

Variación estacional del estado hídrico y crecimiento de *Pinus taeda* L. bajo diferente manejo silvícola en el noreste de Uruguay

Gándara José¹, Viega Luis¹, Ross Silvia¹, Munka Carolina², Bentancourt Óscar³

¹Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Garzón 780, 12900 Montevideo, Uruguay. Correo electrónico: jgandara@fagro.edu.uy

²Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Garzón 780, 12900 Montevideo, Uruguay.

³Departamento de Biometría, Estadística y Computación. Facultad de Agronomía. Universidad de la República. Garzón 780, 12900 Montevideo, Uruguay.

Recibido: 12/3/13 Aceptado: 21/4/14

Resumen

El raleo y la poda afectan la disponibilidad hídrica y en consecuencia el crecimiento de las plantaciones forestales, aunque no es claro que el manejo silvícola afecte de igual manera a plantaciones con diferentes grados de disponibilidad hídrica en los suelos. En un rodal de *Pinus taeda* L. de cinco años en Tacuarembó (Uruguay, 31° 38'S, 55° 41'W) se evaluaron los efectos del primer raleo (40 %) y poda (50 %) (mayo/2008) sobre el potencial hídrico y el crecimiento posterior. En tres sitios, dos sobre suelos profundos y uno sobre suelos superficiales, se instalaron parcelas con sus respectivas áreas testigo. En cada parcela se midió: potencial hídrico foliar base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}), diámetro a la altura del pecho y altura de fuste cada seis semanas entre julio/2008 y enero/2010. Se calculó el déficit de presión de vapor (Dpv) del rodal y la evapotranspiración relativa (ETR) por sitio. El tratamiento redujo el Ψ_b durante los meses con mayor déficit de ETR y este efecto fue más prolongado sobre suelos superficiales. El Ψ_{md} fue menor en suelos profundos (-2,51 vs -2,09 \pm 0,34 MPa), posiblemente por una mayor actividad transpiratoria ($\Delta\Psi_w$). Ψ_{md} y Ψ_b se relacionaron linealmente hasta valores de Ψ_b próximos a -1,00 MPa, aunque no hubo asociación durante el período de alta deficiencia de ETR. Existió una asociación positiva entre la tasa de crecimiento relativo (TCR) y $\Delta\Psi_w$ pero TCR no fue afectada por sitio ni manejo. Los resultados sugieren que el raleo y la poda incrementaron la actividad transpiratoria.

Palabras clave: *Pinus taeda*, potencial hídrico, crecimiento, raleo y poda

Summary

Seasonal Variation in Water Status and Growth of *Pinus taeda* L., Under Different Silvicultural Management in Northeastern Uruguay

Thinning and pruning modify water availability, and therefore growth of forest plantations, although it is not clear that the silvicultural management would affect equally stands with different levels of soil water availability. The effect of first thinning (40 %) and pruning (50 %) (May/2008) on water potential and growth were evaluated in a five-year-old stand of *Pinus taeda* L. in Tacuarembó, Uruguay (31° 38'S, 55° 41'W). Experimental and control plots were installed at three sites, two with deep soils and one with shallow soils. Predawn (Ψ_{pd}) and midday (Ψ_{md}) needle water potential, diameter at breast height, and stem height were measured in each plot every six weeks, from July/2008 to January/2010. Vapor pressure deficit (Vpd) on stand basis and relative evapotranspiration (RET) on site basis were calculated. Treatment reduced Ψ_{pd} during the highest RET-deficit period (autumn/2009) and its effect lasted longer on plots with shallow soils. Ψ_{md} was lower on deeper-soil plots (-2.51 vs -2.09 \pm 0.34 MPa) probably due to higher water availability and therefore, higher transpiration rates ($\Delta\Psi_w$). Ψ_{pd} and Ψ_{md} were linearly related up to Ψ_{pd} values near -1.00 MPa but there was no relationship during the highest RET-deficit period.

Relative growth rate (RGR) and $\Delta\Psi_w$ were linearly related but RGR was not modified either by site or silvicultural treatment. These results suggest that thinning and pruning increased transpiration activity.

Keywords: *Pinus taeda*, water potential, growth, thinning and pruning

Introducción

El manejo silvícola modifica la disponibilidad de recursos para el crecimiento (luz, agua, nutrientes) y genera mecanismos de respuesta en los rodales de *Pinus taeda* L. (Vose y Hill, 1988; Cregg *et al.*, 1990; Gravatt *et al.*, 1997). El raleo aumenta la irradiancia en los estratos inferiores del dosel, promoviendo la actividad fotosintética y transpiratoria de los árboles (Ginn *et al.*, 1991). Uno de los efectos inmediatos es un descenso del potencial hídrico foliar (Ψ_w) debido al incremento del flujo transpiratorio (Ginter-Whitehouse *et al.*, 1983; Ginn *et al.*, 1991), principalmente durante el período de expansión de acículas (primavera y otoño) (Tang *et al.*, 2003). Sin embargo, la reducción del área foliar determina una caída en el consumo de agua del rodal y un aumento del potencial hídrico del suelo (Cregg *et al.*, 1990; Waring y Runnig, 1998; Amatya y Skaggs, 2008).

