

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE
CENTRO REGIONAL UNIVERSITARIO BARILOCHE



**USO DE AGUA Y RESISTENCIA A LA SEQUÍA DE PINO
PONDEROSA Y CIPRÉS DE LA CORDILLERA**

Autor: Javier Enrique Gyenge

Director: Tomás M. Schlichter



INDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN	2
ABSTRACT	5
ÍNDICE DE TABLAS, FIGURAS, MAPAS Y ESQUEMAS	8
LISTADO DE ABREVIATURAS	17
CAPÍTULO 1.- INTRODUCCION GENERAL	
Mecanismos generales de resistencia a la sequía	19
Efecto de los árboles sobre la distribución del agua	23
Clima e influencia en la productividad en la Patagonia Argentina	26
Distribución espacial de <i>Austrocedrus chilensis</i> y <i>Pinus ponderosa</i> en sus lugares de origen	27
Producción forestal en el N.O. de la Patagonia	30
Hipótesis	31
Objetivos generales	31
Objetivos particulares	31
Referencias	32
CAPITULO 2.- CONSUMO DE AGUA DE <i>Pinus ponderosa</i> EN COMPARACIÓN CON <i>Austrocedrus chilensis</i> Y PASTIZAL NATIVO	
Introducción	38
Materiales y Métodos	44

1.- Área de estudio	44
2.- Cálculo de evapotranspiración a partir del balance hídrico	46
3.- Transpiración individual y a nivel de rodal	49
3.1.- Flujo de savia	49
3.2.- Flujo radial	52
3.3.- Área foliar	54
3.4.- Estimación de la transpiración individual y a nivel de rodal	56
Resultados	57
2.- Cálculo de evapotranspiración a partir del balance hídrico	57
3.- Transpiración individual y a nivel de rodal	61
3.1.- Flujo de savia	61
3.2.- Flujo radial	67
3.3.- Área Foliar	72
3.4.- Estimación de la transpiración individual y a nivel de rodal	74
Discusión	77
2.- Cálculo de evapotranspiración a partir del balance hídrico	77
3.- Transpiración individual y a nivel de rodal	79
3.1.- Flujo de savia	79
3.2.- Flujo radial	82
3.3.- Área Foliar	83
3.4.- Estimación de la transpiración individual y a nivel de rodal	85
Referencias	87

CAPITULO 3.- MAGNITUD Y PERÍODO DE CRECIMIENTO DE *Austrocedrus chilensis* Y *Pinus ponderosa* EN EL N.O. DE LA PATAGONIA

Introducción	95
Materiales y Métodos	97
Resultados	102
Discusión	109
Referencias	112

CAPITULO 4.- EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA EN LA PRODUCCIÓN DE BIOMASA AÉREA DE *Austrocedrus chilensis* Y *Pinus ponderosa*

Introducción	117
Materiales y Métodos	118
Resultados	118
Discusión	123
Referencias	124

CAPITULO 5.- RELACIONES HÍDRICAS EN *Pinus ponderosa* Y *Austrocedrus chilensis* Y SU EFECTO SOBRE LA TRANSPIRACIÓN

Introducción	126
Materiales y Métodos	128
1.- Marcha del potencial de la hoja (ψ) a lo largo de la temporada	128
2.- Relación entre el potencial de la hoja (ψ) y conductancia estomática (g_s), y entre la g_s y la fotosíntesis (A)	129

3.- Relación entre la conductancia total del árbol a la pérdida de vapor (gc) y el déficit de presión de vapor de la atmósfera (DPV)	131
4.- Conductividad específica (ks), y conductancia total (K_{planta}) y parcial ($K_{raiz+tallo}$)	133
Resultados	134
1.- Marcha del potencial de la hoja (ψ) a lo largo de la temporada	134
2.- Relación entre el potencial de la hoja (ψ) y conductancia estomática (gs), y entre la gs y la fotosíntesis (A)	136
3.- Relación entre la conductancia total del árbol a la pérdida de vapor (gc) y el déficit de presión de vapor de la atmósfera (DPV)	140
4.- Conductividad específica (ks), y conductancia total (K_{planta}) y parcial ($K_{raiz+tallo}$)	143
Discusión	144
Referencias	148

**CAPITULO 6.- COMPARACIÓN DE DISTINTAS VARIABLES FISIOLÓGICAS
ENTRE PROCEDENCIAS DE *Austrocedrus chilensis***

Introducción	153
Materiales y Métodos	155
1.- Vulnerabilidad a la cavitación	155
2.- Resistencias totales y parciales	157
3.- Respuesta de la conductancia estomática (gs) a la disponibilidad de agua en suelo y demanda atmosférica	158

4.- Capacidad fotosintética y eficiencia en el uso del agua	159
Resultados	160
1.- Vulnerabilidad a la cavitación	160
2.- Resistencias totales y parciales	162
3.- Respuesta de la conductancia estomática (<i>gs</i>) a la disponibilidad de agua en suelo y demanda atmosférica	162
4.- Capacidad fotosintética y eficiencia en el uso del agua	165
Discusión	169
Referencias	172

CAPÍTULO 7.- CONCLUSIONES GENERALES E INVESTIGACIONES

FUTURAS	178
Cambio climático y posible influencia en la productividad de <i>A. chilensis</i> y <i>P. ponderosa</i>	
<i>P. ponderosa</i>	189
Referencias	191

... Entonces nos llevó hasta el límite de la estepa patagónica y nos mostró los cipreses, casi retorcidos por el sufrimiento que, como dijo, “cubrían la retaguardia”. Duros y estoicos, como una legión suicida, daban el último combate contra la adversidad...

Ernesto Sábato, 2000, La Resistencia

Editorial Planeta Argentina S.A.I.C. / Seix Barrial

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar está mi esposa, María Elena. Gracias porque me enseñaste que las cosas pueden cambiar a pesar de que uno planifique minuciosamente su vida. También te agradezco haber formado un “equipo de primera” y haber podido lograr un montón de cosas, desde las materiales hasta las espirituales. Porque siempre estuviste en el momento justo con una palabra, un beso, un apretón de manos, y por sobre todas las cosas, por haberme amado como lo hiciste y darme lo mejor que hasta ahora he tenido en mi vida. GRACIAS!

A Valentina, porque con tu sonrisa me enseñás lo importante de esta vida.

A mis hermanos, porque la vida nos puso juntos, y gracias a Dios que nos puso juntos.

A mis padres, porque me bancaron todas. Me enseñaron el camino a seguir y se brindaron por completo para que yo pudiera cumplir con todos mis caprichos (incluido el ser Biólogo).

A mi madrina, porque forjó lo que soy hoy. Porque me enseñaste que en los libros podía encontrar la respuesta de mis inquietudes y porque siempre me apoyaste en todos mis proyectos (aunque sólo fueran sueños de niños).

A mis abuelos. Gracias porque se que todavía están al lado mío y cuidando la familia que estamos formando. Gracias Papin por estar cuando estaba bastante solo y acompañarme en los momentos justos. Los extraño.

A Julio, Custó, el Turco, el Tano, la Mami, Angeloso, Javier, el negro López, y a todos los que no están, porque con ellos viví mi vida y aprendí lo que quiero y lo que no.

A Tomás, porque muchas veces me mostraste las cosas desde una visión distinta a la mía, porque me enseñaste lo importante que es la parte humana, y porque me tendiste una mano en el momento justo.

A mis compañeros del grupo Forestal del INTA. Mauro, Vero, Guille, Mecha y Pablo, por lo que hablamos, nos acompañamos, reímos, lloramos y protestamos.

A la gente de las cuatro Estaciones del INTA en las que trabajé, César, José María, Jorge, Susana, Isa, el Bayo, Eduardo, Hugo, Gustavo, Dolo, Demetrio, Roberto, Marcelo, Liliana, Darío, Carlitos, Lucho, Cris, a todos los directivos y los que me olvidé.

A todas las personas de la Estancia Lemú Cuyen.

A este bendito PAIS, porque me permitió estudiar gratis desde el Jardín de Infantes, Primaria, parte de mi Secundaria y toda la Universidad.

Gracias a Dios por lo bueno y lo malo, por enseñarme a saborear la victoria y sufrir en la derrota, por la gente que me acompañó y la que no permitiste que me acompañara, por darme lo que tengo, por acompañarme cuando te necesité y por haber conocido a toda la gente que mencioné. Te agradezco mi vida entera y por sobre todas las cosas, el haberme bendecido con mis dos amores.

RESUMEN

Desde hace algunos años, en el N.O. de la Patagonia argentina se viene desarrollando una importante actividad forestal, basada principalmente en la utilización de coníferas exóticas de rápido crecimiento instaladas sobre pastizales naturales. Más del 90% de la superficie plantada se realizó con *Pinus ponderosa*, en un área limitada al este por la disponibilidad de agua (600 mm de precipitación anual) y al oeste por la presencia de Parques Nacionales. A su vez, esta área se corresponde con la actual y potencial de distribución de la especie nativa *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera), una conífera que posee importancia desde aspectos tanto ecológicos como socio-económicos. Se ha demostrado en diversos ecosistemas terrestres que el reemplazo de un pastizal por una forestación produce un incremento del consumo de agua. Dado que la vegetación interacciona con los factores abióticos y bióticos propios de cada lugar (e.g. disponibilidad de agua en el suelo (cantidad y momento de mayor ocurrencia), vientos, exposición, nutrientes, competencia intra- e interespecífica, presencia de patógenos) no es posible calcular el consumo de agua de un rodal a partir de estimaciones realizadas para la misma especie en otros lugares del mundo. Debido a que el agua es el principal recurso limitante de la productividad en la región del N.O. de la Patagonia, el objetivo de este trabajo fue evaluar el consumo de agua de las plantaciones forestales en comparación con los ecosistemas que éstas reemplazan. Actualmente, en el N.O. de la Patagonia, se encuentran poblaciones de *A. chilensis* en lugares con menos de 400 mm (Pilcañeu) hasta más de 2500 mm (Puerto Blest) de precipitación anual. En la zona de convergencia de ambas especies, diversos autores muestran que los rodales de *P. ponderosa* poseen aproximadamente el doble de producción aérea anual que los bosques de *A. chilensis*. Dado que el crecimiento se encuentra ligado al consumo de agua, se planteó la hipótesis de que los rodales de *P. ponderosa* consumen más agua que los pastizales y cipresales, aunque dicho consumo de agua también depende del grado de competencia entre individuos. Al estar correlacionados el consumo de agua con los crecimientos, se hipotetizó que la eficiencia en el uso del agua (consumo versus producción) es similar entre ambas especies. Por ello, el segundo objetivo de este trabajo fue caracterizar los distintos mecanismos de resistencia a la sequía de esta conífera patagónica y sus diferencias entre procedencias. Estas hipótesis se pusieron a prueba en rodales de *P. ponderosa* con 350, 500 y 1300 árboles ha⁻¹. También se realizaron mediciones en un pastizal y en individuos de *A. chilensis* situados en el mismo lugar en densidades variables y bajas. Adicionalmente, basados en la distribución actual de *A. chilensis*, se hipotetizó que esta especie es tolerante a la sequía, y que dicha tolerancia difiere entre poblaciones situadas en los extremos este-oeste (árido-húmedo) de su distribución.

El consumo de agua de los distintos sistemas se estimó mediante dos metodologías: balance de agua y medición de flujo de agua en el tronco. Para poder realizar la estimación de la cantidad de agua evapotranspirada se midió periódicamente desde la primavera al otoño la cantidad de agua caída por lluvias, el contenido de agua del suelo y la pérdida de agua a profundidad (percolación

profunda). La transpiración de distintos árboles se midió utilizando el método de Granier, el cual consta de termocuplas instaladas en el tronco de los mismos. Se comprobó que el consumo de agua de individuos con escasa competencia (baja densidad de plantación o individuos semi-aislados) fue superior en individuos de *P. ponderosa* que en *A. chilensis*. Sin embargo, cuando la competencia intraespecífica entre individuos de *P. ponderosa* fue alta (1300 árboles ha⁻¹), el consumo individual de agua de dichos individuos fue inferior al de los cipreses. A la vez, el consumo de agua en *P. ponderosa* estuvo linealmente correlacionado con el área foliar (A_f , m²) de cada individuo, así como también con el A_f por unidad de suelo (índice de área foliar, m² m⁻²) a nivel de rodal. Los balances hídricos demostraron que el consumo de los sistemas con árboles fue mayor que en el pastizal. Sin embargo, con esta última metodología se subestimaría el verdadero consumo de plantaciones ralas de *P. ponderosa*, ya que sólo el componente arbóreo transpiró cantidades similares y superiores de agua que lo estimado por el balance hídrico para todo el sistema en conjunto. Tanto la cantidad y el patrón diario del flujo de savia en el tronco, como la relación entre la cantidad de tejido conductivo y el A_f demostraron que los individuos de *P. ponderosa* de las parcelas más ralas se comportan como en los sitios con alta disponibilidad de agua en el suelo en los bosques nativos de esta especie en EEUU.

El crecimiento del fuste individual de *P. ponderosa* en la plantación más densa fue similar al de los individuos de *A. chilensis*, mientras que el crecimiento de los pinos en las parcelas ralas fue significativamente mayor. En el período agosto – marzo en donde se encuentra disponible agua en suelo y temperaturas sobre cero, la máxima tasa de crecimiento en ambas especies fue desde septiembre u octubre hasta febrero-marzo. A nivel de rodal, se observó que el mayor crecimiento ocurrió en las parcelas con 500 pinos ha⁻¹ (17,9±3,4 m³ ha⁻¹ año⁻¹), seguido por las parcelas con 350 pinos ha⁻¹ (14,3±3,4 m³ de madera ha⁻¹ año⁻¹), mientras que las parcelas con 1300 pinos ha⁻¹ presentaron los menores crecimientos a nivel de rodal aun con un mayor número de árboles (13,5±1,9 m³ ha⁻¹ año⁻¹). A la vez, estos valores son superiores a los crecimientos medidos por diversos autores en bosques de *A. chilensis* (2,6 a 7,4 m³ ha⁻¹ año⁻¹).

De acuerdo con la hipótesis planteada, la eficiencia en el uso del agua en la producción de biomasa aérea (m³ año⁻¹ / litros día⁻¹) fue similar entre especies. La productividad se relacionó linealmente con el consumo de agua en ambas especies, aunque el modelo lineal desarrollado para los individuos de *P. ponderosa* de las parcelas más ralas (350 y 500 pinos ha⁻¹) fue distinto al del resto de los tratamientos (pino 1300 individuos ha⁻¹ y cipreses). Se encontró una relación lineal positiva entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) de los individuos de *P. ponderosa* y la eficiencia en el uso del agua, no observándose ninguna relación entre dichas variables en el caso de *A. chilensis*.

Estos resultados demostrarían que el consumo de agua de las plantaciones de *P. ponderosa* sería mayor que el de los bosques de *A. chilensis* y que el de los pastizales nativos. A la vez, el consumo de agua, la productividad y la eficiencia en el uso del agua de las plantaciones de *P. ponderosa* se incrementaría con la edad y tamaño del rodal. En el caso de los bosques de *A. chilensis*, se esperaría un

incremento en la productividad y consumo de agua de sus bosques en relación a la edad, manteniendo una eficiencia en el uso del agua relativamente constante.

La cantidad de agua almacenada en los primeros 140 cm de suelo en las situaciones con árboles varió desde más de 300 mm en septiembre hasta menos de 150 mm en el período más seco (febrero) en las parcelas de 350 y 500 *P. ponderosa* ha⁻¹, decreciendo a menos de 100 mm en el caso de *A. chilensis* y la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹. A pesar de dichas diferencias, el potencial agua de prealba (ψ_{pa}) fue relativamente estable y alto en todas las situaciones demostrando que ambas especies arbóreas acceden a una fuente estable de agua durante toda la temporada. Si bien el ψ_{pa} de los pinos de la plantación de mayor densidad no evidenció la presencia de estrés hídrico en los individuos, el patrón de flujo de savia durante el día pone de manifiesto la menor disponibilidad de agua en el suelo. Sin embargo, en una fecha (febrero de 2002), se observó una disminución del potencial agua de prealba de los individuos de *A. chilensis* sin que se observara lo mismo en los individuos de *P. ponderosa*. Esto indicaría que esta última especie posee raíces más profundas que el ciprés. Si bien el ψ_{pa} fue similar entre especies, el valor del ψ de la hoja durante el día fue mayor en los individuos de *A. chilensis* que en los de *P. ponderosa*. En relación a ello, el valor de conductancia estomática (g_s) fue menor en *A. chilensis*. Esta menor g_s limitó tanto la transpiración como la fijación de carbono. En este sentido, la tasa fotosintética a saturación de luz (A_{max}) y la g_s fueron mayores en *A. chilensis* en ramas plenamente hidratadas que en condiciones de campo, mientras que la A_{max} de los individuos de *P. ponderosa* a campo mostró valores intermedios entre las dos situaciones mencionadas del ciprés de la cordillera. Los resultados de *A. chilensis* indican que esta especie tiene altas capacidades de fijar C, pero sin embargo, esta capacidad se ve limitada básicamente por razones hidráulicas. La conductancia de la canopia en la fase de vapor (g_c) de los individuos de *P. ponderosa* de la plantación más densa fue inferior a la calculada para los individuos de *A. chilensis*. A la vez, la g_c de los individuos de las parcelas de *P. ponderosa* de menor densidad fue mayor que la calculada para *A. chilensis*. Como lo mencionan otros autores, el valor de g_c se correlaciona con el crecimiento de los individuos. Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de la competencia intraespecífica en la productividad de un sistema. Por otro lado, ambas especies muestran la importancia de la g_s en la regulación de la transpiración. Las variables fisiológicas medidas en individuos de *P. ponderosa* mostraron valores similares a las mediciones realizadas por otros autores en EEUU.

Por último, los estudios realizados en distintas procedencias de *A. chilensis* no apoyan la hipótesis formulada acerca de las diferencias fisiológicas entre poblaciones provenientes de sitios con distinta pluviometría. La vulnerabilidad a la cavitación, los cambios de la conductancia estomática en respuesta a la disponibilidad de agua en el suelo y la demanda atmosférica, y la capacidad de fijación de C bajo situaciones con distintos grados de estrés hídrico no difirieron entre procedencias. Estos resultados permiten hipotetizar que los individuos de *A. chilensis* poseen una plasticidad fenotípica que les permite sobrevivir en sitios con distintos niveles de estrés hídrico, por ejemplo cambiando la relación entre A_f y tejido conductivo (SA). Asimismo, se concluye que modificaciones en variables

morfológicas tales como el área foliar específica y la relación $A_f:SA$ son las que permiten a los juveniles de esta especie el poder pasar de un ambiente protegido bajo una nodriza a crecer a cielo abierto cuando son adultos.

En base a los resultados encontrados y a los modelos de cambio climático propuestos por otros autores para la región se hipotetiza un posible avance de los bosques de ciprés de la cordillera hacia el oeste de su distribución (sitios húmedos actualmente ocupados por *Nothofagus* spp.), y altas limitaciones para el reclutamiento de plántulas hacia el este. A su vez, las estrategias de uso de agua y resistencia a la sequía de ambas especies estudiadas demuestran una menor habilidad competitiva por parte de la especie nativa, lo que pone de manifiesto la importancia de la planificación de las plantaciones con pino ponderosa en áreas cercanas a zonas de conservación de *A. chilensis*. Asimismo, los altos consumos de agua por parte de las plantaciones de pino ponderosa deben ser tomadas en cuenta al planificar el diseño de las mismas en el paisaje, sobre todo en aquellas áreas en donde los recursos hídricos sean particularmente limitantes.

ABSTRACT

Since the last decades afforestation with fast growing tree species is increasing in N.W. Patagonia Argentina. There, more than 90% of the planted land is occupied by *Pinus ponderosa* planted over natural grasslands. This area is limited at the east by the availability of water (600 mm of annual precipitation), and at the west by the presence of National Parks. At the same time, this area is the actual and/or potential distribution area of the native species *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera), an important conifer from ecological and socio-economical points of view. Considering that water is the main limiting resource in N.W. Patagonia, the objective of this study was to quantify water use of plantations with fast growing species compared to native ecosystems. Several researchers have demonstrated the increment of soil water consumption by forest plantations compared to the grasslands they replaced. Also, water depletion could be different depending on the species and age of the trees. In addition, other abiotic and biotic factors, such as availability of soil water (amount and time of occurrence), wind, exposition, soil nutrient, inter- and intra-specific competition, pathogens, etc., influence the water use of the trees. For these reasons, it is not possible to estimate the amount of water used by a forest plantation in a particular environment using data from other places. Currently, there are populations of *A. chilensis* growing in places with less than 400 mm (Pilcañeu) to more than 2500 mm (Port Blest) of mean annual precipitation. In the areas in which both species coexist, several authors have pointed out that aboveground productivity of *P. ponderosa* forests approximately doubles the productivity of *A. chilensis* ones. Because productivity is correlated with water consumption, we hypothesised that water use of *P. ponderosa* forests should be higher than that of native grasslands or cypress forests, and that water use should also depend on the degree of competition between trees. We also expected that water use efficiency (production / water use) would be similar in both species. For that reason, the second objective of this study was to characterise the different mechanisms related with drought resistance of this native conifer and their differences between provenances. These hypotheses were tested in stands with 350, 500 and 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹. Also, measurements were done in an open grassland and in *A. chilensis* trees growing in the same place with low and variable densities. In addition, due to the current distribution of *A. chilensis* populations, we expected that this species would have characteristics of a drought tolerant species, and that drought tolerance would be different between populations from sites with different precipitation levels.

Water use of the studied systems was estimated following two methodologies: water balances and sap flow measurements. Rainfall, soil water content and percolation were periodically measured from spring to autumn to estimate evapotranspiration. Water use by trees was measured using the methodology proposed by Granier, which consists in thermocouples installed in the external portion of the xylem. Water used by trees growing with low degree of competition (low density plantation or semi-isolated individuals) was higher in *P. ponderosa* trees than in individuals of *A. chilensis*. However, water use by pines was lower than that of cypresses when intra-specific competition was high (1300 *P. ponderosa* ha⁻¹). At the same time, water use of *P. ponderosa* was linearly

correlated with leaf area (A_f , m^2) of each individual, and also, with the A_f per ground unit (leaf area index, $m^2 m^{-2}$) at the stand level. The amount of evapotranspired water, estimated from water balances, was higher in forested than grassland plots. However, water balances underestimated the real amount of water used by low density plantations of *P. ponderosa*, because water use by trees (estimated with sapflow method) was similar or even higher than that estimated for the whole system (trees plus grasses). The amount and daily pattern of sap flow, and the relation between conductive tissues and A_f of the individuals of *P. ponderosa* from low densities stands were similar than those trees growing in native forest of USA placed in sites with high availability of soil water.

Individual growth of *P. ponderosa* at the high density plantation was similar to that of *A. chilensis* trees, while individuals of *P. ponderosa* of low density plantations showed the highest growth rates. Aboveground growth started at September or October and finished during February – March in both species. At the stand level, higher growths were measured in trees growing at 500 *P. ponderosa* ha^{-1} ($17,9 \pm 3,4 m^3 ha^{-1} year^{-1}$), followed by 350 pines ha^{-1} ($14,3 \pm 3,4 m^3 ha^{-1} year^{-1}$), while the stands with 1300 pine ha^{-1} showed the lowest productivity ($13,5 \pm 1,9 m^3 ha^{-1} year^{-1}$) even having more trees. All growth values at the stand level were higher than those measured in *A. chilensis* forest by others authors (2,6 a $7,4 m^3 ha^{-1} year^{-1}$).

In accordance with the proposed hypothesis, water use efficiency in the aboveground biomass production ($m^3 year^{-1} / litres day^{-1}$) was similar between species. Productivity was linearly related with water use in both species, but the linear model applied to low density stands (350 y 500 *P. ponderosa* ha^{-1}) was different to those of the other treatments (high density plantation and cypress). In the case of *P. ponderosa*, and independently of plantation density, water use efficiency was linearly related with diameter at breast height (DAP) of the trees.

Results of this study demonstrate that water use by *P. ponderosa* plantations would be higher than that of *A. chilensis* forests. In addition, water use, productivity and water use efficiency of *P. ponderosa* stands become higher with age and size of the trees. In a similar way, growth and water use also increase in *A. chilensis* forest, but water use efficiency remains relatively constant with the age and size of individuals.

Soil water storage in the first 140 cm in the different forested situations changed from more than 300 mm in September to less than 150 mm in February in the 350 and 500 *P. ponderosa* ha^{-1} stands, or less than 100 mm in 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} during the end of summer. In spite of changes in soil water storage, predawn leaf water potential (ψ_{pa}) of the trees was relatively stable and high in all situations, demonstrating that both species have access to a source of water during the whole season. Sap flow pattern in *P. ponderosa* trees of 1300 pines ha^{-1} stands indicated a certain degree of drought stress, which was not evident with ψ_{pa} measurements. However, in one date (February 2002), a high decrease in ψ_{pa} was measured only in *A. chilensis* trees. This observation indicated that individuals of *P. ponderosa* had a deeper root system than *A. chilensis*. In spite of the similarity in ψ_{pa} between both species, ψ_{leaf} during the day was higher in *A. chilensis* than in *P. ponderosa*. In relation with the high ψ_{leaf} , stomatal conductance (gs) measured in

A. chilensis trees were lower than that in *P. ponderosa*. In the case of *A. chilensis*, g_s limited both transpiration and carbon fixation. In this sense, maximum photosynthetic rate at light saturation point (A_{max}) and g_s were higher in leaves of *A. chilensis* of branches re-hydrated in laboratory than under field conditions, while A_{max} of *P. ponderosa* in the field showed intermediate values between the two situations in *A. chilensis*. Results of *A. chilensis* indicated that this species has a high carbon fixation capacity, but this capacity is constrained by hydraulic limitations. Canopy conductance of vapour phase (g_c) of individuals growing in 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ plantation was lower than g_c of *A. chilensis* trees. At the same time, g_c of *P. ponderosa* at low density stands was higher than g_c of *A. chilensis*. The magnitude of g_c was correlated with productivity of the individual tree, as was mentioned by others authors. These results pointed out the importance of intraespecific competition on productivity of a forested system. In addition, results of both species showed the importance of g_s in regulating transpiration. Physiological values found for *P. ponderosa* trees of N.W. Patagonia were similar than those measured by other authors in native forests in the USA.

Finally, the studies developed on different provenances of *A. chilensis* do not support the hypothesis formulated about physiological differences between populations of sites with different precipitation level. Vulnerability to cavitation, changes in stomatal conductance related to soil water availability and / or atmospheric demand, and the photosynthetic capacity under different degrees of drought stress were similar between provenances. These results allow us to suppose that phenotypic plasticity of *A. chilensis* trees in the ratio of A_f and conductive tissues (SA), for instance, is the main mechanism allowing them to survive in sites with different degrees of water stress. In addition, we concluded that changes in morphological variables such as specific leaf area and the relation $A_f:SA$ allow juvenile plants to survive when they pass from a shelter environment under a nurse to open conditions as adults.

Based on present results and models of global change for the Patagonian region proposed by other authors, it is hypothesized an advance of *A. chilensis* forests to the west (the humid zone now occupied by *Nothofagus* spp.) and serious limitations for seedling establishment at the east of its current distribution. Strategies of water use and drought resistance of both species demonstrated a lower competitive capacity in the native conifer, which pointed out the importance of pine plantation planning in areas close to *A. chilensis* conservation zones. In addition, high water consumption of pine plantations has to be considered in the design of plantations at the landscape level in areas where water resources are particularly limiting.

ÍNDICE DE TABLAS, FIGURAS, MAPAS Y ESQUEMAS

Tablas

	Pág.
Tabla 2.1.- Valores relativos de flujo de savia (u) a distintas profundidades del xilema activo (en cm) en distintas especies.	41
Tabla 2.2.- Descripción de los distintos árboles (diámetro a la altura del pecho –DAP, cm) especie, tratamiento silvicultural y período de medición (mes / año) utilizados en los distintos momentos de medición.	51
Tabla 2.3.- Diámetro a la Altura del Pecho (DAP, cm), área de xilema activo (SA, cm^2) y profundidad (cm) en donde se insertaron las termocuplas en <i>Austrocedrus chilensis</i> y <i>Pinus ponderosa</i> durante ambos años de medición.	53
Tabla 2.4.- Evapotranspiración diaria media calculada a partir del balance hídrico local (mm día^{-1}) en un pastizal, plantaciones de <i>Pinus ponderosa</i> (350, 500 y 1300 pinos ha^{-1} , en las situación Bajo Copa –BC- y Entre Copas –EC), y posición Bajo Copa de <i>Austrocedrus chilensis</i> durante tres temporadas. El valor relativo se refiere a la evaporación estimada en los sistemas forestados con respecto al pastizal.	60
Tabla 2.5. Parámetros de las regresiones lineales ($\pm\text{EE}$) que relacionan el consumo individual (litros de agua día^{-1}) y el DAP (cm) en <i>Pinus ponderosa</i> (en tres densidades de plantación, individuos ha^{-1}) y <i>Austrocedrus chilensis</i> . La ecuación ajustada fue consumo = $a + b \text{ DAP}$. 350, 500 y 1300= cantidad de individuos por hectárea.	76
Tabla 2.6.- Consumo de agua promedio diario de tres rodales de <i>P. ponderosa</i> : 1300, 500 y 350 individuos ha^{-1} utilizando un modelo sin disminución radial del flujo de savia (Modelo 1) y otro con disminución de esta variable (Modelo 2).	76
Tabla 3.1.- Esquema de fechas de tratamientos de poda de individuos de <i>Pinus ponderosa</i> en las distintas parcelas.	99
Tabla 3.2.- Resultados de los análisis de la variancia (ANOVA) y test de Tukey ($\alpha = 0,05$) de los crecimientos absolutos y relativos del DAP observados en los distintos tamaños y densidades de <i>Austrocedrus chilensis</i> y <i>Pinus ponderosa</i> en 6 temporadas (años 1997 al 2003) representados en la Figura B.3. Los datos provienen del análisis de anillos de crecimiento (<i>A. chilensis</i> y 1300 pinos ha^{-1}) e inventarios forestales sucesivos (350 y 500 pinos ha^{-1}).	105

Tabla 3.3.- Área foliar (A_f , m^2) y área de xilema activo (SA, cm^2) en individuos de <i>P. ponderosa</i> . La poda se realizó en el invierno del 2001 hasta una altura de 4,5 metros. Los árboles "sin podar" tenían la base de la copa a aproximadamente 3 metros del suelo.	108
Tabla 4.1.- Consumo de agua promedio diario, productividad y eficiencia en el uso del agua de tres rodales de <i>P. ponderosa</i> : 1300, 500 y 350 individuos ha^{-1} utilizando un modelo sin disminución radial del flujo de savia (Modelo 1) y otro con disminución de esta variable (Modelo 2).	122
Tabla 5.1.- Parámetro ($\pm EE$) del modelo de Landsberg (1977) ajustado a la curva de fotosíntesis versus PAR correspondiente a <i>Austrocedrus chilensis</i> y <i>Pinus ponderosa</i> en condiciones de campo y laboratorio. A_{max} = máxima tasa de asimilación ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$); RC = rendimiento cuántico aparente ($mol\ CO_2\ mol\ foton^{-1}$); PC= punto de compensación lumínica ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$). Diferentes letras en cada columna representan diferencias significativas ($\alpha=0,05$, test t).	140
Tabla 6.1.- Características climáticas de los lugares de procedencia de las semillas o ramas de <i>Austrocedrus chilensis</i> (datos provenientes de Pastorino 2000).	156
Tabla 6.2- Parámetros de las curvas de vulnerabilidad ($\pm DE$) de individuos de <i>A. chilensis</i> de tres sitios distintos: pendiente (<i>a</i>) e intercepto (<i>b</i>). Conjunto se refiere al modelo que tiene en cuenta todos los valores obtenidos sin distinguir procedencias.	161
Tabla 6.3.- Resistencia total de la planta (R_p) y resistencia a través del tallo más raíz (R_{rt}) de plantines de <i>Austrocedrus chilensis</i> . Los valores representan los promedios $\pm DE$.	162
Tabla 6.4.- Parámetros ($\pm E.E.$) del modelo ajustado a la respuesta de la fotosíntesis a la radiación (Landsberg 1977) en dos procedencias (sitios húmedo y xérico) de <i>Austrocedrus chilensis</i> .	166

FIGURAS

	Pág.
Figura 2.1.- Evolución del agua almacenada (mm) en los primeros 140 cm de suelo en plantaciones de <i>Pinus ponderosa</i> (350, 500 y 1300 individuos ha ⁻¹ , en las situaciones Bajo Copa –BC- y Entre Copas –EC), y posición Bajo Copa de <i>Austrocedrus chilensis</i> y pastizal durante cuatro temporadas (años 1999 al 2003).	59
Figura 2.2.- Flujo de savia (u , ml cm ⁻² min ⁻¹) de <i>Pinus ponderosa</i> en dos densidades de plantación (350 y 500 individuos ha ⁻¹) durante tres días con características climáticas similares. Temporada 1999-2000. ψ_{pd} = potencial agua de pre-alba, ψ_{md} = potencial agua al medio día.	62
Figura 2.3.- Densidad de flujo de savia (ml cm ⁻² min ⁻¹) de individuos suprimidos (DAP < 17 cm) y dominantes (DAP > 29 cm) de <i>Pinus ponderosa</i> de una plantación a alta densidad (1300 individuos ha ⁻¹) en días con diferentes valores de déficit de presión de vapor (DPV) y radiación. Los gráficos se corresponden a los días 1 al 5 de noviembre del 2001.	64
Figura 2.4.- Densidad de flujo de savia (ml cm ⁻² min ⁻¹) de individuos suprimidos (DAP < 17 cm) y dominantes (DAP > 29 cm) de <i>Pinus ponderosa</i> de una plantación a alta densidad (1300 individuos ha ⁻¹) en días con diferentes valores de déficit de presión de vapor (DPV) y radiación. Los gráficos se corresponden a los días 15 al 19 de marzo del 2003.	65
Figura 2.5. Densidad de flujo de savia (u , ml cm ⁻² min ⁻¹) de 4 individuos de <i>P. ponderosa</i> de diámetro a la altura del pecho < 16 cm (suprimidos) creciendo en la plantación de 1300 árboles ha ⁻¹ en relación al déficit de presión de vapor (DPV, kPa) en tres días a comienzo (noviembre, figura a la izquierda) y finales de la temporada (marzo, figura a la derecha).	66
Figura 2.6. Densidad de flujo de savia (u , ml cm ⁻² min ⁻¹) de 4 individuos de <i>P. ponderosa</i> de diámetro a la altura del pecho > 30 cm (dominantes) creciendo en la plantación de 1300 árboles ha ⁻¹ en relación al déficit de presión de vapor (DPV, kPa) en tres días a comienzo (noviembre, figura a la izquierda) y finales de la temporada (marzo, figura a la derecha).	66
Figura 2.7. Densidad de flujo de savia (u , ml cm ⁻² min ⁻¹) de 4 individuos de <i>A. chilensis</i> , luz solar (Watt m ²) y déficit de presión de vapor (DPV, kPa) en dos días (23 y 25 de noviembre del 2001). El número de cada serie representa el DAP (cm) de cada árbol.	67
Figura 2.8.- Promedios de temperatura máxima y humedad relativa para	

