizó en el predio "El Cerro" de la empresa Weyerhaeuser Uruguay S. A. en Tacuarembó, Uruguay (31° 38'S, 55° 41'W). En 1999 se delimitaron cuencas pareadas para estudiar el impacto de la forestación sobre el régimen hídrico (Olaf, 2005; Chescheir *et al.*, 2006) y en julio de 2003 se implantó un rodal de *Pinus taeda* L. en una de ellas con 1000 árboles ha⁻¹ y un espaciamiento de 4 x 2,5 m. Los sitios 1 y 2 se localizaron en la parte más baja de la cuenca (150-180 msnm) sobre suelos profundos (1 m de espesor del horizonte A) de textura arenosa a arenoso-franca (70% arena) y buen drenaje. El sitio 3 se ubicó en la zona más elevada (200 msnm), sobre suelos superficiales (0,20 m de espesor del horizonte A) con textura areno-limosa (40% arena) y afloramientos basálticos. En mayo de 2008 se raleó el 40% de los árboles y se eliminó el 50% de copa de los individuos remanentes. En cada sitio se instalaron dos parcelas contiguas de 314 m², una sin intervenir (control) y otra con el manejo impuesto al rodal. En cada una se seleccionaron dos árboles por porte y aspecto general para efectuar las mediciones.

Trabajo de campo

En cada árbol se midió el potencial hídrico base (Ψ_b) (n = 2, r = 6) y mediodía (Ψ_{md}) (n = 2, r = 18) en fascículos de 1 año mediante cámara de presión (PMS Instrument Corp®, Corvallis, OR, USA) (Schölander *et al.*, 1965). El Ψ_b se tomó a 3 m de altura entre las 05:00-06:00 hs y el Ψ_{md} se midió en tres estratos (3, 5 y 7 m) entre las 12:30-17:00 hs. En el sitio 3 el Ψ_b se midió en dos estratos (3 y 5 m) por la menor altura de los árboles. Las mediciones se realizaron cada 6-8 semanas en las siguientes fechas: 23-24/07/08, 2-3/09/08, 16-17/10/08, 16-17/12/08, 4-5/02/09, 18-19/03/09, 15-16/05/09, 2-3/07/09, 7-8/08/09, 16-17/10/09 y 7-8/01/10. A partir de dicha información se calculó el potencial hídrico base y mediodía promedio por parcela y el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) como:

$$\Delta\Psi_w = \Psi_b - \Psi_{md} \quad (1)$$

Para la estimación del crecimiento se midió el diámetro de referencia (D_{ap}) y la altura de fuste (H_t) de los árboles seleccionados. Las medidas se tomaron con pértiga telescópica (centimetrada) y cinta diamétrica (milimetrada) en las mismas fechas de medición del potencial hídrico. Con esta información se calculó la tasa de crecimiento relativo (TCR) como:

$$TCR = \frac{V_n - V_{n-1}}{(V_{n-1}(T_n - T_{n-1}))} \cdot 100 \quad (2)$$

donde, V = volumen fustal y T = tiempo.

Información meteorológica

Se registró la información meteorológica diariamente (temperatura del aire, humedad relativa, precipitaciones, velocidad del viento y radiación solar) en una estación meteorológica automática (Campbell Scientific CR10X, Logan, UT, USA) próxima al rodal. Con esta información se calculó el déficit de presión de vapor (D_{pv}) (Allen, 1998) para el rodal y la evapotranspiración potencial (ET_0) y real (ET_{real}) por sitio para obtener la evapotranspiración relativa (ETR). La ETR permitió estimar el consumo de agua del tapiz y para estimarla se consideró a los sitios 1 y 2 en conjunto por su similitud. ET_0 se calculó mediante la ecuación de Penman Monteith-FAO como:

$$ET_0 = \frac{0,408\Delta(R_n - G) + \gamma(900/T + 273)u_2(e_s - e_a)}{\Delta + \gamma(1 + 0,34u_2)} \quad (3)$$

donde,

ET_0 - evapotranspiración del cultivo de referencia (alfalfa a 12 cm de altura) (mm mes^{-1}).

R_n - radiación neta en la superficie del cultivo ($\text{MJ m}^{-2} \text{mes}^{-1}$).

G - calor sensible desde la superficie al interior del suelo ($\text{MJ m}^{-2} \text{mes}^{-1}$).

u_2 - velocidad del viento media mensual medida a 2 m de altura (m s^{-1}).

e_s - presión de vapor a saturación (KPa).

e_a - presión de vapor actual del aire (KPa).

Δ - pendiente de la curva temperatura vs presión de vapor a saturación ($\text{KPa } ^\circ\text{C}^{-1}$).

γ - constante psicrométrica del aire ($\text{KPa } ^\circ\text{C}^{-1}$).

T - temperatura del aire a 2 m de altura ($^\circ\text{C}$).