Los efectos del raleo sobre el crecimiento se observan a largo plazo (Ginn *et al.*, 1991). Esta práctica incrementa la producción de biomasa aérea (expansión de copas) y favorece la acumulación de fotoasimilados en el fuste. De este modo, se promueve el crecimiento diamétrico de los árboles, que a su vez, depende de la intensidad del tratamiento (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) y de la época del año (Tang *et al.*, 2003).

La poda altera el estado hídrico de los árboles pero la información en *P. taeda* es escasa. Sin embargo, se sabe que promueve la apertura estomática (gs) en árboles jóvenes (seis a ocho años) lo que provoca un descenso del Ψ_w foliar. Este efecto operaría a corto plazo (horas a semanas) y es causado por factores hidráulicos para maximizar la actividad fotosintética y compensar la pérdida de área foliar (Pataki *et al.*, 1998). Por el contrario, en otras especies (*Pinus ponderosa*, *Eucalyptus* sp., *Malus* sp.) se reportó una reducción de gs y un aumento en las tasas de emisión y expansión foliar (Mierowska *et al.*, 2001; Montagu *et al.*, 2003; Gyenge *et al.*, 2009).

Los potenciales hídricos base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) se utilizan frecuentemente para conocer el estado hídrico de los árboles. El Ψ_b refleja el contenido hídrico foliar cuando la transpiración es mínima, mientras que el Ψ_{md} lo

hace cuando es máxima. En *P. taeda* ambos parámetros presentan variaciones estacionales (Tang *et al.*, 2003), ya que la especie es sensible a los cambios del déficit de presión de vapor (Dpv), irradiancia y contenido de agua del suelo (Martin, 2000; Ford *et al.*, 2004a). 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, 2000) de potencial hídrico foliar. Por otro lado, el gradiente entre el Ψ_b y el Ψ_{md} está relacionado directamente con la actividad transpiratoria y en *Eucalyptus gomphocephala* varía frente a cambios estacionales del Dpv y contenido de humedad del suelo (Franks *et al.*, 2007).

No obstante lo anterior, son pocos los trabajos que vinculan los efectos de la poda y el raleo con el estado hídrico y el crecimiento de *P. taeda*. La caracterización de dichos efectos permite definir prácticas silvícolas más ajustadas a condiciones productivas locales y a la disponibilidad de agua en el suelo. El objetivo del presente trabajo fue estudiar el efecto del primer raleo y poda sobre el curso estacional del potencial hídrico foliar, la actividad transpiratoria y el crecimiento relativo de un rodal en el departamento de Tacuarembó.

Materiales y métodos

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 (108 ha) con 1000 árboles ha⁻¹ y un espaciamiento de 4 x 2,5 m. En dicha cuenca se seleccionaron tres sitios con características edáficas y topográficas contrastantes.

El sitio 1 (25 ha) se ubica entre 150 y 180 msnm (pendiente entre 12 y 15 %) sobre suelos profundos (Typic Hapludult) de textura arenosa a arenoso-franca. Presenta un horizonte A profundo (0,8 a 1,0 m), de textura arenosa (80 % de fracción arena) y elevada capacidad de almacenamiento de agua. El horizonte B es franco-arcillo-arenoso sin características hidromórficas. Estos suelos poseen buen drenaje interno y un moderado potencial de escurrimiento

(Grup Hidrológico B). El sitio 2 (15 ha) se ubica entre 140 y 150 msnm (pendiente menor a 5 %) sobre suelos profundos (Humic Hapludult) de textura franco-arenosa. El horizonte A (0,4 m de espesor) presenta una textura franco-arenosa (70 % arena). Le sigue un horizonte de transición (E) franco-arenoso y un Bt franco-arcilloso (25 % arcilla) con drenaje pobre. Estos suelos presentan una baja velocidad de escurrimiento en superficie (Grupo Hidrológico C). El sitio 3 (13 ha) se ubica en la zona más alta de la cuenca (180 a 220 msnm) (pendiente menor a 2 %) sobre suelos superficiales (Entisol/Lithic) con un horizonte A delgado (0,1 a 0,2 m de espesor), de textura franca (40 % arena, 36 % limo, 23 % arcilla) seguido de contacto lítico (horizonte R). El drenaje es bueno y el exceso de agua escurre rápidamente por encima del horizonte R (Grupo Hidrológico D) (Molfino, 2000).

En mayo de 2008 se raleó selectivamente el 40 % de los árboles, eliminando individuos suprimidos, con deformaciones y/o dañados por enfermedades. Seguidamente, se podó de forma sistemática a una altura de 4 m, reduciendo el tamaño de copa a la mitad. En cada sitio se instalaron dos parcelas circulares contiguas de 314 m², una sin intervenir (control) y otra con el manejo aplicado al rodal (raleo y poda). En cada una se seleccionaron dos árboles por rectitud, altura del fuste y estado sanitario para realizar las mediciones. Los mismos se ubicaron en posición central dentro de cada parcela para evitar el efecto borde.