- los meses de enero, febrero y marzo del año 2001 y 2002. También se grafican los valores históricos para Bariloche (1990-2000). 68
- Figura 2.9.- Relación entre la densidad del flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) estimada en las porciones externa e interna del xilema en dos árboles de *A. chilensis* (profundidad de inserción de la termocupla entre paréntesis). La línea punteada representa la relación 1:1. 69
- Figura 2.10.- Relación entre la densidad del flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) estimada en las porciones externa e interna del xilema en dos árboles de *P. ponderosa*. Mediciones realizadas durante el año 2001. Entre paréntesis se indica la profundidad del xilema (cm) a la que se colocaron los sensores. 70
- Figura 2.11.- Relación entre la densidad del flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) estimada en las porciones externa e interna del xilema en dos árboles de *P. ponderosa*. Mediciones realizadas durante el año 2002. Entre paréntesis se indica la profundidad del xilema (cm) a la que se colocaron los sensores. 70
- Figura 2.12.- Evolución diaria de la densidad del flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) a dos profundidades del tronco en los dos individuos de *P. ponderosa* medidos durante la temporada 2001. Con flechas se señalan las principales diferencias de u durante el día. Entre paréntesis se indica la profundidad del xilema (cm) a la que se colocaron los sensores. 71
- Figura 2.13.- Porcentaje de la densidad del flujo de savia ($u \pm \text{DE}$, $\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) de cada sensor con respecto al sensor externo, en función de la profundidad del xilema en los cuatro individuos de *P. ponderosa* medidos durante las temporadas 2001 y 2002. 72
- Figura 2.14.- Área foliar total de la rama (m^2) en relación al diámetro de la misma a 5 cm de su inserción en el tronco, medida en individuos de *Pinus ponderosa* durante 3 inviernos sucesivos. 73
- Figura 2.15.- Relación entre el área foliar total del árbol (A_f , m^2) y el diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) en las parcelas de 500 *P. ponderosa* ha^{-1} medidos en las temporadas 2002 y 2003. Podado= poda hasta una altura de 4,5 m; sin podar= poda hasta 3 metros. 73
- Figura 2.16.- Relación entre la transpiración (litros agua $\text{día}^{-1} \text{m}^{-2} A_f$ y litros agua día^{-1}) y el área foliar (A_f , m^2) medida en individuos de *Pinus ponderosa* con distintos niveles de poda en las temporadas 2002 y 2003. Altura de poda: 3 metros en el tratamiento "sin podar" y 4,5 metros en los pinos "podados". 74
- Figura 2.17. Consumo de agua promedio individual (litros día^{-1}) de

Pinus ponderosa en tres densidades de plantación (1300, 500 y 350 *P. ponderosa* ha⁻¹) calculado asumiendo que no hay una disminución radial del flujo. Las líneas continuas corresponden a las regresiones para *P. ponderosa*, mientras que la discontinua para *A. chilensis*. 75

Figura 2.18.- Relación entre la transpiración *máxima* a nivel de rodal (mm día⁻¹) y el índice de área foliar (IAF, m² m⁻²) del mismo medida en parcelas de distintas densidades de plantación de *Pinus ponderosa*. Con cuadrados vacíos se muestran los datos del N.O. de Patagonia. Los datos de EEUU obtenidos de trabajos publicados fueron extraídos de: triángulos negros: Law et al. 2001a, triángulo blanco: Ryan et al. 2000, asterisco: Kurpius et al. 2003, círculos negros: Irvine et al. 2002, cuadrado negro: Anthoni et al. 1999. 77

Figura 2.19.- Área foliar total de la rama en relación al diámetro de la misma medida en individuos de *Pinus ponderosa* creciendo al N.O. de la Patagonia (líneas finas punteadas representan el intervalo de confianza del 95%) y EEUU (los valores fueron obtenidos en los trabajos citados). 84

Figura 3.1.- Crecimientos relativos del Diámetro a la altura del pecho (DAP) de *Austrocedrus chilensis* (ciprés) y *Pinus ponderosa* (pino ralo: 350 pinos ha⁻¹, pino denso: 500 pinos ha⁻¹) durante dos años. A la izquierda se presentan los resultados para árboles de más de 8 m de altura y a la derecha, para árboles de menos de 2,5 m de altura total. 102

Figura 3.2.- Crecimientos relativos en altura de *Austrocedrus chilensis* (ciprés) y *Pinus ponderosa* (pino ralo: 350 pinos ha⁻¹, pino denso: 500 pinos ha⁻¹) durante dos años. A la izquierda se presentan los resultados para árboles de más de 8 m de altura y a la derecha, para árboles de menos de 2,5 m de altura total. 103

Figura 3.3.- Incremento anual del diámetro a la altura del pecho (DAP) en forma absoluta (mm, a y c) y relativa (b y d) con respecto al DAP inicial en *Austrocedrus chilensis* (a y b) y *Pinus ponderosa* (c y d) divididos por tamaño (DAP en cm) y densidad de plantación (1300, 500 y 350 corresponde al número de individuos ha⁻¹). 103

Figura 3.4.- Crecimiento relativo ((final – inicial) (inicial)⁻¹) en altura de individuos de *P. ponderosa* creciendo en parcelas ralas (350 individuos ha⁻¹) y densas (500 individuos ha⁻¹). Podado = árbol podado hasta una altura de 4,5 metros en año 2002; sin podar = árbol podado hasta una altura de 3 metros en el año 2001. 106

Figura 3.5.- Crecimiento relativo en diámetro a la altura del pecho (DAP, (final – inicial) (inicial)⁻¹) de individuos de *P. ponderosa* creciendo en

- parcelas rala (350 individuos ha^{-1}) y densas (500 individuos ha^{-1}).
 Podado = árbol podado hasta una altura de 4,5 metros en año 2002; sin podar = árbol podado hasta una altura de 3 metros en el año 2001. Con asterisco se indican diferencias significativas ($\alpha < 0,05$). 107
- Figura 3.6.- Valores mensuales acumulados de IDV (mbar) y lluvias (mm) y valores promedio de los últimos 10 años (período 1992-2002) medidos en la EEA Bariloche INTA. 108
- Figura 4.1.- Relación entre la productividad individual anual promedio (kg) y el consumo acumulado durante la temporada de crecimiento (m^3) de *Austrocedrus chilensis* y *Pinus ponderosa* (350, 500 y 1300 se refiere a la cantidad de individuos por hectárea). 119
- Figura 4.2.- Relación entre la eficiencia en el uso del agua definida como la productividad individual anual promedio (kg) dividida por el consumo acumulado de agua durante la temporada (m^3) y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de individuos de *Austrocedrus chilensis* y *Pinus ponderosa* (350, 500 y 1300 se refiere a la cantidad de individuos por hectárea). 120
- Figura 4.3.- Relación entre la eficiencia en el uso del agua definida como la productividad individual anual promedio (kg) dividida por el consumo acumulado de agua durante la temporada (m^3) y el consumo de agua de individuos de *Austrocedrus chilensis* y *Pinus ponderosa* (350, 500 y 1300 se refiere a la cantidad de individuos por hectárea). 120
- Figura 4.4.- Relación entre la eficiencia en el uso del agua (kg mm^{-1}) y el DAP (Figura A) promedio de cada rodal de *P. ponderosa* (datos provenientes de la Tabla 2.5); y la productividad (kg año^{-1}) (Figura B). El símbolo vacío representa el valor de eficiencia de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} , mientras que los símbolos llenos representan a las parcelas ralas (350 y 500 pinos ha^{-1}) en dos temporadas distintas. 122
- Figura 5.1.- Potencial agua de pre-alba y al mediodía de individuos de *P. ponderosa* (A) situados en parcelas de 350 y 500 individuos ha^{-1} e individuos *P. ponderosa* provenientes de parcelas con densidades de plantación de 1300 y 500 árboles ha^{-1} (B) en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. Temporadas 1999-2000, 2000-2001 y 2001-2002. 135
- Figura 5.2.- Potencial agua de pre-aba y al mediodía de individuos de *A. chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. Temporadas 2000-2001 y 2001-2002. 135
- Figura 5.3.- Marcha diaria del déficit de presión de vapor (DPV, kPa), potencial agua (-MPa), conductancia estomática (gs, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y

radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en individuos adultos de *Pinus ponderosa* y *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. La gs y PAR se midieron en dos posiciones: a la mitad y en la parte superior de la copa. La marcha diaria del potencial agua es el promedio de la medición del potencial agua en ambos lugares de la copa. 137

Figura 5.4.- Valores de fotosíntesis neta (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) versus radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) medido bajo condiciones de campo (es decir, incluyendo el cierre estomático que puede producirse a altos niveles de radiación) en un individuo adulto de *Pinus ponderosa* y de *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. 137

Figura 5.5.- Conductancia estomática (gs) en relación al potencial agua en individuos de *Pinus ponderosa* situados en parcelas de 350 y 500 individuos ha^{-1} e individuos adultos de *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. Con líneas rectas se representa el límite máximo de gs para *P. ponderosa* (línea continua) y *A. chilensis* (línea discontinua). 138

Figura 5.6.- Conductancia estomática relativa al primer valor medido (gs relativa a la gs de la mañana) y déficit de presión de vapor (VPD, kPa) a lo largo del día durante dos días (A 17/1; B 27/2/2003) en individuos de *Pinus ponderosa* situados en parcelas de 350 y 500 individuos ha^{-1} e individuos adultos de *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. 159

Figura 5.7.- Izquierda: evolución de la conductancia de la canopia (g_c , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 5 individuos adultos de *Austrocedrus chilensis* en 5 días con distintos valores máximos de déficit de presión de vapor (DPV, kPa). Derecha: relación entre g_c y DPV en los 5 días mencionados. 141

Figura 5.8.- Izquierda: evolución de la conductancia de la canopia (g_c , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 4 individuos adultos de *Pinus ponderosa* de DAP > 30 cm en 3 días con distintos valores máximos de déficit de presión de vapor (DPV, kPa). Derecha: relación entre g_c y DPV en los 3 días mencionados. 142

Figura 5.9.- Izquierda: evolución de la conductancia de la canopia (g_c , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 4 individuos adultos de *Pinus ponderosa* de DAP < 16 cm en 3 días con distintos valores máximos de déficit de presión de vapor (DPV, kPa). Izquierda: relación entre g_c y DPV en los 4 días mencionados. 142

- Figura 5.10.- Evolución de la conductividad hidráulica específica (k_s , $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) en ramas de *Pinus ponderosa* y *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén. 143
- Figura 5.11.- Relación entre la conductividad hidráulica específica máxima (k_s , $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) y el diámetro del tallo (mm) en ramas de *Pinus ponderosa* y *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén. Para *A. chilensis*, $k_s = 0,3565 (0,0502) \text{ diámetro} + 2,019 (0,3019)$; $r^2_{\text{aj.}} 0,63$; F val. 50,34. Para *P. ponderosa*, $k_s = 1,4336 (0,1244) \text{ diámetro} - 3,1555 (0,9676)$; $r^2_{\text{aj.}} 0,80$; F val. 132,76. 144
- Figura 6.1. Curvas de vulnerabilidad a la cavitación medidas en individuos adultos de *A. chilensis* procedentes de tres sitios con distinta pluviometría. También se muestra el modelo agrupando los datos de todas las procedencias. 161
- Figura 6.2.- Respuesta de la conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) al incremento en la radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de dos procedencias situadas en los extremos de pluviometría del área de distribución de *Austrocedrus chilensis*. La línea indica el modelo agrupando todos los datos. 162
- Figura 6.3.- Relación entre la conductancia estomática a saturación de luz (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y el potencial agua de pre-alba (-MPa) de dos procedencias situadas en los extremos de pluviometría del área de distribución de *Austrocedrus chilensis*. La línea representa el modelo con todos los datos. 163
- Figura 6.4.- Patrón diario de la conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de plantas sin estrés hídrico ("regadas") de dos procedencias y el déficit de presión de vapor (DPV, kPa) en tres días de medición. Entre paréntesis, luego de la procedencia, se indica el valor de potencial de pre-alba. 164
- Figura 6.5.- Patrón diario de la conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de plantas con distinto grado de estrés hídrico (nombre de la serie, MPa) correspondientes a dos procedencias de *A. chilensis* (símbolos llenos = sitio húmedo, símbolos vacíos = sitio xérico), y el déficit de presión de vapor (DPV, kPa) en dos días de medición. En gris se muestra el promedio de los valores de g_s de las plantas regadas mostradas en la Figura 3.4. 165
- Figura 6.6.- Relación entre la fotosíntesis (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a saturación de luz (PAR $>500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en plantines de *A. chilensis* dos procedencias. 166
- Figura 6.7.- Fotosíntesis ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiración foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

y eficiencia fotosintética instantánea en el uso del agua (E_fUA , $\mu\text{mol H}_2\text{O mol C}$) en relación con la conductancia estomática (gs), de plantines de *Austrocedrus chilensis* (datos agrupados de ambas procedencias), en dos días de medición. Bajo DPV= corresponde al día 2 de marzo, mayor valor de DPV = 2 kPa. Alto DPV = corresponde al 13 de marzo, mayor valor de DPV = 3,5 kPa. 167

Figura 6.8.- Eficiencia fotosintética instantánea en el uso del agua (E_fUA , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$) en relación con la radiación fotosintéticamente activa (PAR), de plantines de *Austrocedrus chilensis* (datos agrupados de ambas procedencias), en dos días de medición. Bajo DPV = corresponde al 2 de marzo, mayor valor de DPV = 2 kPa. Alto DPV = corresponde al 13 de marzo, mayor valor de DPV = 3,5 kPa. 168

MAPAS

	Pág.
Mapa 2.1.- Área de estudio: plantaciones de <i>Pinus ponderosa</i> rodeadas de bosques nativos de <i>Austrocedrus chilensis</i> (Bran et al. 2002).	45

ESQUEMAS

	Pág.
Esquema 1.1.- Simplificación del flujo de agua a través del continuo suelo – planta – atmósfera, que incluye las resistencias a la circulación hídrica (R_i) y valor de potencial agua (Ψ) en cada compartimiento. Modificado a partir de Jones (1992).	21
Esquema 2.1.- Representación de la distribución de especies y los distintos rodales de <i>P. ponderosa</i> en los que se realizaron las mediciones. Valle de Meliquina, Ea. Lemú Cuyén.	46
Esquema 3.1.- Representación de la distribución de parcelas de <i>P. ponderosa</i> en los que se realizaron las mediciones. Valle de Meliquina, Ea. Lemú Cuyén.	99

LISTADO DE ABREVIATURAS

Abreviat ura	Significado	Unidades
ΔS	Cambio diario del agua almacenada en el suelo	Mm
ΔT	Diferencia de temperatura entre termocuplas	°C
θ	Contenido de agua en el suelo	%
ψ	Potencial agua	Mpa
ψ_{hoja}	Potencial agua de hoja	Mpa
ψ_{md}	Potencial agua de la hojas al medio día	Mpa
ψ_{pa}	Potencial agua de la hoja en prealba	Mpa
ψ_{suelo}	Potencial agua del suelo	Mpa
ψ_{tallo}	Potencial agua del xilema del tallo	Mpa
1300 D	1300 <i>P. ponderosa</i> ha ⁻¹ status dominantes	
1300 I	1300 <i>P. ponderosa</i> ha ⁻¹ status intermedios	
1300 S	1300 <i>P. ponderosa</i> ha ⁻¹ status suprimidos	
350 PP	350 <i>P. ponderosa</i> ha ⁻¹ podados a 3 m altura	
500 MP	500 <i>P. ponderosa</i> ha ⁻¹ podados a 4,5 m altura	
500	350 <i>P. ponderosa</i> ha ⁻¹ podados a 4,5 m altura	
MPC	junto a individuos de <i>A. chilensis</i>	
500 PP	500 <i>P. ponderosa</i> ha ⁻¹ podados a 3 m altura	
A	Tasa de fotosíntesis	$\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$
AB	Área basal	cm^2
A_f	Área foliar	m^2
AFE	Área foliar específica	$\text{cm}^2 \text{kg}^{-1}$
A_{max}	Tasa fotosintética a saturación de luz	$\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$
ATS	Área transversal de un segmento de madera	cm^2
BC	Bajo copa de los árboles	
D	Drenaje profundo	Mm
DAP	Diámetro a la altura del pecho	Cm
DIAM	Diámetro de la rama a 5 cm de su inserción en el tronco	Mm
DPV	Déficit de presión de vapor	KPa
E	Transpiración foliar	$\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$
EC	Entre copa de los árboles	
E_f	Transpiración del árbol en relación al A_f	$\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$
$E_f\text{UA}$	Eficiencia fotosintética instantánea en el uso del agua	$\mu\text{mol mol}^{-1}$
EUA	Eficiencia en el uso del agua	
EUL	Eficiencia en el uso de la luz	
EUR	Eficiencia en el uso de los recursos	
EVT	Evapotranspiración	Mm
F	Flujo de savia	ml min^{-1}
g_c	Conductancia de la copa en fase de vapor	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
g_s	Conductancia estomática	$\text{mol cm}^{-2} \text{min}^{-1}$
HR	Humedad relativa	%

I_0	Radiación solar	$\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$
IAF	Índice de área foliar	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$
IDV	Índice medio de humedad del aire	Mbar
IET	Interceptación de lluvias y evapotranspiración	Mm
I_i	Radiación solar en i	$\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$
k	Coefficiente de extinción	
K	Conductancia hidráulica	$\text{ml cm}^{-2} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$
k_h	Conductividad hidráulica	$\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$
k_{max}	Conductividad hidráulica máxima	$\text{ml cm MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$
K_{planta}	Conductancia total de una planta	$\text{ml cm}^{-2} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$
$K_{raíz+tallo}$	Conductancia parcial de una planta	$\text{ml cm}^{-2} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$
ks	Conductividad hidráulica específica	$\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$
L	Largo acícula	Mm
L	Largo de un tallo	Cm
P	Precipitación	Mm
PAR	Radiación fotosintéticamente activa	$\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$
PC	Punto de compensación lumínico	$\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$
Q	Flujo de agua	MI s^{-1}
R	Resistencia hidráulica	$\text{cm}^2 \text{MPa min ml}^{-1}$
R	Escurrimiento superficial	Mm
r	Radio acícula	Mm
RC	Rendimiento cuántico aparente	mol mol^{-1}
R_p	Resistencia total de una planta de tres años	$\text{cm}^2 \text{MPa s mmol}^{-1}$
R_{planta}	Resistencia total de una planta adulta	$\text{cm}^2 \text{MPa min ml}^{-1}$
$R_{raíz+tallo}$	Resistencia parcial de una planta adulta	$\text{cm}^2 \text{MPa min ml}^{-1}$
R_{rt}	Resistencia parcial de una planta de tres años	$\text{cm}^2 \text{MPa s mmol}^{-1}$
SA	Área xilema activo	cm^2
ST	<i>A. chilensis</i> sin tratamiento silvícola	
t	Tiempo	
T	Transpiración diaria media	mm día^{-1}
u	Densidad de flujo de savia	$\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$

CAPÍTULO 1.- INTRODUCCIÓN GENERAL

Mecanismos generales de resistencia a la sequía

Una primera clasificación general que puede aplicarse a las plantas que viven en lugares con ciertos niveles de estrés hídrico las separa entre aquellas que evitan la sequía y las que toleran la misma. A su vez, las primeras pueden dividirse en evasoras (i.e. plantas anuales que nacen y vegetan durante períodos en donde hay agua disponible, para luego reproducirse y morir al comenzar la sequía, Monson y Smith 1982) y en evitadoras (i.e. plantas que acceden a fuentes permanentes de agua y/o poseen ajustes osmótico o de turgencia mostrando altas tasas de absorción de agua, o plantas que evitan la pérdida de agua cerrando sus estomas manteniendo altos valores de potencial agua (Ψ), Monson y Smith 1982). A la vez, las especies evitadoras pueden dividirse en derrochadoras y ahorradoras dependiendo del uso del agua. Como lo demuestran Monson y Smith (1982) y Dong y Zhang (2001), las especies ahorradoras tendrían las siguientes características relacionadas con la conservación del agua: bajo potencial osmótico, paredes celulares y del xilema rígidas y fuerte control estomático de la transpiración.

Por otro lado, las plantas que toleran la sequía son aquellas que continúan con sus estomas abiertos aún con escasa disponibilidad de agua en el suelo. Las mismas, poseen diversas formas de evitar los daños por deshidratación o recalentamiento de los tejidos y/o aquellos generados por los altos gradientes de potencial entre la raíz y las hojas.

Algunos de los mecanismos utilizados por las plantas que contribuyen a soportar los períodos de sequía se describen, de manera generalizada, a continuación.

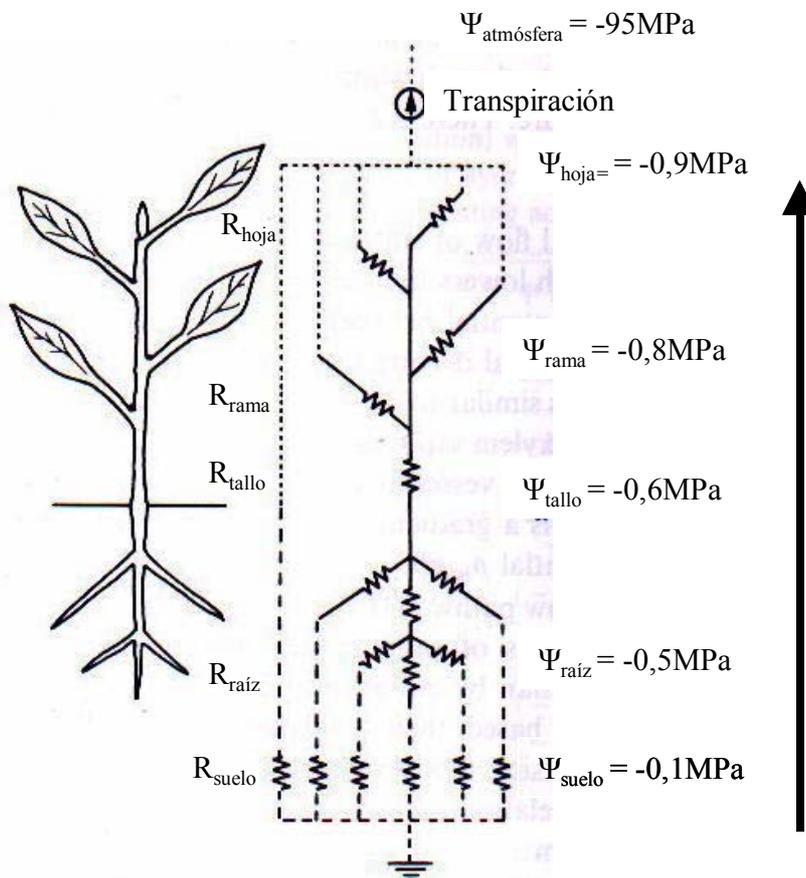
La pérdida de agua desde las hojas hacia la atmósfera es una consecuencia asociada al intercambio de CO_2 . En este sentido, la arquitectura hidráulica de los árboles en el continuo suelo – planta – atmósfera juega un papel crucial en

la capacidad de los mismos para sobrevivir durante los períodos de sequía. Un aspecto esencial a tener en cuenta en este sistema continuo es la capacidad de las distintas especies de acceder a agua en el suelo. La conductividad hidráulica del suelo, es decir la capacidad de que el agua se movilice a través del mismo, disminuye a una mayor tasa a medida que el suelo se deshidrata en aquellos que poseen una alta porosidad en comparación con los que tienen mucha arcilla. Esta disminución en la conductividad no permite que el agua almacenada en el suelo circundante a las raíces fluya rápidamente hacia las mismas formando una zona con menor disponibilidad de agua. Por ejemplo, Hacke et al. (2000) demostraron que existe una estrecha relación entre la porosidad del suelo y la cantidad de agua que transpira un individuo. Estos autores también encontraron que los individuos que crecen en suelos arenosos poseen una alta proporción biomasa de raíz : biomasa aérea en relación a los que crecen en suelos más arcillosos (Hacke et al. 2000).

En general, existe una mayor disponibilidad de agua en el suelo en zonas profundas que en las superficiales. DeLucia y Schlesinger (1991) demostraron que *Pinus ponderosa* Dougl.ex Laws. era capaz de mantener un potencial de prealba alto (Ψ_{pa}) y estable aún cuando los arbustos vecinos disminuían su potencial. Ello puso en evidencia que esta especie era capaz de acceder a una mayor profundidad de suelo, quedando liberada de la competencia de los arbustos. Esta capacidad de producir raíces profundas se ve acentuada en suelos arenosos debido a los problemas en la conductividad ya mencionados (Hacke et al. 2000). Una vez que el agua se encuentra dentro de las raíces, fluye hacia las hojas siguiendo un gradiente de potencial agua negativo (mayor o más cercano a cero en raíces, y menor o más negativo en hojas) a través del xilema (Esquema 1). Dicho gradiente no puede exceder un cierto valor ya que podrían ocurrir pérdidas de la conductividad en el xilema por cavitación. La cavitación es el fenómeno por el cual se interrumpe la continuidad de la columna de agua debido a la entrada de aire en los vasos del xilema (más detalle se puede encontrar en el trabajo de Cruziat et al. 2002). Los vasos pueden llenarse rápidamente de vapor de agua y aire generando un conducto cavitado (o embolizado), lo que resulta en una

disminución de la capacidad del xilema para transportar agua. Si la cavitación es masiva e irreversible, pierden funcionalidad ramas enteras e incluso el árbol en su totalidad. Es importante mencionar que la vulnerabilidad a la cavitación puede diferir entre distintas partes de la planta, es decir, a un mismo potencial, ciertas partes de la planta perderían la capacidad de conducir agua antes que otras (“vulnerabilidad segmentada”, e.g. Martínez-Vilalta et al. 2002). Asimismo, la conductividad del xilema (o su inversa la resistencia hidráulica R) puede diferir dentro de la planta (raíz, tallo, rama y hoja) y entre individuos de distintas poblaciones (e.g. Maherali y DeLucia 2001, Esquema 1.1). Por último, la tasa de pérdida de agua desde las hojas a la atmósfera (transpiración) está controlada por los estomas. En general, se produce el cierre estomático de manera tal que el potencial agua del xilema sea superior al valor de potencial límite para evitar la cavitación del sistema conductivo y, por lo tanto, pérdidas en la conductividad hidráulica (Jones y Sutherland 1991, Bond y Kavanagh 1999). Por otro lado, Cochard et al. (2002) demostraron que el cierre estomático también está correlacionado con el potencial de pérdida de turgencia de las células de la hoja.

Esquema 1.1.- Simplificación del flujo de agua a través del continuo suelo – planta – atmósfera, que incluye las resistencias a la circulación hídrica (R_i) y valor de potencial agua (Ψ_i) en cada compartimiento (i). Modificado a partir de Jones (1992)



El control estomático es el mecanismo más inmediato que interviene en el control diario de la pérdida de agua. Sin embargo, se han observado otros mecanismos que ocurren a mayores plazos, tales como cambios en el balance entre la superficie transpirante (área foliar, A_f) y el área de tejido conductivo (área xilemática, SA) y/o la relación entre A_f y el volumen de raíces (Hacke et al. 2000, Maherali y DeLucia 2001, Magnani et al. 2002).

Existen especies de plantas que se desarrollan en lugares con sequías estacionales, pero carecen de mecanismos fisiológicos que les permitan sobrevivir el estrés hídrico (por ejemplo plantas anuales, Monson y Smith 1982). Otras especies, poseen otras estrategias que consisten en la separación de los estadios

fenológicos de crecimiento y la ocurrencia de la sequía. En este sentido, Hanson y Weltzin (2000) destacan que las coníferas del oeste de EEUU continúan su crecimiento hasta finales de la temporada, cuando la probabilidad de ocurrencia de estrés hídrico es alta. Por el contrario, los bosques deciduos del este de EEUU crecen en un período limitado al principio de la temporada. Esto les permite a las coníferas continuar con su crecimiento si la disponibilidad de los recursos así lo permite.

Como ya mencionamos, las plantas pierden agua durante el proceso de fijación de carbono. Esta relación entre la pérdida de H₂O y la ganancia de C es específica, aunque también puede cambiar según los recursos limitantes particulares de cada ecosistema. La eficiencia en el uso de los recursos (EUR) se define como la tasa de un determinado proceso como fotosíntesis o producción de biomasa en relación a la tasa de utilización de un recurso, tal como luz (EUL) o agua (EUA). Un concepto básico en la ecofisiología indica que la EUR disminuye cuando se incrementa la disponibilidad del recurso. Por ejemplo, la EUL es mayor a bajos niveles de luz y la misma decrece cuando el sistema fotosintético se satura de radiación. La EUA puede definirse de dos maneras: como EUA en la productividad, que es la relación entre la biomasa ganada y la cantidad de agua utilizada en la producción de la misma; y como EUA fotosintética, que se refiera a la cantidad de carbono fijado por unidad de agua transpirada (Lambers et al. 1998). El cierre estomático incrementa la EUA ya que inhibe en mayor medida el pasaje de la molécula de agua que la de CO₂, y en general, las plantas tolerantes a la sequía poseen una mayor EUA que las no tolerantes (Lambers et al. 1998, Taiz y Zeiger 1998). Recientemente se ha generado una controversia relacionada con el concepto de EUR ya que según qué relación se utilice en el cálculo de EUA puede arribarse a conclusiones distintas. Por ejemplo, mediciones en EEUU demostraron que la EUA de *Pseudotsuga menziesii* y *P. ponderosa* se incrementa con la productividad, proceso asociado con el crecimiento en edad de los individuos (Grulke y Retzlaff 2001, McDowell et al. 2002). Sin embargo, el análisis de isótopos estables del carbono en las hojas de la parte superior de la copa sugieren una relación inversa entre EUA y la edad del árbol (McDowell et al. 2002). Esto demostraría que la estimación del balance de carbono y flujos de agua de un ecosistema puede ser distinta según el compartimiento utilizado para estimar dicho balance.

De acuerdo a lo expuesto, las plantas pueden tolerar o evitar la sequía a través de distintas estrategias: incrementando la capacidad de llevar agua a las hojas (por ejemplo, cambiando la relación A_f : área conductiva), soportando una gran tensión dentro de su xilema (baja vulnerabilidad a la cavitación), acoplando el período de crecimiento a la disponibilidad de agua en el suelo, o cerrando sus estomas evitando la pérdida de agua, entre otros mecanismos.

Efecto de los árboles sobre la distribución del agua del suelo

En el apartado anterior se consideró cómo las plantas son capaces de tolerar o evitar los efectos negativos de la falta de agua. Sin embargo, así como la disponibilidad de agua juega un papel crucial sobre todos los procesos vitales de las plantas, éstas a su vez, modifican la cantidad de agua del suelo debido al consumo de la misma y a la interceptación de las precipitaciones.

El impacto de las forestaciones sobre los recursos hídricos ha sido estudiado en diversas partes del mundo. Quizás las mayores evidencias de las relaciones entre cambios de vegetación y tasas de recarga del agua del suelo provienen de numerosos ejemplos en Australia. Allí, se modeló el efecto de las forestaciones sobre los cursos de agua basándose en la relación entre la evapotranspiración de pastizales y de forestaciones (Vertessy y Bessard 1999). El resultado del modelo indicó que, a nivel de grandes áreas, los pastizales transpiran aproximadamente un 75% de lo calculado para las forestaciones. Relacionado con esto, a nivel de predio se observó que la extracción de árboles y arbustos produjo un incremento de la recarga de agua en el suelo desde $<0,1$ a $0,2 \text{ mm año}^{-1}$ a 3 y 30 mm año^{-1} luego de la deforestación (Le Maitre et al. 1999). Otro ejemplo del efecto de las forestaciones sobre el nivel de las aguas subterráneas también se reportó en el oeste de Australia (Bari y Schofield 1991). Estos autores demostraron que los sistemas con *Pinus radiata* D. Don redujeron en 1 m el nivel de agua subterránea, mientras que en los sistemas con *Eucalyptus*, se observó una reducción promedio de 2 m en relación al nivel de las aguas subterráneas en el pastizal.

Le Maitre et al. (1999) realizaron una revisión de la información generada en Sudáfrica sobre la interacción entre la vegetación y el agua en el suelo. Estos autores remarcaron que las pérdidas por interceptación de lluvias en las plantaciones con coníferas se sitúan desde el 15 hasta el 24%, llegando incluso al 60%. En plantaciones de *Eucalyptus*, se estimó una pérdida comprendida entre el 1 y el 20%, mientras que la pérdida fue del 5 al 25% en plantaciones con acacias. Estos porcentajes dependen del evento (intensidad y

duración de las lluvias, velocidad de evaporación, etc.) y características de las plantas (área foliar, disposición y forma de las hojas, etc.). Estos autores sugirieron también que la transpiración desde las copas, cuando las hojas están secas, es el proceso dominante de evaporación. A nivel de cuenca, la reducción del total de los recursos hídricos debida a plantaciones en Sudáfrica fue estimada en $98,6 \text{ mm año}^{-1}$, con reducciones del escurrimiento superficial cercanas al 3% (Scott et al. 1998). Es necesario destacar que estos últimos autores encontraron una disminución del 7,8% del escurrimiento en los meses de mayor sequía. También, el impacto de las forestaciones sobre los cursos de agua provenientes de zonas implantadas fue mayor en los menores cursos de agua que en los mayores (3,6 versus 28,1% de reducción, Scott et al. 1998).

No solo el cambio de bosque a pradera, o viceversa, produce impactos en la disponibilidad de agua en el suelo. También ocurren alteraciones en los componentes del balance hídrico ante el cambio de especies arbóreas (reemplazo de bosque por bosque, Le Maitre et al. 1999). Putuhena y Cordery (2000) demostraron que en el reemplazo de un bosque de *Eucalyptus globulus* Labill. por *P. radiata*, aumentó la interceptación de lluvias por las copas y hojarasca, disminuyendo la evapotranspiración y la cantidad de agua remanente del lugar. Otras observaciones indican que el reemplazo de viejas forestaciones por nuevas, o a partir de rebrotes, resulta en un incremento del consumo de agua (Roberts et al. 2001). Estos autores encontraron que las diferencias en el área de xilema activo por unidad de superficie de suelo explicaron la disminución del consumo de agua en parcelas con 14, 45 y 160 años de *E. sieberi* (L. Jonson). Incluso el efecto mediato de la forestación de cuencas sobre los cursos de agua con origen en las mismas, depende de la especie arbórea plantada. Por ejemplo, un cauce proveniente de una cuenca forestada con *E. grandis* Hill ex Maiden desapareció nueve años después de la plantación, tardando cinco años en reaparecer luego de la tala rasa de dicha forestación (Scott y Lesch 1997). En otra cuenca con condiciones similares a la anterior pero forestada con *P. patula* Schiede ex Schlechtendahl & Chamisso, el curso de agua originado en dicha cuenca desapareció luego de doce años de haber sido forestada, reapareciendo inmediatamente luego de la tala. Estas observaciones demuestran que las distintas especies hacen un uso distintivo del agua almacenada a profundidad, ocasionando un impacto de distinta magnitud según la cantidad consumida y las características pluviométricas del lugar.

En la Argentina, Jobbágy y Jackson (2004) demostraron que debajo de plantaciones de *E. camaldulensis* Dehnh situadas en la región Pampeana, la napa freática sufrió una depresión de 38 cm con respecto a la profundidad medida en suelos aledaños no forestados. Estos autores también demostraron que existe un flujo de agua subterránea hacia las plantaciones desde los pastizales colindantes, por lo que las zonas aledañas estarían “subsidiando”, en términos de consumo de agua, a las forestaciones. Díaz y Rebori (2002) también demostraron que una plantación de *E. dunni* Smith en la Prov. de Santa Fe utilizó el total e incluso más agua que la aportada por las lluvias en la misma temporada de medición.

De los ejemplos presentados podemos concluir que ante el reemplazo de pastizales por forestaciones, o bien el reemplazo de una especie arbórea por otra o de individuos viejos por nuevos, podrían esperarse cambios en el consumo de agua. Este cambio en el consumo dependerá de la especie forestal, densidad de individuos, y ciertas características propias del lugar como su clima y tipo de suelo.

Por otro lado, la extrapolación directa de los resultados de un cambio en la cobertura vegetal de una cuenca a otra puede conducir a errores en la estimación del impacto sobre el agua. Por ejemplo, Calder (1996) sugiere que deben estudiarse las características de cada lugar relacionadas con factores abióticos y de la vegetación que determinan las diferencias en la respuesta hidrológica entre diferentes sitios. Por ejemplo, la cantidad de agua que pueden transpirar los diferentes tamaños de individuos de cada especie estará en relación a la capacidad total de transportar agua a través de todos sus componentes y la disponibilidad de agua en el suelo. En este sentido, las máximas estimaciones de agua utilizada por individuos de distintas especies de *Pinus* varían desde 349 kg día⁻¹ para árboles de 42 cm de diámetro hasta 25 kg día⁻¹ para árboles de 25 cm de diámetro (Wullschleger et al. 1998). Como se mencionó, existen ciertos condicionantes climáticos que interactúan con las especies. Por ejemplo, los límites y controles de la evapotranspiración son distintos en los lugares templados que en los tropicales, y a su vez, cambian en cada uno de ellos según sean secos o húmedos (Calder 1996, 1998). Por otro lado, Calder (1998) menciona que la utilización de energía advectiva es mayor en bosques que en cultivos bajos, y por

lo tanto, la transpiración de los mismos puede exceder la que se generaría por la energía radiante recibida. Cabe mencionar que una de las fórmulas comúnmente utilizadas para estimar la evapotranspiración utiliza la radiación como principal factor que conduce la tasa de transpiración (por ej. Fórmulas de Penman .- Monteith, Monteith y Unsworth 1990).