La ET_{real} se estimó mediante el método de balance hídrico, considerando láminas de agua de 60 mm (sitios 1 y 2) y 12 mm (sitio 3). Finalmente, se obtuvo ETR:

$$ETR = (1 - [ET_{real}/ET_0]) \quad (4)$$

Análisis estadístico

El análisis se realizó mediante el estudio de modelos lineales generales (MLG) para series de tiempo, asumiendo autocorrelación SP-POW (criterio de Akaike modificado, AICC). En el ANAVA se consideró al sitio como bloque, al árbol como repetición y las medias se contrastaron mediante tests de Tukey-Kramer y DMS ($p < 0,05$). Además, se estudió la asociación entre Ψ_b y Ψ_{md} mediante regresión y análisis de polinomios segmentados (procedimiento NLIN). La información se procesó con los paquetes SAS 9.1.3 (SAS Institute, Cary, NC, USA) e InfoStat 2008 (Grupo InfoStat, FCA, Argentina) y el MLG propuesto fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + \text{sitio}_i + \text{tratamiento}_j + \text{fecha}_k + E_{ijk} + (\text{sitio} * \text{tratamiento})_{ij} + (\text{tratamiento} * \text{fecha})_{jk} + E_{ijkl} + (\text{sitio} * \text{tratamiento} * \text{fecha})_{ijk} + E_{ijklm}$$

Los modelos específicos fueron:

Modelo 1

$$\Psi(b, md) = \Psi(b, md)_i + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{fecha} + \text{sitio} * \text{tratamiento} * \text{fecha} + E$$

Modelo 2

$$TCR = TCR_i + \text{sitio} + \text{tratamiento} + \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{sitio} + E$$

Resultados

Demanda atmosférica

Existió déficit continuo de ETR entre noviembre/2008 y abril/2009, con máximos en abril (0,95 mm). Al inicio del período, los valores fueron mayores en el sitio 3 pero luego no hubieron diferencias entre sitios (Cuadro 1).

Cuadro 1. Déficit de evapotranspiración relativa mensual (ETR) entre julio/2008 y enero/2010 en el Establecimiento Forestal "La Corona" (Tacuarembó).

Mes	Déficit de ETR (mm)	
	Sitios 1 y 2	Sitio 3
Julio/08	0,00	0,00
Agosto/08	0,00	0,00
Setiembre/08	0,06	0,18
Octubre/08	0,00	0,00
Noviembre/08	0,28	0,46
Diciembre/08	0,01	0,01
Enero/09	0,64	0,73
Febrero/09	0,26	0,28
Marzo/09	0,60	0,61
Abril/09	0,95	0,95
Mayo/09	0,00	0,00
Junio/09	0,00	0,00
Julio/09	0,002	0,01
Agosto/09	0,01	0,02
Setiembre/09	0,00	0,00
Octubre/09	0,00	0,00
Noviembre/09	0,00	0,00
Diciembre/09	0,00	0,00
Enero/10	0,05	0,16

Potencial hídrico base (Ψ_b)

De acuerdo al modelo planteado (1) ($R^2 = 0,95$) hubo efectos altamente significativos de la fecha, tratamiento*fecha y sitio*tratamiento*fecha. Si bien hubo efecto de sitio y tratamiento, no existió interacción entre ambos (Cuadro 2). En los sitios 1 y 2 (suelos profundos) el Ψ_b fue mayor ($-0,65 \pm 0,13$ MPa) que en el sitio 3 (suelos superficiales) ($-0,74 \pm 0,15$ MPa). En términos estacionales, los máximos se observaron en invierno (2008) y los mínimos en otoño (2009). Las parcelas manejadas presentaron menor Ψ_b en otoño (marzo y mayo/09) con diferencias entre sitios. En el sitio 3, este efecto se observó en ambos meses pero en los otros sitios ocurrió únicamente en marzo (Cuadro 3).

Cuadro 2. Resultados del ANAVA para el MLG formulado para potencial hídrico base (Ψ_b) con una probabilidad de significancia $p < 0,05$.

Efecto	Grados de libertad	Valor de F	Valor $p < F$	% CV explicado por efecto
sitio	2	6,02	0,0364	---
tratamiento	1	8,05	0,0294	1,49
fecha	10	133,89	$< 0,0001$	83,60
sitio*tratamiento	2	2,79	0,1389	---
tratamiento*fecha	10	5,95	$< 0,0001$	3,73
sitio*tratamiento*fecha	40	3,67	$< 0,0001$	1,50

Cuadro 3. Potencial hídrico base promedio (Ψ_b) (MPa) por sitio y tratamiento entre julio/2008 y enero/2010. Letras distintas indican diferencias entre meses (columnas) y tratamiento (filas). El contraste de medias se realizó mediante Tukey, $p < 0,05$ (Error estándar = 0,08 MPa).

Sitio	Tratamiento	Fecha										
		Jul-08	Set-08	Oct-08	Dic-08	Feb-09	Mar-09	May-09	Jul-09	Ago-09	Oct-09	Ene-10
1	raleo y poda	-0,13	-0,53	-0,47	-0,42	-0,70	-1,36b	-1,42b	-0,63	-0,70	-0,90	-0,80
	control	-0,18	-0,51	-0,29	-0,35	-0,47	-0,83a	-1,73c	-0,55	-0,71	-0,94	-0,88
2	raleo y poda	-0,13	-0,61	-0,57	-0,42	-0,70	-1,20b	-1,10a	-0,61	-0,57	-0,75	-0,78
	control	-0,14	-0,55	-0,50	-0,35	-0,47	-0,91a	-1,54bc	-0,63	-0,51	-0,83	-0,82
3	raleo y poda	-0,30	-0,62	-0,47	-0,31	-0,84	-1,80c	-1,36c	-0,57	-0,75	-0,90	-0,66
	control	-0,27	-0,56	-0,29	-0,29	-0,80	-1,16b	-1,16b	-0,58	-0,58	-0,80	-0,77
	Promedio	-0,19a	-0,56bc	-0,43b	-0,36c	-0,66c	-1,21e	-1,38f	-0,60c	-0,64c	-0,85d	-0,79d
	D.E.	0,04	0,09	0,08	0,08	0,11	0,24	0,23	0,14	0,09	0,10	0,12
	C.V. (%)	23,47	15,74	18,07	21,96	17,24	19,75	16,45	23,08	14,06	11,76	14,82

Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md})

El modelo (2) ($R^2 = 0,96$) arrojó efectos significativos de fecha, tratamiento y de la triple interacción sitio*tratamiento*fecha (Cuadro 4). El curso estacional fue similar al Ψ_b . Los valores del Ψ_{md} fueron mayores en invierno-primavera (julio-diciembre/08) y menores en otoño (marzo-mayo/09). Sin embargo, existieron diferencias entre años. Durante invierno-primavera/08 el Ψ_{md} fue superior a igual período del año siguiente ($-0,47 \pm 0,08$ vs $-1,35 \pm 0,14$ MPa) y en el primer verano (2009) fue mayor al segundo (2010) (Cuadro 3). El tratamiento silvícola también redujo el Ψ_{md} durante el otoño y este efecto se observó en el sitio 2 ($-2,51$ vs $-1,51 \pm -0,56$ MPa del control) (Cuadro 5). La altura no se incluyó en el ANAVA por su bajo ajuste al modelo ($p < 0,05$).

Cuadro 4. Resultados del ANAVA para el MLG formulado para potencial hídrico mediodía (Ψ_{md}) con una probabilidad de significancia $p < 0,05$.

Efecto	Grados de libertad	Valor de F	Valor p<F	% CV explicado por efecto
sitio	2	1,03	0,3786	----
tratamiento	1	20,10	0,0003	16,52
fecha	10	113,59	<0,0001	80,30
sitio*tratamiento	2	0,09	0,9132	----
tratamiento*fecha	10	1,30	0,2616	----
sitio*tratamiento*fecha	38	2,51	0,0025	0,26

Cuadro 5. Potencial hídrico mediodía promedio (Ψ_{md}) (MPa) por sitio y tratamiento entre julio/2008 y enero/2010. Letras distintas indican diferencias entre fechas (columnas) y tratamiento (filas). El contraste de medias se realizó mediante Tukey, $p < 0,05$ (Error estándar = 0,08 MPa).

Sitio	Tratamiento	Fecha										
		Jul-08	Set-08	Oct-08	Dic-08	Feb-09	Mar-09	May-09	Jul-09	Ago-09	Oct-09	Ene-10
1	raleo y poda	--	-0,51	-0,63	-0,61	-1,16	-2,12c	-2,01	-0,99	-0,95	-1,75	-1,95
	control	--	-0,38	-0,41	-0,53	-0,82	-1,92bc	-1,96	-0,79	-0,77	-1,76	-1,69
2	raleo y poda	-0,26	-0,59	-0,57	-0,61	-0,89	-2,51c	-1,99	-1,00	-0,95	-1,59	-1,83
	control	-0,26	-0,48	-0,50	-0,53	-0,68	-1,51a	-1,96	-0,70	-0,92	-1,50	-1,68
3	raleo y poda	-0,39	-0,63	-0,56	-0,45	-1,82	-2,09bc	-1,75	-0,96	-1,11	-1,62	-2,03
	control	-0,34	-0,53	-0,45	-0,37	-1,57	-1,75ab	-1,76	-0,72	-0,92	-1,29	-1,75
	Promedio	-0,31a	-0,53a	-0,52a	-0,52a	-1,16c	-1,98e	-1,93e	-0,86b	-0,94b	-1,59d	-1,83e
	D.E.	0,06	0,10	0,08	0,09	0,45	0,34	0,12	0,14	0,11	0,18	0,14
	C.V. (%)	20,47	18,22	15,82	18,10	39,10	17,32	6,12	16,16	11,57	11,05	7,86

Relación entre Ψ_b y Ψ_{md}

La correlación entre Ψ_b y Ψ_{md} fue elevada, tanto en parcelas intervenidas ($r = 0,73$) como en las parcelas control ($r = 0,80$). Ambas variables se asociaron linealmente entre $0 > \Psi_b > -0,988$ ($R^2 = 0,74$, $p < 0,0001$) pero a valores inferiores, el Ψ_{md} se mantuvo relativamente constante ($-1,5 < \Psi_{md} < -2,0$ MPa) (Figura 1). Este comportamiento se observó en los 3 sitios y no fue afectado por el manejo.