Metodología

En cada árbol se midió el potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) en fascículos de 1 año mediante cámara de presión (PMS Instrument Corp®, Corvallis, OR, USA) (Schölander *et al.*, 1965). Los fascículos se ubicaron en ramas con orientación norte y cada uno contenía 3 a 4 acículas de 0,1 a 0,15 m de longitud, completamente expandidas y sin síntomas de daño por fitopatógenos o deficiencias nutricionales. El Ψ_b ($n = 2$, $r = 6$) se tomó a 3 m de altura entre las 05:00-06:00 h y el Ψ_{md} ($n = 2$, $r = 18$) se midió en tres estratos (3, 5 y 7 m) entre las 12:30-17:00 h. En el sitio 3 el Ψ_{md} se midió solamente en dos estratos (3 y 5 m) por la menor altura de los árboles. Todas las mediciones se realizaron cada 6 a 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 calcularon los potenciales hídricos base y mediodía promedio por árbol y a partir de dichos valores se obtuvo 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 a la altura del pecho (Dap) (m) y la altura de fuste (Ht) (m) de los árboles, con pértiga telescópica (centimetrada) y cinta diamétrica (milimetrada) respectivamente. Las mediciones se realizaron en las mismas fechas que el potencial hídrico. Con esta información se calculó el volumen fustal (V) (factor de forma = 0,5) y la tasa de crecimiento relativo (TCR) como:

$$V = (Dap)^2 \Pi/4 (Ht) (0,50) \quad (2)$$

$$TCR (\%) = V_n - V_{n-1} / V_{n-1} (T_n - T_{n-1}) \cdot 100 \quad (3)$$

donde: T = tiempo.

Información meteorológica

Se registró diariamente: temperatura del aire (°C), humedad relativa (%), precipitaciones (mm), velocidad del viento (m s⁻¹) y radiación solar (MJ m⁻²) en una estación meteorológica automática (Campbell Scientific CR10X, Logan, UT, USA) próxima al rodal. Esta información se usó para calcular el déficit de presión de vapor (Dpv) (Allen *et al.*, 2006) y la evapotranspiración potencial (ET_p) del rodal. Para cada sitio se calculó la ET_{real} y con ella la evapotranspiración relativa (ETR) como:

$$ETR = (ET_{real}/ET_p) \quad (4)$$

La ETR permitió estimar el consumo de agua del tapiz y en su estimación se consideró a los sitios 1 y 2 en conjunto por su similitud en cuanto a características edáficas y topográficas. ET₀ se calculó mediante la ecuación de Penman Monteith-FAO como:

$$ET_0 = \frac{0,408\Delta(Rn-G) + \gamma(900/T + 273)u_2(e_s - e_a)}{\Delta + \gamma(1 + 0,34u_2)} \quad (5)$$

donde:

ET₀ - evapotranspiración del cultivo de referencia (alfalfa a 12 cm de altura) (mm día⁻¹).

R_n - radiación neta en la superficie del cultivo (MJ m⁻² día⁻¹).

G - calor sensible desde la superficie al interior del suelo (MJ m⁻² día⁻¹).

u₂ - 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 (KPa °C⁻¹).

γ - constante psicrométrica del aire (KPa °C⁻¹).

T- temperatura del aire a 2 m de altura (°C).

La ETreal se estimó mediante el método de balance hídrico (método de Thornwaite y Mather 1955), considerando láminas de agua de 60 mm (sitios 1 y 2) y 12 mm (sitio 3). Las láminas se estimaron en base a la profundidad del horizonte A, composición granulométrica y contenido de materia orgánica de acuerdo a Fernández (1979). El déficit de ETR se calculó como:

$$ETR = 1 - (ET_{real}/ET_p) \quad (6)$$

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). Las medias se contrastaron mediante tests de Tukey-Kramer y DMS ($p < 0,05$) y se estudió la asociación entre Ψ_b y Ψ_{md} mediante regresión lineal y análisis de polinomios segmentados (procedimiento NLIN). La in-

formación se procesó con los paquetes SAS 9.1.3 (SAS Institute, Cary, NC, USA) e InfoStat (Grupo InfoStat, FCA, Argentina). El MLG propuesto fue:

$$Y_{ijklm} = \mu + \text{sitio}_i + \text{tratamiento}_j + \text{fecha}_k + E_{ijk} + (\text{sitio} * \text{tratamiento})_{ij} + (\text{tratamiento} * \text{fecha})_{jk} + E_{ijkl} + (\text{sitio} * \text{tratamiento} * \text{fecha})_{ijk} + E_{ijklm} \quad (1)$$

Los modelos específicos fueron:

$$\Psi_w(b, md) = \Psi(b, md) + \text{sitio}_i + \text{tratamiento}_j + \text{fecha}_k + \text{tratamiento} * \text{fecha} + \text{sitio} * \text{tratamiento} * \text{fecha} + E \quad (2)$$

$$TCR = TCR_i + \text{sitio}_i + \text{tratamiento}_j + \text{fecha}_k + \text{tratamiento} * \text{fecha} + \text{tratamiento} * \text{sitio} + E \quad (3)$$

Resultados

La información meteorológica reveló déficit de ETR entre noviembre/2008 y abril/2009, con máximos en abril. Al inicio del período, las deficiencias fueron mayores en el sitio 3 pero luego no hubo diferencias entre sitios (Cuadro 1).