Clima e influencia en la productividad en la Patagonia Argentina

La disponibilidad de agua en el suelo junto a otros factores climáticos (temperatura, déficit de presión de vapor) influyen en forma directa en la capacidad de una especie para fijar carbono, y por lo tanto, en la productividad a nivel de comunidad.

El clima de la Patagonia argentina está influenciado en gran medida por masas de aire provenientes del Océano Pacífico. Dada la distribución de los centros de alta presión (uno en el Pacífico y otro en el Atlántico), las precipitaciones se concentran durante el invierno en forma de lluvia o nieve (Paruelo et al. 1998). Al N.O. de la Patagonia argentina, la presencia de la Cordillera de los Andes determina que la mayor humedad de los vientos provenientes del Pacífico sea descargada sobre las laderas de Chile y las del oeste Argentino, generando un gradiente de precipitaciones oeste-este. La variación de la precipitación anual (desvío estándar / promedio), varía desde un 15% en la región húmeda (oeste) hasta un 50% en la parte seca del gradiente (Jobbágy et al. 1995). Por lo tanto, en las zonas donde las precipitaciones son menores, existe una alta variabilidad interanual en la misma, lo que conformaría un cuello de botella para la repoblación de dichos lugares con especies forestales nativas (ver más abajo). A nivel temporal, el fenómeno ENSO (El Niño – Southern Oscillation) es una de las principales fuentes de variabilidad interanual de las precipitaciones (Paruelo et al. 1998). Cuando este fenómeno ocurre, el invierno y la primavera en el N.O. de la Patagonia suelen ser más lluviosos, mientras que los veranos tienden a ser más secos y calurosos que la media para dichas temporadas. Durante el fenómeno de La Niña se observa lo contrario. Otra importante característica de

la mayor parte de la Patagonia es la aridez. Como ejemplos, la relación entre la precipitación media anual y la evapotranspiración potencial en la región de estepa gramínea dominada por *Festuca pallens* St. Ives Parodi (Esquel, Chubut) es de 0,46 (Paruelo et al. 1998), 0,53 en la Ea. Pilcaniyeu - Provincia de Río Negro (Muñoz 1981) y 0,90 para la ciudad de Bariloche (Muñoz 1981).

Asociado con la disponibilidad de recursos, el período de crecimiento de las plantas en la región N.O. de la Patagonia se encuentra restringida por temperatura y humedad del suelo (Jobbágy et al. 2002). Por ejemplo, el mayor crecimiento en toda la región Patagónica para el período 1982-1991, medido a partir de imágenes satelitales, se registró durante el mes de Noviembre (Paruelo et al. 1998).

Pocos datos se conocen sobre la productividad de las especies arbóreas nativas y exóticas plantadas en la Patagonia. Para el ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizarri), Schlichter y Laclau (1998) realizaron una recopilación de datos de su productividad y llegaron a la conclusión de que, teniendo en cuenta sólo el fuste maderable, la productividad de los cipresales en el ecotono sería de 2-2,5 ton ha⁻¹ año⁻¹. En las últimas décadas, en el N.O. de la Patagonia se comenzó a reemplazar zonas utilizadas para ganadería por plantaciones forestales de coníferas exóticas. En la actualidad existen cerca de 70.000 ha plantadas con especies arbóreas de rápido crecimiento, principalmente *P. ponderosa* (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación 1999). Se estima una superficie total de 2.000.000 de ha aptas para la realización de plantaciones. La mayor parte de dicha superficie se encuentra en zonas ecotonales de bosque – estepa, es decir en áreas de distribución actual o potencial de *A. chilensis*. Las estimaciones de productividad de plantaciones de pino ponderosa para la zona comprendida entre 500 a 900 mm de precipitación, son de 4 a 10 ton ha⁻¹ año⁻¹. Esto significaría que la productividad de los pinos supera a la de los bosques y pastizales que reemplaza (Schlichter y Laclau 1998) sugiriendo también un mayor consumo de los recursos hídricos.

Distribución espacial de *Austrocedrus chilensis* y *Pinus ponderosa* en sus lugares de origen

Austrocedrus chilensis es considerada una de las especies forestales más importantes del N.O. patagónico teniendo en cuenta el uso generalizado que se hace de su madera para la construcción y fabricación de muebles. A pesar de su amplia utilización, poco se conoce acerca de su fisiología, tecnologías de producción de plantines, de plantación y respuesta de los individuos y de la masa boscosa ante distintos tipos de manejos silvícolas. La especie forestal más plantada en la Patagonia, el pino ponderosa, ha sido, por el contrario, objeto de numerosos estudios fisiológicos en su lugar de origen (EEUU). Sin embargo, no se cuenta con información acerca del comportamiento de esta especie bajo las condiciones climáticas y edáficas de la Patagonia.

Austrocedrus chilensis se distribuye en una franja norte-sur de 570 km de largo (entre los 36°30'S hasta los 43°35'S) por 30 a 70 km de ancho (70°30'29" O en su extremo este), abarcando zonas con más de 2000 mm hasta menos de 500 mm de precipitación anual (Dezzotti y Sancholuz 1991, Bran et al. 2002). Tanto hacia el oeste (precipitación anual > 1500 mm) como hacia su extremo norte, el ciprés se encuentra asociado con especies de *Nothofagus* y araucarias (*Araucaria araucana* E. Koch.), respectivamente (Bran et al. 2002). En aquellos lugares donde la precipitación anual es de 1500 a 800 mm, los individuos de *A. chilensis* pueden formar bosques puros y densos (Dezzotti y Sancholuz 1991, Bran et al. 2002). Hacia el extremo este de su distribución (precipitación inferior a 600 mm) se pueden encontrar bosquetes aislados de *A. chilensis* (bosques marginales, Dezzotti y Sancholuz 1991) sobre una matriz de estepa dominada por *Festuca* spp. y *Stipa* spp. Estos sitios se encuentran, mayoritariamente, fuera de áreas protegidas (Bran et al. 2002).

Pastorino y Gallo (2002) propusieron que las poblaciones de *A. chilensis* situadas en el extremo este de su distribución sobrevivieron a las últimas glaciaciones y fueron, en consecuencia, el origen de los individuos que repoblaron los sitios que habían sido cubiertos con hielo, hasta llegar a su actual distribución. En este sentido, Pastorino (2001)

observó un gradiente latitudinal en la variación genética, siendo las poblaciones del norte y las del este las que contenían una mayor heterogeneidad genética, posiblemente por pertenecer a las poblaciones de mayor antigüedad. Otra importante observación realizada por Pastorino y Gallo (2002) fue que todas las poblaciones mostraron bajos niveles de diversidad alélica, lo cual estaría implicando reducciones drásticas en las poblaciones de *A. chilensis* provocando un proceso de deriva génica y no una selección paulatina de los genotipos mejor adaptados.

Actualmente son otros los fenómenos climáticos que influyen sobre la distribución de *A. chilensis*. Por ejemplo, episodios de mortalidad masiva y/o disminución drástica del crecimiento se relacionaron con períodos Niño (veranos secos y calurosos, Villalba y Veblen 1998). Estos autores también encontraron una sincronidad en la mortalidad y/o disminución del crecimiento entre distintas poblaciones. Asimismo, sugirieron que la mortalidad de los árboles estuvo directamente relacionada al estrés hídrico, ya que no encontraron evidencias de daños por insectos o enfermedades. A su vez, el reclutamiento de juveniles está restringido a veranos frescos y húmedos (Villalba y Veblen 1998) y la presencia de arbustos (“nodricismo”, Kitzberger et al. 2000). Aparentemente, la presencia de arbustos es una condición necesaria para el establecimiento exitoso de plántulas de *A. chilensis* durante temporadas de características promedio (con estación seca durante el verano), posiblemente por la disminución de la radiación solar bajo su copa (Kitzberger et al. 2000).

Teniendo en cuenta el efecto climático sobre la distribución de *A. chilensis*, sería posible predecir aspectos relacionados con el avance o retroceso de esta especie en la Patagonia. A partir de modelos matemáticos que tienen en cuenta el calentamiento global, Timmermann et al. (1999) concluyeron que: a) se observaría un incremento de la frecuencia de situaciones similares a períodos Niño, b) existiría una fuerte variación interanual sobreimpuesta al cambio en la media, y c) dicha variación interanual será muy sesgada, con fuertes y frecuentes eventos tipo la Niña (en relación al estado Niño). Estas predicciones, es decir veranos más secos y calurosos, implicarían un posible incremento en la mortalidad de

individuos, tanto adultos como plántulas, lo que podría restringir severamente la presencia de *A. chilensis* hacia el extremo este y norte de su distribución.

Por lo expuesto, para poder predecir la respuesta del ciprés de la cordillera ante el cambio climático, es necesario conocer, entre otros, los mecanismos de resistencia a la sequía de distintas poblaciones. La eventual reforestación con esta especie también requerirá una caracterización de las propiedades que presentan los individuos, tanto en lo que se refiere a consumo de agua y resistencia a la sequía como a su productividad.

De manera similar a lo que ocurre con el ciprés de la cordillera, *Pinus ponderosa* (pino ponderosa) se distribuye en un amplio rango de ambientes contrastantes en su región de origen, mostrando además distintos fenotipos (Maherali et al. 2002). Esta especie se encuentra distribuida desde la Columbia Británica (Canadá) al Norte, hasta Durango (México) al sur, y desde la costa del Pacífico hasta Nebraska¹ (centro de EEUU, Waring y Law 2001). En este amplio rango de distribución, la variable que limita mayormente el crecimiento de los individuos de esta especie es la disponibilidad de agua en suelo, sobre todo en verano, cuando el aporte por lluvias es deficiente (Oliver y Ryker 1990). Maherali et al. (2002) encontraron que, a pesar de la amplia distribución de *P. ponderosa*, individuos de esta especie provenientes de ambientes húmedos y secos no difirieron en crecimiento, asignación de biomasa y arquitectura hidráulica cuando fueron cultivados en el mismo lugar. A nivel genético, se observaron pequeñas aunque significativas distancias génicas entre poblaciones, las cuales no estuvieron correlacionadas con separaciones geográficas o grupos climáticos (Maherali et al. 2002). Esto demostraría que la especie posee una alta plasticidad fenotípica que le permite ocupar sitios con climas distintos, cambiando la relación $A_f : SA$. Esta estrategia, según Maherali y DeLucia (2001), le permite a los individuos incrementar la conductividad de agua desde el suelo hasta la hoja por unidad de área foliar.

¹ Managing Semi-Arid Watersheds: Ponderosa pine Forests. General Information
<http://ag.arizona.edu/OALS/watershed/highlads/ponderosapine/pgeneral.html>

Producción forestal en el N.O. de la Patagonia

Como ya se mencionó, es clara la diferencia entre la productividad de las plantaciones de *P. ponderosa* y la de bosques de *A. chilensis* en Patagonia. Sin embargo, un tema actual de discusión es la posible mayor productividad de *P. ponderosa* en el N.O. de la Patagonia en comparación con los bosques y plantaciones de la misma especie en EEUU. Por un lado, Gonda (1998) estimó una mayor producción de las plantaciones de *P. ponderosa* de Patagonia que las de California (EEUU), dependiendo de la calidad del sitio y la densidad de plantación. En coincidencia, el mismo autor estimó un Índice de Densidad (Índice de Reineke) de más de 1700 para Patagonia, contra 1235 para plantaciones en California (EEUU). Esto significaría que en la misma superficie, pueden convivir un mayor número de árboles en Patagonia que en EEUU. O dicho de otra manera, la disponibilidad de recursos es distinta en Patagonia permitiendo una mayor densidad poblacional. Es necesario destacar que el autor menciona que dichos lugares poseen características ambientales similares (Gonda 1998). Otros ejemplos que concuerdan con esta primera observación son los trabajos de Ryan et al. (2000) y Grulke y Retzlaff (2001), en donde se observan crecimientos y tamaños muy inferiores a los medidos en individuos de *P. ponderosa* de edad similar en el N.O. de la Patagonia. En contra de los ejemplos citados, Oliver y Ryker (1990) mencionan que individuos creciendo libremente en los sitios productivos de California (EEUU) alcanzaron crecimientos de 2,2 cm anuales de diámetro a la altura del pecho (DAP). En el centro del estado de Oregon (EEUU), se midieron crecimientos anuales en diámetro de 0,9 cm y 1,2 cm en lugares con y sin competencia (Oliver y Ryker 1990). Estos datos se corresponden con los crecimientos máximos (2 cm) y promedio (0,9 cm) encontrados en 102 parcelas de *P. ponderosa* situadas en las Prov. de Neuquén y Río Negro (E. Andenmatten, comunicación personal). Por lo tanto, surge la necesidad de evaluar *in situ* el consumo de agua de las plantaciones de *P. ponderosa* dadas las posibles diferencias de productividad entre el N.O. de la Patagonia y el O de EEUU.

A su vez, es de esperar, a igualdad de condiciones, un mayor consumo de agua de individuos de pino ponderosa en comparación con el ciprés de la

cordillera o el pastizal. Considerando que en la región patagónica el agua es uno de los principales recursos limitantes para la producción, es fundamental evaluar el uso diferencial de recursos hídricos que realiza esta especie exótica. Tomando en cuenta además la vasta zona con aptitud forestal en esta región, es necesario contar con esta información para poder estimar el impacto ambiental de las forestaciones y brindar pautas de manejo y distribución de las plantaciones que minimicen sus efectos negativos.

Hipótesis

Pinus ponderosa hace un mayor uso del agua en el N.O. de la Patagonia que *A. chilensis* mostrando ambas especies una eficiencia similar en el uso del agua.

El Ciprés de la Cordillera posee características fisiológicas típicas de especies tolerantes a la sequía y dicha capacidad difiere entre distintas procedencias.

Objetivos generales

La presente Tesis tiene dos objetivos principales:

- Estimar el consumo de agua de plantaciones de *P. ponderosa* en comparación con ecosistemas nativos a los que reemplaza en el N.O. de la Patagonia: pastizal y bosque de *A. chilensis*.
- Conocer algunos aspectos fisiológicos de *A. chilensis* y *P. ponderosa* relacionados con la capacidad de estas especies de sobrevivir a los períodos normales de sequía en la Patagonia.

Objetivos particulares

1. Determinar el uso del agua del pastizal nativo, de individuos de *A. chilensis* y *P. ponderosa*

2. Conocer la productividad de individuos de *A. chilensis* y *P. ponderosa* bajo distintas condiciones climáticas anuales y, en el caso de la segunda especie, bajo distintas densidades de plantación.
3. Conocer la eficiencia en el uso del agua de *A. chilensis* y *P. ponderosa*
4. Conocer las limitantes en la conductancia hidráulica de la planta que condicionan la transpiración en ambas especies.
5. Determinar si existen diferencias entre poblaciones de *A. chilensis* de sitios ubicados en extremos este – oeste de su distribución actual en la vulnerabilidad a la cavitación, resistencias hidráulicas totales y parciales, y la capacidad de fijar C ante distintas condiciones ambientales.

Referencias

Bari MA, Schofield NJ (1999) Effects of agroforestry-pasture associations on groundwater level and salinity. *Agrof. Syst.* 16: 13-31.

Bond BJ Kavanagh KL (1999) Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiol.* 19 : 503-510.

Bran D, Pérez A, Barrios D, Pastorino M, Ayesa J (2002) Eco-Región Valdiviana: Distribución actual de los Bosques de “Ciprés de la Cordillera” (*Austrocedrus chilensis*) – Escala 1:250000. Informe Preliminar. Proyecto “Conservación de la biodiversidad de Ciprés de la Cordillera”, Rusch V., Vila A. (Coord.). Ted Turner Foundation, INTA, APN, FVSA.

Calder IR (1996) II Processes: Water use by forests at the plot and catchment scale. *Common. For. Rev.* 75(1): 19-30.

Calder IR (1998) Water use by forests, limits and controls. *Tree Physiol.* 18: 625-631.

Cochard H, Coll L, Le Roux X, Améglio T (2002) Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. *Plant Physiol.* 128: 282-290.

Cruziat P, Cochard H, Améglio T (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann. For. Sci.* 59: 723-752.

DeLucia EH, Schlesinger WH (1991) Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran Plants. *Ecology* 72: 51-58.

Díaz R, Rebori G (2002) Redistribución de las lluvias y balance de agua de una plantación de *Eucalyptus dunnii* en el sur de Santa Fe (Segunda parte). *SAGPyA Forestal* 24: 14-17.

Dong X, Zhang X (2001) Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environments in the Mu Us Sandland: leaf water relations and anatomic features. *J. Arid Environ.* 48: 41-48.

Dezzotti A, Sancholuz L (1991) Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12: 43-52.

Gonda HE (1998) Height-diameter and volume equations, growth intercept and needle length site quality indicators, and yield equations for young ponderosa pine plantations in Neuquén, Patagonia Argentina. PhD Thesis, Oregon State University, Oregon, EEUU.

Grulke NE, Retzlaff WA (2001) Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. *Tree Physiol.* 21: 275-286.

Hacke UG, Sperry JS, Ewers BE, Ellsworth DS, Schäfer KVR, Oren R (2000) Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* 124: 495-505.

Hanson PJ, Weltzin JF (2000) Drought disturbance from climate change: response of United States forests. *The Sci. Total Environ.* 262: 205-220.

Jobbágy EG, Jackson RB (2004) Groundwater use and salinization with grassland afforestation. *Global Change Biol.* 10: 1299-1312.

Jobbágy EG, Paruelo JM, León RJC (1995) Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecol. Austral* 5: 47-54.

Jobbágy EG, Sala OE, Paruelo JM (2002) Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology* 83: 307-319.

Jones HG (1992) *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Second Edition, Cambridge University Press, Cambridge, Australia. 428pp.

Jones HG, Sutherland RA (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell, Environ.* 14: 607 – 612.

Kitzberger T, Steinaker DF, Veblen TT (2000) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914-1925.

Lambers H, Chapin II FS, Pons TL (1998) *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag New York Inc., York, PA, EEUU: 540 pp.

Le Maitre DC, Scott DF, Colvin C (1999) A review of information on interactions between vegetation and groundwater. *Water SA* 25: 137-152.

Magnani F, Grace J, Borghetti M (2002) Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints. *Funct. Ecol.* 16: 385 – 393.

Maherali H, DeLucia EH (2001) Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia* 129: 481 – 491.

Maherali H, Williams BL, Paige KN, DeLucia EH (2002) Hydraulic differentiation of Ponderosa pine populations along a climate gradient is not associated with ecotypic divergence. *Funct. Ecol.* 16: 510-521.

Martínez-Vilalta J, Prat E, Oliveras I, Piñol J (2002) Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133: 19-29.

McDowell NG, Phillips N, Lurch C, Bond BJ, Ryan MG (2002) An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiol.* 22: 763-774.

Monson RK, Smith SD (1982) Seasonal water potential components of Sonoran desert plants. *Ecology* 63:113-123.

Monteith JL, Unsworth M (1990) *Principles of environmental physics*. Arnold Eds., Londres, Gran Bretaña. 291 pp.

Muñoz EM (1981) Algunas características climáticas de las zonas Pilcaniyeu y S.C. de Bariloche (Prov. de Río Negro). Estimación de la E.T.P. y Balance hídrico. Comunicación Técnica Nro. 7, Memoria Técnica vol. 5 T.1, Rec. Naturales – Agrometeorología, EEA Bariloche INTA: 21-28.

Oliver WW, Ryker RA (1990) *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws. En: Silvics of North America, Vol.1, Conifers. Tech. Coord. RM Burns and BH Honkala. USDA Forest Service Agricultural Handbook 654, Washington, DC., pp 413-424.

http://na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/Volume_1/pinus/ponderosa.htm

Paruelo JM, Beltrán A, Jobbágy E, Sala OE, Golluscio RA (1998) The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. Ecol. Austral 8: 85-101.

Pastorino MJ (2001) Genetic variation and reproduction systems of *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Florin et Boutleje, a cypress endemic to the Andean –Patagonian forest. PhD Thesis, Faculty of Forestry Sciences and Forest Ecology, Göttingen University, Cuvillier Verlag, Göttingen.

Pastorino MJ, Gallo LA (2002) Quaternary evolutionary history of *Austrocedrus chilensis*, a cypress native to the Andean- Patagonian forest. J. Biogeo. 29: 1167-1178.

Putuhena WM, Cordery I (2000) Some hydrological effects of changing forest cover from eucalyptus to *Pinus radiata*. Agric. Forest. Meteor. 100: 59-72.

Roberts S, Vertessy R, Grayson R (2001) Transpiration from *Eucalyptus sieberi* (L. Jonson) forests of different age. For. Ecol. Manage. 143: 153-161.

Ryan MG, Bond BJ, Law BE, Hubbard RM, Woodruff D, Cienciala E, Kucera E (2000) Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia* 124: 553-560.

Scott DF, LeMaitre DC, Fairbanks DHK (1998) Forestry and streamflow reductions in South Africa: A reference system for assessing extent and distribution. *Water SA* 24: 187-199.

Scott DF, Lesch W (1997) Streamflow responses to afforestation with *Eucalyptus grandis* and *Pinus patula* and to felling in the Mokobulaan experimental catchments, South Africa. *J. Hydrol.* 199: 360-377.

Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación (1999) Argentina, oportunidades de inversión en bosques cultivados : 208 pp.

Schlichter T , Laclau P (1998) Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecol. Austral* 8: 285-296.

Taiz L, Zeiger E (1998) *Plant Physiology*. 2nd Edition. Sinauer Associates , Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts, EEUU: 792 pp.

Timmermann A, Oberhuber J, Bacher A, Esch M, Latif M, Roeckner E (1999) Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398: 694-697.

Vertessy RA, Bessard Y (1999) Conversion of grasslands to plantations: anticipating the negative hydrologic effects. VI th International Rangeland Congress Proceedings (2): Townsville, QLD, Australia: 679-683.

Villalba R, Veblen TT (1998) Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in Northern Patagonia. *Ecology* 79: 2624-2640.

Waring RH, Law BE (2001) The ponderosa pine ecosystem and environmental stress: past, present and future. *Tree Physiol.* 21: 273-274.

Wullschleger SD, Meinzer FC, Vertessy RA (1998) A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiol.* 18: 499-512.

CAPITULO 2.- CONSUMO DE AGUA DE *Pinus ponderosa* EN COMPARACIÓN CON *Austrocedrus chilensis* Y PASTIZAL NATIVO

INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente, la cantidad de agua que egresa de un sistema en forma de transpiración y evaporación (o evapotranspiración *EVT*) se ha estimado a partir del desarrollo de balances hídricos, utilizando datos de precipitaciones, almacenaje de agua en el suelo y pérdidas de agua hacia las capas más profundas del mismo y/o por escurrimiento superficial (e.g. Rambal 1984). La ventaja de este sistema de evaluación consiste en que es posible estimar la *EVT* de toda la flora presente (árboles más sotobosque). Su desventaja radica en la posibilidad de subestimar el consumo de aquellas especies capaces de producir raíces que lleguen a una mayor profundidad de suelo que la evaluada.

Cuando se considera la construcción de un balance hídrico, hay que tener en cuenta que la mayor parte de sus componentes es afectada por la presencia de árboles. Los árboles afectan la recarga hídrica del suelo, debido a la interceptación de las precipitaciones y al consumo del agua (Vertessy y Bessard 1999, Le Maitre et al. 1999). A la vez, la magnitud del impacto de las forestaciones dependerá de la especie arbórea, de la matriz en donde se ha forestado, y de las características propias del lugar (ver Calder 1996, 1998).

Además del clima, otro factor que influye sobre el consumo del agua en los ecosistemas con árboles es la competencia por dicho recurso. Algunos estudios han mostrado que el consumo individual de agua disminuye en relación al incremento en la densidad de plantación (e.g. Eastham et al. 1990, Lagergren y Lindroth 2004). Se ha reportado que la tasa de transpiración individual de distintas especies y su crecimiento se incrementó luego de un raleo debido a la disminución de la competencia (Bréda et al. 1995, Lagergren y Lindroth 2004). Sin embargo, el

incremento de flujo de savia de los árboles luego del raleo se relacionó, dependiendo de la especie, en mayor medida con un índice de competencia o con la biomasa de hojas (Lagergren y Lindroth 2004). Es por ello que no se puede estimar *a priori* el consumo de agua de un rodal sometido a prácticas silviculturales, ya que la respuesta a las mismas depende de la liberación del recurso limitante, y de la eficiencia en el uso del mismo de los individuos considerados.

Existen otros métodos que permiten medir exclusivamente la transpiración de especies leñosas. A mediados de la década del '80, Granier (1985) desarrolló un sistema relativamente simple que permite medir el total de agua transpirada por un árbol a partir de la cuantificación del flujo de savia en el tronco. Este sistema se difundió rápidamente permitiendo determinar el consumo de agua de diversas especies en varios países (Wullschleger et al. 1998). Su mayor desventaja radica en la imposibilidad de estimar la *EVT* de todo el sistema puesto que no tiene en cuenta la evaporación del suelo y la transpiración del sotobosque. Sin embargo, hay situaciones en las que ambas aproximaciones pueden ser similares ya que la *EVT* del suelo y el sotobosque es inversamente proporcional al índice de área foliar (IAF, m^2 hoja m^{-2} suelo) de los árboles (Law et al. 2001b). De esta manera, a medida que el bosque incrementa su IAF, la estimación de *EVT* por ambos métodos tiende a ser igual, dado que la transpiración de los árboles equivale a la *EVT* de todo el sistema. Así según Kelliher et al. (1995), cuando el IAF es mayor a 3, la *EVT* desde el suelo es despreciable. La metodología desarrollada por Granier (1985), que permite medir el flujo de savia en el xilema hidráulicamente activo, se basa en la medición de la diferencia de temperatura entre dos termocuplas. Con este objetivo, solo una de las termocuplas es calentada mediante una pequeña resistencia. Este calor es disipado por el agua circundante, y por lo tanto, a mayor flujo de agua, es menor la diferencia de temperaturas entre ambas termocuplas. A partir de las diferencias de temperatura entre termocuplas y de la determinación del mínimo flujo (o máximas diferencias de temperaturas), se obtiene la densidad de flujo de savia (u , $\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$), es decir, el flujo de agua por unidad de

superficie. A partir de este valor, se puede estimar la cantidad de agua transpirada por un árbol conociendo la cantidad del área de xilema activo (SA) o del área foliar (A_f). El SA es un parámetro usualmente utilizado para estimar la transpiración de un rodal o bosque a partir de individuos (Granier et al. 1990, Hunt y Beadle 1998, O'Grady et al. 1999, Irvine et al. 2002). Para la estimación de la transpiración de un bosque, se realizan regresiones que permiten estimar el SA a partir del diámetro a la altura del pecho (DAP). Sin embargo, la u a lo largo del radio del xilema activo varía según la especie, profundidad del mismo, edad y estado hídrico de la planta (Cermak y Nadezhdina 1998, Tabla 2.1). La importancia de estimar los cambios de flujo radial radica en que, si se asume que u es constante a lo largo de todo el xilema activo cuando en realidad disminuye hacia el centro del tronco, se puede sobreestimar la transpiración. Irvine et al. (2002) estimaron que la transpiración de bosques de *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws en EEUU se sobreestimó entre un 17 al 21% cuando se ignoró la variación radial de flujo de agua.

Los patrones radiales de u medidos en distintas especies pueden agruparse en cuatro tipos: una disminución muy abrupta (por ejemplo, especies de anillos porosos, Phillips et al. 1996, Clearwater et al. 1999, o frutales, Edwards y Warwick 1984), o leve, desde la parte más externa del xilema activo; puede no haber diferencias entre las distintas profundidades, o puede presentar una forma de campana de Gauss (Tabla 2.1).

Los datos obtenidos a partir de la bibliografía no permiten asumir un patrón estable para las especies objeto de estudio (Tabla 2.1). Específicamente, tres estudios demuestran que *P. ponderosa* puede tener un patrón radial de u estable o decrecer desde la periferia al centro (Maherali y DeLucia 2001, Irvine et al. 2002, Kurpius et al. 2003, Tabla 2.1). Si bien no existe información sobre *Austrocedrus chilensis* (D. Don.) Pic. Ser. et Bizarri, se pueden mencionar dos publicaciones en donde se muestran que los patrones radiales de u en distintas especies de

Cupressus (es decir, pertenecientes a la misma familia) pueden ser estables o mostrar una disminución variable de u (Cermak y Nadezhdina 1998, Tabla 2.1).

Tabla 2.1.- Valores relativos de flujo de savia (*u*) a distintas profundidades del xilema activo (en cm) en distintas especies.

Autor	Especie	Profundidad total del xilema activo (cm)	Patrón de <i>u</i>	profundidad cm (%flujo externo)			
Irvine et al. (2002)	<i>Pinus ponderosa</i>	15,0	d	4-5 (74%)	9-10 (30%)	14-15 (3%)	
Maherali y DeLucia (2001)	<i>P. ponderosa</i>	16	e	7 (44%)			
Kurpius et al. (2003)	<i>P. ponderosa</i>	100% DAP	e	2,5 (133-90%)			
Köstner et al. (1996)	<i>P. sylvestris</i>	2,0 - 6,0	d	1,2 - 2,4 (90%)	2,4 - 3,6 (60%)	3,6 - 4,7 (15%)	
Köstner et al. (1998)	<i>Picea abies</i>	4,5	e	2-4 (100%)			
Cermak y Nadezhdina (1998)	<i>P. sylvestris</i>	9,0	g-d	2,7 (116%)	4,5 (81%)	6,3 (32%)	8,1 (4%)
	<i>P. pinea</i>	10,4	g-d	3,1 (128%)	5,2 (61%)	7,3 (32%)	9,4 (5%)
Phillips et al. (1996)	<i>P. taeda</i>	--	d	2-4 (44-36%)			
	<i>Liquidambar styraciflua</i>	--	e	2-4 (100%)			
	<i>Quercus alba</i>	--	e	2-4 (100%)			
Granier et al. (1994)	<i>Q. petraea</i>	1,8	d	1-2 (16%)	2-3 (5%)		
Lu et al. (2000)	<i>Mangifera indica</i>	15,0	g	2 - 4 (160%)	6 - 8 (130%)	12 - 14 (60%)	
			d	2-4 (100%)	6-8 (90%)	12-14 (50%)	
Zang et al. (1996)	<i>Eucalyptus globulus</i>	--	d	Depende profundidad y posición cardinal.			
Vertessy et al. (1997)	<i>E. regnans</i>	3,8 s	e	1,3 (100%)	2 (96%)	2,5 (104%)	
	<i>E. regnans</i>	1,2-4,3 a	g	1,3 (152%)	2 (162%)	2,5 (109%)	
Hunt y Beadle (1998)	<i>E. nitens</i>	1,7	g	1,5 (máximo)			
	<i>Acacia dealbata</i>	3,0	g	1,5 (máximo)			
Wullschleger et al. (2000)	<i>Acer rubrum</i>	7-9,9	d	P1* (99%)	P2 (86%)	P3 (80%)	P4 (44%)
Cermak y Nadezhdina (1998)	<i>Cupressus arizonica</i>	8,0	e	2,5 (%107)	4,0 (%108)	5,5 (%101)	7,2 (49%)
	<i>C. sempervirens</i>	6,8	d	2,0 (146%)	3,4 (75%)	4,8 (%23)	6,1 (4%)

d= decrece, e= estable, g= comportamiento gaussiano

DAP= Diámetro a la altura del pecho (1,3 m).

*P1-4= número de anillo después del correspondiente al último período de crecimiento

s= árbol simétrico, a= árbol asimétrico

Como se mencionó, es también posible estimar la transpiración a partir del área foliar (A_f) de un individuo y/o rodal a partir de sensores instalados en el tronco. El área foliar de un árbol puede estimarse de diversas maneras. Una de ellas consiste en establecer una relación entre el DAP y el área de xilema activo (SA), y entre el SA y el A_f , siendo este método ampliamente utilizado (e.g. Monserud y Marshall 1999). Si bien esta relación es costosa de obtener, su aplicación *a posteriori* es muy sencilla ya que bastaría con medir el DAP de los individuos. Un problema que se plantea para poder utilizar esta metodología en plantaciones comerciales es que el valor de la relación A_f :SA cambia con tratamientos de poda. Por lo tanto, no es posible determinar el área foliar de un árbol recientemente podado a partir del SA o DAP. Una forma de salvar dicho problema es utilizar el área basal de la rama, y no el SA a la altura del pecho, como estimador del A_f de la misma. Luego, se puede estimar el A_f de un individuo a partir de la medición del diámetro de todas sus ramas (e.g. Monserud y Marshall 1999). Estas mediciones deben realizarse en el lugar de estudio debido a que el clima es un factor importante que determina la relación entre A_f y SA (Mencuccini y Grace 1994). Si queremos ascender a la escala de rodal, es posible estimar el área foliar proyectada sobre la superficie del suelo (índice de área foliar, IAF, m^2 hojas m^{-2} suelo), independientemente del tratamiento silvícola, de dos maneras: como se mencionó anteriormente, o a través de la medición de extinción de luz, aplicando la ley de Beer – Lambert (Waring y Running 1998). La determinación del IAF es importante ya que esta variable está fuertemente ligada no sólo con la cantidad de luz interceptada, y por lo tanto con la capacidad de fijar C, sino también con ciertos parámetros del balance hídrico, como la transpiración de un rodal (Waring y Running 1998, Law et al. 2001a), la evaporación desde el suelo (Kelliher et al. 1995), o la interceptación de lluvias (Waring y Running 1998). Por ejemplo, un bosque de *P. ponderosa* en EEUU de $3,2 m^2 m^{-2}$ de IAF transpiró en promedio $3,6 mm día^{-1}$

¹, mientras que otro bosque de menor IAF ($1,6 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) transpiró $1,9 \text{ mm día}^{-1}$ (Law et al 2001a).

Si bien existen numerosos antecedentes sobre el uso del agua por *P. ponderosa* en su lugar de origen, éstos no pueden ser extrapolados directamente a las plantaciones en la Patagonia. Por otro lado, no existe ningún antecedente acerca del consumo de recursos hídricos por parte de especies nativas de la Patagonia.

La hipótesis planteada, así como también sus predicciones, para este capítulo fueron las siguientes:

Dada la mayor productividad de las plantaciones de *Pinus ponderosa* en el N.O. de la Patagonia en comparación con bosques de *A. chilensis* y el pastizal nativo, los sistemas con la primera especie poseen un mayor consumo de agua que los ecosistemas nativos mencionados.

Predicción 1: El consumo individual de agua de *P. ponderosa* es mayor que el de *A. chilensis*.

Predicción 2: El consumo de agua por unidad de terreno es mayor en los sistemas forestados con *P. ponderosa* que en el pastizal.

Predicción 3: El consumo de agua de individuos de *P. ponderosa* disminuye al incrementarse la densidad de plantación.

Predicción 4: El consumo de agua de individuos y rodales de *P. ponderosa* depende linealmente del área foliar.

El objetivo general de este capítulo fue el de determinar el consumo de agua de *P. ponderosa* y la vegetación nativa que puede reemplazar, como por ejemplo pastizales nativos o individuos de *A. chilensis*. Esta determinación se realizó utilizando dos metodologías: a través de estimaciones hechas con balances hídricos, y en el caso de las especies arbóreas, a través de la medición directa de la transpiración de los árboles por el método de Granier (1985).

Los objetivos particulares propuestos fueron:

4. Determinar el uso del agua del pastizal nativo, de individuos de *A. chilensis* y *P. ponderosa* mediante la construcción de balances hídricos y, en el caso de las especies arbóreas, también mediante la determinación de la densidad del flujo de savia
5. Determinar el patrón radial de la densidad del flujo de savia de *P. ponderosa* y *A. chilensis*.
6. Determinar el efecto de la poda en el consumo de agua de individuos de *P. ponderosa*.
7. Desarrollar un modelo simple que permita estimar el A_f de árboles de *P. ponderosa* sometidos a poda.
8. Determinar el efecto de la densidad de plantación en el uso de agua a nivel individual y de rodal de *P. ponderosa*.