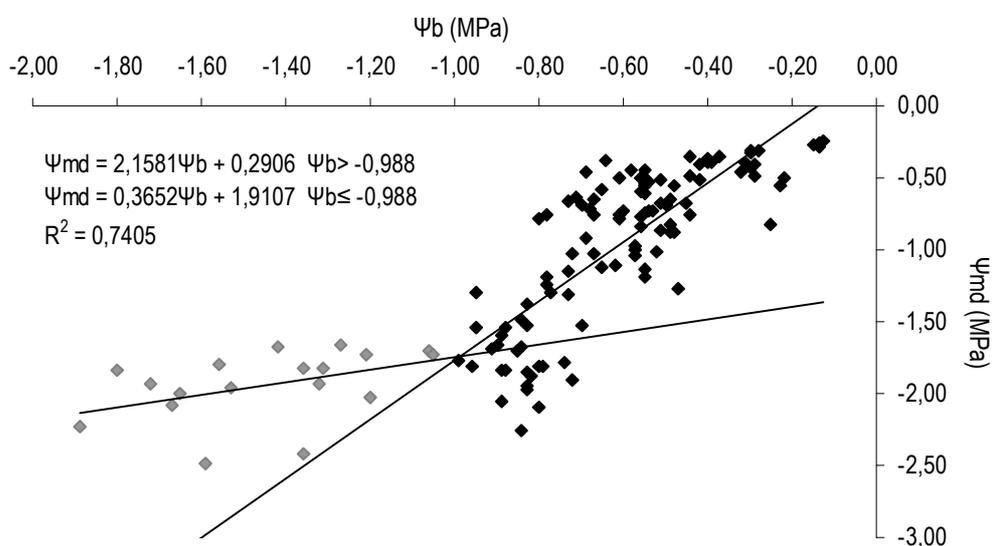


Figura 1. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) entre julio/2008 y enero/2010 en parcelas con manejo y control. Se indican funciones obtenidas y grado de ajuste del modelo.

La relación entre Ψ_b y Ψ_{md} varió durante el estrés hídrico. En el período comprendido entre febrero y mayo/2009 la asociación fue lineal entre $0 > \Psi_b > -0,833$ ($R^2 = 0,79$, $p < 0,0001$) (Figura 2) pero entre marzo-mayo no hubo asociación entre estas variables ($R^2 = 0,02$) (Figura 3).

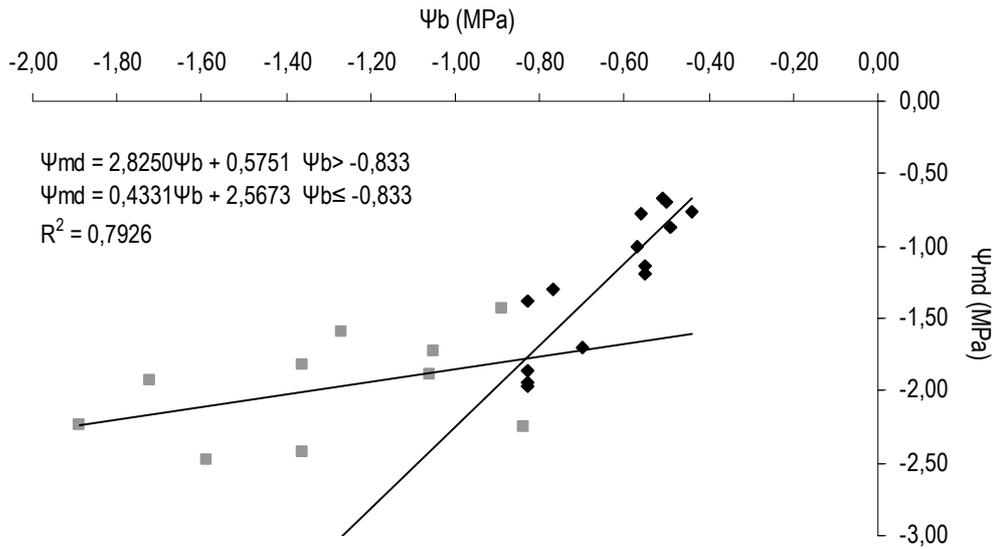


Figura 2. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) para las parcelas control y manejadas entre febrero-marzo/2009. Se indican funciones y grado de ajuste del modelo.

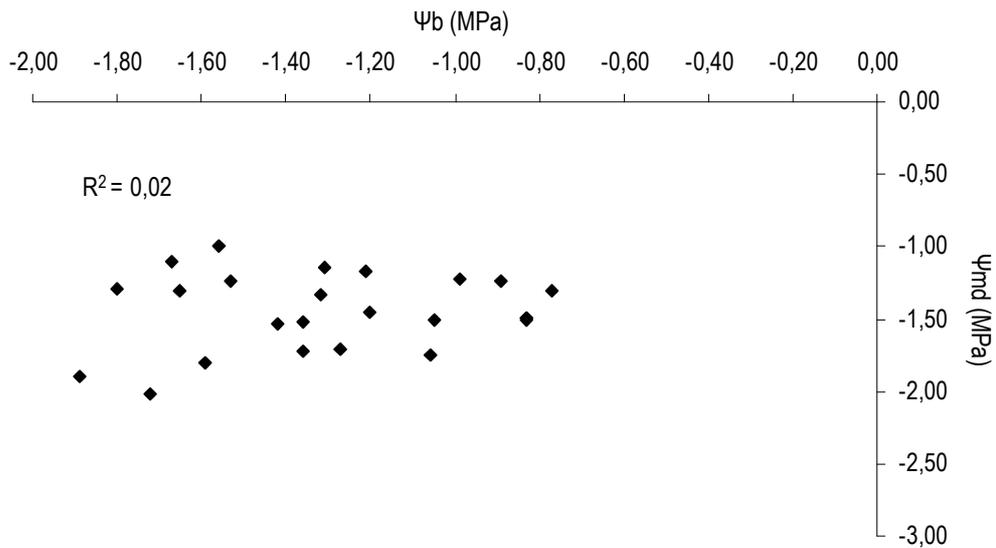


Figura 3. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) para las parcelas control y manejadas entre marzo-mayo/2009.

Gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) y tasa de crecimiento relativo (TCR)

El manejo incrementó el $\Delta\Psi_w$ a partir del otoño (mayo/09) en los tres sitios y su dinámica fue descrita por las siguientes funciones polinómicas (Figura 4).

En parcelas manejadas:

$$\Delta\Psi \text{ (MPa)} = -0,0003x^6 + 0,0094x^5 - 0,1262x^4 + 0,7986x^3 - 2,405x^2 + 3,175x - 1,3238 \quad (R^2 = 0,98).$$

En parcelas control:

$$\Delta\Psi \text{ (MPa)} = -0,0003x^6 + 0,0105x^5 - 0,1394x^4 + 0,8766x^3 - 2,6518x^2 + 3,5713x - 1,5747 \quad (R^2 = 0,95).$$

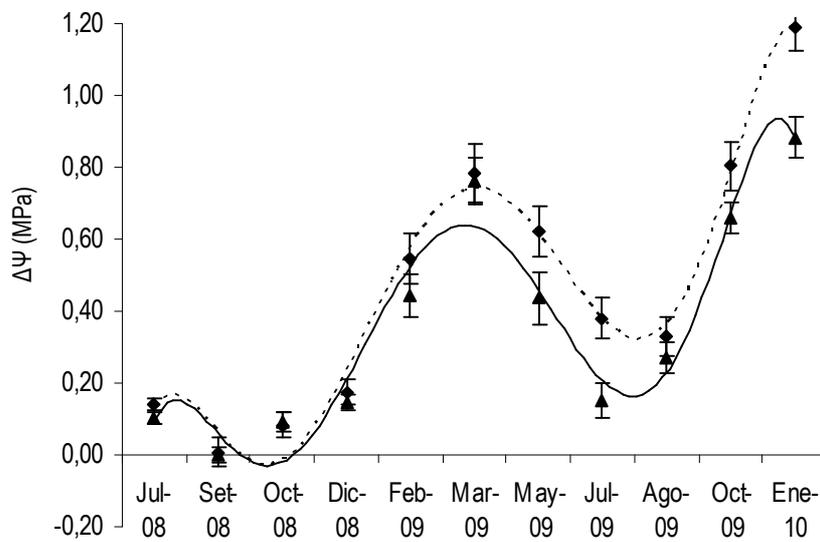


Figura 4. Gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) (promedio \pm error estándar) en parcelas con manejo (línea punteada) y control (línea continua) de los tres sitios entre julio/2008 y enero/2010.

El curso estacional de TCR y $\Delta\Psi_w$ fue similar y ambas variables se asociaron linealmente ($r = 0,75$) según: $TCR = 0,056(\Delta\Psi_w) + 0,0756$. Los árboles crecieron a mayores tasas en primavera-verano y esto se correspondió con aumentos del $\Delta\Psi_w$, excepto entre julio y octubre/08. Durante el déficit hídrico TCR y $\Delta\Psi_w$ variaron de forma inversa. Es decir, la tasa de crecimiento relativo disminuyó mientras que el gradiente de potencial hídrico aumentó. Durante el segundo año (julio/09-enero/2010) la dinámica de ambos parámetros fue similar (Figura 5).

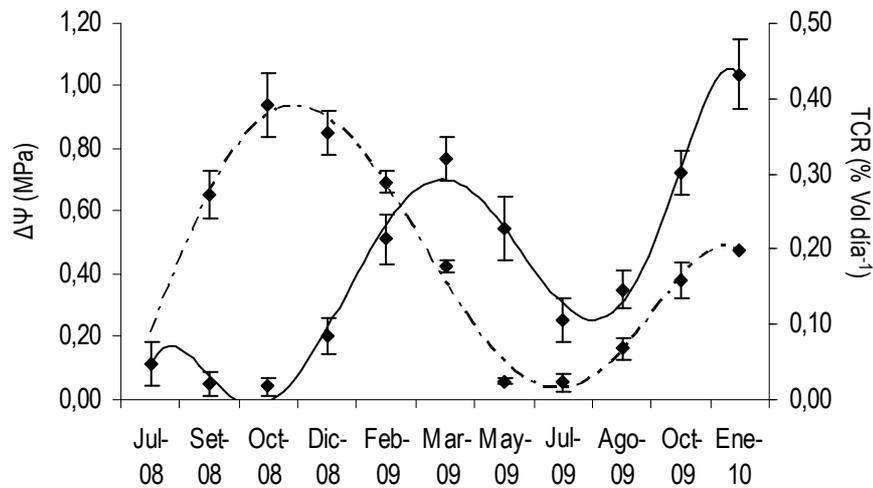


Figura 5. Tasa de crecimiento relativo (TCR) (línea punteada) y gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) (línea continua) por parcela (promedio \pm error estándar) de los tres sitios entre julio/2008 y enero/2010. Los datos corresponden a parcelas con manejo y control.