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

Mes	Déficit de ETR (mm)		Déficit de presión de vapor (Dpv) (kPa mes ⁻¹)
	Sitios 1 y 2	Sitio 3	
Jul-08	0,00	0,00	0,35
Ago-08	0,00	0,00	0,44
Set-08	0,06	0,18	0,45
Oct-08	0,00	0,00	0,55
Nov-08	0,28	0,46	1,03
Dic-08	0,01	0,01	1,15
Ene-09	0,64	0,73	1,40
Feb-09	0,26	0,28	1,09
Mar-09	0,60	0,61	0,88
Abr-09	0,95	0,95	1,02
May-09	0,00	0,00	0,66
Jun-09	0,00	0,00	0,31
Jul-09	0,00	0,01	0,35
Ago-09	0,01	0,02	0,66
Set-09	0,00	0,00	0,32
Oct-09	0,00	0,00	0,64
Nov-09	0,00	0,00	0,54
Dic-09	0,00	0,00	0,59
Ene-10	0,05	0,16	0,83

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

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor p<F
Sitio	2	6,02	0,0364
Tratamiento	1	8,05	0,0294
Fecha	10	133,89	<0,0001
Sitio*tratamiento	2	2,79	0,1389
Tratamiento*fecha	10	5,95	<0,0001
Sitio*tratamiento*fecha	40	3,67	<0,0001

Potencial hídrico base (Ψ_b)

De acuerdo al modelo (2) ($R^2 = 0,95$), el Ψ_b fue afectado por el sitio, fecha, tratamiento y por la triple interacción entre ellos (Cuadro 2). En el promedio de todas las fechas, el Ψ_b fue mayor en los sitios 1 y 2, sobre suelos profundos ($-0,65 \pm 0,13$ y $-0,66 \pm 0,10$ MPa, respectivamente) que en el sitio 3 sobre suelos superficiales ($-0,75 \pm 0,15$ MPa) ($p < 0,05$) y en términos estacionales los valores máximos se observaron en invierno (2008) ($-0,19 \pm 0,04$ MPa) y los mínimos en otoño (2009) ($-1,38 \pm 0,03$ MPa) (Cuadro 3).

El efecto del manejo silvícola se observó en otoño (marzo y mayo/2009), ya que las parcelas con raleo y poda presentaron menor Ψ_b ($-0,73 \pm 0,13$ MPa) que las parcelas control ($-0,65 \pm 0,11$ MPa) ($p < 0,05$). A su vez, este comportamiento varió en función del sitio. En los sitios 1 y 2 (suelos profundos) la reducción del Ψ_b se observó durante marzo y mayo, mientras que en el sitio 3 (suelos superficiales) ocurrió solamente en mayo (Cuadro 3).

Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md})

El modelo (2) ($R^2 = 0,96$) arrojó efectos significativos de fecha, tratamiento y de la interacción sitio*tratamiento*fecha (Cuadro 4). El Ψ_{md} fue mayor durante el período invierno-

primavera (julio-diciembre/2008) y menor durante el otoño (marzo-mayo/2009). Sin embargo, existieron diferencias entre años. En 2008, los valores durante invierno-primavera fueron mayores a igual período de 2009 ($-0,47 \pm 0,08$ vs $-1,35 \pm 0,14$ MPa) y en verano de 2009 fueron superiores a los del verano 2010 ($-1,16 \pm 0,45$ vs $-1,83 \pm 0,14$ MPa) (Cuadro 5). La interacción sitio*tratamiento*fecha fue explicada por un descenso del Ψ_{md} en el sitio 2 durante marzo/2009. En este sitio, la parcela con raleo y poda presentó valores menores ($-2,51 \pm 0,55$ MPa) que la parcela control ($-1,51 \pm 0,56$ MPa) ($p < 0,05$) (Cuadro 5). En los otros sitios no hubo efecto del manejo.

Relación entre Ψ_b y Ψ_{md}

Para el conjunto de situaciones analizadas, la correlación entre Ψ_b y Ψ_{md} fue elevada, tanto en las parcelas con manejo silvícola ($r = 0,73$) como en las parcelas control ($r = 0,80$). Ambas variables se asociaron linealmente entre $0 > \Psi_b > -0,988$ MPa ($R^2 = 0,74$; $p < 0,0001$) 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.

Cuadro 3. Potencial hídrico base promedio (Ψ_b) (MPa) por sitio y tratamiento entre julio/2008 y enero/2010. Promedios en las columnas para cada mes y en las fila para cada tratamiento, seguidos de diferentes letras que indican diferencias significativas. El contraste de medias se realizó mediante Tukey, $p < 0,05$ (Error estándar = 0,08 MPa).