MATERIALES Y MÉTODOS

1.- Área de estudio

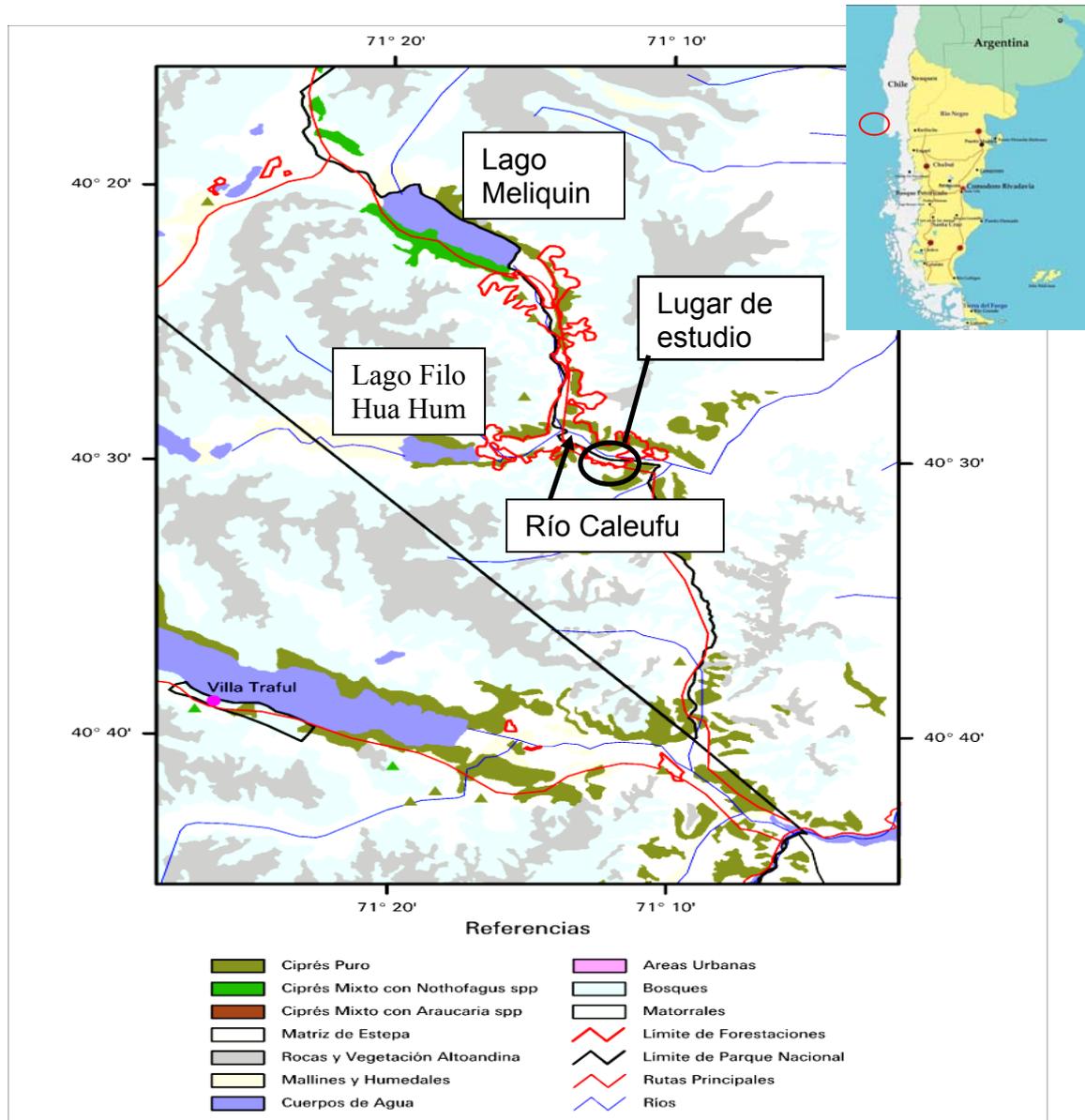
Las mediciones fueron realizadas en individuos de *A. chilensis* y *P. ponderosa* y una zona de pastizal situados en la Estancia Lemú Cuyén (40°30' S, 71°10' O, 810 m sobre el nivel del mar), en el Parque Nacional Lanín, Provincia del Neuquén (Mapa 2.1).

El clima de la región se caracteriza por tener inviernos fríos y húmedos, y veranos cálidos y secos. El promedio de lluvia anual en el lugar de estudio (período 1978-1999) fue de 684 ± 283 mm (con aproximadamente 608 mm en otoño – invierno y 183 mm en primavera – verano, Datos provenientes de la Autoridad Interjurisdiccional de las cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro).

Los promedios de temperatura máxima y mínima anual (\pm D.E.) del mismo período de medición son de $17,1^{\circ}\text{C} \pm 0,5$ y $4^{\circ}\text{C} \pm 2,1$, respectivamente (Datos provenientes de la Autoridad Interjurisdiccional de las cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro).

El suelo es limo arcilloso, con un 27-40% limo y 20% arcilla (A. Marcolín comunicación personal, 1998).

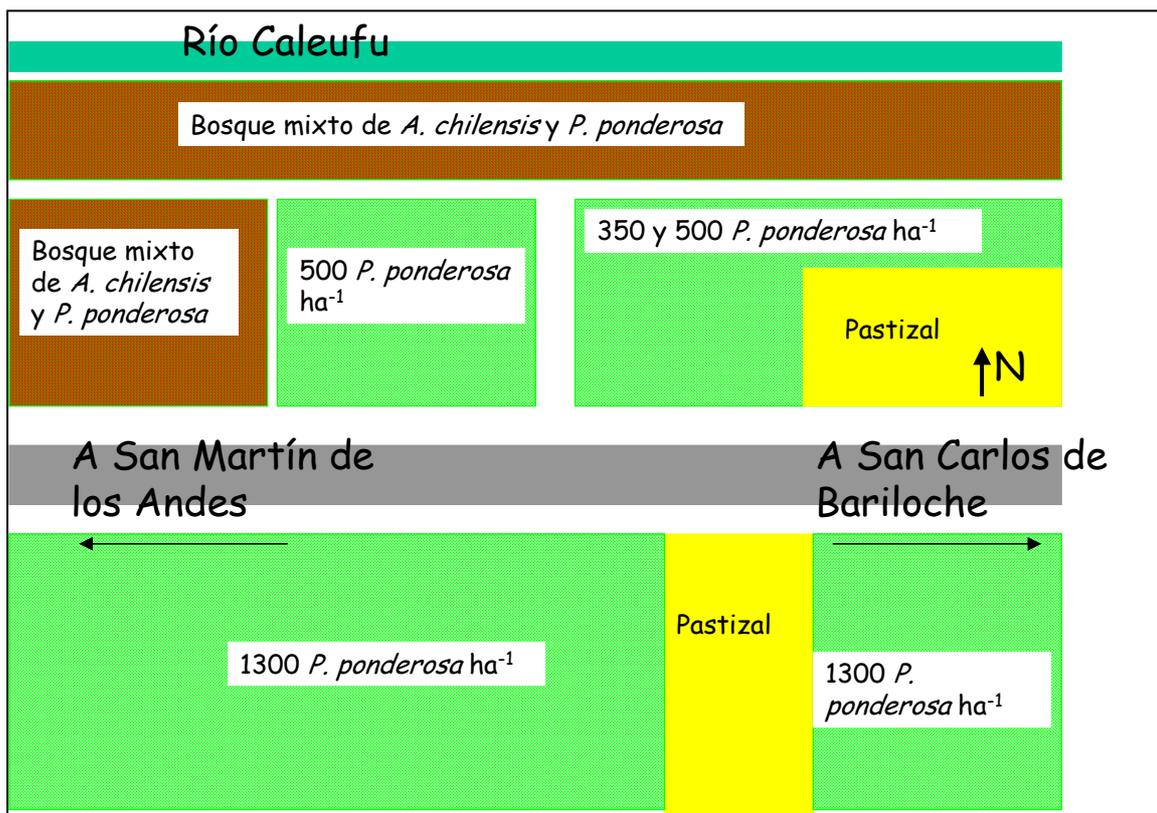
Mapa 2.1.- Área de estudio: plantaciones de *Pinus ponderosa* rodeadas de bosques nativos de *Austrocedrus chilensis* (Bran et al. 2002).



Las mediciones se realizaron en rodales de *P. ponderosa* de edad similar (plantaciones realizadas entre 1985 y 1986) pero con distintas densidades de individuos y grados de poda (Esquema 2.1). La altura promedio de los individuos dominantes era de 8 metros al comienzo del estudio. Dentro del área de estudio, también se encontraron numerosos individuos de *A. chilensis* de diversos tamaños

(desde plántulas a individuos adultos con más de 10 metros de altura), conformando un bosque mixto con *P. ponderosa* y áreas con pastizales sin presencia de árboles (Esquema 2.1). Los árboles de las parcelas de 350 y 500 individuos de *P. ponderosa* ha⁻¹ fueron podados en diversas oportunidades hasta una altura máxima de 4,5 metros. Los individuos de *P. ponderosa* que estuvieron creciendo junto a árboles de *A. chilensis* también fueron podados en el invierno de 2001 hasta una altura de 4,5 a 5 metros. En los rodales más densos (1300 individuos ha⁻¹), sólo algunos árboles, generalmente los de mayor DAP, fueron podados a una altura de 4 metros antes del invierno de 1999.

Esquema 2.1.- Representación de la distribución de especies y los distintos rodales de *P. ponderosa* en los que se realizaron las mediciones. Valle de Meliquina, Ea. Lemú Cuyén. Los tamaños de los rodales no están a escala.



2.- Cálculo de evapotranspiración a partir del balance hídrico

El balance hídrico local para cada situación fue calculado según la siguiente ecuación:

$$P = \Delta S + IET + R + D$$

donde P es la precipitación, ΔS es el cambio diario del agua almacenada en el suelo, R es el escurrimiento superficial, IET es la evapotranspiración (incluye el agua interceptada en la copa, la evaporada de la superficie y transpirada por los individuos), y D es el flujo de agua por debajo de 1,4 metros (drenaje profundo). Todas las unidades son mm día^{-1} (Rambal 1984). Dado que todas las parcelas de las distintas situaciones están situadas en terrenos planos, se asumió que R es despreciable.

Se midió el contenido de agua del suelo en forma quincenal (temporadas 1999-2000 y 2000-2001) o mensual (temporadas 2001-2002 y 2002-2003) en los siguientes tratamientos: pastizal abierto, 350 pinos ha^{-1} bajo copa (350 BC), 350 pinos ha^{-1} entre copas (350 EC), 500 pinos ha^{-1} BC (500 BC) y 500 pinos ha^{-1} EC (500 EC). Se instalaron 4 tubos de plástico Tecanat (IMKO GmbH) por parcela (5 parcelas de 40 m x 30 m de cada densidad arbórea), 2 bajo la proyección vertical de la copa del pino central de la parcela y 2 entre copas, a mitad de la distancia entre árboles vecinos. En el pastizal se instalaron 5 grupos de 2 tubos cada uno (a 1 metro uno del otro), separados por aproximadamente 20 metros entre grupos. El contenido de agua de suelo se midió con una sonda de acceso (modelo T3, IMKO Micromodultechnik GMBH, Alemania) mediante el método de Reflectometría de Dominio Temporal (TDR). La sonda de acceso mide en el rango de 0-60% Vol. de agua, con un error de $\pm 2\%$ entre 0-40% y $\pm 3\%$ en el rango 40-60%Vol y requiere la instalación de los tubos mencionados en el suelo. En todos los casos se midió el contenido de agua en intervalos de 20 cm entre la superficie y 1,4 metros de profundidad de suelo.

Para el análisis de estos datos, se obtuvo un valor promedio de cada situación (BC ó EC) en cada parcela (promedio de 2 tubos) y luego se los agrupó según la densidad arbórea. En el caso del pastizal, se promediaron los dos tubos de cada grupo obteniéndose 5 valores (réplicas) para este tratamiento.

También se determinó el contenido de agua en el suelo en 5 lugares en una plantación de *P. ponderosa* de 1300 individuos ha⁻¹ y bajo la copa de 5 individuos de *A. chilensis*. En ambos casos, las mediciones se realizaron mensualmente, durante la temporada 2002-2003, mediante la extracción de muestras de suelo con un barreno en las siguientes profundidades: 0-20, 40-60 y 100-120 cm. Dichas muestras fueron pesadas antes y después de haberlas secado hasta peso constante (método de gravimetría).

En el Laboratorio de Suelos de la EEA INTA Bariloche se realizaron curvas de retención hídrica (contenido de agua de suelo vs. presión) de muestras de suelo de las profundidades mencionadas, extraídas tanto en la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ como debajo de los 5 individuos de *A. chilensis* donde se midió agua en suelo (Ea. Lemú Cuyén). Los valores de capacidad de campo y punto de marchitez permanente para las plantaciones ralas de *P. ponderosa* se extrajeron de Fernández (2003).

Para poder calcular D en función del contenido de agua se instaló un tubo de acceso para la sonda de TDR en una parcela sin cobertura arbórea, la cual se cubrió con un nylon (4 x 4 m²) luego de las lluvias y nevadas invernales. A partir de entonces, se midió el contenido de agua en este sitio en forma periódica, la cual sólo podía variar debido al drenaje profundo ya que se inhibieron tanto la evapotranspiración como el ingreso de agua por precipitaciones. La ecuación utilizada que relaciona el contenido de agua en suelo (θ , % volumen) con el tiempo (t) es:

$$\theta = ae^{-bt} \quad \text{Eq. (A)}$$

La derivada respecto del tiempo de la ecuación anterior (drenaje en función del tiempo) es:

$$d\theta / dt = -abe^{-bt} \quad \text{Eq. (B)}$$

Substituyendo (t) de la Eq. (A) en la Eq. (B) se obtiene el drenaje en función del contenido de agua en el suelo (fórmulas extraídas de Rambal, 1984)

$$D = -abe^{(\ln\theta - \ln a)}$$

Los datos de P para la temporada 1999-2000 fueron cedidos por la Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro. Los valores de P correspondientes a las temporadas 2001-2002 y 2002-2003 se midieron mediante una estación meteorológica automática (Campbell Sci, Logan, Utah, EEUU) instalada en la Ea. Lemú Cuyén. El balance hídrico estimado para cada una de las temporadas abarcó los siguientes períodos: desde septiembre/1999 a mayo/2000, octubre/2001 a marzo/2002 y septiembre/2002 a febrero/2003.

La comparación de los valores promedio de almacenaje de agua se realizó utilizando el test t ($\alpha=0,05$).

3.- Transpiración individual y a nivel de rodal

3.1.- Flujo de savia

Para estimar la transpiración de los árboles se utilizó el método termométrico desarrollado por Granier (1985). Para medir el flujo de savia se colocaron dos pares de termocuplas en los troncos, a aproximadamente 1,3 m sobre el suelo, conectadas a un colector de datos IMKO Micromodultechnik GMBH, Alemania). El uso de dos pares de termocuplas por individuo se debe a

que los árboles de bosques naturales presentan generalmente asimetría en cuanto a crecimiento axial y consecuentemente, el flujo no es igual en todo el perímetro del tronco (Vertessy et al. 1997). Si bien el crecimiento radial de los árboles de la plantación es relativamente homogéneo, no se cuenta con datos locales, y por lo tanto, se optó por colocar dos pares de termocuplas por individuo. De esta manera se pudo obtener periódicamente la densidad del flujo de savia (u , $\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) la cual se define como la cantidad de agua que pasa por un área conocida de madera por unidad de tiempo. La u se obtuvo a partir de la siguiente ecuación (Granier 1985):

$$u = 0,714 ((\Delta T_{\text{máxima}}/\Delta T_{\text{real}})-1)^{1,231} \quad [\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}]$$

donde $\Delta T_{\text{máxima}}$ es la diferencia máxima de temperatura entre las termocuplas de cada par (generalmente en la noche) y ΔT_{real} es la diferencia de temperatura real en cada momento.

Dado que sólo se contó con un equipo para medir densidad de flujo de savia (u), las mediciones se realizaron de manera escalonada en el tiempo. La descripción de los distintos árboles, especie, tratamiento silvicultural y período de medición se detallan en la Tabla 2.2. Sólo se midieron de manera simultánea árboles de *P. ponderosa* situados en parcelas de 350 y 500 árboles por ha^{-1} , árboles con dos grados de poda en parcelas de 500 *P. ponderosa* por ha^{-1} , e individuos de *A. chilensis* y *P. ponderosa* de las parcelas mixtas (ver Esquema 2.1 y Tabla 2.2).

Para poder determinar el consumo de agua a nivel de rodal, se utilizaron los datos de DAP de todos los árboles de los distintos rodales. En las parcelas más ralas (350 y 500 *P. ponderosa* ha^{-1}) se dividió a los individuos de la plantación en 5 clases diamétricas: $\text{DAP} < 15 \text{ cm}$, 15-20, 20-25, 25-30 y $> 30 \text{ cm}$. En el caso de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} , se midió el DAP de todos los individuos

presentes en cuatro parcelas de 100 m² y se dividió la plantación en las mismas 5 clases diamétricas que las parcelas con menor densidad de plantación.

Tabla 2.2.- Descripción de los distintos árboles (diámetro a la altura del pecho – DAP, cm) especie, tratamiento silvicultural y período de medición (día/ mes / año de inicio y final de la medición) utilizados en los distintos momentos de medición de densidad de flujo de savia (*u*).

Especie	Tratamiento	Período de medición	DAP				
<i>P. ponderosa</i>	350 PP	11/11/1999-15/4/2000	27,4	25,0	22,8	21,5	22,1
		25/10/2000-15/1/2001	29	26,6	24,4	23,1	23,7
	500 PP	11/11/1999-15/4/2000	20,8		22,7	17,9	
		25/10/2000-15/1/2001	21,7	21,6	23,6	18,8	
	500 PP	13/2/2002-7/3/2002	23,1	27,1	24,6	24,9	23,8
		15/2/2003-26/2/2003	24,9	29,4	26,1	27,8	25,5
	500 MP	13/2/2002-7/3/2002	20,1	23,1	24,7	25,5	26,3
	500 MP	15/2/2003-26/2/2003	21,7	24,1	25,5	26,5	27,5
	500 MPC	17/1/2001-30/1/2001	17,1	20,3	20,5	23,7	24,3
	1300 D *	31/10/2001-12/11/2001	29,8	31,9	38,7	45,8	
9/1/2003-13/2/2003		31,2	48,5	40	33,7		
1300 I *	9/1/2003-13/2/2003	21,6	29,8	23,9	22,5		

350PP y 500PP= 350 y 500 pinos podados por ha. con poda hasta 3m altura. Cada columna en estos dos tratamientos representa al mismo árbol.
 500 MP= 500 pinos podados por ha. con poda hasta 4,5m altura
 500 MPC= 500 pinos podados por ha. con poda hasta 4,5m altura, plantados intercalados con cipreses dentro de un bosque ralo de distintas especies

1300= 1300 pinos ha⁻¹ con ramas muertas y/o podadas a distintas alturas, D, I y S= dominantes, intermedios y suprimidos respectivamente
ST= *A. chilensis* sin tratamientos silvícolas junto a 500 MPC.

* del 28/2 al 7/4/2003 se realizaron mediciones en los mismos árboles que los citados en enero y febrero del 2003

Tabla 2.2.continuación- Descripción de los distintos árboles (diámetro a la altura del pecho –DAP, cm) especie, tratamiento silvicultural y período de medición (día/mes / año de inicio y final de la medición) utilizados en los distintos momentos de medición de densidad de flujo de savia (u).

Especie	Tratamiento	Período de medición	DAP				
	1300 S *	31/10/2001 12/11/2001	11,6	15,7	16	16,2	
		9/1/2003 13/2/2003	16,2	18,4	17,2	16,7	12,2
			15,8	17,2			
A. <i>chilensis</i>	ST	17/1/2001 30/1/2001	30,6	38,9	28	34	
	ST	24/11/2001 27/1/2002	15	19,4	25,4	20,5	15,3

350PP y 500PP= 350 y 500 pinos podados por ha. con poda hasta 3m altura. Cada columna en estos dos tratamientos representa al mismo árbol.

500 MP= 500 pinos podados por ha. con poda hasta 4,5m altura

500 MPC= 500 pinos podados por ha. con poda hasta 4,5m altura, plantados intercalados con cipreses dentro de un bosque ralo de distintas especies

1300= 1300 pinos ha⁻¹ con ramas muertas y/o podadas a distintas alturas, D, I y S= dominantes, intermedios y suprimidos respectivamente

ST= *A. chilensis* sin tratamientos silvícolas junto a 500 MPC.

* del 28/2 al 7/4/2003 se realizaron mediciones en los mismos árboles que los citados en enero y febrero del 2003

Para analizar las diferencias en la densidad de flujo de savia (u) medida en dos tratamientos al mismo tiempo (por ejemplo, 350 y 500PP), se promedió el flujo de cada árbol para cada hora del día, y luego se compararon dichos promedios mediante el test t (según Ryan et al. 2000).

3.2.- Flujo radial

Para determinar las variaciones radiales se realizaron mediciones de la densidad del flujo de savia (u , ml cm⁻² min⁻¹) a distintas profundidades del xilema

activo, tanto en individuos de *A. chilensis* como de *P. ponderosa* creciendo en la Ea. Lemú Cuyén. En el caso de *P. ponderosa*, se realizaron mediciones en dos años utilizando diferentes procedimientos para insertar las termocuplas. Para la determinación de la *u* se utilizó la misma metodología basada en los sensores descritos por Granier (1985). En todas las mediciones se utilizaron termocuplas de 20 mm de largo. El DAP de cada árbol y la profundidad en la que se insertó cada termocupla se describen en la Tabla 2.3. El área de xilema activo (SA) se determinó mediante la observación a campo de una muestra extraída con un barreno forestal luego de la medición de flujo de savia.

Tabla 2.3.- Diámetro a la Altura del Pecho (DAP, cm), área de xilema activo (SA, cm²) y profundidad (cm) en donde se insertaron las termocuplas en *Austrocedrus chilensis* y *Pinus ponderosa* durante ambos años de medición. Densidad de plantación: 500 pinos ha⁻¹.

Especie	Año		DAP	SA	Profundidad cm (% DAP*0,5)		
Pinus ponderosa	2001	Árbol 1	30,9	670	0 (100)	5,5 (36)	10,5 (68)
	2001	Árbol 2	28,5	564	0 (100)	5,0 (35)	9,3 (65)
Pinus ponderosa	2002	Árbol 3	24,1	394	0 (100)		8,9 (74)
	2002	Árbol 4	25,5	445	0 (100)	3,8 (30)	7,5 (59)
Austrocedrus chilensis	2001	Árbol 1	26,5	483	0 (100)	2,94 (67)	
		Árbol 2	34,9	866	0 (100)	3,61 (76)	

Los árboles de *P. ponderosa* medidos se encontraban en parcelas de 500 individuos ha⁻¹, con las ramas podadas hasta una altura de 2 metros desde el nivel del suelo.

En ambos años y en forma paralela a las mediciones de *u*, se realizaron mediciones del potencial agua de prealba en tres o cuatro fascículos de más de un año de edad (cada uno de un árbol distinto) en el caso de *P. ponderosa*, o en pequeñas ramas de cuatro individuos de *A. chilensis*, mediante una cámara de presión o bomba de Scholander (PMS Instruments, EEUU). A su vez, el contenido

de agua en el suelo se estimó a partir de las mediciones de TDR (IMKO) realizadas en las parcelas de 500 árboles ha⁻¹.

La comparación del valor promedio de potencial de prealba de *P. ponderosa* entre temporadas se realizó utilizando el test t ($\alpha = 0,05$).

La estimación de la proporción del flujo de savia en los sectores profundos del xilema con respecto al flujo en la porción externa se realizó promediando todos los valores proporcionales medidos en cada momento. Posteriormente, se ajustó una función matemática mediante el método de los mínimos cuadrados para determinar la relación entre la *u* estimada en cada momento en las porciones internas del xilema con respecto a la de la porción externa del mismo.

Mediciones de u a distintas profundidades del tronco realizadas en el año 2001.

Se realizaron mediciones de flujo de savia en individuos de *P. ponderosa* (28 de febrero al 6 de marzo del 2001) e individuos de *A. chilensis* (8 de marzo del 2001) a distintas profundidades del xilema activo en dos árboles de cada especie. Mediante la utilización de un formón plano de 3 cm de ancho se realizó una excavación en el tronco de aproximadamente 10 cm de radio por la profundidad deseada. Dicho radio fue necesario para poder introducir el mandril del taladro eléctrico en dicho agujero y así, realizar la perforación necesaria para insertar la termocupla.

Mediciones de u a distintas profundidades del tronco realizadas en el año 2002.

Durante esta temporada, se realizaron mediciones de flujo de savia en distintas profundidades del tronco sólo en *P. ponderosa* (8 al 10 de febrero del 2002). Para evitar la alta remoción de tejido conductivo según el método utilizado en el año 2001, se realizó un nuevo procedimiento para evaluar los cambios radiales en el flujo de savia. Para ello, se utilizó un barrenó forestal de 1 cm de diámetro con el cual se extrajeron las porciones externas de xilema activo. La perforación para insertar la termocupla se realizó utilizando una mecha con un agregado metálico para incrementar su longitud. A cada termocupla se le adhirió

en su parte posterior un trozo de caño de aluminio de 7 mm de diámetro por 15 cm de largo comúnmente utilizado en instalaciones de gas domiciliario. Gracias a este aditamento, se pudo insertar la termocupla en la perforación previamente realizada sirviendo como guía el agujero realizado con el barreno forestal.

3.3.- Área foliar

Durante tres inviernos sucesivos (2001 al 2003), se cortaron ramas de las partes superior, media e inferior de la copa de distintos individuos de *P. ponderosa* creciendo en parcelas de 500 individuos ha⁻¹. Se obtuvo el diámetro de la base de cada rama a 5 cm de su inserción en el tronco, promediando dos diámetros perpendiculares entre sí para cada rama. Las acículas de dichas ramas fueron colectadas para ser pesadas en el laboratorio. De dichas acículas, se realizó un submuestreo aleatorio de al menos 20 fascículos de cada rama, a los cuales se les estimó el área antes de ser secadas siguiendo la fórmula propuesta por la Prof. Barbara Bond (Oregon State University, EEUU, comunicación personal):

$$A = 12,28 [(r_1 + r_2 + r_3) 3^{-1}] L$$

en donde r_1 a r_3 son los radios de las tres acículas (medidos desde la arista interior de cada acícula hasta la parte central de la cara convexa externa) y L es la longitud de la acícula. Las acículas medidas, así como también el total de hojas de cada rama, se dejaron secar y luego se pesaron. A partir de la relación existente entre el área foliar y el peso de las acículas de los submuestréos, se calculó el área foliar específica (m² kg⁻¹), la cual permitió posteriormente calcular el área foliar (A_f) de cada rama a partir del peso de sus hojas. Mediante el método de los errores mínimos cuadrados se ajustó una ecuación que relaciona el diámetro a la base de la rama y el área foliar de la misma.

Una vez obtenida dicha relación, el área foliar de cada árbol se obtuvo a partir de la medición del diámetro de todas su ramas. Dicha medición se realizó en los tratamientos 500PP y MP (ver Tabla 2.2) en los inviernos del año 2002 y 2003.

La transpiración de distintos árboles, con diferente grado de poda, se estimó a partir de la medición de flujo de savia (u) realizada mediante la técnica de Granier (1985) ya descrita. Las mediciones se realizaron durante los meses de febrero y marzo de los años 2002 y 2003 en individuos de *P. ponderosa* situados en dos parcelas de 500 individuos ha^{-1} (Tabla 2.3). Los árboles de una de las parcelas fueron podados en invierno de 1999 hasta una altura de 3 metros, mientras que los árboles de la otra parcela fueron podados hasta 4,5 metros en el invierno del 2001. El detalle de los DAP de cada árbol se encuentra detallado en la Tabla 2.3. Se relacionó la tasa de transpiración de estos árboles con su A_f .

Con el objeto de determinar el área foliar en relación a la superficie total de suelo del rodal (Índice de Área Foliar, IAF, $m^2 m^{-2}$), se realizaron mediciones de la cantidad de radiación que llega al suelo mediante un ceptómetro lineal (Delta-T modelo SS1-UM-1.05) en tres días despejados: 9/11 y 7/12/2000, y 24/1/2001. Para ello, se realizaron 24 mediciones por parcela en lotes de 1200 m^2 con 350 y 500 *P. ponderosa* ha^{-1} , y la misma cantidad de mediciones en una parcela de 1000 m^2 en la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} . Las mediciones se realizaron aproximadamente cada dos metros sobre transectas ubicadas al azar que cubrían toda la parcela. A partir de cada medición de luz, se estimó el IAF a partir de la Ley de Beer – Lambert (Waring y Running 1998):

$$I_i = I_0 e^{(-k \text{ IAF})}$$

donde I_i es la luz que llega al punto de interés, I_0 es la luz que llega por encima de las copas de los árboles (se midió en el pastizal cercano a la plantación de 350 y 500 pinos ha^{-1}), y k es el coeficiente de extinción. Para estimar el IAF se utilizó el valor de $k = 0,5$ (Waring y Running 1998). Al valor de I_i se le descontó la interceptación de luz producida por la madera (0,33 según Law et al 2001b). Se relacionó el IAF de los distintos rodales con la transpiración de los mismos calculado según se describe en el punto 3.4.

3.4.- Estimación de la transpiración individual y a nivel de rodal

El flujo de savia (F) se obtuvo según la fórmula:

$$F = \sum (u_i SA_i) \quad [\text{ml min}^{-1}]$$

donde u_i es la densidad del flujo de savia en la profundidad i (ver medición de flujo radial de savia) y SA_i es la sección transversal del xilema activo en la profundidad i en cm^2 . A partir de las muestras extraídas con barrenos se calculó la relación entre SA y DAP, lo cual permite normalizar la cantidad de agua transpirada (Granier et al. 1990) y realizar comparaciones de consumo de agua entre las especies consideradas.

Las rectas de regresión que relacionan consumo diario individual con DAP para cada especie y densidad de plantación, se compararon mediante el test F (Neter y Wasserman, 1974):

$$F_{\text{obs}} = [(SSE(R) - SSE(F)) / 2] / (SSE(F) / (n_1 + n_2 - 4))$$

donde $SSE(R)$ = suma de cuadrados del error de la recta con los datos juntos (por ejemplo, *A. chilensis* y 1300 *P. ponderosa* ha^{-1}); $SSE(F)$ = suma de cuadrados del error de una recta (*A. chilensis*) + suma de cuadrados del error de la otra recta (1300 *P. ponderosa* ha^{-1}); n_1 y n_2 = número de datos de cada recta. Si el $F_{\text{obs}} > F_{\text{crít.}} (0,05; 2; n_1 + n_2 - 4)$ se rechazó la hipótesis nula de igualdad entre ambas rectas.

La transpiración diaria media para el rodal en cada temporada (T , mm día^{-1}) fue estimada según la siguiente fórmula basada en las propuestas por Granier et al. (1990):

$$T = \sum_{i=1}^5 (SA_{ci} U p_i \delta \text{ área})$$

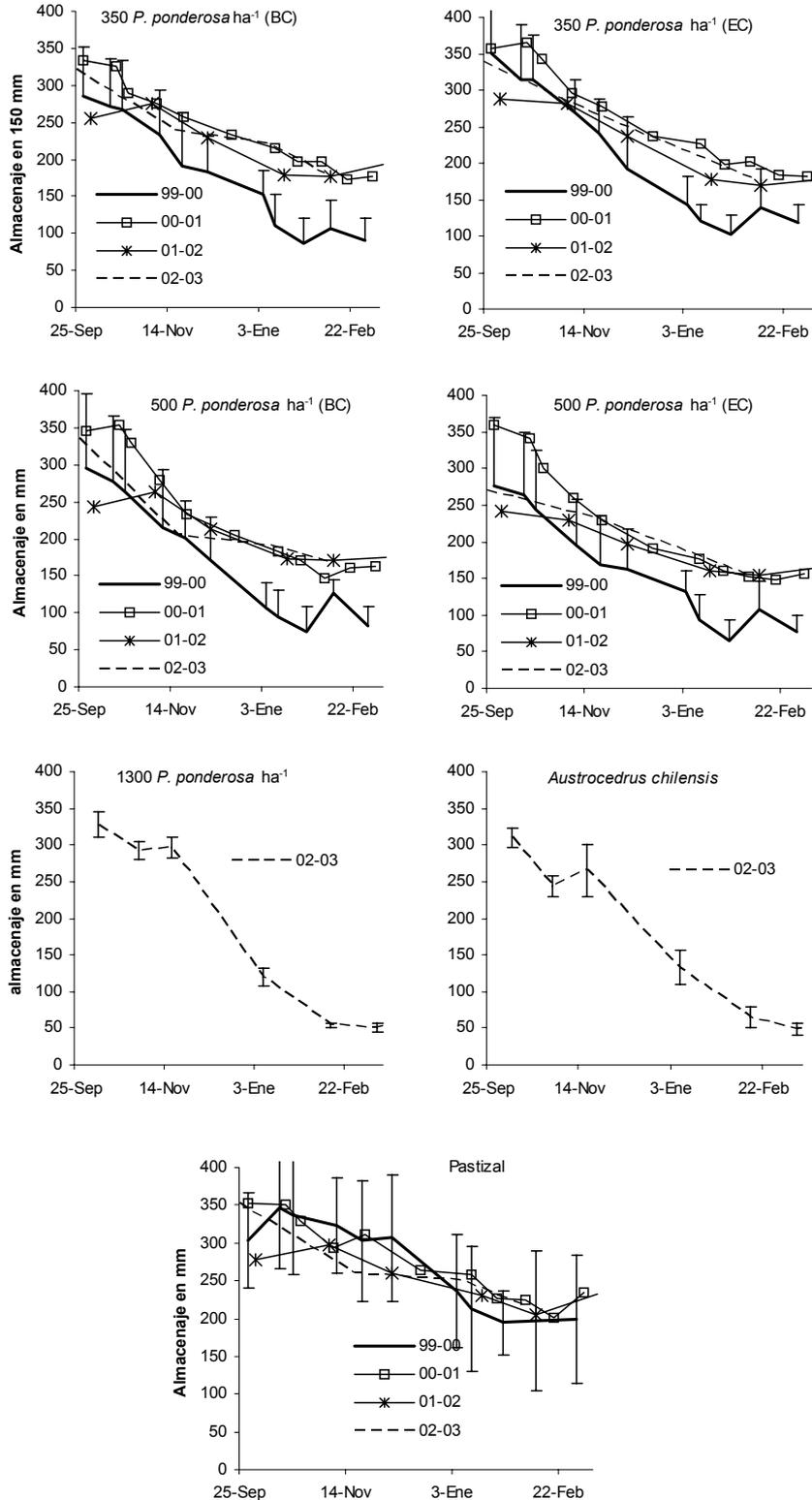
donde SA_{ci} es el área del xilema activo de la clase diamétrica i (cm^2 , ver Tabla 2.3); U es el flujo medio diario para cada temporada (primavera, verano y otoño) y tratamiento, calculado como el promedio de la temporada de la integral diaria de u (con y sin reducción radial); p_i es la proporción de cada clase diamétrica i ; δ es la densidad de plantación y $\text{área} = 1$ ha.

RESULTADOS

2.- Cálculo de evapotranspiración a partir del balance hídrico

El patrón anual de la evolución del contenido de agua del suelo fue similar en todas las temporadas dentro de cada situación analizada. La cantidad de agua almacenada en el suelo (de 0 a 1,4 metros de profundidad) en todos los sistemas forestados con baja densidad de individuos de *P. ponderosa* y en el pastizal fue máxima durante el mes de octubre y similar en todos los sistemas observados (entre 300 y 350 mm), disminuyendo a su mínima expresión en el mes de enero o febrero (Figura 2.1). Durante la temporada 2002-2003 se observó que tanto en la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} como en el tratamiento bajo copa (BC) de *A. chilensis*, la cantidad de agua almacenada en el suelo en octubre fue similar al resto de las situaciones con *P. ponderosa* (sistemas más ralos, entre 300 y 350 mm), mientras que se registró la mínima cantidad de agua en febrero – marzo, con aproximadamente 50 mm. Este valor fue menor al del resto de las situaciones, inclusive si se lo compara con los menores valores observados durante la temporada 1999-2000 (aproximadamente 80 mm) en los sistemas con *P. ponderosa* de menor densidad.

Figura 2.1.- Evolución del agua almacenada (mm) en los primeros 140 cm de suelo en plantaciones de *Pinus ponderosa* (350, 500 y 1300 individuos ha⁻¹, en las situaciones Bajo Copa –BC- y Entre Copas –EC), y posición Bajo Copa de *Austrocedrus chilensis* y pastizal durante cuatro temporadas (años 1999 al 2003). (n=5). Sólo se muestra el Error estándar de una temporada (1999-2000) por claridad del gráfico.