Discusión

El potencial hídrico (Ψ_b y Ψ_{md}) mostró un patrón estacional similar al Dpv y fue afectado por sitio y manejo. La actividad transpiratoria (inferida por el $\Delta\Psi_w$) y la tasa de crecimiento relativo también mostraron un ciclo estacional. A continuación se discuten los resultados para cada parámetro.

Potencial hídrico base

El Ψ_b es un indicador del contenido de agua del suelo (Franks *et al.*, 2007) y depende en gran medida de la evapotranspiración del tapiz. La fecha explicó la mayor parte (83%) de la variabilidad del parámetro y los valores siguieron el curso del Dpv. Durante el período de mayor estrés hídrico (deficiencias de ETR) el Ψ_b fue mínimo. Es probable, que las escasas precipitaciones (150 mm de febrero - abril) y la elevada demanda atmosférica determinaran un descenso del contenido hídrico del suelo que redujo el Ψ_b . Este comportamiento se observó en los tres sitios y fue independiente del manejo.

También existió un leve déficit de ETR en invierno/09 que se reflejó en un descenso del Ψ_b (Cuadro 3). Posiblemente, la sensibilidad de la especie al Dpv (Martin, 2000) incrementó la actividad transpiratoria y en consecuencia redujo la humedad del suelo. Tang *et al.* (2003) observaron un comportamiento similar en EEUU ya que en inviernos poco rigurosos el pino taeda alcanza altas tasas de intercambio gaseoso.

El manejo redujo el Ψ_b durante el déficit hídrico y este efecto fue más prolongado (2 meses) en suelos superficiales (Cuadro 3). Quizás, en suelos profundos la redistribución hidráulica mantuvo la humedad dado su espesor (aprox. 1,20 m) y porosidad (60 - 70% arena). Domec *et al.* (2010) reportaron que este proceso afecta significativamente el Ψ_b en rodales adultos y contribuye en gran medida (30 - 50%) a la transpiración diurna.

No obstante lo anterior, el valor del Ψ_b no representa necesariamente al Ψ_w del suelo. En leñosas el equilibrio entre ambos puede retrasarse y alcanzarse después del alba (Sellin,

1999; Bucci *et al.*, 2004). Uno de los mecanismos que explican este defasaje es el fenómeno de "transpiración nocturna". Este proceso se debe al cierre incompleto de estomas que es frecuente en noches con elevados Dpv, principalmente en coníferas (Snyder *et al.*, 2003; Bucci *et al.*, 2004; Daley y Phillips, 2006; Kavanagh *et al.* 2007). En numerosas especies, la apertura nocturna de estomas puede alcanzar el 33% de los valores diurnos y esto determina tasas transpiratorias significativas (15 - 20% de las diurnas) (Daley y Phillips 2006; Pallardy 2007). Eventualmente, este proceso contribuyó al descenso del Ψ_b en todos los sitios.

Potencial hídrico mediodía

El Ψ_{md} presentó una dinámica consistente con el Dpv, es decir, durante la mayor demanda atmosférica el Ψ_{md} disminuyó (Cuadro 5). Los mínimos ocurrieron durante el mayor déficit de ETR (otoño/09) y estarían determinados por un aumento de la actividad transpiratoria ($\Delta\Psi_w$). A su vez, este incremento fue mayor en las parcelas manejadas sobre suelos profundos (Cuadro 5). En estos sitios, habrían operado mecanismos que promovieron la absorción de agua como por ejemplo, aumentos en la relación raíz/hoja y conductividad hidráulica del xilema, incrementando la profundidad de arraigamiento (Hacke *et al.*, 2000). Por el contrario, en suelos superficiales el $\Delta\Psi_w$ fue menor y esto sugiere un mayor control de la apertura estomática lo que indicaría mayor estrés (Mc Cullogh y Sperry, 2005).

El Ψ_{md} disminuyó linealmente en la medida que el Ψ_b se redujo hasta $\Psi_b \sim -1$ MPa, mientras que a valores inferiores de Ψ_b el descenso del Ψ_{md} ocurrió a tasas inferiores. Sin embargo, durante el mayor déficit de ETR no hubo asociación entre estos parámetros y el Ψ_{md} se aproximó a -2 MPa (Figura 1 - 3). En pino taeda, Teskey *et al.* (1986) observaron que estos valores del Ψ_{md} indican el cierre completo de estomas y la respuesta estaría asociada con un mecanismo que evita la cavitación masiva (Tyree y Sperry, 1988; Nardini y Salleo, 2000). En pino marítimo (*P. pinaster*) la apertura de estomas y la conductividad hidráulica disminuyen drásticamente cuando el Ψ_{md} se aproxima a -1 MPa (Ripullone *et al.*, 2007), de este modo se evita la embolia generalizada y daños en el xilema.

La altura no afectó el Ψ_{md} porque los fascículos se ubicaron a diferentes distancias del fuste. En tales condiciones, es probable que las resistencias al flujo hídrico determinarían un gradiente del Ψ_{md} en sentido horizontal en lugar de vertical (Richter, 1973; citado por Pallardy 2007).