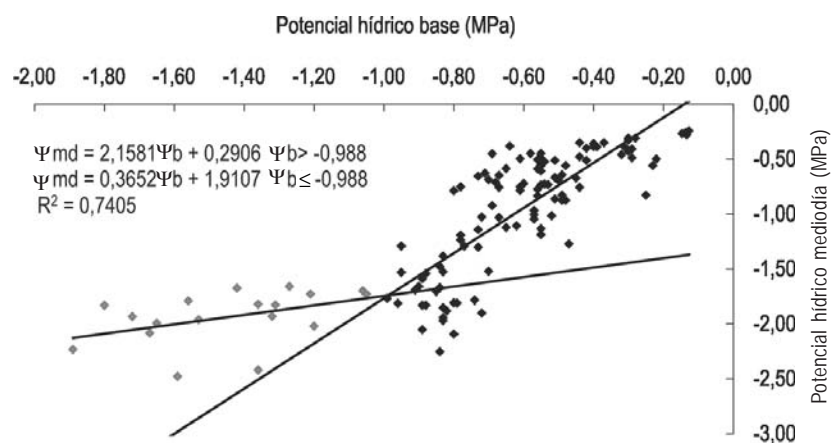
Sitio	Tratamiento	Fecha										
		Jul-08	Set-08	Oct-08	Dic-08	Feb-09	Mar-09	May-09	Jul-09	Ago-09	Oct-09	Ene-10
1	Raleo y poda	-0,13	-0,53	-0,47	-0,42	-0,70	-1,36b	-1,42b	-0,63	-0,70	-0,90	-0,80
	Control	-0,18	-0,51	-0,29	-0,35	-0,47	-0,83a	-1,73c	-0,55	-0,71	-0,94	-0,88
2	Raleo y poda	-0,13	-0,61	-0,57	-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

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

Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de F	Valor p<F
Sitio	2	1,03	0,3786
Tratamiento	1	20,10	0,0003
Fecha	10	113,59	<0,0001
Sitio*tratamiento	2	0,09	0,9132
Tratamiento*fecha	10	1,30	0,2616
Sitio*tratamiento*fecha	38	2,51	0,0025

Cuadro 5. Potencial hídrico mediodía promedio (Ψ_{md}) (MPa) por sitio y tratamiento entre julio/2008 y enero/2010. Promedios en las columnas para cada mes y en las filas para cada tratamiento, seguidos de diferentes letras que indican diferencias significativas. 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

**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 de los tres sitios.

Sin embargo, durante el período con elevadas deficiencias de ETR, la asociación entre Ψ_b y Ψ_{md} no siguió la relación general evidenciada anteriormente. Entre

marzo y mayo/2009 no hubo relación entre ambas variables ($R^2 = 0,02$) y este comportamiento fue independiente del sitio y manejo (Figura 2).

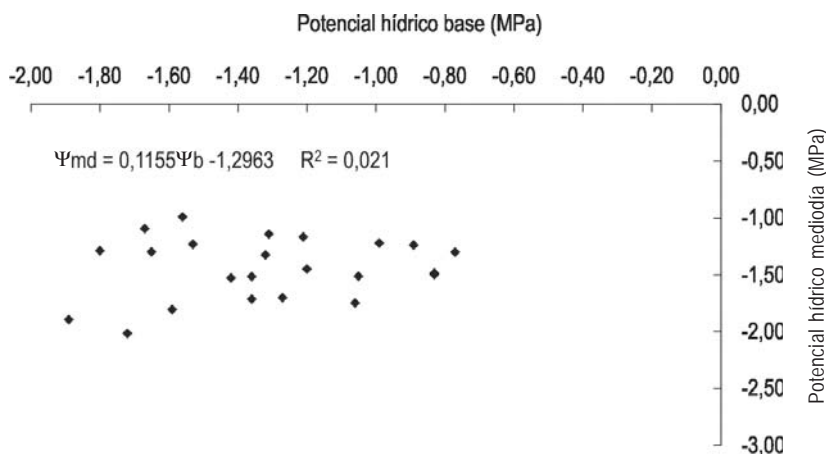


Figura 2. Relación entre potencial hídrico base (Ψ_b) y mediodía (Ψ_{md}) (promedio por árbol) entre marzo-mayo/2009 para las parcelas con manejo y control de los tres sitios.