Con respecto a las constantes hídricas, los valores de agua almacenada observados a la salida del invierno se corresponden con los valores de capacidad de campo (0,03 MPa) estimadas para los sistemas pastizal, 350 y 500 *P. ponderosa* ha⁻¹ (382 mm, Fernández 2003) Con respecto a los sistemas con 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ y *A. chilensis*, se observó una cantidad mayor de agua en suelo a principios de la temporada estival (más de 300 mm) que los valores de capacidad de campo estimada en laboratorio (254 mm para *P. ponderosa* y 269 mm para *A. chilensis*). En lo que respecta al punto de marchitez permanente (1,5 MPa ó 168 mm) para los sistemas pastizal, 350 y 500 *P. ponderosa* ha⁻¹, sólo se registraron valores inferiores al mismo en los sistemas forestados durante la temporada 1999 – 2000. En el caso de los sistemas con 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ y *A. chilensis*, los mínimos valores registrados en la única temporada en que se midió, fueron muy inferiores al valor de marchitez permanente estimado para dichos suelos (102 mm para *P. ponderosa* y 139,44 mm para *A. chilensis*).

Tabla 2.4.- Evapotranspiración diaria (*IET*) media calculada a partir del balance hídrico local (mm día⁻¹, ±EE, n=5) en un pastizal, plantaciones de *Pinus ponderosa* (350, 500 y 1300 pinos ha⁻¹, en las situación Bajo Copa –BC- y Entre Copas –EC), y posición Bajo Copa de *Austrocedrus chilensis* durante tres temporadas. El valor relativo se refiere a la evaporación estimada en los sistemas forestados con respecto al pastizal.

	Valor absoluto			Valor relativo al pastizal Rango	
	Período	1999-2000	2001-2002		2002-2003
Pastizal		2,66(±0,77)	0,94(±0,12)	2,40(±0,65)	--
500 BC		3,04(±0,97)	1,35(±0,26)	2,91(±0,33)	1,14-1,44
500 EC		3,04(±1,03)	1,22(±0,25)	2,68(±0,33)	1,12-1,30
350 BC		3,05(±0,91)	1,09(±0,10)	2,83(±0,22)	1,15-1,18
350 EC		3,04(±0,76)	1,47(±0,14)	2,95(±0,28)	1,14-1,56

1300	3,54(±0,15)	1,48
A. chilensis	3,86(±0,24)	1,61

La *IET* diaria promedio del pastizal varió entre 0,9 y 2,4 mm por día siendo siempre superada por la *IET* diaria promedio calculada en todas las situaciones forestadas (Tabla 2.4). La plantación de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ y la situación BC de *A. chilensis* registraron los mayores niveles de *IET*, seguido de todas las situaciones en las plantaciones de 350 y 500 *P. ponderosa* ha⁻¹, las cuales mostraron valores muy similares entre sí (en promedio de 1,16 a 1,31 veces la *IET* diaria promedio del pastizal).

3.- Transpiración individual y a nivel de rodal

3.1.- Flujo de savia

Las extracciones de madera con barreno permitieron determinar que toda el área basal de *P. ponderosa* en todas las densidades de plantación y grados de poda se corresponde con el área de xilema activo. Esto concuerda con lo observado por Maherali y DeLucia (2001), quienes midieron que el xilema activo constituyó del 95 al 97% del área basal de individuos de *P. ponderosa* de 50 cm de DAP. Contrariamente, en *A. chilensis* se comprobó que tanto el SA como el porcentaje de SA con respecto al área basal (AB) se relacionaron linealmente con el DAP. Ambas relaciones para *A. chilensis* se describen con las siguientes ecuaciones (parámetro ± EE, n=21, P<0,05):

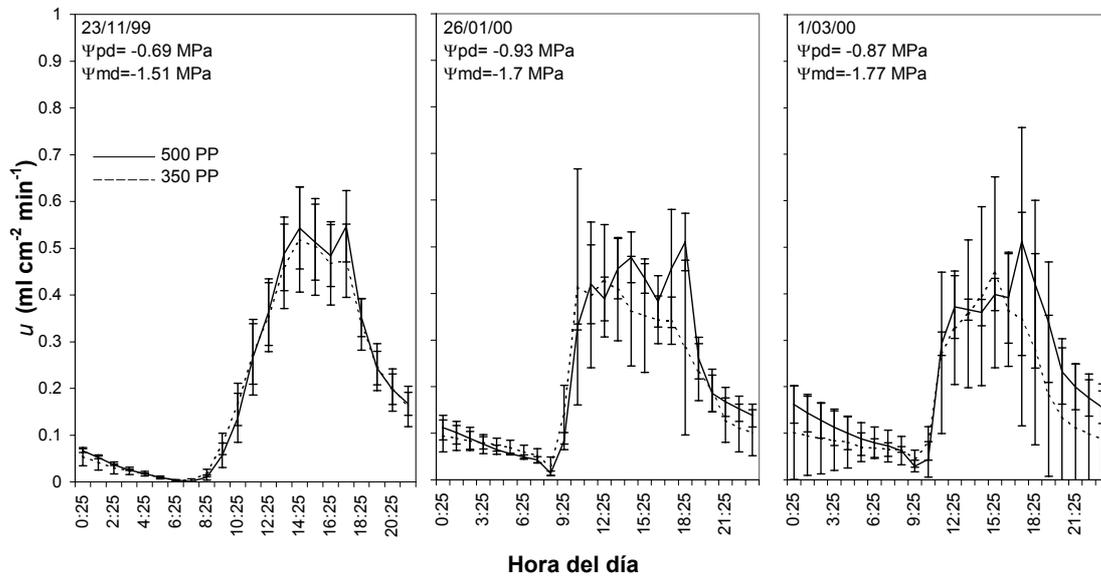
$$SA \text{ (cm}^2\text{)} = -112,96 (\pm 28,95) + 16,83 (\pm 1,07) \text{ DAP(cm)} \text{ (R}^2\text{aj. 0,92)}$$

$$SA / AB = 0,922 (\pm 0,05) - 0,011 (\pm 0,002) \text{ DAP(cm)} \text{ (R}^2\text{aj. 0,62)}$$

en donde AB es el área basal del tronco y DAP es el diámetro a la altura del pecho (cm). Estas relaciones indican que individuos de *A. chilensis* de 15 cm de DAP poseen 140 cm² de SA, mientras que individuos con un DAP de 40 cm, poseen 560 cm² de SA. El porcentaje SA : AB decrece desde un 76% en árboles con 15 cm de DAP al 48% en árboles con DAP de 40 cm.

Las mediciones de densidad de flujo de savia en *P. ponderosa* fueron similares en los árboles de las menores densidades de plantación (350 y 500 individuos ha⁻¹, test t, P > 0,05), con excepción de 4 días en la temporada 1999-2000 y 3 días en la 2000-2001 (P < 0,05). Los resultados de los test t aplicados a los datos de cada hora pueden ser observados en el Anexo de tests estadísticos al final de la tesis. Sin embargo, se pudo observar un incremento en la variabilidad de *u* dentro de los tratamientos a finales de la temporada, probablemente dada la mayor heterogeneidad en la disponibilidad de agua del suelo (Figura 2.2). Esta misma variabilidad, podría enmascarar las posibles diferencias entre tratamientos en esa porción del año. Las mismas mediciones también indicaron que los árboles mantienen similares niveles de flujo de savia durante toda la temporada, a pesar de que los primeros 140 cm de suelo se encuentran cercanos al nivel de marchitez permanente hacia el final de la misma (Figura 2.1). En la Figura 2.2 se muestran, a modo de ejemplo, los patrones de *u* diarios medidos en días soleados al principio, mitad y final de la temporada primavera-estival. En dicha figura se observa que la *u* máxima es de 0,5 ml cm⁻² min⁻¹ y se mantiene relativamente constante de 4 a 7 horas por día. La *u* de las dos temporadas consecutivas durante las horas de máximo flujo (11:00 a 18:00 horas) tuvo un promedio de 0,266 ± 0,093 ml cm⁻² min⁻¹ (temporada 1999-2000) y 0,205 ± 0,078 ml cm⁻² min⁻¹ (temporada 2000-2001). Esta diferencia podría deberse a la menor demanda atmosférica observada en la temporada 2000-2001 (ver Capítulo 3).

Figura 2.2.- Flujo de savia (u , $\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1} \pm \text{D.E.}$, $n=4$, 4 y 3 para cada tratamiento fecha, respectivamente) de *Pinus ponderosa* en dos densidades de plantación (350 y 500 individuos ha^{-1}) durante tres días con características climáticas similares. Temporada 1999-2000. ψ_{pd} = potencial agua de prealba, ψ_{md} = potencial agua al medio día.



En las Figuras 2.3 y 2.4 se muestran los patrones diarios de u medidos en 14 individuos de *P. ponderosa* de la plantación densa (1300 árboles ha^{-1}) durante dos períodos de tiempo: 5 días al principio de la temporada de crecimiento (1 al 5 de noviembre 2001, Figura 2.3) y 4 días al final de la misma (15 al 19 de marzo del 2003, Figura 2.4). En dichos días se verificaron niveles relativamente constantes de radiación (900 a 1000 Watts m^{-2}) y días con valores altos y bajos de DPV (0,5 a 3,5 kPa). En las mismas figuras se puede observar que algunos de los árboles de $\text{DAP} < 16$ cm (árboles suprimidos) mostraron mayores u que los árboles dominantes ($\text{DAP} > 30$ cm). Los mayores valores de u medidos en los árboles más chicos estuvieron alrededor de $0,30 \text{ ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$, mientras que los árboles más grandes mostraron una u máxima de $0,12 - 0,18 \text{ ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$, observándose dichos valores en ambos períodos de medición. Si bien las condiciones climáticas fueron similares entre períodos de medición (noviembre versus marzo), la disponibilidad de agua en el suelo difirió completamente entre ellos (Figura 2.1).

La u máxima medida en los individuos de *P. ponderosa* de menor DAP (suprimidos) de la plantación de 1300 individuos ha^{-1} fue más similar a la u medida en las parcelas de menor densidad (350 y 500 individuos ha^{-1}) que a la u medida en los individuos dominantes. Sin embargo, los individuos de las plantaciones ralas pudieron mantener dicha tasa durante cuatro horas diarias, mientras que los árboles suprimidos de la plantación densa solo pudieron transpirar a esa tasa durante una hora por día. De manera contraria, los árboles más grandes (dominantes) de la plantación densa mostraron una u máxima cercana al 60% del promedio medido en los pinos de la plantación rala, aunque pudieron mantener dicha tasa durante un lapso de tres a cuatro horas diarias. Si bien, en general la u de los individuos dominantes es inferior a la de los suprimidos, no se observó ninguna relación entre el DAP y u dentro de cada grupo de plantas mencionado.

Figura 2.3.- Densidad de flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) de individuos suprimidos ($\text{DAP} < 17 \text{ cm}$) y dominantes ($\text{DAP} > 29 \text{ cm}$) de *Pinus ponderosa* de una plantación a alta densidad ($1300 \text{ individuos ha}^{-1}$) en días con diferentes valores de déficit de presión de vapor (DPV) y radiación. Cada serie corresponde a un individuo en donde se describe su DAP. Los gráficos se corresponden a los días 1 al 5 de noviembre del 2001.

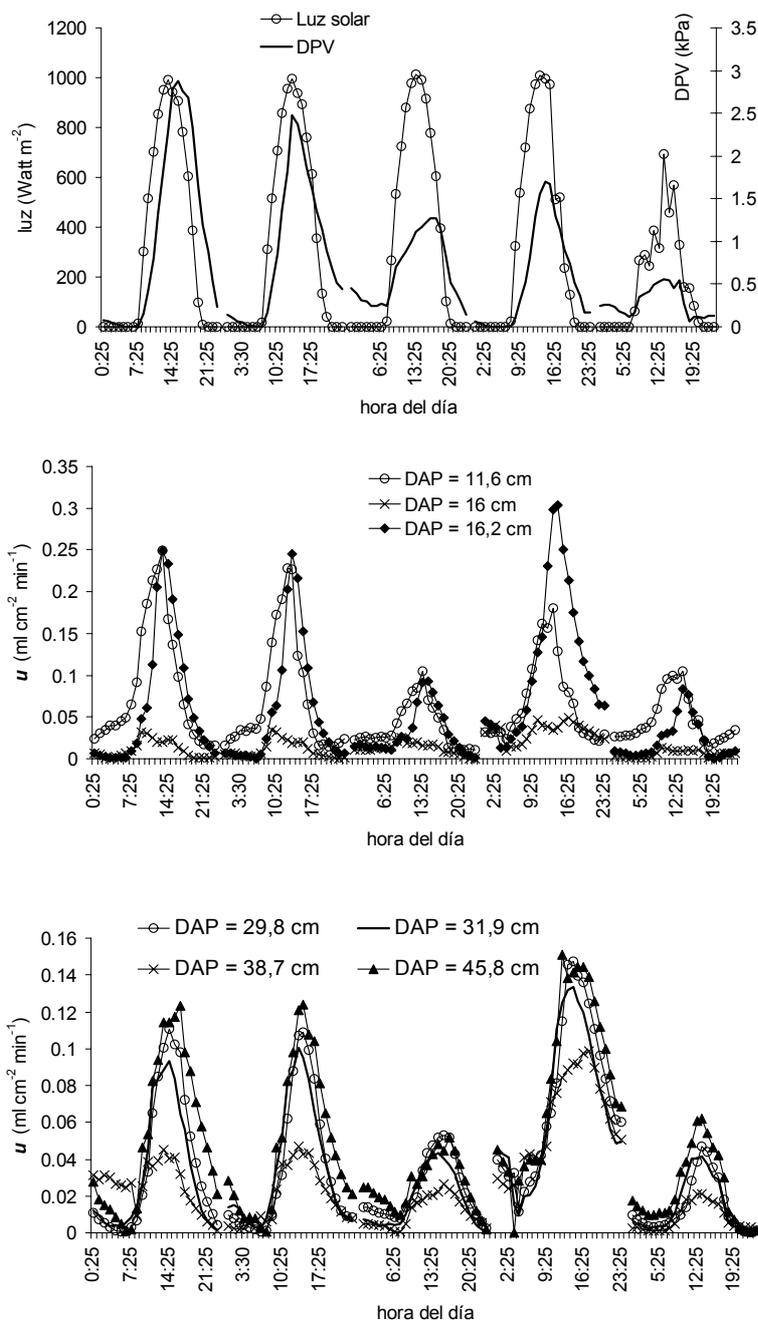
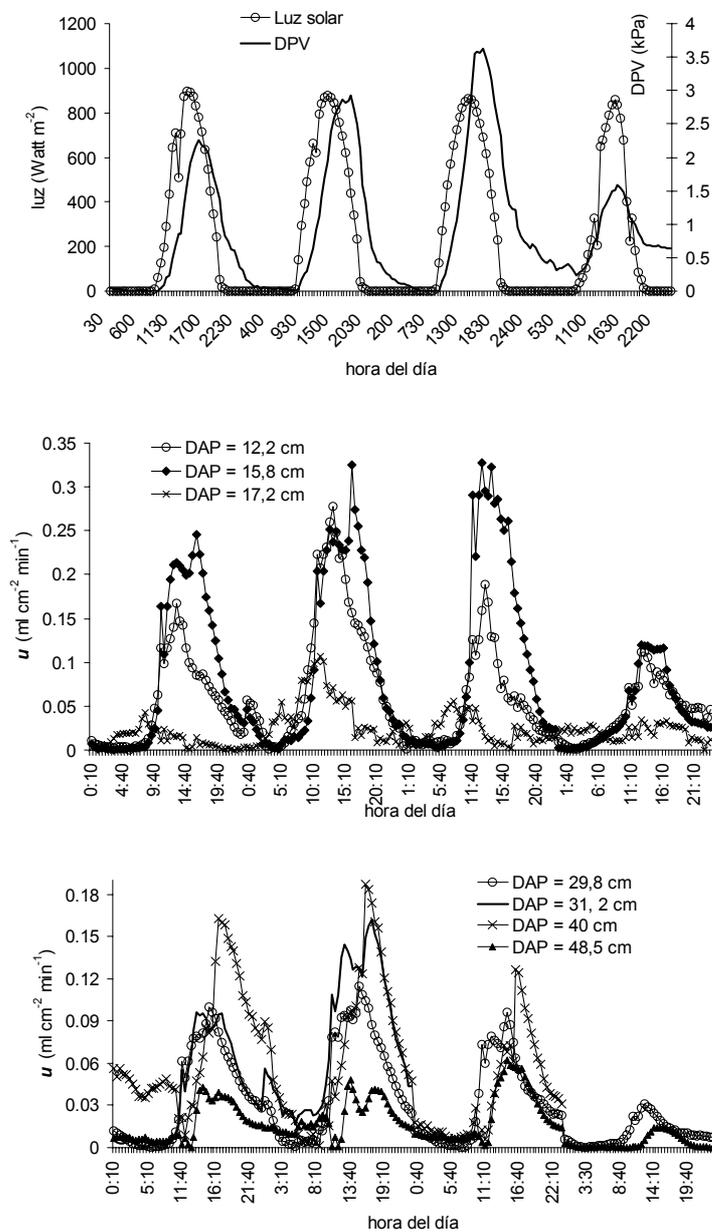


Figura 2.4.- Densidad de flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) de individuos suprimidos ($\text{DAP} < 17 \text{ cm}$) y dominantes ($\text{DAP} > 29 \text{ cm}$) de *Pinus ponderosa* de una plantación a alta densidad ($1300 \text{ individuos ha}^{-1}$) en días con diferentes valores de déficit de presión de vapor (DPV) y radiación. Cada serie corresponde a un individuo en donde se describe su DAP. Los gráficos se corresponden a los días 15 al 19 de marzo del 2003.



La relación entre la u de los individuos de la plantación de 1300 pinos ha^{-1} y el DPV cambia de acuerdo al momento del día. En el caso de los suprimidos ($\text{DAP} < 16 \text{ cm}$), la diferencia entre la u de la mañana y la tarde a igual valor de DPV es mayor que la de los individuos dominantes ($\text{DAP} > 30 \text{ cm}$) (Figuras 2.5 y 2.6). También es posible observar que dicha diferencia es mayor en los árboles suprimidos a finales de la temporada (Figura 2.5). El máximo valor de u medido en los individuos suprimidos se observa entre los 2 y 2,5 kPa en noviembre, mientras que dicho pico se produce entre 1,5 y 2 kPa en marzo.

Figura 2.5. Densidad de flujo de savia (u , $\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) de 4 individuos de *P. ponderosa* de diámetro a la altura del pecho $< 16 \text{ cm}$ (suprimidos) creciendo en la plantación de 1300 árboles ha^{-1} en relación al déficit de presión de vapor (DPV, kPa) en tres días a comienzo (noviembre, figura a la izquierda) y finales de la temporada (marzo, figura a la derecha). Por claridad de la Figura no se muestran los D.E. Mañana y tarde se refieren al momento del día en que se midió u .

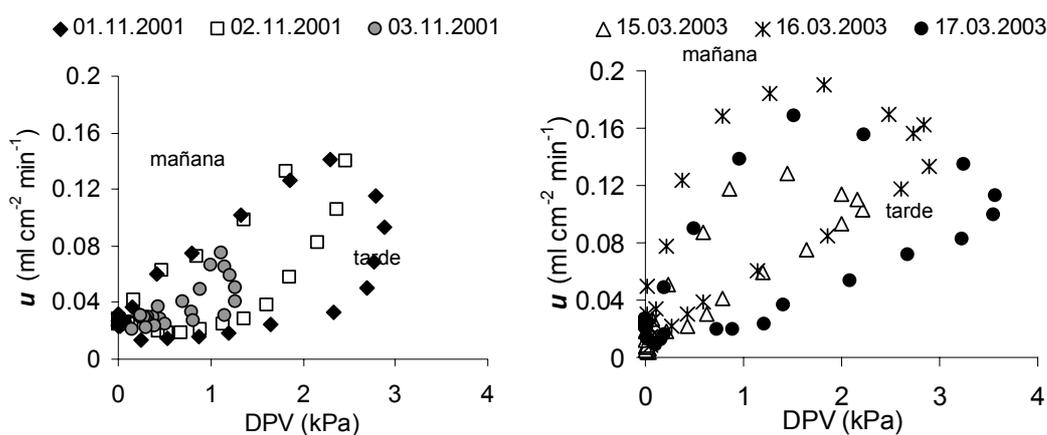
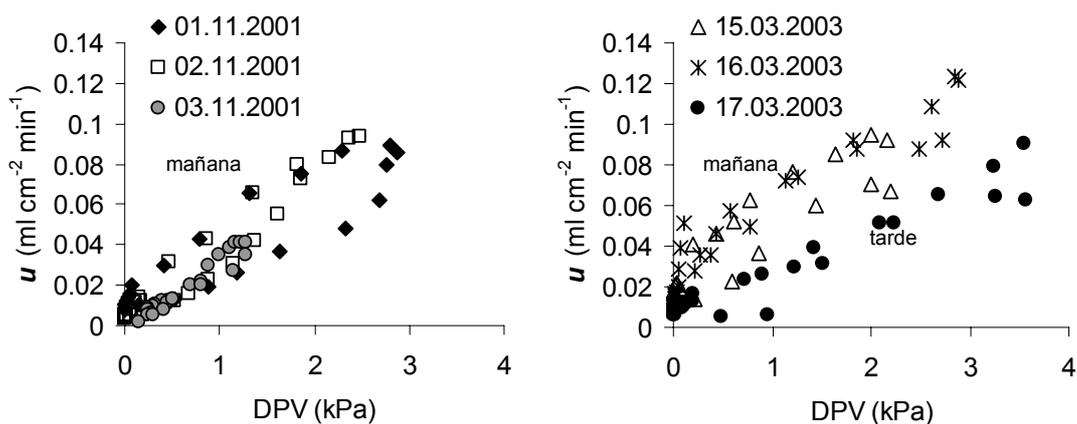


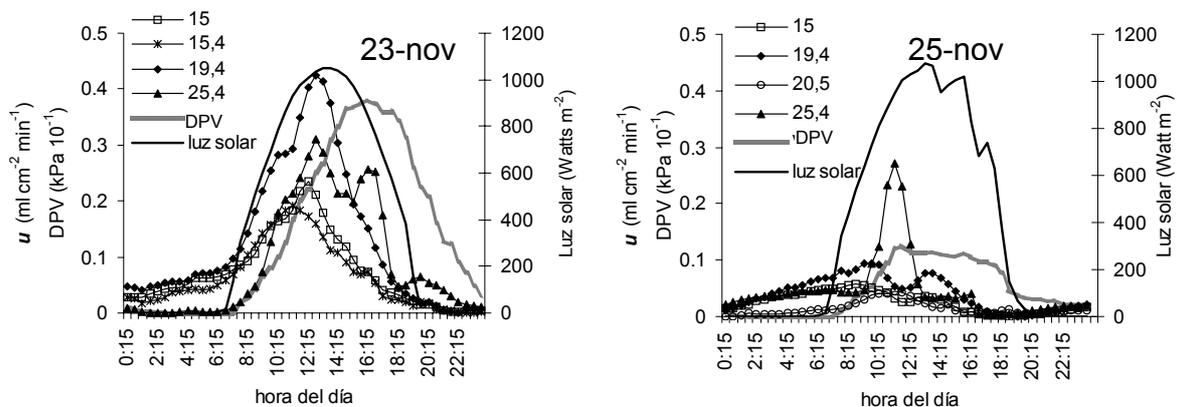
Figura 2.6. Densidad de flujo de savia (u , $\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) de 4 individuos de *P. ponderosa* de diámetro a la altura del pecho $> 30 \text{ cm}$ (dominantes) creciendo en la plantación de 1300 árboles ha^{-1} en relación al déficit de presión de vapor (DPV, kPa) en tres días a comienzo (noviembre, figura a la izquierda) y finales de la temporada (marzo, figura a la derecha). Por claridad de la Figura no se muestran los D.E. Mañana y tarde se refieren al momento del día en que se midió u .



tarde

En la Figura 2.7 se muestra, a manera de ejemplo, la densidad de flujo de savia de cuatro individuos de *A. chilensis* durante dos días con diferentes DPV (23 y 25 de noviembre del 2001), con valores máximos de 3,8 y 1,1 kPa. Como en los ejemplos anteriores para *P. ponderosa*, el valor de radiación máximo fue similar en ambos días (aproximadamente 1000 Watt m^{-2}). En correspondencia con el DPV, los valores de u fueron menores el 25 que el 23 de noviembre. Los máximos valores de u fueron de 0,2 a 0,4 $\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$, en momentos en que el DPV fue de aproximadamente 3 kPa. A partir de dicho valor de DPV, se observó una disminución de u . Los valores de u fueron similares a los observados en los individuos de *P. ponderosa* suprimidos de la plantación densa, incluyendo la capacidad de sostener sólo por una hora diaria dicha tasa de conducción (Figura 2.3 y 2.4).

Figura 2.7. Densidad de flujo de savia (u , $\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) de 4 individuos de *A. chilensis*, luz solar (Watt m^{-2}) y déficit de presión de vapor (DPV, kPa) en dos días (23 y 25 de noviembre del 2001). El número de cada serie representa el DAP (cm) de cada árbol



3.2- Flujo radial

El potencial de prealba promedio para *P. ponderosa* durante el período 2001 fue de $-0,79 \pm 0,13$ MPa y durante el 2002 fue de $-0,82 \pm 0,09$ MPa, no detectándose diferencias significativas entre ellos. En el caso de *A. chilensis*, el potencial de prealba promedio fue de $-0,43 \pm 0,09$ MPa. Dichos valores de potencial demuestran que los árboles no se encontraban con niveles importantes de estrés hídrico, ya que se corresponden con los valores normales de potencial de prealba medidos en ambas especies (ver Capítulo 5). La semejanza de los valores de potencial de prealba se correspondió con los valores de agua en suelo similares entre ambas temporadas. El valor de almacenaje de agua en los primeros 140 cm de suelo no difirió entre temporadas ($186,88 \pm 0,78$ mm (n=5) para la temporada 2001 y $192,61 \pm 2,84$ mm (n=5) para la temporada 2002). Contrariamente, sí se encontraron diferencias entre temporadas en lo que respecta al clima, ya que en los meses de enero y febrero del 2002 se verificó una mayor temperatura máxima y menor humedad relativa promedio que las medias históricas y que en el año 2001 (Figura 2.8).

En *A. chilensis* se observó que la relación entre u en las mayores profundidades del xilema activo y en la periferia del mismo fue menor a 1 en uno de los individuos medidos, mientras que fue mayor a 1 en el otro individuo (Figura 2.9). El valor relativo promedio de u interno con respecto a la porción externa fue de $1,37 \pm 0,28$ a 2,94 cm (medición realizada en el árbol 1) y $0,87 \pm 0,20$ a 3,61 cm de profundidad (medición en el árbol 2). La relación entre la u medida en la porción externa (sensor externo) e interna (sensor interno) del xilema varió durante el día. De las ecuaciones con mayor significancia estadística, se eligió una ecuación de segundo grado dada su sencillez y que también mostró un alto R^2 . Esta ecuación indica que la diferencia entre ambos flujos no es proporcional (Figura 2.9, ver más adelante).

Figura 2.8.- Promedios de temperatura máxima y humedad relativa para los meses de enero, febrero y marzo del año 2001 y 2002. También se grafican los valores históricos para Bariloche (1990-2000).

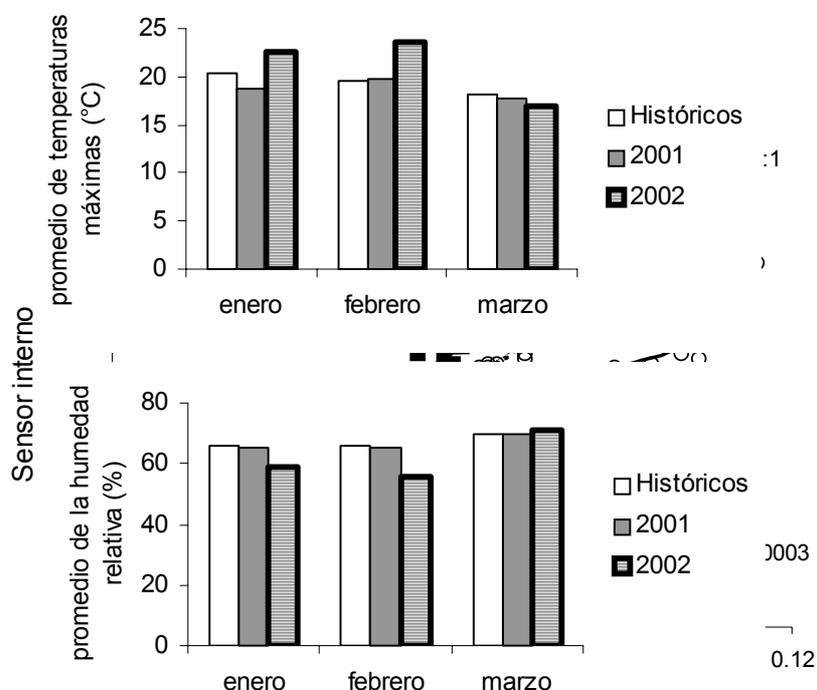


Figura 2.9.- Relación entre la densidad del flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$) estimada en las porciones externa e interna del xilema en dos árboles de *A. chilensis* (profundidad de inserción de la termocupla entre paréntesis). La línea punteada representa la relación 1:1. Ambos modelos son significativos con un $\alpha=0,05$ con $n=144$ cada uno.

En el caso de *P. ponderosa*, las mediciones en los distintos árboles y temporadas demostraron una gran variabilidad, aunque en general, las relaciones de u a distintas profundidades con respecto a la externa mostraron el mismo patrón observado en *A. chilensis* (Figuras 2.10 y 2.11). La situación más alejada de la linealidad se observó en el árbol 1 (Figura 2.10). Esto puede explicarse al observar el patrón diario de u de dos individuos de *P. ponderosa* de la temporada 2001 (Figura 2.12). Durante la noche, las u son mínimas y similares entre las distintas profundidades. A partir de las primeras horas de la mañana, la u de las zonas profundas se incrementa antes que en las porciones del xilema activo

externo, y por lo tanto, la proporción entre ellas es mayor a 1 (primera flecha de la izquierda de la Figura 2.12). Estas diferencias son mayores en el árbol 1 (no se solapan los desvíos estándar) que en el árbol 2. Posteriormente, la u de las porciones internas del xilema llegan a una meseta que es similar, aunque levemente inferior, a la u máxima observada en las porciones más externas (segunda flecha), y por lo tanto, la proporción entre ambas u es menor a 1. En la Figura 2.10, se observa que el cambio de proporción entre profundidades se produce cuando la u de la porción externa es aproximadamente de $0,1 \text{ ml cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$. Por la tarde, es posible observar una proporción similar que en la mañana.

Figura 2.10.- Relación entre la densidad del flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$) estimada en las porciones externa e interna del xilema en dos árboles de *P. ponderosa*. Mediciones realizadas durante el año 2001. Entre paréntesis se indica la profundidad del xilema (cm) a la que se colocaron los sensores. Ambos modelos son significativos con un $\alpha=0,05$ con $n=720$ cada uno.

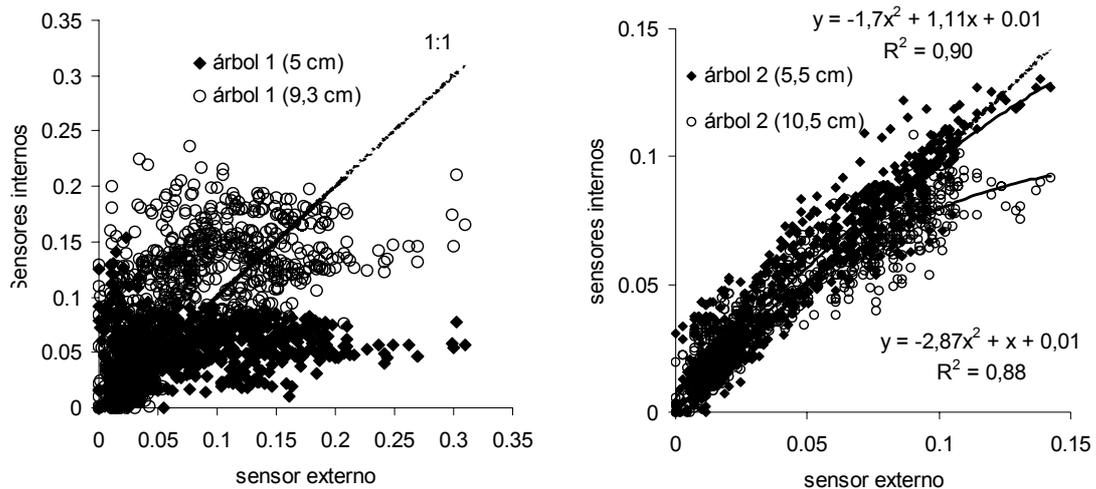


Figura 2.11.- Relación entre la densidad del flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$) estimada en las porciones externa e interna del xilema en dos árboles de *P. ponderosa*. Mediciones realizadas durante el año 2002. Entre paréntesis se indica la profundidad del xilema (cm) a la que se colocaron los sensores. Ambos modelos son significativos con un $\alpha=0,05$ con $n=86$ cada uno.

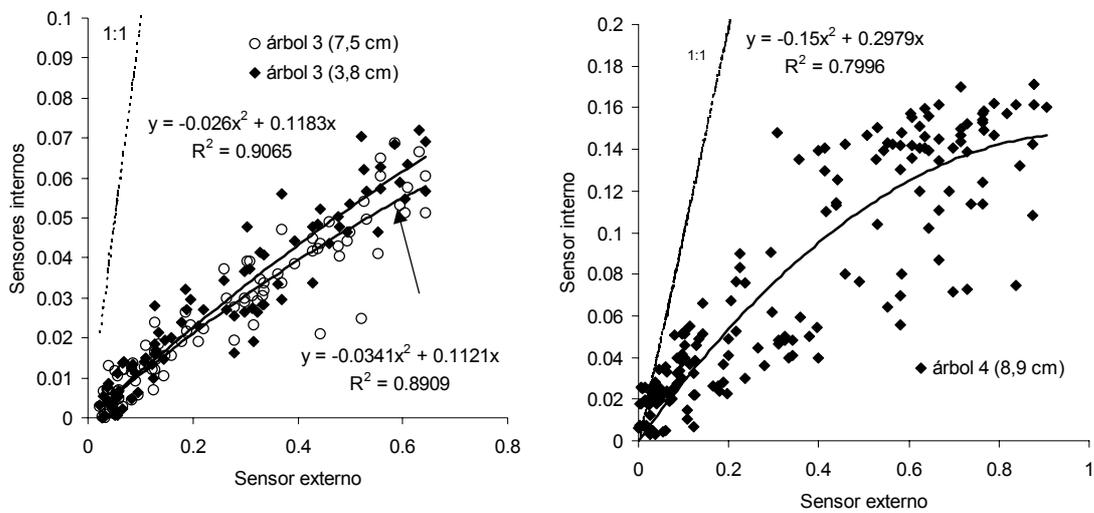
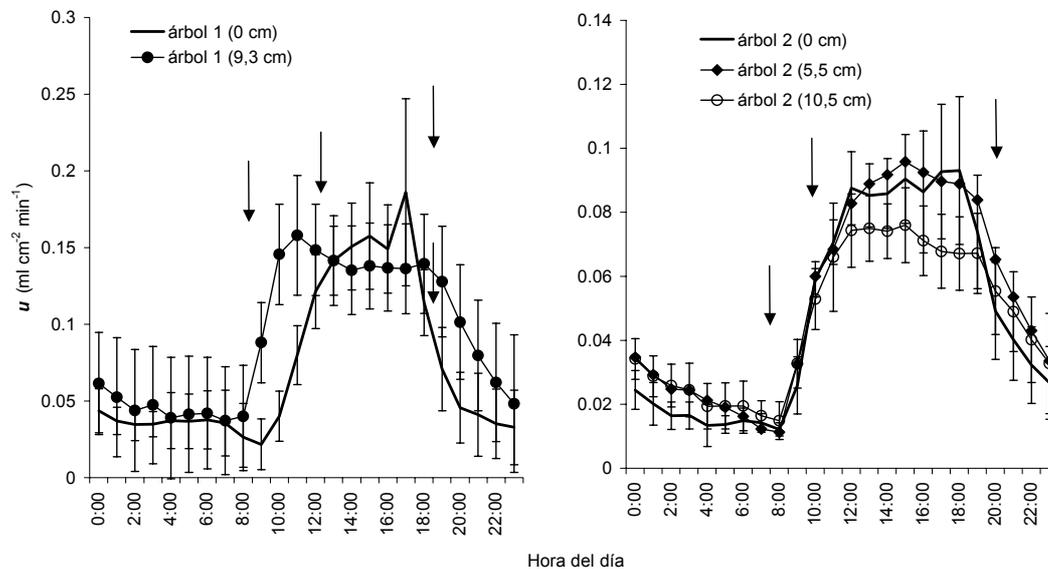


Figura 2.12.- Evolución diaria de la densidad del flujo de savia ($\text{ml cm}^{-2} \text{min}^{-1}$, $\pm \text{D.E.}$ de $n=9$) a dos profundidades del tronco en los dos individuos de *P. ponderosa* medidos durante la temporada 2001. Con flechas se señalan las principales diferencias de u durante el día. Entre paréntesis se indica la profundidad del xilema (cm) a la que se colocaron los sensores.