Crecimiento y gradiente de potencial hídrico

En términos estacionales, $\Delta\Psi_w$ mostró un patrón isohidrodinámico en lugar de un comportamiento isohídrico. Es decir, el $\Delta\Psi_w$ permaneció relativamente constante en ciclos de humedad, temperatura y Dpv (Figura 4). Este comportamiento fue reportado por Franks *et al.* (2007) en *Eucalyptus gomphocephala* y supone una regulación de la apertura estomática en función del $\Delta\Psi_w$. La base del mecanismo radica en aumentar la conductancia hidráulica en las raíces para alcanzar tasas transpiratorias que permitan un crecimiento continuo, especialmente en zonas con sequías estacionales.

La tasa de crecimiento relativo y el gradiente de Ψ_w se correlacionaron positivamente. La excepción ocurrió entre julio y octubre/08 ya que TCR aumentó mientras que el $\Delta\Psi_w$ permaneció constante. Sin embargo, esto no significa que la actividad transpiratoria (E) haya sido menor al resto de las fechas. Cabe señalar, que E depende directamente de la

conductancia hidráulica del árbol (K_h) y del $\Delta\Psi_w$, e inversamente del D_{pv} . Por lo tanto, si el D_{pv} no varía, los incrementos de K_h pueden determinar aumentos de E aunque el $\Delta\Psi_w$ permanezca constante (Bond y Kavanagh 1999, Tyree y Ewers 1991). Esta situación es frecuente en suelos húmedos (elevados Ψ_b) y explicaría el defasaje entre TCR y $\Delta\Psi_w$ en la primavera/08.

Durante el déficit hídrico operan limitantes hidráulicas que reducen la actividad transpiratoria y la tasa de crecimiento de los rodales (Magnani *et al.*, 2000; Delzon *et al.*, 2004; Ryan *et al.*, 2006). Probablemente, en verano-otoño/09 la actividad transpiratoria sostuvo principalmente a la brotación de otoño en detrimento del crecimiento del fuste y por lo tanto, TCR se redujo. Una vez superado el estrés, TCR aumentó aunque los valores fueron inferiores al año anterior (Figura 5).

Conclusiones

El raleo y la poda redujeron el potencial hídrico durante el período de mayor estrés y el efecto fue más duradero en suelos superficiales. En este lapso, la actividad transpiratoria probablemente se incrementó, aunque en el sitio más limitante habrían operado mecanismos que no evitaron la disminución del contenido de agua del suelo (Ψ_b). Los resultados sugieren que sobre suelos profundos el estrés posmanejo fue menor y la capacidad de crecimiento de los árboles fue mayor. Si bien el manejo no modificó la tasa de crecimiento, en las parcelas intervenidas se infirió una mayor actividad transpiratoria durante el segundo año del estudio.

Agradecimientos

A Weyerhaeuser-Uruguay S. A. por el apoyo financiero y logístico de todas las actividades, especialmente al Ing. Agr. Juan Posse y a la Tec. For. Juliana Ivanchenko por su colaboración constante. Al Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) por su apoyo financiero (beca de estudios).

Bibliografía

- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M.** 2006. Evapotranspiración del cultivo: Guías para la determinación de los requerimientos de agua en los cultivos. Roma: FAO. 298p. (Estudio FAO: Riego y drenaje; 56).
- Bond B, Kavanagh K.** 1999. Stomatal behaviour of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*, 19(8): 503 - 510.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein JL, Meinzer FC, Hinojosa JA, Hoffman WA, Augusto CF.** 2004. Processes preventing nocturnal equilibrium between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology*, 24 (10): 1119 - 1127.
- Burkes E, Will R, Barron G, Teskey R, Shiver B.** 2003. Biomass Partitioning and Growth Efficiency of Intensively Managed *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* Stands of Different Planting Densities. *Forest Science*, 49(2): 224 - 234.
- Chescheir G, Stakelberg N, Devendra M, Skaggs W.** 2006. Effects of Afforestation on the Hydrologic Behavior of a Basin in the Tacuarembó River, Uruguay. Preliminary Results.

Biological and Agricultural Engineering Department, North Carolina State University, Raleigh, NC. 95p.