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

El raleo y la poda incrementaron el $\Delta\Psi_w$ a partir del otoño (mayo/2009) en los tres sitios (Figura 3) y su dinámica fue descrita por las siguientes funciones:

En parcelas manejadas:

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

En parcelas control:

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

El curso estacional de TCR y del $\Delta\Psi_w$ fue similar y ambas variables se relacionaron linealmente ($r = 0,75$) según: $\text{TCR} = 0,056(\Delta\Psi_w) + 0,0756$. Los árboles crecieron a mayores tasas durante primavera-verano y esto se correspondió con aumentos del $\Delta\Psi_w$. A pesar de ello, du-

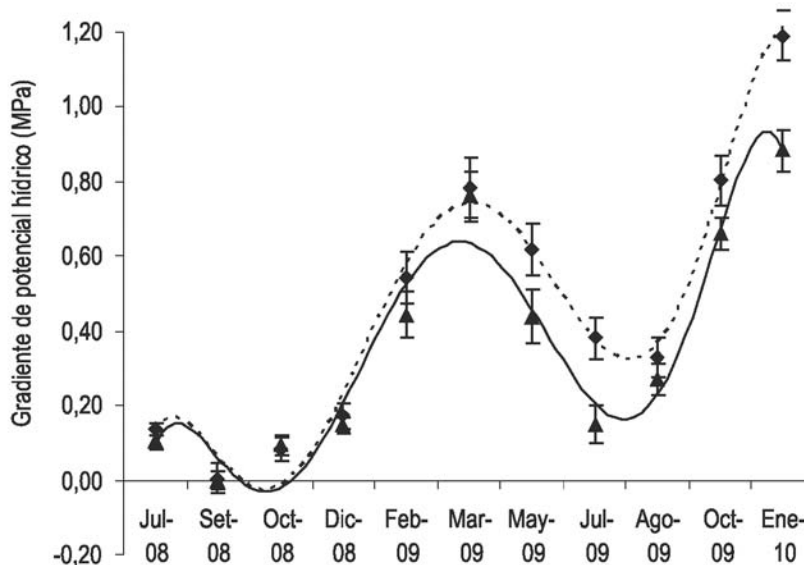


Figura 3. Gradiente de potencial hídrico (Ψ_w) (promedio \pm error estándar, $n = 12$) de los tres sitios en parcelas con manejo (línea punteada) y control (línea continua) entre julio/2008 y enero/2010.

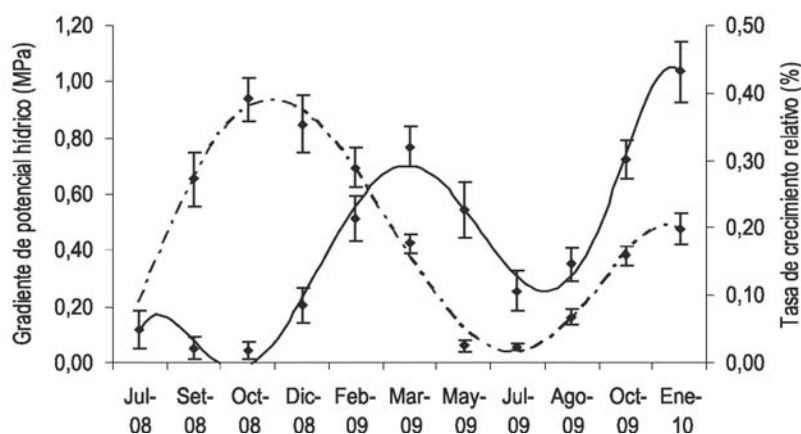


Figura 4. Tasa de crecimiento relativo (TCR) (línea punteada) y gradiente de potencial hídrico (Ψ_w) (línea continua) de los tres sitios (promedio \pm error estándar, $n = 12$) entre julio/2008 y enero/2010. Los datos corresponden a parcelas con manejo y control.

rante la primavera/2008 el $\Delta\Psi_w$ no se modificó significativamente. Durante el período con elevados déficits de ETR ambas variables se comportaron de forma opuesta, es decir, la tasa de crecimiento relativo disminuyó mientras que el gradiente de potencial hídrico aumentó. Una vez superado el período de estrés (julio/2009-enero/2010), el curso estacional de ambas variables fue similar (Figura 4).

Discusión

Potencial hídrico base (Ψ_b)

El Ψ_b suele tomarse como un indicador del contenido de agua del suelo (Franks *et al.*, 2007) y depende en gran medida de la evapotranspiración del tapiz. La época del año (fecha de muestreo) explicó la mayor parte (83 %) de la variabilidad del parámetro y los valores siguieron el curso del Dpv (Cuadro 1). Durante el período de mayor estrés hídrico (deficiencias de ETR) el Ψ_b fue mínimo. Probablemente, las escasas precipitaciones entre febrero y abril (150 mm) y la elevada demanda atmosférica provocaron un descenso del contenido hídrico del suelo, que se reflejó en una disminución del Ψ_b . Este comportamiento se observó en los tres sitios y fue independiente del manejo silvícola.