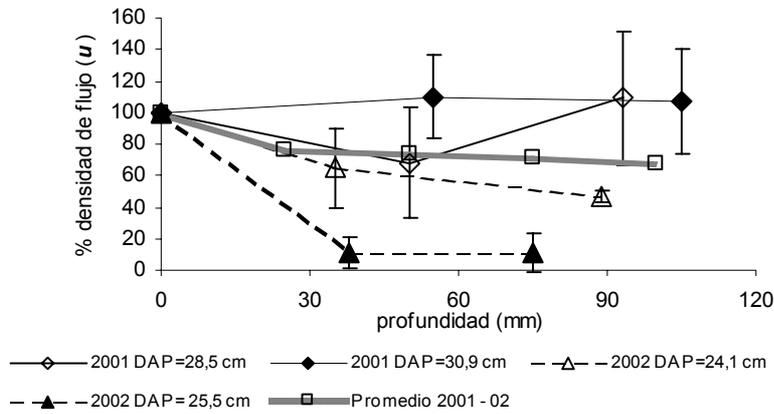
En general, los máximos valores de u de *P. ponderosa* se observaron en las porciones externas del xilema activo. En este sentido, el promedio de todos los valores relativos de u para cada árbol, así como también el promedio de todos los casos se muestra en la Figura 2.13. En dos de los casos, los árboles de la temporada 2001, la u fue relativamente constante en todo el xilema activo. Esto no ocurrió en los dos árboles del año 2002, los cuales mostraron menores u a medida que se profundiza en el xilema activo (Figura 2.11).

En *P. ponderosa*, se observaron dos patrones extremos en la u radial: un patrón estable (árbol de DAP= 30,9cm, Figura 2.10) y otro decreciente (árbol de DAP= 25,5cm, Figura 2.11). En el caso del patrón decreciente medido en el *P. ponderosa* de 25,5cm de DAP, la ecuación que ajustó con mayor R^2 fue ($R^2_{\text{ajust.}}$ 0,999, valor $F=2729,04$, $n=4$):

$$\%u = 10,89 (\pm 0,77) + 89,14 (\pm 1,32) \exp (-\text{profundidad (mm)} * (6,70 (\pm 4,88))^{-1})$$

Al aplicar dicha fórmula (máxima disminución en el flujo de savia a lo largo del radio) la transpiración calculada es sólo el 28% de la estimada utilizando el patrón estable.

Figura 2.13.- Porcentaje de la densidad del flujo de savia (u ml cm⁻² min⁻¹, \pm DE de n=720 y 86 para los años 2001 y 2002 respectivamente) de cada sensor con respecto al sensor externo, en función de la profundidad del xilema en los cuatro individuos de *P. ponderosa* medidos durante las temporadas 2001 y 2002.

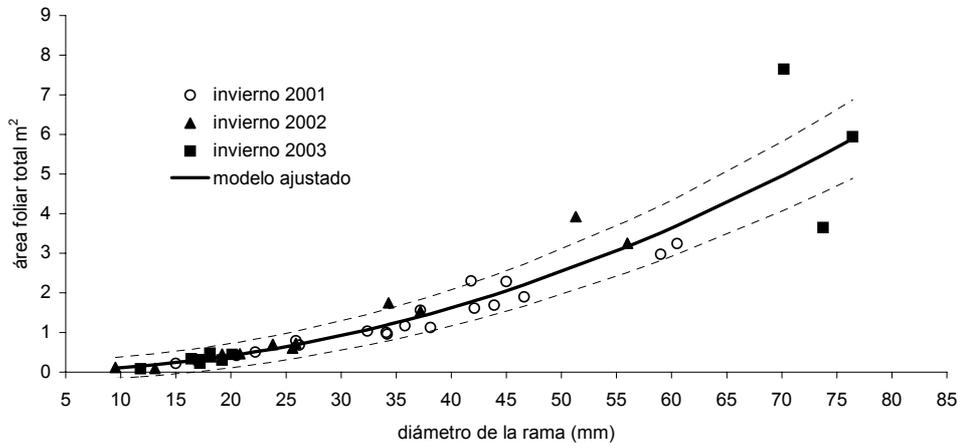


3.3.- Área Foliar

El área foliar específica de los individuos de *P. ponderosa* con y sin poda ($P > 0,05$) fue de $6,2 \pm 0,9$ m² kg⁻¹. Estos valores son superiores a algunos valores medidos en individuos de *P. ponderosa* en los EEUU : 3,1 a 4,5 m² kg⁻¹ (Gruke y Retzlaff 2001), 3,4 m² kg⁻¹ (Monserud y Marshall 1999), e inferiores a 8,5 m² kg⁻¹ estimado por Xu et al. (2001). En la Figura 2.14 se puede observar la relación entre la superficie total de las hojas (A_f , m²) y el diámetro de las ramas (DIAM, mm) en individuos de *P. ponderosa*. La ecuación que relaciona ambas variables es la siguiente (parámetro \pm EE, n=39, $P < 0,05$):

$$A_f = 0,0142 (\pm 0,1268) + 0,001 (\pm 6,29E^{-5}) \text{DIAM}^2 \text{ (R}^2_{\text{ajust.}} = 0,87)$$

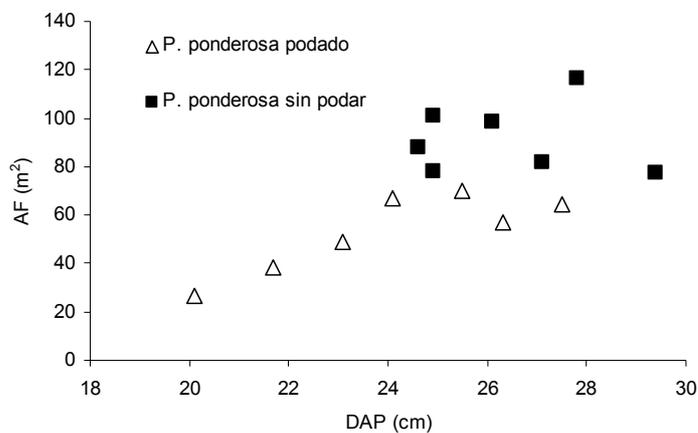
Figura 2.14.- Área foliar total de la rama (m^2) en relación al diámetro de la misma a 5 cm de su inserción en el tronco, medida en individuos de *Pinus ponderosa* durante 3 inviernos sucesivos.



La relación entre el diámetro de la rama y el A_f se mantuvo constante durante 3 años sucesivos (Figura 2.14).

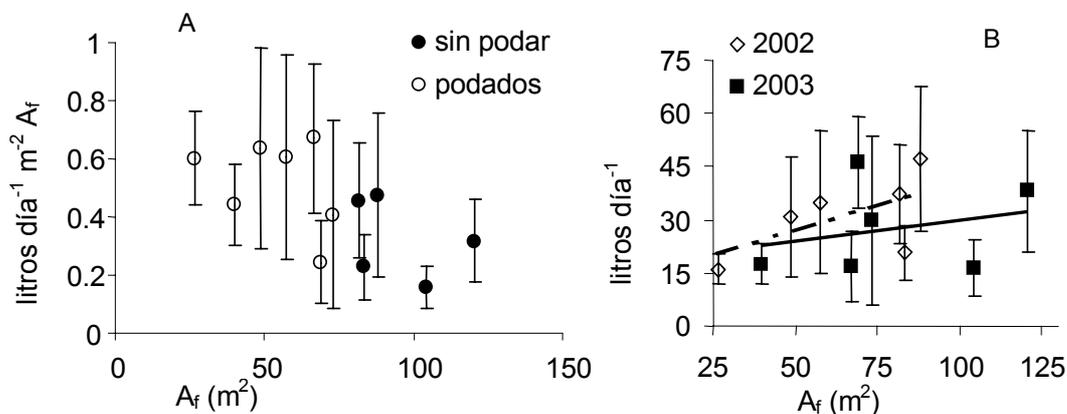
En la Figura 2.15 se puede apreciar el A_f de cada árbol en el cual se realizó la medición de transpiración en relación a su DAP. En la misma se observa que la cantidad de copa podada en los individuos de *P. ponderosa* (1,5 metros más de altura de poda que los sin podar) representó, aproximadamente, la pérdida de entre el 25 y el 40% del área foliar (individuos de DAP > 24 cm).

Figura 2.15.- Relación entre el área foliar total del árbol (A_f , m^2) y el diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) en las parcelas de 500 *P. ponderosa* ha^{-1} medidos en las temporadas 2002 y 2003. Podado= poda hasta una altura de 4,5 m; sin podar= poda hasta 3 metros.



El promedio diario por árbol de la cantidad de agua transpirada por unidad de área foliar (Figura 2.16.A) fue de $0,39 \pm 0,16$ litros $\text{día}^{-1} \text{m}^{-2} A_f$ para los individuos de *P. ponderosa* podados y $0,33 \pm 0,14$ litros $\text{día}^{-1} \text{m}^{-2} A_f$ para los pinos no podados, siendo ambos valores estadísticamente similares, aunque al límite de la significación ($n=8$, $P = 0,055$). Sin embargo, en ambos años se observó una relación significativa ($P < 0,05$) no lineal ($n=6$ en cada temporada, $\text{transpiración} = a - b A_f^3$) lo que estaría indicando que decrece la transpiración por m^2 de A_f a medida que los árboles poseen más hojas. A su vez, la transpiración (litros día^{-1}) a nivel individual se incrementó linealmente con el A_f (Figura 2.16.B). Esto demostraría que no existe una compensación en la transpiración del A_f remanente.

Figura 2.16.- Relación entre la transpiración (litros agua $\text{día}^{-1} \text{m}^{-2} A_f$ y litros agua día^{-1}) y el área foliar (A_f , m^2) medida en individuos de *Pinus ponderosa* con distintos niveles de poda en las temporadas 2002 y 2003. Altura de poda: 3 metros en el tratamiento "sin podar" y 4,5 metros en los pinos "podados".

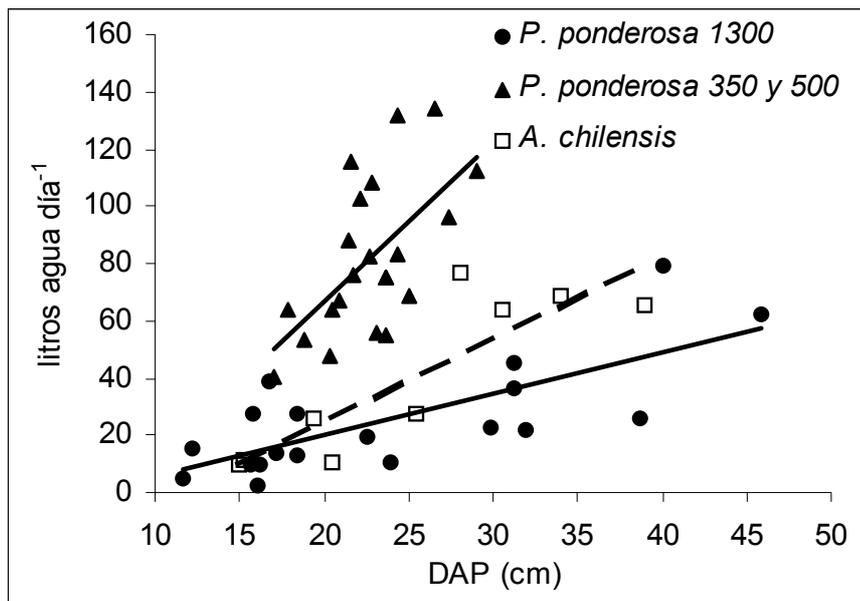


Los IAF en cada tratamiento fueron 0,64; 1,5 y $6,4 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ para las parcelas de 350, 500 y 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} , respectivamente.

3.4.- Estimación de la transpiración individual y a nivel de rodal

A partir de las densidades de flujo promedio de *A. chilensis* y *P. ponderosa* en las distintas situaciones para los períodos de medición, y asumiendo que no existe una disminución radial de la misma, se puede estimar la cantidad de agua promedio transpirada por cada individuo (Figura 2.17). Las ecuaciones que relacionan los litros de agua día⁻¹ con el DAP se muestran en la Tabla 2.5. El análisis estadístico de estas relaciones muestra que los modelos originados en los datos de las parcelas de 350 y 500 *P. ponderosa* ha⁻¹ son iguales, y difieren con los modelos de la plantación de pino más densa y el de cipreses ($P < 0,05$, test F).

Figura 2.17. Consumo de agua promedio individual (litros día⁻¹) de *Pinus ponderosa* en tres densidades de plantación (1300, 500 y 350 *P. ponderosa* ha⁻¹) calculado asumiendo que no hay una disminución radial del flujo. Las líneas continuas corresponden a las regresiones para *P. ponderosa*, mientras que la



discontinua para *A. chilensis*.

Los individuos de *P. ponderosa* de las menores densidades de plantación mostraron un mayor incremento del consumo en relación al incremento del DAP, seguidos por los individuos de *A. chilensis* y por último, los pinos de la plantación

más densa (Tabla 2.5). El modelo de regresión lineal indica que un individuo de *P. ponderosa* de 20 cm de DAP creciendo a las menores densidades transpira en promedio 67 litros de agua por día mientras que, a la mayor densidad, un árbol del mismo tamaño transpira 20 litros. Un individuo de *A. chilensis* de DAP similar transpira 25 litros día⁻¹. En líneas generales, los modelos indican que individuos de *P. ponderosa* de igual DAP creciendo en la mayor densidad transpiran entre un 28 a un 30% del agua transpirada por árboles en las parcelas de menor densidad. Los cipreses transpiran desde el 34 al 45% del valor estimado para los árboles de las parcelas de 350 *P. ponderosa* ha⁻¹. Comparando los individuos de *P. ponderosa* de la plantación más densa, éstos transpiran en promedio un 72% que los cipreses en el rango de DAPs evaluados.

Tabla 2.5. Parámetros de las regresiones lineales (\pm EE) que relacionan el consumo individual (litros de agua día⁻¹) y el DAP (cm) en *Pinus ponderosa* (en tres densidades de plantación, individuos ha⁻¹) y *Austrocedrus chilensis*. La ecuación ajustada fue consumo = a + b DAP. P<0,05. 350, 500 y 1300= cantidad de individuos por hectárea.

Especie	Densidad de plantación	A	B	R ² ajustado
<i>P. ponderosa</i>	350 y 500	-45,12 (\pm 3,7)	5,59 (\pm 1,62)	0,31
<i>P. ponderosa</i>	1300	-9,07 (\pm 8,17)	1,45 (\pm 0,32)	0,50
<i>A. chilensis</i>	--	-33,90 (\pm 16,62)	2,93 (\pm 0,63)	0,67

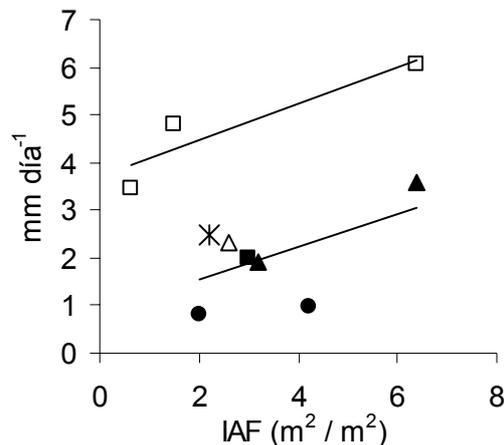
Para estimar el consumo de agua a nivel de parcela de *P. ponderosa* se usaron los dos modelos propuestos: sin y con reducción radial del flujo de savia. Utilizando el modelo de reducción, la transpiración estimada fue entre un 60 y un 80% menor, dependiendo del tamaño de los árboles y la distribución de DAP en la parcela. Los mayores valores de transpiración disminuyeron desde la parcela de 500 *P. ponderosa* ha⁻¹, a las parcelas de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ y por último, a la de 350 *P. ponderosa* ha⁻¹ (Tabla 2.6).

Tabla 2.6.- Consumo de agua promedio diario de tres rodales de *P. ponderosa*: 1300, 500 y 350 individuos ha⁻¹ utilizando un modelo sin disminución radial del flujo de savia (Modelo 1) y otro con disminución de esta variable (Modelo 2).

	Densidad de plantación	Temporada	Modelo 1	Modelo 2
Consumo (mm día ⁻¹)	1300	2002-2003	3,79	1,49
	500	1999-2000	4,17	1,20
		2000-2001	3,96	1,11
	350	1999-2000	3,03	0,86
		2000-2001	2,86	0,80

La transpiración *máxima* a nivel de rodal y el IAF del mismo mostraron estar correlacionadas ($P < 0,05$; $n=3$; R^2 aj. 0,69; Figura 2.18). En comparación con observaciones realizadas por otros autores en bosques de *P. ponderosa* en EEUU, las plantaciones patagónicas mostraron mayores tasas de transpiración *máxima* diaria en relación al IAF (Figura 2.18).

Figura 2.18.- Relación entre la transpiración *máxima* a nivel de rodal (mm día⁻¹) y el índice de área foliar (IAF, m² m⁻²) del mismo medida en parcelas de distintas densidades de plantación de *Pinus ponderosa*. Con cuadrados vacíos se muestran los datos del N.O. de Patagonia. Los datos de EEUU obtenidos de trabajos publicados fueron extraídos de: triángulos negros: Law et al. 2001a, triángulo blanco: Ryan et al. 2000, asterisco: Kurpius et al. 2003, círculos negros: Irvine et al. 2002, cuadrado negro: Anthoni et al 1999.



DISCUSIÓN

2.- Cálculo de evapotranspiración a partir del balance hídrico

Los resultados del balance hídrico resaltan el mayor consumo de agua en los primeros 140 cm de suelo de las situaciones forestadas con respecto al pastizal, mostrando las máximas diferencias en la temporada 1999-2000 (Tabla 2.4). El consumo diferencial de agua en los sistemas forestados con *P. ponderosa* en el N.O. de la Patagonia fue demostrado por Fernández (2003). Esta autora demostró que los pastos hacen un mayor uso del agua disponible en los primeros 80 cm de profundidad de suelo, mientras que los individuos de *P. ponderosa* son capaces de extraer agua a mayor profundidad. Numerosos autores (Bassman 1987, Oliver y Ryker 1990, DeLucia y Schlesinger 1991, Grulke y Retzlaff 2001, Irvine y Law 2002) han puesto en evidencia que los pinos poseen raíces profundas (mayores a 1 metro), por lo que pueden acceder a agua durante los períodos de escasa disponibilidad de agua en los niveles superiores del suelo. Incluso se han observado raíces de *P. ponderosa* en fisuras de rocas a profundidades de hasta 12 metros (Oliver y Ryker 1990). En el caso particular de la Patagonia, las raíces laterales más gruesas y lignificadas de individuos de *P. ponderosa* se extienden en un radio de 0,45 a 0,8 m de la base del tronco, con una extensión en profundidad de 0,5 a 1 metro con numerosas raíces que se extienden a mayor profundidad (Laclau 2003a). Esta observación indicaría la posibilidad de que los individuos de *P. ponderosa* en el N.O. de la Patagonia accedan a profundidades de suelo como las observadas en EEUU. Por el contrario, Laclau (2003b) menciona que no encontró individuos de *A. chilensis* con raíces pivotantes al estudiar 30 individuos creciendo sin impedimentos en el suelo. De manera similar, la profundidad máxima alcanzada por raíces de *A. chilensis* en tres sitios fue de 130 cm (Gobbi 2000). Estas observaciones indicarían que probablemente, el cálculo de consumo de agua mediante la construcción de un balance hídrico tal como se realizó en este estudio, sea efectivo para estudiar el consumo de agua total de rodales de *A. chilensis*. Sin embargo, el balance hídrico presentado se construyó midiendo la cantidad de agua bajo la proyección vertical de la copa. Por este motivo, es posible que el valor estimado de *IET* sea mayor que el verdadero valor para un bosque, ya que no se tuvo en cuenta la *IET* de los espacios entre

árboles. Por otro lado, el estudio de la dinámica de agua en suelo hasta la profundidad estudiada no permitiría estimar el verdadero consumo de agua por parte de individuos de *P. ponderosa* debido a que la estimación de la transpiración de los árboles por el método de flujo de savia es igual o mayor a la estimada por el balance hídrico (ver más adelante). Otro indicio a tener en cuenta es que la *u* de los individuos de *P. ponderosa* se mantiene constante durante toda la temporada de verano, a pesar de las diferencias en el contenido de agua del suelo. En otras palabras, utilizando sólo los primeros 140 cm de suelo, se subestima el verdadero consumo de agua de *P. ponderosa*.

Por último, Horton y Hart (1998) mencionan que el fenómeno de redistribución hidráulica es un proceso que puede generar errores en la estimación del drenaje profundo y/o de la evapotranspiración utilizando el método de Rambal (1984) aplicado en el presente estudio. Dichos autores mencionan que si el muestreo se realiza antes de prealba, momento en el cual el proceso de redistribución hidráulica puede estar sucediendo, la estimación del cambio del contenido de agua en el suelo en el tiempo puede ser bajo, y por lo tanto, se sobreestimaría el consumo de agua. El caso contrario sucede cuando se mide en las tardes, cuando el agua en el suelo ya fue absorbida por el árbol. El fenómeno de redistribución hidráulica fue observado en individuos de *P. ponderosa* en el mismo sitio que este estudio mediante la medición de flujos inversos de agua en las raíces (Fernández 2003). Sin embargo, no se detectó dicho proceso mediante el uso de psicrómetros (Fernández 2003). Suceda o no dicho proceso, es poco probable detectar cambios tan pequeños del contenido de agua dado el error de medición propio de la técnica de TDR empleada ($\pm 3\%$). Este mismo problema metodológico fue propuesto por Irvine et al (2002), quienes no detectaron la presencia de redistribución hidráulica en pino ponderosa mediante el uso de TDR (proceso comprobado por Brooks et al. 2002 mediante otra técnica). Por último, las raíces de pino, tal cual ya fue mencionado, son capaces de explorar mayores profundidades que las tenidas en cuenta. Todo esto indicaría que el proceso de redistribución hidráulica podría tener muy poca influencia en el cálculo de la

evapotranspiración mediante el balance hídrico, tal cual fue estimado el cambio del contenido de agua y el drenaje profundo en este trabajo.

3.- Transpiración individual y a nivel de rodal

3.1.- Flujo de savia

Para poder establecer un horizonte de comparación entre especies y situaciones, es necesario determinar primero las diferencias entre lo observado al N.O. de la Patagonia con datos provenientes de los EEUU, donde se encuentran los bosques nativos de pino ponderosa. Los valores medios de u medidos en los individuos de *P. ponderosa* en las parcelas de baja densidad son similares a los observados en árboles de la misma especie creciendo en bosques nativos de Oregon, EEUU ($0,218 \pm 0,02 \text{ ml cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$, Ryan et al. 2000). También, el valor de u medido en el presente trabajo fue similar a los valores observados para *P. ponderosa* creciendo al este de Sierra Nevada, EEUU ($0,339 \text{ ml cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$, Maherali y DeLucia 2001). Por otro lado, los individuos de *P. ponderosa* de la plantación de 1300 individuos ha^{-1} mostraron bajas tasas de u (dominantes) o bien mostraron un pico de u de valor similar a los mencionados a alguna hora del día (suprimidos; Figura 2.3 y 2.4). La menor u de los individuos dominantes de un rodal, en comparación con los individuos suprimidos, también se observó en la conífera *Picea abies* (L) Karst creciendo en bosques monoespecíficos (Lu et al. 1995). Según estos autores, esta diferencia en u se debería a la menor disponibilidad de agua en el suelo bajo los árboles dominantes. De acuerdo a los estudios realizados en EEUU, los individuos de *P. ponderosa* disminuyen su u cuando la disponibilidad del agua en el suelo es baja (Maherali y DeLucia 2001, Phillips et al. 2003). Por lo tanto, las menores u observadas en los individuos de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} (suprimidos o dominantes) podría estar relacionada con la menor disponibilidad de agua en el suelo observada a partir de diciembre (Figura 2.1). Si bien durante el mes de noviembre se observaron las mismas u máximas que al final de la temporada, tanto el incremento de la

histéresis en la relación entre u y DPV de los individuos de *P. ponderosa* suprimidos de la plantación más densa, como el cambio entre la máxima u y el DPV (Figura 2.5), indicarían un incremento en la resistencia hidráulica a finales de la temporada. Estos patrones también fueron observados en dos especies de *Eucalyptus* (O'Grady et al. 1999) y en *P. ponderosa* en EEUU (Kurpius et al. 2003). Los resultados de la presente tesis ponen en evidencia que, si bien los individuos de la plantación más densa acceden a una fuente de agua durante toda la temporada, la capacidad de transporte en el continuo suelo – planta – atmósfera es menor que la de los individuos creciendo a menores densidades de plantación. Este incremento de la resistencia concuerda con la hipótesis de limitación hidráulica en el crecimiento propuesta por Ryan y Yoder (1997). Estos autores proponen que los árboles que crecen en lugares con mayores limitantes hídricas, independientemente de su tamaño, limitan su fijación de carbono por el cierre estomático disminuyendo también la cantidad de leño temprano, y por ende, la conductividad del leño. Sumado a esto, esta menor conductividad hidráulica también podría deberse a señales hidráulicas y/o químicas, tales como disminución de la conductancia por desecamiento del suelo o disminución en la permeabilidad de raíces (Lu et al 1995), o acumulación de ácido abscísico (ABA) en las hojas (Whitehead 1998 y citas en él).

La igualdad de u entre los árboles de 350 y 500 *P. ponderosa* ha⁻¹ puede deberse a que la baja densidad arbórea permite una exposición plena de la copa a la radiación solar en ambas situaciones (Granier et al. 1990). En el mismo sentido, un estudio realizado en otra especie de *Pinus* (Tang et al. 2003) mostró que el incremento de la radiación solar que llega a la parte baja de la copa luego de realizarse un raleo resultó en un incremento en la tasa de transpiración de dicha porción. Además de la radiación, en las Figuras 2.3, 2.4 y 2.7 puede observarse que la principal fuerza conductora de la transpiración en ambas especies estudiadas es el DPV, lo cual implicaría que las principales diferencias en u entre los distintos tamaños estarían dadas por la conductancia de la copa (Miller et al. 1998; Law et al. 2001a). Además, se ha comprobado que los árboles limitan su

conductancia en respuesta al DPV de manera tal de no exceder la máxima capacidad de las raíces de extraer agua (Law et al. 2001a). Por ello, la menor u medida en los árboles de la plantación densa también podría deberse a una disminución en la capacidad de absorber agua del suelo y no a mayores resistencias hidráulicas dentro de la planta. Por ejemplo, en las especies latifoliadas *Eucalyptus grandis* Maiden y *E. camaldulensis* Dehnh se observó un incremento de la resistencia en las raíces a la circulación de agua a medida que el suelo vecino a las raíces activas se deshidrataba, producto del consumo de agua diario (Morris et al. 1998). En relación a la competencia, se ha observado que los árboles creciendo a altas densidades profundizan su sistema radical (por ej. Eastham et al. 1990). En el caso de *P. ponderosa* creciendo en EEUU, se ha reportado que la mayor profundidad de raíces permitió mantener una misma tasa de transpiración en individuos de mayor edad, mientras que la tasa de transpiración disminuyó en los más jóvenes al avanzar el período de sequía (Irvine et al. 2002). Si bien la capacidad de generar raíces profundas permite acceder al agua, también se produce un incremento en la resistencia hidráulica al traslado del agua (Grulke y Retzlaff 2001 y citas en él). Sin embargo, esto no explica por qué los individuos de *P. ponderosa* de menor DAP tienen una u máxima mayor que los individuos dominantes. Una posible explicación estaría dada por la poca cantidad de tiempo en que permanecen expuestos a radiación directa, con la consecuente disminución de la temperatura de la hoja y por lo tanto, la transpiración (por ejemplo Anandacoomaraswamy et al. 2000). Es decir, estos individuos permanecen la mayor parte del tiempo en un ambiente sombreado, resultando en bajas tasas de transpiración. Al recibir un pulso de radiación, responderían al mismo con un pico alto de flujo de savia, el cual no podría mantenerse por mucho tiempo ya que tampoco cuentan con muchas hojas o xilema en donde almacenar agua. En consecuencia, rápidamente se incrementarían las resistencias al flujo como en los individuos dominantes disminuyendo así la u . La menor radiación implica una menor tasa fotosintética, y por lo tanto, menores tasas de crecimiento. Siguiendo los argumentos propuestos por Ryan y Yoder (1997), esto llevaría a una mayor producción de leño tardío en los individuos suprimidos que en los

dominantes, y por lo tanto, tendrían mayores resistencias hidráulicas. Esta hipótesis debería ser puesta a prueba mediante estudios de distribución de diámetros de traqueidas comparando leños de árboles suprimidos y dominantes bajo distintos niveles de competencia, o en un gradiente de precipitaciones.

3.2- Flujo radial

Austrocedrus chilensis mostró un patrón relativamente estable en el flujo radial. Lo mismo se ha observado en Italia en otra especie de la misma familia (*Cupressus arizonica* Green.; Cermak y Nadezhdina 1998, Tabla 2.1). Por otro lado, *P. ponderosa* mostró, tanto un patrón relativamente estable como de reducción del flujo de savia en profundidad. Estos patrones también fueron observados en *P. ponderosa* en EEUU: dos ejemplos mencionan que el patrón radial de u es estable (Maherali y DeLucia 2001, Kurpius et al. 2003, Tabla 2.1), mientras que un tercero menciona una reducción de u (Irvine et al. 2002). Estas diferencias entre individuos en el patrón radial de u es una característica ya observada por otros autores, tales como Zang et al. (1996) y Lu et al. (2000) (ver Tabla 2.1, para especies latifoliadas como *E. globulus* Labill. y *Mangifera indica* L., respectivamente) y puede ser debida a diversos factores, tales como cambios en la simetría del xilema por presencia de ramas, cicatrices, relación con la inserción de raíces, etc. (Vertessy et al. 1997, Cermak, comunicación personal). De la misma manera, los cambios del patrón radial de u de un año a otro pueden deberse a factores climáticos tales como temperatura del aire y humedad relativa y disponibilidad de agua en el suelo. Asimismo, la superficie de xilema activo de una planta en cada momento está limitada por la cantidad de agua en el tronco, siendo conductivas aquellas porciones que contienen agua libre, es decir, aquellos vasos o traqueidas que no están cavitados (Cermak y Nadezhdina 1998).

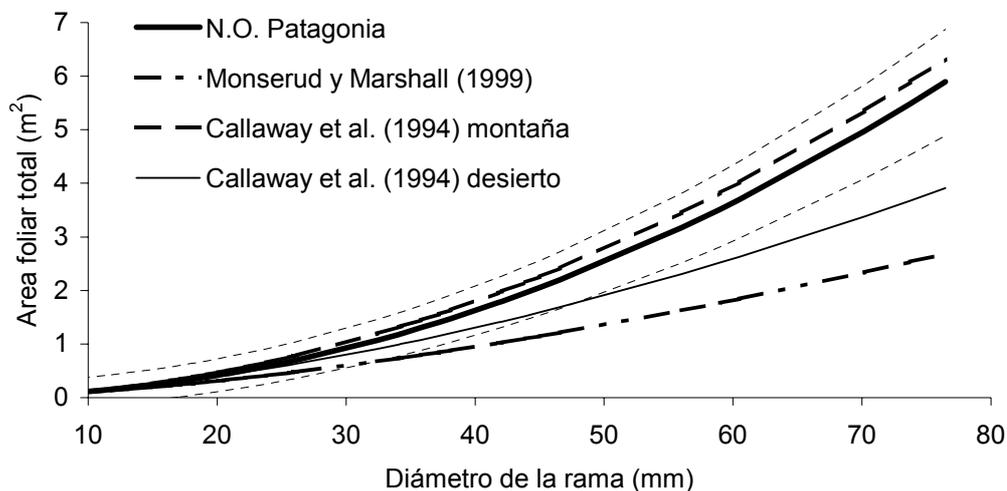
En resumen, *A. chilensis* mostró un patrón estable en el flujo de savia ya que sólo decreció en la porción final del xilema activo la cual se encontraba limitando con el duramen del árbol (árbol 2). Dado que la medición se realizó en marzo, cuando la cantidad de agua almacenada en el suelo es baja, es posible asumir que la cantidad de agua transpirada por un individuo de *A. chilensis* estimada a partir de la u medida en la porción externa y el área del xilema activo es correcta. En el caso de *P. ponderosa*, los resultados sugieren que es necesaria una baja disponibilidad de agua en el suelo sumada a períodos de calor prolongados para que el flujo en el interior del árbol sea inferior a la porción

externa. De esta manera, la estimación del agua transpirada mediante el patrón estable podría reflejar en mayor medida la verdadera magnitud del agua utilizada por los pinos durante la mayor parte del año, quedando la última parte del verano (febrero-abril) sujeta a una variación radial del flujo según la demanda atmosférica.

3.3.- Área Foliar

Los resultados arrojados por el modelo que relaciona el A_f con el diámetro de la rama desarrollado en el N.O. de la Patagonia, son similares a los resultados obtenidos utilizando un modelo desarrollado en EEUU para distintas poblaciones de montaña de *P. ponderosa* (Callaway et al. 1994, Figura 2.19). Dichos lugares se caracterizan por poseer balances hídricos más favorables que las poblaciones del desierto, ya que se sitúan entre 1850 y 2100 metros sobre el nivel del mar, y tienen un promedio de precipitación anual de entre 450 y 950 mm. En relación con otros dos modelos (Callaway et al. 1994 y Monserud y Mashall 1999), las diferencias en el A_f comienzan a observarse en las ramas más gruesas (diámetro > 35 ó 47 mm, Figura 2.19). Esta misma observación, es decir, similares A_f en ramas finas, también fue observado por Callaway et al. (1994) al comparar poblaciones de zonas de desierto (< 250 mm de precipitaciones anuales) con las de montaña. Estos resultados estarían indicando que los individuos de *P. ponderosa* de las parcelas ralas medidas en este estudio tienen una relación A_f : tejido conductivo similar a la obtenida para los lugares con balances hídricos más favorables en los EEUU. A nivel de parcela, el IAF estimado para la plantación más densa ($6,4 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) es el doble que los máximos teóricos estimados para la región central de Oregon EEUU (IAF = 3, Law et al. 2001 b), lo cual también concuerda con la hipótesis planteada anteriormente. Las condiciones climáticas de dicha zona de EEUU (350-880 mm anuales de precipitación, 940 m.s.n.m.) no difieren en mayor medida con las del N.O. de la Patagonia. Sin embargo, en una zona similar de EEUU (Eastern High Cascades, 400 mm anuales de precipitación, 870 m.s.n.m.) se midieron parcelas de *P. ponderosa* con un IAF de 7, valor similar al estimado en este estudio (Gholz 1982).

Figura 2.19.- Área foliar total de la rama en relación al diámetro de la misma medida en individuos de *Pinus ponderosa* creciendo al N.O. de la Patagonia (líneas finas punteadas representan el intervalo de confianza del 95%) y EEUU (los valores fueron obtenidos de los trabajos citados).