- Cregg BM, Hennesse TC, Dougherty PM.** 1990. Water relations of loblolly pine trees in southeastern Oklahoma following precommercial thinning. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(9): 1508 - 1513.
- Daley MJ, Phillips NG.** 2006. Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiology*, 26(4): 411 - 419.
- Delzon S, Sartore M, Burllett R, Dewar R, Loustau D.** 2004. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant Cell Environment*, 27(9): 1078 - 1087.
- Domec 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.
- Donner B, Running S.** 1986. Water stress response after thinning *Pinus contorta* stands in Montana. *Forest Science*, 32(3): 614 - 625.
- Donoso S, Ruiz F.** 2001. Potencial hídrico y crecimiento de *Eucalyptus globulus* plantado a diferentes espaciamientos en la Provincia de Huelva, España. *Bosque*, 22(1): 37 - 44.
- Fassola, Fahler, Ferrere, Alegranza.** 1999. Estudio del rendimiento de madera libre de nudos y variables que la determinan en rodales podados de pino taeda. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 31(1): 121 - 138.
- Ford C, Goranson C, Mitchell R, Will R, Teskey R.** 2004. Diurnal and seasonal variability in the radial distribution of sap flow: predicting total stem flow in *Pinus taeda* trees. *Tree Physiology*, 24(9): 951 - 960.
- Franks PJ, Drake PL, Froend RH.** 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.
- Gauthier MM.** 2008. Morphological and physiological responses of fine hardwood tree species to plantation thinning. Purdue University, Indiana. [En línea]. Consultado 14 octubre 2011. Disponible en: <http://docs.lib.purdue.edu/dissertations/AAI3373139>.
- Ginn S, Seiler J, Cazell B, Kreh R.** 1991. Physiological and growth responses of eight-year-old loblolly pine stands to thinning. *Forest Science*, 37(4): 1030 - 1040.
- Gravatt DA, Chambers JL, Barnett JP.** 1997. Temporal and spatial patterns of net photosynthesis in 12-year-old loblolly pine five growing seasons after thinning. *Forest Ecology and Management*, 97(1):73 - 83.
- Gyenge J, Fernández M, Schlichter T.** 2009. Effect of pruning on branch production and water relations in widely spaced ponderosa pines. *Agroforestry Systems*, 77(3): 223 - 225.
- Hacke U, Sperry J, Ewers B, Ellsworth D, Schäffer K, Oren R.** 2000. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia*, 124(4): 495 - 505.
- InfoStat.** 2008. Manual del usuario versión 2008. Córdoba: Brujas 336p.
- Kavanagh K, Pangle R, Schotzk AD.** 2007. Nocturnal transpiration causing disequilibrium between soil and stem predawn water potential in mixed conifer forests of Idaho. *Tree Physiology*, 27(4): 621 - 629.

- Magnani F, Mencuccini M, Grace J.** 2000. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant Cell and Environment*, 23(3): 251 - 263.
- Martin T.** 2000. Winter season tree sap flow and stand transpiration in an intensively-managed loblolly and slash pine plantation. In: *Frontiers of Plant Physiology*. [En línea]. Consultado 16 diciembre 2011. Disponible en. <http://sfrc.ufl.edu/faculty/martin/Martin%202000.pdf>.
- Montagu KD, Kearney DE, Smith RG.** 2003. The biology and silviculture of pruning planted eucalypts for clear wood production-a review. *Forest Ecology and Management*, 179 (1-3): 1 - 13.
- Nardini A, Salleo S.** 2000. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Trees*, 15(1): 14 - 24.
- Olaf N.** 2005. Simulation of the hydrological effects afforestation on the hydrologic behavior of a basin in the Tacuarembó River, Uruguay. [Tesis de maestría]. Biological and Agricultural Engineering Department, North Carolina State University, Raleigh, NC. [En línea]. Consultado 21 marzo 2008. <http://ddr.nal.usda.gov/bitstream/10113/10728/1/IND44014498.pdf>.
- Pallardy S.** 2007. *Physiology of woody plants*. Missouri: Academic Press. 454p.
- Pataki D, Oren R, Phillips, N.** 1998. Responses of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area. *Journal of Experimental Botany*, 49(322): 871 - 878.
- Richardson DM, Rundel PW.** 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. En: Richardson D.M. (Eds.). *Ecology and Biogeography of Pinus*. [En línea]. Consultado 16 agosto 2010. <http://www.amazon.com/Ecology-Biogeography-Pinus-David-Richardson/dp/0521789109>.
- 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(3): 371 - 378.
- Rodríguez G, Aldrete, A, Víctor A, González H, De Los Santos H, Gómez A, Fierros A.** 2011. ¿Afectan los aclareos la acumulación de biomasa aérea en una plantación de *Pinus patula*? *Agrociencia (México)*, 45(6): 719 - 732.
- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ.** 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell and Environment*, 29(3): 367 - 381.
- Samuelson L, Johnsen K, Stokes T.** 2004. Production, allocation, and stemwood growth efficiency of *Pinus taeda* L: stands in response to 6 years of intensive management. *Forest Ecology and Management*, 192(1): 59 - 70.
- SAS Institute, Inc.** 2006. *Base SAS® 9.1.3 Procedures Guide*. Cary, USA: SAS Institute Inc. 1480p.
- 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.
- Sellin A.** 1999. Does pre-dawn water potential reflect conditions of equilibrium in plant and soil water status? *Acta oecologica*, 20(1): 51 - 59.
- Snyder KA, Richards JH, Donovan LA.** 2003. Night-time conductance in C3 and C4 species: do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany*, 54: 861 - 865.

- Stoneman GL, Crombie DS, Whitford K, Hingston FJ, Giles R, Portlock CC, Galbraith JH, Dimmock GM.** 1996. Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (Jarrah) stands in response to thinning and fertilization. *Tree Physiology*, 16(2): 267 - 274.
- Tang Z, Chambers J, Sword M.** 2003. Seasonal photosynthesis and water relations of juvenile loblolly pine relative to stand density and canopy position. *Trees - Structure and Function*, 17(5): 424 - 430.
- Teskey RO, Fites LA, Samuelson J, Bongarten C.** 1986. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in *Pinus taeda* L. under different environmental conditions. *Tree Physiology*, 2(1-2-3): 131 - 142.
- Tyree MT, Ewers FW.** 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(3): 345 - 360.
- Tyree MT, Sperry JS.** 1988. Do plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology*, 88(3): 574 - 580.
- Youngblood A.** 2010. Thinning and burning in dry coniferous forests of the western United States: effectiveness in altering diameter distribution. *Forest Science*, 56(1): 46 - 60.