También existió un leve déficit de ETR en invierno/2009 que se reflejó en un descenso del Ψ_b (Cuadro 3). Posiblemente, la elevada sensibilidad de la especie al Dpv (Martin, 2000) incrementó la actividad transpiratoria, disminuyendo el contenido de agua del suelo. Tang *et al.* (2003) observaron un comportamiento similar en rodales del SE de EE.UU. ya 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 fue más prolongado en suelos superficiales (marzo y mayo/2009) que en los suelos profundos (marzo/2009) (Cuadro 3). Quizás, en suelos profundos (sitios 1 y 2) la redistribución hidráulica mantuvo la humedad dado su espesor (aproximadamente 1 m) y porosidad (60-70 % arena). Domec *et al.* (2010) reportaron que la redistribución hidráulica afecta significativamente el Ψ_b en rodales adultos y contribuye en gran medida (30-50 %) a la transpiración diurna de los árboles. La redistribución hidráulica (también denominada ascenso hidráulico) sucede en horas nocturnas y consiste en el pasaje de agua desde las capas más húmedas del suelo hacia las más secas a través de las raíces. Este transporte es pasivo y se genera por un gradiente de potencial hídrico entre ambas zonas cuando la conductancia estomática y la transpiración son mínimas (Caldwell *et al.*, 1998; Jackson, *et al.* 2000; Stephen *et al.*, 2001; Domec *et al.*, 2004; Hultine *et al.*, 2004).

No obstante lo anterior, el valor del Ψ_b puede no representar estrictamente al Ψ_w del suelo, ya que en las especies leñosas el equilibrio entre el Ψ_w del suelo y el Ψ_w del árbol puede alcanzarse después del alba (Sellin, 1999; Bucci *et al.*, 2004). Uno de los mecanismos que explican este desfase 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 transpi-

ratorias significativas (15-20 % de las diurnas) (Daley y Phillips, 2006; Pallardy, 2007). Eventualmente, este proceso habría contribuido al descenso del Ψ_b durante el período verano-otoño/2009. Por otro lado, la reserva de agua en la albura también sustenta la actividad transpiratoria y contribuye al retraso del equilibrio entre los potenciales hídricos del suelo y del árbol (Ford *et al.*, 2004b).

Potencial hídrico mediodía (Ψ_{md})

El Ψ_{md} presentó una dinámica consistente con el Dpv, es decir, durante el período de mayor demanda atmosférica el Ψ_{md} disminuyó (Cuadro 5). Los valores mínimos de Ψ_{md} ocurrieron durante el período de mayor déficit de ETR (otoño/2009) y estarían relacionados con un aumento de la actividad transpiratoria, inferida mediante el $\Delta\Psi_w$. A su vez, este incremento fue mayor en las parcelas manejadas sobre suelos profundos (Cuadro 5). En estos sitios, la mayor disponibilidad hídrica habría incrementado la tasa transpiratoria. Además, el pino taeda presenta mecanismos adaptativos para favorecer la absorción de agua, fundamentalmente en suelos con elevada porosidad (arenosos), similares a los sitios 1 y 2. Algunas de estas estrategias consisten en el aumento de la relación raíz/parte aérea y de la conductividad hidráulica del xilema. De este modo, se promueve la capacidad de exploración radical (Hacke *et al.*, 2000). Es posible que estos mecanismos de respuesta se hayan activado en mayor medida en los suelos profundos.

Sobre suelos superficiales la actividad transpiratoria fue menor, probablemente por menor disponibilidad de agua y mayor control de la apertura estomática. Los valores del Ψ_{md} sugieren una mayor tensión xilemática, que sumado a las limitantes hídricas, indicarían mayor estrés (valores inferiores del Ψ_w) (McCulloh y Sperry, 2005). Además, la textura más pesada del suelo no habría favorecido los mecanismos anteriormente mencionados.

Relación entre Ψ_b y Ψ_{md}

El Ψ_{md} disminuyó linealmente en la medida que el Ψ_b se aproximó -1 MPa, mientras que a valores inferiores, el descenso del Ψ_{md} ocurrió a menores tasas. Sin embargo, durante el mayor déficit de ETR no hubo asociación entre estos parámetros y el Ψ_{md} se aproximó a -2 MPa (Figuras 1-2). 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 disminu-

yen drásticamente cuando el Ψ_{md} se aproxima a -1 MPa (Ripullone *et al.*, 2007) para prevenir la embolia generalizada.

En términos estacionales, el $\Delta\Psi_w$ mostró un patrón isohidrodinámico en lugar de un comportamiento isohídrico. Es decir, el Ψ_{md} varió en función del Ψ_b pero el gradiente se mantuvo constante durante cada estación, excepto en las dos últimas fechas (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 propuesta por estos autores radica en aumentar la conductividad hidráulica en las raíces para alcanzar tasas transpiratorias que permitan un crecimiento continuo, especialmente en zonas con déficit hídrico estacional.

Gradiente de potencial hídrico y tasa de crecimiento relativo

La tasa de crecimiento relativo y el gradiente de Ψ_w se correlacionaron positivamente a partir del segundo año. La excepción ocurrió entre julio-octubre/2008, 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 que en el resto de las fechas. 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 (Tyree y Ewers, 1991; Bond y Kavannagh, 1999; Brodrigg, 2009). Estas modificaciones ocurren a mediano y largo plazo e implican cambios en el patrón de diferenciación de tejidos (actividad cambial) y en la deposición de sustancias en las paredes celulares. A su vez, el incremento de Kh está asociado al aumento de la permeabilidad de la membrana en células radicales (Maseda y Fernández, 2006). Estos ajustes de las propiedades hidráulicas son frecuentes en suelos con mayor contenido de agua (elevados Ψ_b) y permiten mantener tasas transpiratorias elevadas sin modificar el gradiente de potencial hídrico.