A partir de los resultados obtenidos es posible determinar cómo influye la extracción de A_f en la transpiración. La poda de las ramas ubicadas en los 1,5 metros inferiores de la copa significó una reducción en la transpiración a nivel individual. Esta observación concuerda con lo observado por Teskey y Sheriff (1996), que encontraron que la transpiración de individuos de *Pinus radiata* D. Don en una plantación estuvo linealmente relacionada con el A_f . Esta relación lineal también fue observada en distintas especies de *Eucalyptus* en Australia (Hatton et al. 1998). A pesar de que existe un cierto grado de compensación en la transpiración del A_f remanente, ésta no alcanza para que los árboles más podados puedan transpirar la misma cantidad que los de menor poda (Figura 2.16). Una relación similar fue observada por Oren et al. (1999): una reducción del 40% del A_f de la conífera *Taxodium distichum* (L.) L. Rich resultó en una reducción del 20% de u . En comparación con *P. taeda*, los resultados de este estudio indicarían que los individuos de *P. ponderosa* poseen una menor capacidad de compensación del A_f remanente, ya que en la primera especie se observó una compensación total al retirarse el 55% del A_f (Pataki et al. 1998). En el caso de los individuos de *P. ponderosa* de este estudio, se observó una reducción de la transpiración al

podarse entre 25 y 40% del A_f . Esta disminución en la cantidad de agua utilizada por individuos luego de la poda podría deberse a que la transpiración por unidad de A_f es relativamente constante hasta un cierto nivel de A_f . Probablemente, el incremento de la relación entre el tejido conductivo y el transpirante que se produciría luego de una poda, podría verse balanceado por pérdidas en la conductividad del xilema por ingreso de aire a través de las heridas (Ueda y Shibata 2000) y/o disminución de la cantidad de raíces por desbalance entre respiración y fotosíntesis (Schroth 1999). Otra posible explicación surge del trabajo realizado por Schulte y Brooks (2003). Estos autores hallaron que cada rama de *P. ponderosa* posee un sistema de conducción semi-aislado del de otras ramas, observándose sólo un pequeño incremento de flujo en las ramas remanentes al extraerse ramas adyacentes. Por lo tanto, las ramas remanentes de una poda no accederían al total del xilema activo liberado.

3.4.- Estimación de la transpiración individual y a nivel de rodal

Una mayor densidad de flujo de savia y cantidad de xilema activo implican una mayor cantidad de agua transpirada por individuo. Así, los individuos de *P. ponderosa* de las parcelas ralas transpiraron más que los de la plantación más densa y que los individuos de *A. chilensis* (Figura 2.17). Inclusive se esperarían mayores diferencias en el consumo de agua entre tratamientos a medida que los árboles crecen (ver pendientes de la regresión de consumo versus DAP en Tabla 2.6).

Por otro lado, la cantidad de agua utilizada por los individuos de *P. ponderosa* en Patagonia puede ser mayor o menor que los valores medidos en EEUU según la densidad de plantación. Maherali y DeLucia (2001) encontraron que individuos de *P. ponderosa* con DAP de 38 a 41 cm en bosques nativos de EEUU transpiraron desde 104 hasta 111 litros durante la primavera, cuando la disponibilidad de agua es alta. La misma cantidad de agua transpirada se midió en árboles de 27 cm de DAP de *P. ponderosa* de las parcelas ralas evaluadas en

este estudio. Por el contrario, la estimación de consumo de agua para los pinos mencionados de EEUU es aproximadamente el doble que la realizada para árboles de DAP similares en la plantación de 1300 individuos ha^{-1} . Esto pone de manifiesto la importancia de la competencia intraespecífica a altas densidades de plantación. Otros autores también observaron una reducción de la transpiración en relación al incremento de la densidad arbórea. Por ejemplo, Eastham et al. (1990) midieron en *E. grandis* un consumo diario individual de 12,9; 54,5 y 72,9 litros día^{-1} para densidades de 2150, 304 y 82 árboles ha^{-1} , respectivamente. Asimismo, la transpiración de individuos de coníferas tales como *P. sylvestris* L. y *Picea abies* (L.) Karst. fue mayor en los árboles con menor competencia inter- e intraespecífica (Lagergren y Lindroth 2004).

A nivel de rodal, los valores *promedio* de transpiración en el N.O de la Patagonia (3 a 4,2 mm día^{-1}) en general son similares a valores reportados para bosques de EEUU en zonas con alta disponibilidad de agua. Por ejemplo, un bosque de *P. ponderosa* con 1200 árboles ha^{-1} transpiró en promedio 3,6 mm día^{-1} (DAP promedio = 6,6 cm; >2200 mm precipitación anual). Por el contrario, otro bosque con 630 árboles ha^{-1} transpiró 1,9 mm día^{-1} (DAP promedio de 40 cm) en un sitio con < 500 mm precipitación anual (Law et al. 2001a). En un sitio con 1620 mm de precipitación anual (Sierra Nevada Mountains, EEUU), los *máximos* valores de transpiración de un bosque con 600 individuos de *P. ponderosa* ha^{-1} (8-9 años de edad, 5-6 metros de altura) fueron 5 mm día^{-1} , en donde los árboles aportaron sólo 2,5 mm día^{-1} (Kurpius et al. 2003). Por otro lado, las tasas *máximas* de transpiración medidas en los pinos de la Patagonia (3,5 a 6 mm día^{-1}) fueron comparables con las medidas en bosques de otras especies de coníferas, tales como *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (3.6-2.5 mm día^{-1} , Granier 1987), *P. radiata* (6,8 mm día^{-1} ; Teskey y Sheriff 1996) y para un bosque mixto de *P. abies* (92% de los individuos eran de esta especie, 4,64 mm día^{-1} ; Lundblad 2001). Sin embargo, se observa una mayor tasa máxima de transpiración en las plantaciones de *P. ponderosa* en el N.O. de la Patagonia que en los bosques de EEUU de similar IAF (Figura 2.18). Estas diferencias son aún mayores si se tiene en cuenta

que dos de los trabajos citados (Anthoni et al 1999, Law et al. 2001a) midieron la evapotranspiración total del ecosistema (árboles + sotobosque + evaporación del suelo). Sin embargo, los valores estimados en el N.O. de la Patagonia son similares a los observados en plantaciones de *P. eliotii* Reines and McAl- con IAF de 3 a 6,5 m² m⁻², donde se midió una *EVT máxima* diaria de 4 a 5,8 mm (Gholz y Clark 2002). Las superiores tasas de transpiración medidas en el N.O. de la Patagonia podrían deberse a que los árboles encuentran una fuente abundante de agua, y probablemente, a flujos de calor sensible provenientes de zonas adyacentes (“advección”) como mencionan Hall y Allen (1997) y Calder (1998).

En conclusión, con respecto a la transpiración, los resultados de este trabajo concuerdan parcialmente con la hipótesis planteada. Los individuos de *P. ponderosa* pueden transpirar más que los de *A. chilensis* de similar DAP, aunque la diferencia depende del grado de competencia con otros individuos y el grado de poda. A la vez, la *IET* del pastizal es menor que la de los sistemas forestados. A nivel individual, en *P. ponderosa* existe una relación entre el área foliar (A_f) y la transpiración. De la misma manera, la relación entre A_f y diámetro de la rama, o la relación A_f :DAP son similares a los resultados obtenidos en individuos de *P. ponderosa* creciendo en los lugares con balances hídricos más favorables de la distribución de esta especie en EEUU. Tanto la transpiración promedio como la máxima de rodales de *P. ponderosa* medidas en el N.O. de la Patagonia, en general, son mayores que las medidas en EEUU. Estos resultados indican que los individuos de *P. ponderosa* en el N.O. de la Patagonia estarían reflejando condiciones ambientales similares, en el caso de sitios húmedos en EEUU, o más favorables que en su lugar de origen, posiblemente en relación a una mayor disponibilidad de agua en profundidad.

Esta información junto con datos de distribución de diámetros de árboles en bosques nativos de ciprés puede ser útil para predecir el impacto del reemplazo de una especie por otra, considerando tanto los aspectos negativos (i.e.

aumento del consumo de agua) como positivos (incremento de la productividad).

Referencias

Anandacoomaraswamy A, De Costa WAJM, Shyamalie HW, Campbell GS (2000) Factors controlling transpiration of mature field-grown tea and its relationship with yield. *Agric. For. Meteor.* 103: 375-386.

Anthoni PM, Law BE, Unsworth MH (1999) Carbon and water exchange of an open-canopied ponderosa pine ecosystem. *Agric. For. Meteor.* 95: 151-168.

Bassman JH (1987) Photosynthesis and water relations of Ponderosa Pine, In: *Ponderosa Pine, The species and its management*, Symposium proceedings, Sept 29-Oct 1, Compiled and Edited by Baumgartner DM and JE Lotar, Spokane, Washington, USA: 45-58,

Bran D, Pérez A, Barrios D, Pastorino M, Ayesa J (2002) Eco-Región Valdiviana: Distribución actual de los Bosques de "Ciprés de la Cordillera" (*Austrocedrus chilensis*) – Escala 1:250000, Informe Preliminar, Proyecto "Conservación de la biodiversidad de Ciprés de la Cordillera", Rusch V, Vila A, (Coord.), Ted Turner Foundation, INTA, APN, FVSA,

Bréda N, Granier A, Aussenac G (1995) Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiol.* 15:295-306.

Brooks JR, Meinzer FC, Coulombe RA, Gregg J (2002) Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests. *Tree Physiol.* 22: 1107-1117.

Calder IR (1996) II Processes: Water use by forests at the plot and catchment scale. *Common. For. Rev.* 75: 19-30.

Calder IR (1998) Water use by forests, limits and controls. *Tree Physiol.* 18: 625-631.

Callaway RM, DeLucia EH, Schlesinger WH (1994) Biomass allocation of montane and desert ponderosa pine: an analog for response to climate change. *Ecology* 75: 1474-1481.

Cermak J, Nadezhdina N (1998) Sapwood as the scaling parameter – defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? *Ann. Sci. for.* 55: 509-521.

Clearwater MJ, Meinzer FC, Andrade JL, Goldstein G, Holbrook NM (1999) Potential errors in measurement of nonuniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiol.* 19: 681-687.

DeLucia EH, Schlesinger WH (1991) Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran Plants. *Ecology* 72: 51-58.

Eastham J, Rose CW, Cameron DM, Rance SJ, Talsma T Charles-Edwards DA (1990) Tree/pasture interactions at a range of tree densities in an agroforestry experiment, II Water uptake in relation to rooting patterns. *Aust. J. Agric. Res.* 41: 697-707.

Edwards WRN, Warwick NWM (1984) Transpiration from a kiwifruit vine as estimated by the heat pulse technique and the Penman-Monteith equation. *New Zeal. J. Agric. Research* 27: 537-543.

Fernández ME (2003) Influencia del componente arbóreo sobre aspectos fisiológicos determinantes de la productividad herbácea en sistemas silvopastoriles

de la Patagonia Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche, 253 pp.

Gholz HL (1982) Environmental limits on aboveground net primary production, leaf area, and biomass in vegetation zones of the Pacific Northwest. *Ecology* 63: 469-481.

Gholz HL, Clark KL (2002) Energy exchange across a chronosequence of slash pine forests in Florida. *Agric. For. Meteorol.* 112: 87-102.

Gobbi ME (2000) Aspectos ecológicos del manejo productivo de los bosques puros y densos de *Austrocedrus chilensis*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche, 207 pp.

Granier A (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42: 193-200.

Granier A (1987) Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sapflow measurements. *Tree Physiol.* 3: 309-320.

Granier A, Anfodillo T, Sabatti M, Cochard H, Dreyer E, Tomasi M, Valentini R, Bréda N (1994) Axial and radial water flow in the trunks of oak trees: a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiol.* 14: 1383-1396.

Granier A, Bobay V, Gash JHC, Gelpe J, Saugier B, Shuttleworth WJ (1990) Vapour flux density and transpiration rate comparisons in a stand of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Les Landes forest. *Agric. For. Meteorol.* 51: 309-319.

Grulke NE, Retzlaff WA (2001) Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. *Tree Physiol.* 21: 275-286.

Hall RL, Allen SJ (1997) Water use of poplar clone grown as short-rotation coppice at two sites in the United Kingdom. *Aspects Appl. Biol.* 49: 163-172.

Hatton T, Reece P, Taylor P, McEwan K (1998) Does leaf water efficiency vary among eucalypts in water-limited environments? *Tree Physiol.* 18: 529-536.

Hunt MA, Beadle CL (1998) Whole-tree transpiration and water-use partitioning between *Eucalyptus nitens* and *Acacia dealbata* weeds in a short-rotation plantation in northeastern Tasmania. *Tree Physiol.* 18: 557-563.

Irvine J, Law BE (2002) Contrasting soil respiration in young and old-growth ponderosa pine forest. *Glob. Change Biol.* 8: 1183-1194.

Irvine J, Law BE, Anthoni PM, Meinzer FC (2002) Water limitations to carbon exchange in old-growth and young ponderosa pine stands. *Tree Physiol.* 22: 189-196.

Kelliher FM, Leuning R, Raupach MR, Schulze E-D (1995) Maximum conductances for evaporation from global vegetation types. *Agric. For. Meteorol.* 73: 1-16.

Köstner B, Biron P, Siegwolf R, Granier A (1996) Estimates of water vapor flux and canopy conductance of Scots pine at the tree level utilizing different xylem sap flow methods. *Theor. Appl. Climatol.* 53: 105-113.

Köstner B, Falge EM, Alsheimer M, Geyer R, Tenhunen JD (1998) Estimating tree canopy sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. *Ann. Sci. For.* 55: 125-139.

Kurpius MR, Panek JA, Nikolov NT, McKay M, Goldstein AH (2003) Partitioning of water flux Sierra Nevada ponderosa pine plantation. *Agric. For. Meteorol.* 117: 173-192.

Laclau P (2003a) Root biomass and carbon storage of ponderosa pine in a northwest Patagonia plantation. *For. Ecol. Manage.* 173: 353-360.

Laclau P (2003b) Biomass and carbon sequestration of ponderosa pine plantations and native cypress forests in Northwest Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 180: 317-333.

Lagergren F, Lindroth A (2004) Variation in sapflow and stem growth in relations to tree size, competition and thinning in a mixed forest of pine and spruce in Sweden. *For. Ecol. Manage.* 188: 51-63.

Law BE, Goldstein AH, Anthoni PM, Unsworth MH, Panek JA, Bauer MR, Fracheboud JM, Hultman N (2001 a) Carbon dioxide and water vapor exchange by young and old ponderosa pine ecosystems during a dry summer. *Tree Physiol.* 21: 299-308.

Law BE, Van Tuyl S, Cescatti A, Baldocchi DD (2001 b) Estimation of leaf area index in open-canopy pine forest at different successional stages and management regimes in Oregon. *Agric. For. Meteorol.* 108: 1-14.

Le Maitre DC, Scott DF, Colvin C (1999) A review of information on interactions between vegetation and groundwater. *Water SA* 25: 137-152.

Lu P, Biron P, Bréda N, Granier A (1995) Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: water potential, stomatal conductance and transpiration. *Ann. Sci. For.* 52: 117-129.

Lu P, Müller WJ, Chacko EK (2000) Spatial variation in xylem sap flux density in the trunk of orchard-grown, mature mango trees under changing soil water conditions. *Tree Physiol.* 20: 683-692.

Lundblad M (2001) Variations in Forest Water Fluxes at Local Scale. Effects of stand properties and weather. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden. 40 pp.

Maherali H, DeLucia EH (2001) Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia* 129: 481-491.

Mencuccini M, Grace J (1994) Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiol.* 15:1-10.

Miller BJ, Clinton PW, Buchan GD, Robson AB (1998) Transpiration rates and canopy conductance of *Pinus radiata* growing with different pasture understory in agroforestry systems. *Tree Physiol.* 18: 575-582.

Monserud RA, Marshall JD (1999) Allometric crown relations in three northern Idaho conifer species. *Can. J. For. Res.* 29: 521-535.

Morris J, Mann L, Collopy J (1998) Transpiration and canopy conductance in a eucalypt plantation using shallow saline groundwater. *Tree Physiol.* 18: 547-555.

Neter J, Wasserman W (1974) *Applied Linear Statistical Models, Regression, Analysis of Variance, and Experimental Design.* R.D. Irwin Inc., Illinois, EEUU.

O'Grady AP, Eamus D, Hutley LB (1999) Transpiration increases during the dry season: patterns of tree water use in eucalypt open-forests of northern Australia. *Tree Physiol.* 19: 591-597.

Oliver WW, Ryker RA (1990) *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws. En: Silvics of North America, Vol.1, Conifers. Tech. Coord. RM Burns and BH Honkala. USDA Forest Service Agricultural Handbook 654, Washington, DC., pp 413-424.

http://na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/Volume_1/pinus/ponderosa.htm

Oren R, Phillips N, Ewers BE, Pataki DE, Megonigal JP (1999) Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest. *Tree Physiol.* 19: 337-347.

Pataki DE, Oren R, Phillips N (1998) Responses of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area. *J. Exp. Bot.* 49: 871-878.

Phillips N, Oren R, Zimmermann R (1996) Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring porous tree species. *Plant, Cell Environ.* 19: 983-990.

Phillips NG, Ryan MG, Bond BJ, McDowell NG, Hinckley TM, Cermák J (2003) Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. *Tree Physiol.* 23: 237-245.

Rambal S (1984) Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* 62: 18-25.

Ryan MG, Bond BJ, Law BE, Hubbard RM, Woodruff D, Cienciala E, Kucera E (2000) Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia* 124: 553-560.

Ryan MG, Yoder BJ (1997) Hydraulic limits to tree height and growth. *Bioscience* 47: 235-242.

Schroth G (1999) A review of belowground interactions in agroforestry, focussing on mechanisms and management options. *Agrof. Syst.* 43: 5-34.

Schulte PJ, Brooks JR (2003) Branch junctions and the flow of water through xylem in Douglas-fir and ponderosa pine stems. *J. Exp. Bot.* 54:1597-1605.

Tang Z, Chambers JL, Sword MA, Barnett JP (2003) Seasonal photosynthesis and water relations of juvenile loblolly pine relative to stand density and canopy position. *Trees* 17: 424-430.

Teskey RO, Sheriff DW (1996) Water use by *Pinus radiata* trees in a plantation. *Tree Physiol.* 16:276-279.

Ueda M, Shibata E (2000) Change in trunk water transport area of heavily pruned Hinoki cypress, *Chamaecyparis obtuse*. *Jpn. J. For. Environ.* 42: 57-60.

Vertessy RA, Bessard Y (1999) Conversion of grasslands to plantations: anticipating the negative hydrologic effects. VI th International Rangeland Congress Proceedings (2): Townsville, QLD, Australia: 679-683.

Vertessy RA, Hatton TJ, Reece P, O'Sullivan SK, Benyon RG (1997). Estimating stand water use of large mountain ash trees and validation of the sap flow measurement technique. *Tree Physiol.* 17: 747-756.

Waring RH, Running SW (1998) *Forest Ecosystems Analysis at Multiple Scales*. Academic Press, San Diego, California, EEUU. 370 pp.

Whitehead D (1998) Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiol.* 18: 633-644.

Wullschleger SD, Meinzer FC, Vertessy RA (1998) A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiol.* 18:499-512.

Wullschleger SD, Wilson KB, Hanson PJ (2000) Environmental control of whole-plant transpiration, canopy conductance and estimates of the decoupling coefficient for large red maple trees. *Agric. For. Meteorol.* 104: 157-168.

Xu M, DeBiase TA, Qi Y, Goldstein A, Liu Z (2001) Ecosystem respiration in a young ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains, California. *Tree Physiol.* 21: 309-318.

Zang D, Beadle CL, White DA (1996) Variation of sapflow velocity in *Eucalyptus globulus* with position in sapwood and use of a correction coefficient. *Tree Physiol.* 16: 697-703.

CAPITULO 3- MAGNITUD Y PERÍODO DEL CRECIMIENTO DE *Austrocedrus chilensis* Y *Pinus ponderosa* EN EL N.O. DE LA PATAGONIA.

INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas donde existe un período anual regular de sequía, las plantas restringen su crecimiento a aquellos períodos de tiempo en donde el agua en el suelo está disponible y la temperatura ambiente se encuentre por encima de un valor crítico (Waring y Franklin 1979, Hanson y Weltzin 2000). El N.O. de la Patagonia y el N.O. de EEUU presentan características climáticas similares, tales como el poseer inviernos fríos en los que ocurren las precipitaciones (parcialmente en forma de nieve) y veranos cálidos con baja disponibilidad de agua en el suelo (Waring y Franklin 1979, Paruelo et al. 1998). En dicha zona de EEUU, las plantas interrumpen su crecimiento durante el verano, lo cual coincide con la disminución de la fotosíntesis por el cierre estomático en respuesta a la falta de agua en el suelo (Waring y Franklin 1979), y a la alta demanda atmosférica (Goldstein et al. 2000). Por ello, el crecimiento se concentra en la primavera (Hanson y Weltzin 2000). Asimismo, la mayor productividad primaria en el N.O. de la Patagonia se registra durante el mes de noviembre, cuando se conjugan una alta disponibilidad de agua en suelo y temperaturas relativamente altas (Paruelo et al. 1998). En el caso particular de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizarri, Grosfeld y Barthélémy (2004) comprobaron que esta especie posee la capacidad de crecer de manera continua bajo condiciones de temperatura similares a las estivales. Bajo condiciones de campo, Gobbi y Schlichter (1998) midieron un crecimiento invernal en plantines de *A. chilensis* en el lugar más cálido de los evaluados por estos autores. Por ello, es de esperarse que concuerden los períodos de crecimiento aéreo en el N.O. de la Patagonia, tanto de las especies forestales nativas como introducidas, y que el mismo se restrinja a la primavera y principios del verano.

En el N.O. de la Patagonia, la productividad de las plantaciones de *Pinus ponderosa* Douglas ex Laws es mayor que la de los bosques de *A. chilensis* (Schlichter y Laclau 1998). Las productividades anuales estimadas para *A. chilensis* en bosques con y sin

intervenciones silviculturales fue de entre 2,6 y 7,4 m³ ha⁻¹ año⁻¹ (Goya et al. 1995, Ferrando et al. 1999; Loguercio et al. 1999). El crecimiento individual anual para árboles de dicha especie oscila entre 2 y 4,3 mm año⁻¹ en el diámetro a la altura del pecho (DAP) (Ferrando et al. 1999, Loguercio et al. 1999). Valores similares fueron medidos por Dezzotti y Sancholuz (1991) para individuos de bosques compactos de *A. chilensis* (3 mm anuales) o creciendo junto a *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (6 mm año⁻¹, Dezzotti 1996). Por otro lado, el crecimiento volumétrico promedio a nivel de rodal para 102 parcelas de *P. ponderosa* situadas en las provincias de Río Negro y Neuquén fue de 18,5±11 m³ ha⁻¹ año⁻¹, con crecimientos individuales de 9±5 mm año⁻¹ de DAP (E. Andenmatten, comunicación personal). Este promedio es similar a los valores observados en EEUU, en donde se midió un crecimiento de 9 mm anuales de DAP en árboles sin competencia de arbustos (datos originados en la porción central de Oregon; Oliver y Ryker 1990). En el mismo sitio de EEUU, el crecimiento promedio en DAP fue de 1,2 mm cuando los pinos estuvieron sujetos a competencia con arbustos. En el mismo Estado de EEUU, en un sitio con 600 mm de precipitación anual, los individuos de *P. ponderosa* crecieron 10 mm por año en DAP en parcelas de 309 a 153 árboles ha⁻¹ y sin sotobosque (Oren et al. 1987).

El crecimiento de los árboles depende no sólo de su capacidad intrínseca, sino también del manejo silvicultural del rodal. A su vez, el incremento del crecimiento y velocidad de respuesta al raleo varía con la edad de los individuos remanentes (Kozlowski y Pallardy 1997). El mayor crecimiento de los individuos como respuesta al raleo se debería a la liberación de recursos limitantes del crecimiento, como por ejemplo el agua (Bréda et al. 1995) o cambios en la distribución del C (Lavigne 1991, Baterlink 1998). Lavigne (1991) observó que los árboles de parcelas raleadas de *Abies balsamea* (L.) Mill. mostraron un mayor crecimiento debido a que los individuos de las parcelas no raleadas asignaban mayor proporción de C a la respiración. Este autor midió que, aproximadamente un 80% de los fotosintatos destinados al tallo se convirtieron en nueva biomasa, mientras que en los árboles de las parcelas sin ralear se destinó sólo un 65%. Otra práctica silvicultural muy generalizada consiste en la extracción de las ramas bajas de la copa. La poda tiene un efecto sobre el crecimiento contrario al raleo, ya que inhibe el crecimiento del

árbol en la base del tronco (Kozlowski y Pallardy 1997). Otro importante efecto de la poda es que los árboles reaccionan con un incremento en la tasa de producción de nuevas hojas en relación a la biomasa aérea total en comparación con árboles no podados (Zeng 2003). A la vez, este incremento es mayor al incrementarse la intensidad de poda (Zeng 2003); es decir, existe una respuesta compensatoria en lo que respecta a la producción de biomasa foliar. Sin embargo, la poda tiene poco efecto en el crecimiento en altura, ya que el mismo está regulado por la cantidad de carbohidratos y hormonas producidas en la parte superior de la copa (Kozlowski y Pallardy 1997). Por lo tanto, es de esperarse que ante las mismas condiciones de densidad de plantación, las plantas podadas tengan un menor crecimiento en el diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP), un mayor crecimiento en área foliar en relación al tejido conductivo mientras que el crecimiento en altura sería similar al de los individuos no podados.

El objetivo de este capítulo es conocer la productividad de individuos de *A. chilensis* y *P. ponderosa* sometidos a distintos tratamientos silviculturales y condiciones climáticas anuales, así como el período de crecimiento de ambas especies en la temporada primavera - otoño.

De lo dicho en la Introducción, se hipotetiza que ambas especies restringen su crecimiento a la primavera, mostrando una mayor tasa de crecimiento los pinos. A la vez, el manejo silvícola de individuos de *P. ponderosa* cambia las tasas de crecimiento. Las predicciones que surgen de la hipótesis son:

Predicción 1: Ambas especies crecen durante la primavera y parte del verano cuando la disponibilidad de agua en el suelo es alta.

Predicción 2: El crecimiento individual de *P. ponderosa* es menor a mayores que a menores densidades de plantación.

Predicción 3: En los árboles de *P. ponderosa* sometidos a poda se observa un menor crecimiento en DAP, mayor incremento de A_f , y ninguna diferencia en el crecimiento en altura en relación a los árboles sin podas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para determinar el período de crecimiento, se midieron periódicamente durante dos años consecutivos la altura (con clinómetro o regla telescópica) y el diámetro a la altura del pecho (DAP, con cinta diamétrica) de 10 individuos de ambas especies (*A. chilensis* y *P. ponderosa*). Durante el primer año (2000-2001), se midieron árboles mayores a 8 metros de altura. En el caso de *P. ponderosa*, se midieron árboles creciendo en densidades de 500 (denso) y 350 (ralo) individuos ha^{-1} (ver Materiales y Métodos del Capítulo 2). En el caso de *A. chilensis*, los individuos medidos estaban creciendo junto a individuos de *P. ponderosa* (Ver Esquema 2.1). Se realizó una observación visual donde claramente se comprobó que en este rodal mixto pueden encontrarse manchones de *P. ponderosa* con densidades superiores a 500 plantas por ha^{-2} y otros lugares sin plantas, o de similar densidad de individuos de *P. ponderosa* y *A. chilensis*. En el segundo período (2001-2002) se midieron individuos de menos de 2,5 m de altura: *P. ponderosa* plantados a 1100 individuos ha^{-1} y *A. chilensis* creciendo en una parcela ubicada a 500 metros de la plantación joven de pino ponderosa. Estos individuos se encontraban a 1 km desde el sitio de 350 y 500 *P. ponderosa* ha^{-1} hacia la ciudad de San Martín de los Andes (ver Esquema 2.1). Todos los individuos se encuentran en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina ($40^{\circ}30'S$, $71^{\circ}10'O$, 900 metros de altitud). Para detectar diferencias entre especies, se aplicó ANOVA dentro de cada fecha de medición.

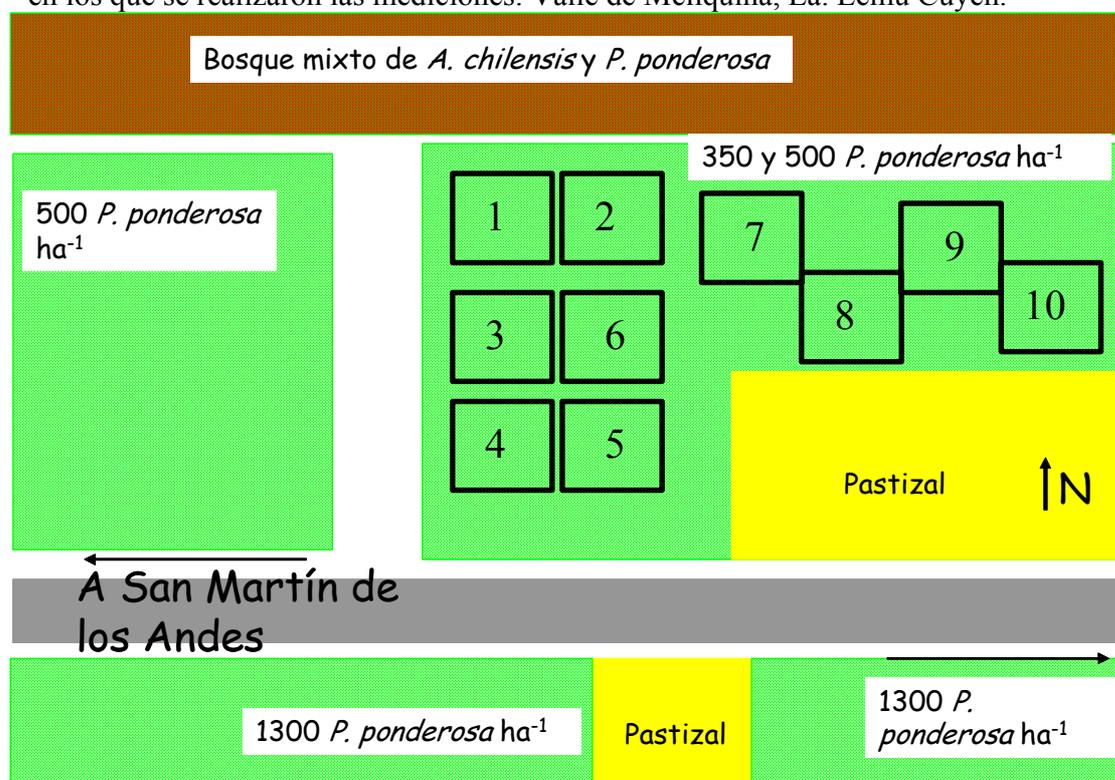
Para estimar la magnitud del crecimiento individual, se midió anualmente el diámetro a la altura del pecho (DAP) mediante una cinta diamétrica, de todos los árboles de las 10 parcelas descritas en el Capítulo 2 (plantación de 500 y 350 *P. ponderosa* ha^{-1}) desde el invierno de 1999 hasta el invierno del 2003. La distribución de dichas parcelas se observa en el Esquema 3.1. En el invierno de 2001 sólo se midieron los árboles de las parcelas 2 y 7 (350 individuos ha^{-1}) y 1 y 8 (500 individuos ha^{-1}). Los árboles de las parcelas fueron podados, extrayéndose las ramas inferiores según el esquema descrito en la Tabla 3.1. Es necesario destacar que los árboles de las parcelas 7 y 8 fueron podados una sola vez durante el transcurso de este trabajo (invierno 1999, Tabla 3.1). En una plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} y en individuos de *A. chilensis*, ambos colindantes a las parcelas

ya mencionadas, se extrajeron tarugos mediante un barreno forestal a 1,30 metros sobre el nivel del suelo para medir el incremento anual de los anillos de crecimiento. Dichos anillos fueron medidos con un calibre digital. Posteriormente a la extracción de los tarugos se midió el DAP de cada individuo mediante una cinta diamétrica.

Tabla 3.1.- Esquema de fechas de tratamientos de poda de individuos de *Pinus ponderosa* en las distintas parcelas.

Parcela	Densidad de plantación	Fecha de poda	Altura de poda
Todas	Todas	Invierno 1999	3 metros
2	350 pinos ha ⁻¹	Invierno 2001	4,5 metros
1,3,6	500 pinos ha ⁻¹	Invierno 2001	4,5 metros
4,5,9	350 pinos ha ⁻¹	Invierno 2003	4,5 metros
10	500 pinos ha ⁻¹	Invierno 2003	4,5 metros

Esquema 3.1.- Representación de la distribución de parcelas de 350 y 500 *P. ponderosa* ha⁻¹ en los que se realizaron las mediciones. Valle de Meliquina, Ea. Lemú Cuyén.



A partir del DAP inicial y la medición del crecimiento anual de los últimos cinco años, se estimó el volumen individual (m³) anual según las siguientes fórmulas:

Para *A. chilensis*:

$$\text{Volumen (m}^3\text{)} = 0,00025281818 (\text{DAP (cm)})^{2,26315} \quad (\text{Chauchard et al. 1990})$$

$$\text{Fuste (gr peso seco)} = 80,562 \text{ DAP (cm)}^{2,451} \quad (\text{Laclau 2003})$$

El valor obtenido se multiplicó por la densidad de la madera (0,512 kg dm⁻³, Laclau 2003) para obtener el volumen final del fuste.

Para individuos de *P. ponderosa* de la plantación de 1300 árboles ha⁻¹:

$$\text{Fuste (gr peso seco)} = 93,648 \text{ DAP (cm)}^{2,189} \quad (\text{Laclau 2003})$$

El valor obtenido se multiplicó por la densidad de la madera (0,434 kg dm⁻³, Laclau 2003) para obtener el volumen final del fuste.

Para los árboles de las parcelas de 350 y 500 *P. ponderosa* ha⁻¹:

$$\text{Volumen (m}^3\text{)} = 0,02985 + 0,00003272 \text{ altura (m)} [\text{DAP (cm)}]^2 \quad (\text{Andenmatten et al. 1995})$$

La productividad anual a nivel de rodal de *P. ponderosa* se estimó a partir de la distribución de individuos en tres categorías de DAP: <15, entre 15,1 y 25 cm, >25 cm de DAP y el crecimiento promedio de los individuos medidos que corresponden a cada categoría. Esta distribución de individuos se realizó midiendo todos los árboles de *P. ponderosa* presentes en cuatro parcelas de 100 m² cada una dentro de la plantación más densa (1300 árboles ha⁻¹). Se dividió a los individuos de *A. chilensis* en tres categorías según el DAP: suprimidos (DAP < 10 cm), medianos (25 < DAP < 35 cm) y dominantes (DAP > 35 cm). Dado que en el Valle de Meliquina no se cuenta con bosques de *A. chilensis*

en condiciones edáficas y de exposición similares a la plantación de *P. ponderosa*, no se obtuvo un valor de productividad a nivel de rodal, sino que se trabajó sólo a nivel de individuo.

Se analizaron las diferencias en el crecimiento anual individual (mm DAP año⁻¹, ambas especies) y la productividad del rodal (m³ ha⁻¹ año⁻¹, sólo *P. ponderosa*) mediante tests de ANOVA y posteriores tests de Tukey ($\alpha=0,05$).

Para medir el efecto de la poda en el crecimiento de DAP y altura se utilizaron los datos obtenidos en los inventarios realizados durante los inviernos 2001, 2002 y 2003 de los individuos situados en las parcelas 1, 2, 7 y 8 (ver Tabla 3.1). Para determinar el crecimiento anual del área foliar (A_f) se midieron todas las ramas que presentaban hojas verdes, de 6 a 8 árboles podados a 3 y 4,5 metros de altura creciendo en las parcelas 6 y 8 de 500 *P. ponderosa* ha⁻¹ durante los inviernos 2002 y 2003. En los mismos árboles se midió el DAP mediante una cinta diamétrica y la altura mediante clinómetro. Para la evaluación se relativizó el crecimiento anual al tamaño inicial según la fórmula:

$$\text{Crecimiento relativo} = (\text{valor}_t - \text{valor}_{t-1}) (\text{valor}_{t-1})^{-1}$$

donde t es tiempo y “valor” representa el DAP o la Altura del individuo.

El área de xilema activo (SA) de cada individuo se obtuvo a partir del DAP como se menciona en el Capítulo 2. Se relacionó el SA de cada individuo con el A_f medida en los inviernos 2002 y 2003.

Para determinar diferencias estadísticas entre tratamientos se realizaron ANOVAs con uno o dos factores (densidad y grado de poda) y $\alpha = 0,05$, y posteriormente se aplicaron tests de Tukey.