Durante períodos con deficiencias hídricas operan limitantes hidráulicas que reducen la actividad transpiratoria y también la tasa de crecimiento de los rodales (Magnani *et al.*, 2000; Delzon *et al.*, 2004; Ryan *et al.*, 2006). Probablemente, en verano-otoño/2009 el aumento de la actividad transpiratoria habría sostenido a la brotación de otoño en detrimento del crecimiento fustal. Luego del período de estrés, TCR aumentó aunque los valores fueron inferiores al año anterior (Figura 4).

Conclusiones

El raleo y la poda provocaron un descenso del potencial hídrico foliar (Ψ_b y Ψ_{md}) durante el período con mayor deficiencia de ETR (verano-otoño/2009) y el efecto fue más acentuado sobre suelos superficiales. Sobre suelos profundos (sitios 1 y 2) la reducción del Ψ_{md} por el manejo se debió a un incremento de la actividad transpiratoria ($\Delta\Psi_w$). Durante el segundo año (mayo/2009-enero/2010) se observó mayor actividad transpiratoria en las parcelas con raleo y poda que en las parcelas control independientemente del sitio considerado.

El Ψ_{md} se redujo en función de la actividad transpiratoria hasta contenidos de agua en el suelo (Ψ_b) próximos a -1 MPa. A valores inferiores, la disminución del Ψ_{md} ocurrió a tasas menores, probablemente por el inicio del cierre estomático.

El raleo y la poda no afectaron la TCR, la cual varió únicamente en función de la época del año, siendo mayor durante invierno-primavera.

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 Téc. 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).
- Amatya DM, Skaggs WR. 2008. Effects of thinning on hydrology and water quality of a drained pine forest in coastal North Carolina [En línea]. Consultado 14 diciembre 2011. Disponible en: <http://www.srs.fs.usda.gov/pubs/30582>.
- 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.
- Brodribb T. 2009. Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science*, 177(4): 245 - 251.
- 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.
- Caldwell M, Dawson T, Richards J. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, 113(2): 151 - 161.
- 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. Raleigh: Biological and Agricultural Engineering Department. North Carolina State University. 95p.
- Cregg BM, Hennessey 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, Buret 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 J, Meinzer F, Brooks J, 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.
- Fassola H, Fahler J, Ferrere P, Alegranza, D. 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.
- Fernández C. 1979. Estimaciones de la densidad aparente, retención de agua disponible en el suelo a partir de la composición granulométrica y porcentaje de materia orgánica. En: 2da Reunión técnica de la Facultad de Agronomía. Montevideo: Universidad de la República. 53p.
- 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.
- 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.
- Ginter-Whitehouse D, Hinckley T, Pallardy S. 1983. Spatial and temporal aspects of water relations of three species with different vascular anatomy. *Forest Science*, 29(2): 317 - 329.
- Gravatt D, Chambers J, Barnett J. 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.
- Hultine K, Scott R, Cable W, Goodrich D, Williams D. 2004. Hydraulic redistribution by a dominant, warm-desert phreatophyte: seasonal patterns and responses to precipitation pulses. *Functional Ecology*, 18(4): 530 - 538.
- 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.
- 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. En: *Frontiers of Plant Physiology* [En línea]. Consultado 16 diciembre 2011. Disponible en: <http://sfrc.ufl.edu/faculty/martin/Martin%202000.pdf>.
- Maseda P, Fernández R. 2006. Stay wet or else : three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany*, 57(15): 3963 - 3977.
- McCulloh K, Sperry J. 2005. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology*, 25(3): 257 - 267.
- 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 J. 2000. Estudio detallado de Suelos de dos cuencas en el Departamento de Tacuarembó. Proyecto de instalación de cuencas experimentales para el estudio de efectos del establecimiento de áreas forestales con pino en Uruguay. Tacuarembó: COLONVADE.
- 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]. Raleigh: Biological and Agricultural Engineering Department. North Carolina State University [En línea]. Consultado 21 marzo 2008. Disponible en: <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. 2000. Ecology and biogeography of *Pinus* : an introduction. En: Richardson DM. [Eds.]. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge : Cambridge University Press. pp. 3 - 48.
- 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.
- 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.
- Stephen S, Burgess M, Adams N, Turner D, White A, Chin K. 2001. Tree roots: conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia*, 126(2): 158 - 165.
- 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.
- Thornwaite CW, Mather JR. 1955. The water balance. Centerdon : Drexel Institute of Technology Laboratory of Climatology. 104p. (Publications in climatology; 8(1)).
- 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 J, Hill A. 1988. Leaf area, stemwood growth and nutrition relationships in loblolly pine. *Forest Science*, 34(3): 547 - 563.
- Waring R, Running S. 1998. Forest Ecosystems: Analysis at multiple scales. San Diego: Academic Press. 370p.
- 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.