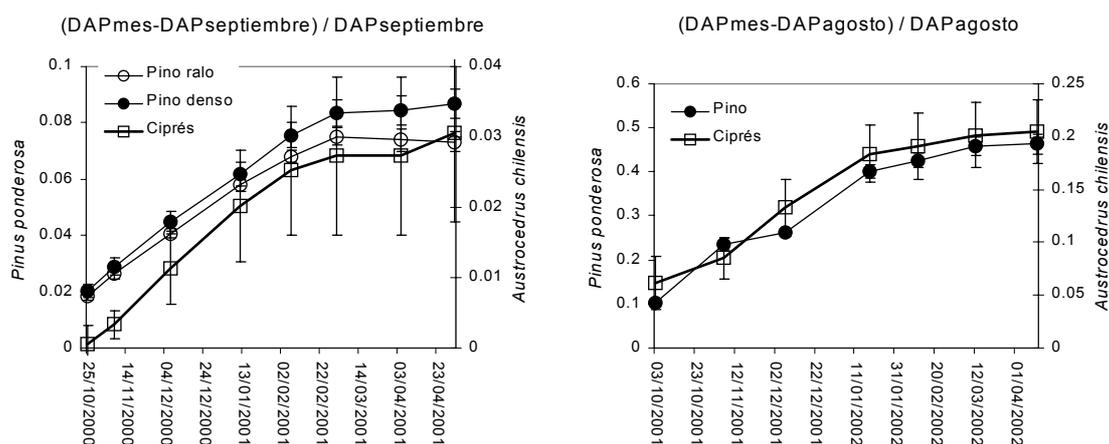
Los datos meteorológicos fueron registrados diariamente en la EEA Bariloche INTA (Biól. Carlos Bustos, comunicación personal). Con los datos mensuales de temperaturas máximas y mínimas promedio se obtuvo el índice medio de humedad del aire (IDV). Este índice se calculó según la fórmula propuesta por De Montard (1999) y consiste en la diferencia de presión de vapor a saturación a la temperatura máxima y la presión de vapor a saturación a la temperatura mínima.

RESULTADOS

Período y magnitud del crecimiento

En ambas especies se observó que el crecimiento en diámetro comienza al principio de la primavera (septiembre u octubre), manteniendo una tasa estable hasta febrero-marzo (Figura 3.1).

Figura 3.1.- Crecimientos relativos acumulados del Diámetro a la altura del pecho (DAP) de *Austrocedrus chilensis* (ciprés) y *Pinus ponderosa* (pino ralo: 350 pinos ha⁻¹, pino denso: 500 pinos ha⁻¹) durante dos años. A la izquierda se presentan los resultados para árboles de más de 8 m de altura y a la derecha, para árboles de menos de 2,5 m de altura total.



En cuanto al crecimiento en altura, se observa un comportamiento más regular en *P. ponderosa* que en *A. chilensis* (Figura 3.2). En la primera especie, el crecimiento comienza en octubre y llega a una meseta en los meses de enero-febrero. Con respecto a *A. chilensis*, se observa un pico de crecimiento en enero – febrero con tasas muy bajas en el resto de la temporada.

En las Figuras 3.1 y 3.2 se observa que el mayor crecimiento relativo corresponde a *P. ponderosa* en todos los tamaños, con incrementos en DAP del 8 al 40% y en altura del 12 a 40% para los individuos > 8 metros y < 2,5 metros, respectivamente. Con respecto a *A.*

chilensis los porcentajes varían desde un 3 hasta un 20% en DAP para los individuos grandes y desde un 3 a un 10% en altura para los pequeños.

Figura 3.2.- Crecimientos relativos acumulados en altura de *Austrocedrus chilensis* (ciprés) y *Pinus ponderosa* (pino ralo: 350 pinos ha⁻¹, pino denso: 500 pinos ha⁻¹) durante dos años. A la izquierda se presentan los resultados para árboles de más de 8 m de altura y a la derecha, para árboles de menos de 2,5 m de altura total.

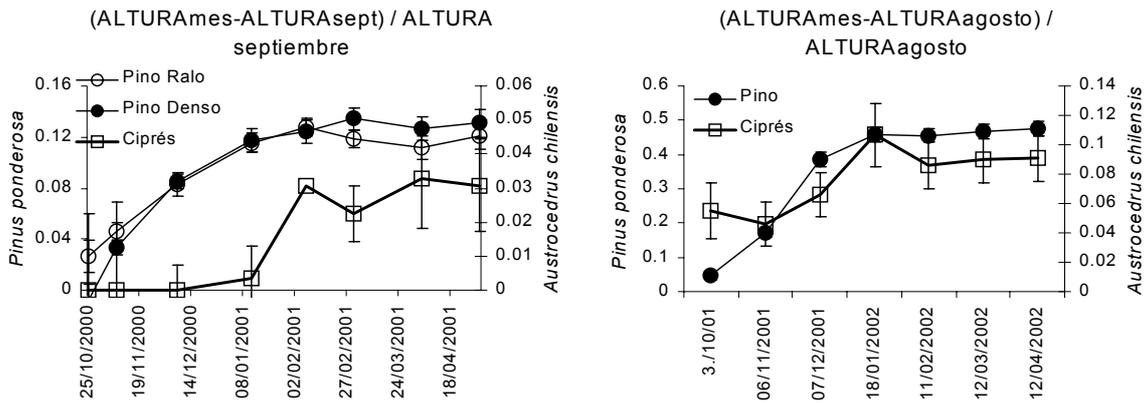
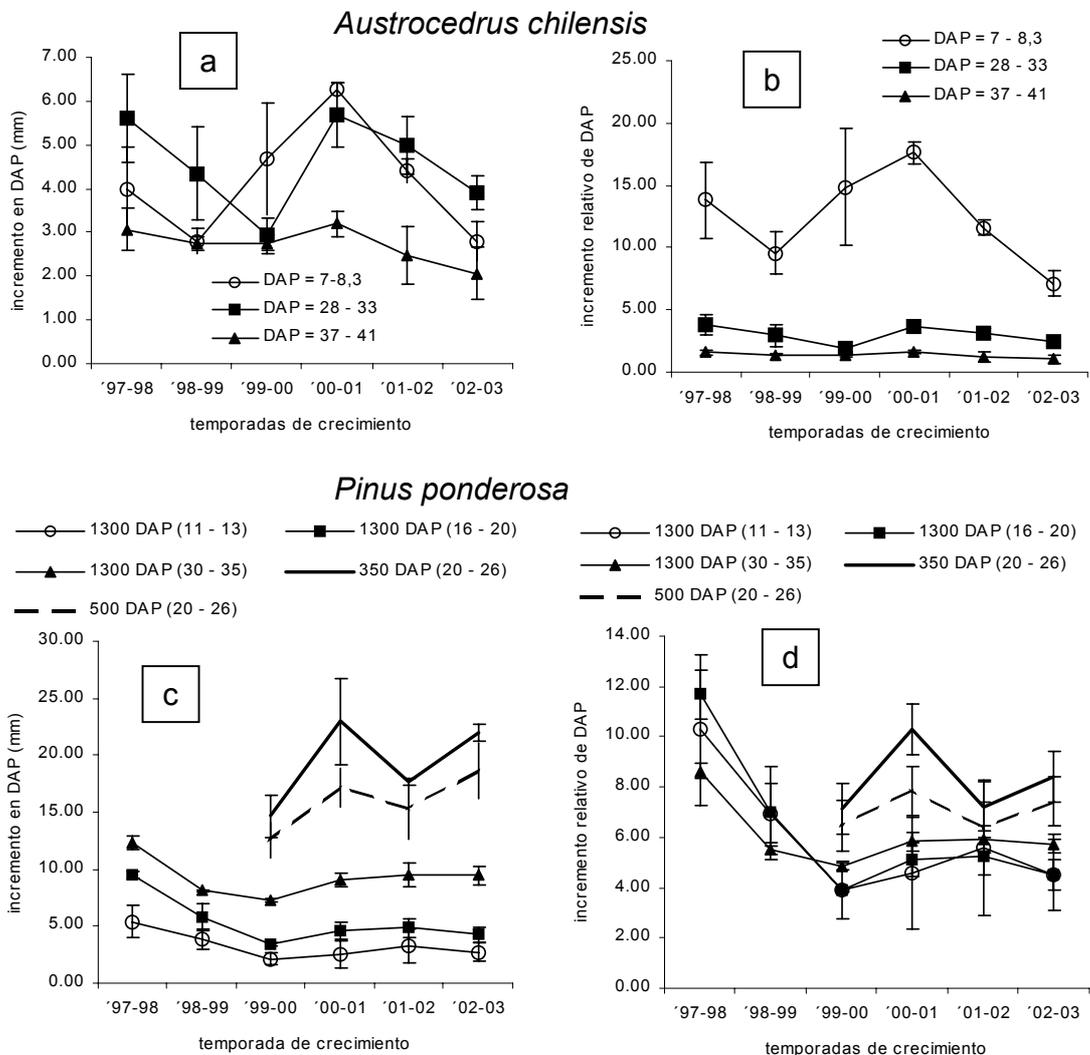


Figura 3.3.- Incremento anual del diámetro a la altura del pecho (DAP) en forma absoluta (mm, a y c) y relativa (% b y d) con respecto al DAP inicial en *Austrocedrus chilensis* (a y b) y *Pinus ponderosa* (c y d) clasificados por tamaño (DAP en cm) y densidad de plantación (1300, 500 y 350 corresponde al número de individuos ha⁻¹).



Tanto en forma absoluta como relativa, el crecimiento fue mayor en *P. ponderosa* en las menores densidades de plantación (16 a 20 mm de incremento anual de DAP, Figura 3.3, Tabla 3.2), disminuyendo el crecimiento individual en la plantación con 1300 pinos ha⁻¹ (Figura 3.3). El crecimiento de los individuos de *P. ponderosa* medianos y pequeños (DAP<20 cm) de dicha plantación fue similar al de los individuos de *A. chilensis* en todos sus tamaños (Figura 3.3 y Tabla 3.2).

No se observaron diferencias significativas entre el volumen estimado de *A. chilensis* utilizando las fórmulas de Chauchard et al. (1990) y Laclau (2003) ($P>0,05$), ni entre los modelos de Laclau (2003) y Andenamttten et al (1995) ($P<0,05$). El menor incremento en volumen individual se observó en los individuos más chicos de *A. chilensis* ($0,0027 \text{ m}^3 \text{ individuo}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y en los pinos medianos ($0,0066 \text{ m}^3 \text{ individuo}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y pequeños ($0,0025 \text{ m}^3 \text{ individuo}^{-1} \text{ año}^{-1}$) de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ ($P>0,005$). Por otro lado, fueron similares los crecimientos de los individuos de *A. chilensis* mayores y medianos ($0,0212 \text{ m}^3 \text{ individuo}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y los de *P. ponderosa* de la plantación de 1300 individuos ha⁻¹ ($0,0242 \text{ m}^3 \text{ individuo}^{-1} \text{ año}^{-1}$) ($P>0,05$). Estos incrementos en volumen fueron muy similares a los máximos observados por Goya et al. (1998) en la zona de El Bolsón, Pcia. de Río Negro. Los mayores crecimientos se observaron en los individuos de *P. Ponderosa* creciendo en las menores densidades con un valor promedio común de $0,0418 \text{ m}^3 \text{ individuo}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

A pesar de la mayor cantidad de árboles, el menor crecimiento a nivel de rodal de *P. Ponderosa* correspondió a las parcelas más densas. La plantación de 350 individuos ha⁻¹ produjo en promedio $14,3\pm 3,4 \text{ m}^3$ ($\pm \text{E.E.}$, $n=4$) de madera ha⁻¹ año⁻¹, mientras que la de 500 individuos ha⁻¹ produjo $17,9\pm 3,4 \text{ m}^3$ ha⁻¹ año⁻¹ ($\pm \text{E.E.}$, $n=4$, promedio de las

temporadas 1999 al 2003). El crecimiento de la plantación de 1300 individuos ha^{-1} fue de $13,5 \pm 1,9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ($\pm \text{E.E.}$, $n=4$, promedio de las temporadas 1999-2003).

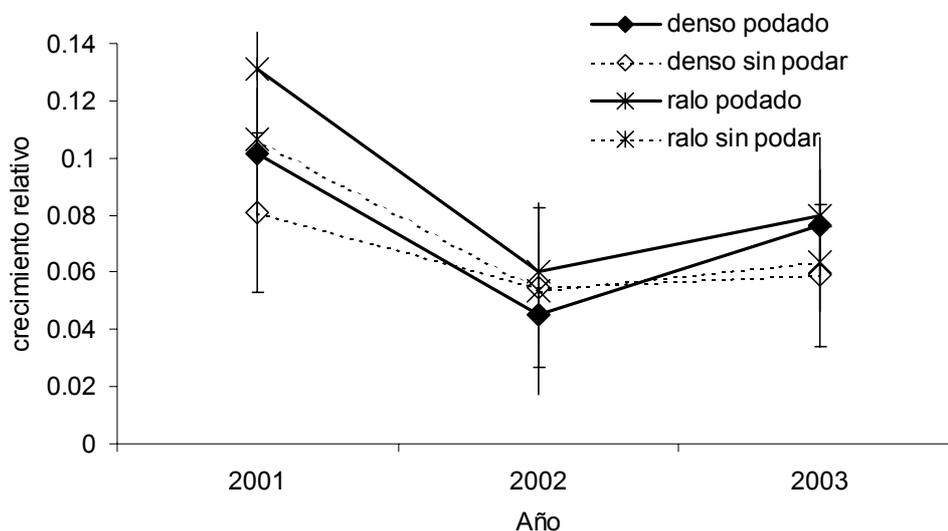
Tabla 3.2.- Resultados de los análisis de la variancia (ANOVA) y test de Tukey ($\alpha = 0,05$) de los crecimientos absolutos y relativos del DAP observados en los distintos tamaños y densidades de *Austrocedrus chilensis* y *Pinus Ponderosa* en 6 temporadas (años 1997 al 2003) representados en la Figura 3.3). Los datos provienen del análisis de anillos de crecimiento (*A. chilensis* y 1300 pinos ha⁻¹) e inventarios forestales sucesivos (350 y 500 pinos ha⁻¹). Crecimiento: a<b<c.

		1997- 1998	1998- 1999	1999- 2000	2000- 2001	2001- 2002	2002- 2003
Valores absolutos	P ANOVA	<0,0001	0,003	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>A. chilensis</i>	DAP=7-8,3	a	a	a b	a b	a b	a
	DAP=28-33	ab	a	a	a b	a b	a
	DAP=37-41	a	a	a	a	a	a
<i>P. Ponderosa</i>	1300 (DAP=11-13)	ab	a	a	a	a	a
	1300 (DAP=16-20)	bc	ab	a	a b	a b	a
	1300 (DAP=30-35)	c	b	b	b	c	b
	500 (DAP=20-26)	--	--	c	c	c	c
	350 (DAP=20-26)	--	--	c	d	c	c
Valores relativos	P ANOVA	0,004	0,006	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>A. chilensis</i>	DAP=7-8,3	c	b	b	b c	c d	b
	DAP=28-33	a b	a	a	a	a	a
	DAP=37-41	a	a	a	a	a	a
<i>P. Ponderosa</i>	1300 (DAP=11-13)	a b c	a b	a	a	a b c	a b
	1300 (DAP=16-20)	b c	a b	a	a	a b	a b
	1300 (DAP=30-35)	a b c	a b	a	a	a b c	b
	500 (DAP=20-26)	--	--	b	b	b c d	c
	350 (DAP=20-26)	--	--	b	c	d	c

Efecto de la poda

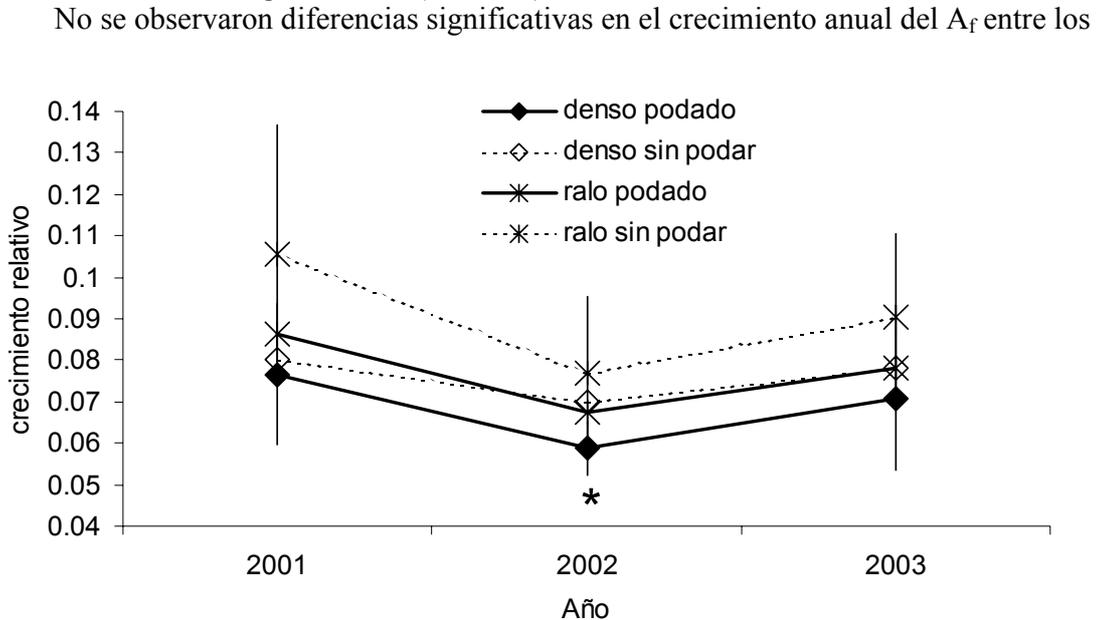
Los resultados de las mediciones de crecimiento en árboles de distintos niveles de podas estuvieron acordes con la predicción N° 3. No hubo diferencias significativas en el crecimiento en altura entre tratamientos ($P > 0,05$; Figura 3.4). En promedio, los individuos crecieron 48 cm en la temporada 2001-2002 y 77 cm en la temporada 2002-2003, lo que en forma relativa significó un crecimiento del 4 al 7%.

Figura 3.4.- Crecimiento relativo $((\text{final} - \text{inicial}) (\text{inicial})^{-1})$ en altura de individuos de *P. ponderosa* creciendo en parcelas ralas (350 individuos ha^{-1}) y densas (500 individuos ha^{-1}). Podado = árbol podado hasta una altura de 4,5 metros en año 2002; sin podar = árbol podado hasta una altura de 3 metros en el año 2001. Valor \pm EE de $n=10$.



El crecimiento relativo en DAP de los individuos de la parcela de 500 *P. ponderosa* ha^{-1} con 4,5 metros de poda fue significativamente distinto al de los individuos de las parcelas de ambas densidades sin podar en el período de crecimiento posterior a la poda (año 2002, $P < 0,01$; Figura 3.5). A la vez, los árboles sin podar no difirieron entre ellos, ni difirieron con el crecimiento de los árboles podados de la parcela con 350 *P. ponderosa* ha^{-1} que tuvieron un crecimiento intermedio ($P < 0,01$; Figura 3.5). Estos resultados indicarían una posible interacción entre densidad y grado de poda, ya que los individuos más podados y en la situación de mayor densidad mostraron los menores crecimientos. Durante el segundo año, no se observaron diferencias significativas entre tratamientos aunque al límite de la significación ($P = 0,058$), probablemente debido al incremento en la variabilidad dentro de cada tratamiento.

Figura 3.5.- Crecimiento relativo en diámetro a la altura del pecho (DAP, (final – inicial) (inicial)⁻¹) de individuos de *P. Ponderosa* creciendo en parcelas rala (350 individuos ha⁻¹) y densas (500 individuos ha⁻¹). Podado = árbol podado hasta una altura de 4,5 metros en año 2002; sin podar = árbol podado hasta una altura de 3 metros en el año 2001. Con asterisco se indican diferencias significativas ($\alpha < 0,05$). Valor \pm EE de n= 10.



individuos podados y sin podar, debido principalmente al gran desvío de los datos en la segunda situación. Los valores fueron de 12,7 (\pm Desvío Estándar= 3,3, n =3) m² y 21,2 (\pm D.E. 7,8, n = 3) m² para los árboles podados y sin podar, respectivamente. Estos resultados contradicen la predicción de que habría un crecimiento compensatorio en área foliar en los pinos podados, como menciona Zeng (2003). Tampoco difirió entre tratamientos el crecimiento del A_f en relación a su valor inicial (31 y 25% de incremento anual en los individuos sin podar y podados, respectivamente). Este valor relativo de incremento es superior a lo observado en bosques manejados de EEUU (15% de crecimiento de A_f, Oren et al. 1987).

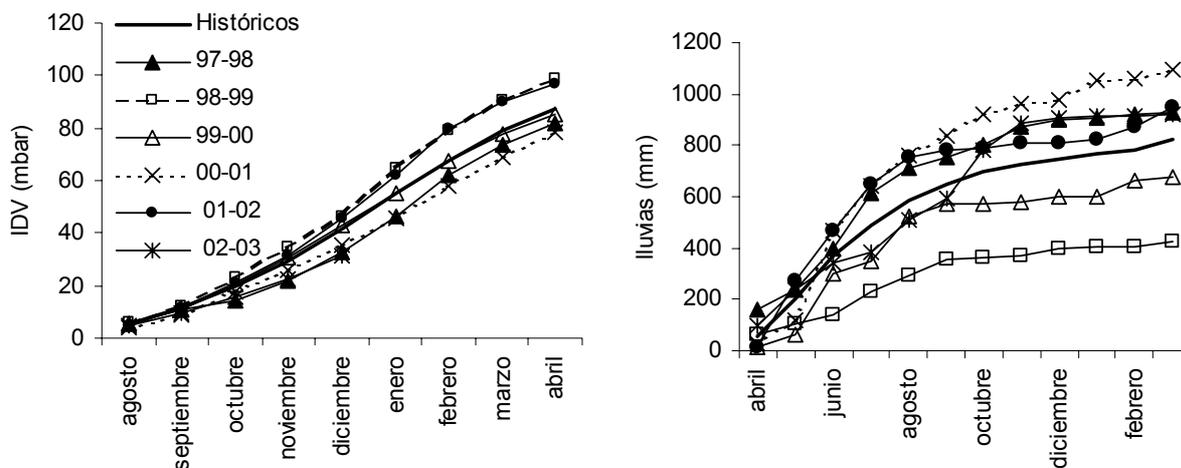
Como puede observarse en la Tabla 3.3, la relación entre el A_f y el SA en los pinos podados fue de 0,106 m² cm⁻²; mientras que en los árboles no podados fue de 0,167 m² cm⁻². A la finalización del segundo período de crecimiento con posterioridad a la poda, se observó un mayor crecimiento del A_f en relación al SA en los pinos podados que en los sin podar, aunque la relación fue menor que en estos últimos.

Tabla 3.3.- Área foliar (A_f , m^2) y área de xilema activo (SA, cm^2) en individuos de *P. ponderosa* (cada número representa un individuo) . La poda se realizó en el invierno del 2001 hasta una altura de 4,5 metros. Los árboles "sin podar" tenían la base de la copa a aproximadamente 3 metros del suelo.

Arboles Podados	2002		2003		$A_f : SA$	
	A_f	SA	A_f	SA	2002	2003
1	59,44	543,25	69,18	456,167	0,109	0,152
2	50,50	419,10	66,82	510,705	0,120	0,131
3	27,70	317,31	39,83	369,836	0,087	0,108
4			73,10	593,957		0,123
				Promedio	0,106	0,128
Sin podar						
1	81,27	486,95	95,51	535,021	0,167	0,179
2	90,93	486,95	120,65	606,987	0,187	0,199
3	84,59	576,80	104,23	486,955	0,147	0,214
4			80,46	678,867		0,119
				Promedio	0,167	0,177

En cuanto a la influencia climática sobre la productividad, la temporada 1998-1999 se caracterizó por presentar altos valores de IDV con bajas precipitaciones estivales (Figura 3.6). Si bien el IDV calculado para la temporada 1999-2000 coincide con los valores históricos, las precipitaciones de ambas temporadas estuvieron por debajo de esos valores (Figuras 3.6).

Figura 3.6.- Valores mensuales acumulados de IDV (mbar) y lluvias (mm) y valores promedio de los últimos 10 años (período 1992-2002) medidos en la EEA Bariloche INTA.



DISCUSIÓN

Se observó que durante el período evaluado, *A. chilensis* tuvo una menor tasa de crecimiento que los individuos de *P. ponderosa*. Sin embargo, la productividad anual de ambas especies podrían asemejarse si las condiciones invernales permiten el crecimiento de *A. chilensis*. En este sentido, se ha reportado que esta especie puede crecer en invierno, cuando las temperaturas no son limitantes (Gobbi y Schlichter 1998). Los resultados acerca del período de crecimiento de ambas especies contradice la predicción de que el mismo se vería restringido a los meses con alta disponibilidad de agua en el suelo. Por el contrario, ambas especies crecieron en DAP durante el verano a pesar del bajo contenido de agua en los primeros 140 cm de suelo.

En cuanto al crecimiento diamétrico, los valores medidos en *A. chilensis* se corresponden con los datos de bibliografía (3 a 6 mm anuales, Dezzotti y Sancholuz 1991, Dezzotti 1996, Goya et al. 1998, Ferrando et al. 1999, Loguercio et al. 1999). Estos crecimientos son inferiores a los máximos medidos en la Reserva El Guadal, cercana a la ciudad de El Bolsón (1,6 cm de DAP, Goya et al. 1998). En contraste, los incrementos anuales medidos en las plantaciones ralas de *P. ponderosa* superan la media para las provincias de Río Negro y Chubut ($9 \pm 5 \text{ mm año}^{-1}$, E. Andenmatten comunicación personal). De la misma manera, los incrementos medidos en el N.O. de la Patagonia (árboles de 15 años al comienzo del estudio) superan a los observados en árboles de 15 años de edad en Oregon (EEUU, Domec y Gartner 2003). En dicho bosque se registra una precipitación media anual de 645 mm y los suelos son profundos, derivados de cenizas volcánicas. A la vez, los crecimientos anuales de los individuos de la plantación rala igualan a los de California (2,2 cm anuales, Oliver y Ryker 1990). Es importante destacar que los crecimientos en EEUU fueron medidos en árboles creciendo libremente o sin competencia de arbustos (Oliver y Ryker 1990). Esta situación es muy similar a la que presentan las plantaciones de *P. ponderosa* de 350 y 500 pinos ha^{-1} . Los valores de crecimiento de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} , de 3 a 12 mm, son comparables a los que reportó

Andenmatten (INTA Campo Forestal Gral. San Martín, comunicación personal) como promedio para la región.

Los patrones de crecimiento observados en *P. ponderosa* en este estudio son compatibles con los patrones observados en otras coníferas, como *P. sylvestris* L. (Lagergren y Lindorth 2004) y *Picea abies* (L.) Karst (Laurent et al. 2003). Estos autores encontraron que el tamaño del árbol y el nivel de competencia influyen de manera positiva y negativa, respectivamente, en el incremento de área basal. Como se pudo observar, los individuos dominantes mostraron mayores crecimientos, y a la vez, los individuos de *P. Ponderosa* de las parcelas más ralas crecieron más que los de la plantación densa.

En crecimiento volumétrico anual de las mayores densidades de plantación de *P. Ponderosa* ($13,5 \pm 1,9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) fueron prácticamente el doble que el estimado para bosques de *A. chilensis* ($2,6$ a $7,4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, Ferrando et al. 1999, Loguercio et al. 1999). Los crecimientos de *P. Ponderosa* se corresponden con sitios de productividad medios para las provincias de Neuquén y Río Negro (E. Andenmatten, comunicación personal). El mencionado investigador indica que el promedio de 102 parcelas distribuidas en ambas provincias fue de $18,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; mientras que la mediana fue de $15,8 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Cabe destacarse que dicho estudio relevó parcelas con altas densidades de plantación, que son las usualmente instaladas en la región. El incremento de madera anual medido en las parcelas experimentales superó a lo observado en parcelas con un IAF de 4 en EEUU, en donde se midió un crecimiento anual de $6 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (USDA Forest Service Pringle Fall Experimental Forest, 1350 m.s.n.m.; 600 mm de precipitación anual; Oren et al. 1987). Es necesario recordar que las parcelas de 350 y 500 *P. Ponderosa* ha^{-1} tenían un IAF inferior a $2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, mientras que en la de mayor densidad, el IAF fue de aproximadamente $6 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ (ver Capítulo 2).

En cuanto al efecto de la poda sobre el crecimiento, tal como lo menciona Pinkard (2002, 2003), los árboles podados mostraron un impacto negativo en el crecimiento del diámetro del tronco. Este mismo autor propone que la magnitud y duración de la disminución del crecimiento volumétrico del árbol depende positivamente del grado de poda. Al mismo tiempo, si la disponibilidad de recursos es baja, el impacto de la poda es menor. Este autor también sugiere que el efecto de un mismo nivel de poda es mayor en árboles creciendo en

rodales que aún no han cerrado el canopy que en árboles creciendo a altas densidades. Las observaciones de Pinkard (2002, 2003) no concuerdan con los resultados de este trabajo, ya que sólo se observó un efecto de la poda en el crecimiento del DAP y en la parcela más densa, en la que se supone, existe una mayor competencia por luz y agua.

Los árboles podados mostraron en ambos años, una menor relación $A_f:SA$ que los no podados. Asimismo, dado que la relación entre $A_f:SA$ en los árboles sin poda mostró una tendencia creciente en el tiempo, es posible que los mismos tampoco hayan llegado a una condición de equilibrio al momento de las mediciones. Como ejemplo comparativo, mediciones realizadas en EEUU indican que los individuos de *P. Ponderosa* poseen una relación $A_f:SA$ de 0,215 y 0,128 $m^2 cm^{-2}$ según provengan de lugares con balances hídricos más o menos favorables, respectivamente (1950 m.s.n.m., 700 mm precipitación anual y 1650 m.s.n.m. y 224 mm precipitación anual; Callaway et al. 1994). Otros valores mencionados para un lugar desértico y otro con menor demanda evaporativa en EEUU fueron de 0,116 y 0,207 $m^2 cm^{-2}$ (Maherali y DeLucia 2001). Estudios correspondientes a pinos ponderosa creciendo en Oregon (1030 m.s.n.m., 360 mm de precipitación anual) muestran relaciones de $A_f:SA$ de 0,091 y 0,14 $m^2 cm^{-2}$ para individuos de 12 metros de altura (Ryan et al. 2000 y Phillips et al 2003, respectivamente). La relación de $A_f:SA$ de los individuos de *P. Ponderosa* creciendo en la Patagonia (con un máximo de 0,177 $m^2 cm^{-2}$, Tabla 3.3), y sus tasas de crecimiento del fuste, similares a la de lugares con balances hídricos más favorables en EEUU, reflejarían que los individuos de las parcelas ralas acceden a fuentes de agua durante toda la temporada de crecimiento.

Asimismo, el cambio anual en la relación $A_f:SA$ de los árboles podados demuestra que la poda cambia la relación $A_f:SA$ para el sitio, y por lo tanto no se pueden utilizar modelos de predicción del A_f que utilicen el DAP como variable independiente.

En cuanto a la influencia climática sobre la productividad, a pesar de la falta de series temporales de mayor duración, el patrón temporal de crecimiento de ambas especies mostró una disminución en las temporadas 1998-1999 y/o 1999-2000. Esto también guarda relación con las características climáticas de ambas temporadas. La temporada 1998-1999 se caracterizó por presentar altos valores de IDV con bajas precipitaciones estivales, mientras que la temporada 1999-2000 presentó un promedio inferior de precipitaciones que

el promedio histórico (Figura 3.6). En este sentido, un período prolongado de alta demanda atmosférica junto a una baja disponibilidad de agua en el suelo produce fallas irreversibles en el sistema conductivo, disminuyendo así la capacidad de fijar CO₂ (Law et al. 2001). En el caso de la segunda temporada (1999-2000), es posible que sólo la parte superficial del suelo (por lo menos los primeros 150 cm, ver Capítulo 2) llegaran a capacidad de campo luego de las lluvias de invierno, quedando porciones de suelo a mayor profundidad por debajo de esa capacidad debido a la sequía del año precedente. Cabe destacarse que en el año 1998 llovió sólo un 30% de lo que llueve normalmente en la región. La posterior disminución del crecimiento en la temporada 2001-2002 también se relaciona con altos valores de IDV, aunque la cantidad de lluvias ocurridas en el invierno 2001 excedieron los valores históricos.

En conclusión, ambas especies muestran los mayores crecimientos de su parte aérea desde comienzos de la primavera hasta mediados del verano. Esto concuerda parcialmente con la mayor disponibilidad de agua en el suelo, ya que el agua almacenada en los primeros 140 cm de suelo estuvo cerca del punto de marchitez permanente en los meses de enero y febrero (ver Capítulo 2). Sin embargo, el crecimiento en dicho período fue menor en años con alta demanda atmosférica. La poda, como era de esperar, no afectó el crecimiento en altura de los individuos de *P. ponderosa*. El crecimiento en DAP fue menor en los individuos podados y a mayor densidad de plantación (500 *P. ponderosa* ha⁻¹) (Figura 3.3.c). Este efecto se observó solamente en el primer año de crecimiento luego de la poda. Por último, la relación entre A_F:SA de los individuos de *P. ponderosa* de las parcelas de 350 y 500 individuos ha⁻¹ es similar a la observada en algunas regiones de EEUU que poseen balances hídricos favorables para esta especie.

REFERENCIAS

Andenmatten E, Rey M, Letourneau F (1995) Pino ponderosa (*Pinus Ponderosa*) (Dougl.) Laws. Tabla de volumen estandar de aplicación en la región Andina de Río Negro y

Chubut. Proceedings of IV Jornadas Forestales Patagónicas, San Martín de los Andes, Neuquén, Argentina. I : 266-271.

Baterlink HH (1998) A model of dry matter partitioning in trees. *Tree Physiol.* 18: 91-101.

Bréda N, Granier A, Aussenac G (1995) Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration in an oak forest (*Quercus Petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiol.* 15: 295-306.

Callaway RM, DeLucia EH, Schlesinger WH (1994) Biomass allocation of montane and desert ponderosa pine: an analog for response to climate change. *Ecology* 75(5): 1474-1481.

Chauchard L, Rey M, González Peñalba M (1990) Funciones de volumen para Ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D.Don) FL. et Boutl). Actas VI Jornadas Técnicas Inventarios Modelos de Producción y Crecimiento Forestales, El Dorado, Misiones, P 40-48.

De Montard FX, Rapey H, Delpy R, Massey (1999) Competition for light, water and nitrogen in an association of hazel (*Corylus avellana* L.) and cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Agrof. Syst.* 43: 134-150).

Dezzotti A (1996) *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* stand development during secondary succession, in northwestern Patagonia, Argentina. *For. Ecol. Manage.* 89: 125-137.

Dezzotti A, Sancholuz L (1991) Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12: 43-52.

Domec J-C., Gartner BL (2003) Relationship between growth rates and xylem hydraulic characteristics in young, mature and old-growth ponderosa pine trees. *Plant, Cell and Environ.* 26: 471-483.

Ferrando JJ, Goya JF, Barrera MD, Yapura PF, Frangi JL (1999) Biomasa y productividad aérea de bosques de *Austrocedrus chilensis* en Río Negro, Argentina. Rev. Fac. Agron. 104: 85-95.

Gobbi M, Schlichter TM (1998) Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. For. Ecol. Manage. 111: 137-146.

Goldstein AH, Hultman N, Fracheboud JM, Brauer G, Panek JA, Xu M, Qi Y, Guenther AB, Baugh W (2000) Effects of climate variability on the carbon dioxide, water, and sensible heat fluxes above a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada (CA). Agric. For. Meteorol. 101: 113-129.

Goya JF, Ferrando JJ, Bocos DA, Yapura PF (1995) Estructura y desarrollo de un rodal coetáneo de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón, Río Negro, Argentina. Rev. Fac. Agron. La Plata 71: 165-171.

Goya JF, Yapura PF, Ferrando JJ, Barrera MD, Arturi MA (1998) Crecimiento individual y de rodales de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón, Río Negro, Argentina. Rev. Fac. Agron. La Plata 103: 149-155.

Grosfeld J, Barthélémy D (2004) Primary growth and morphological markers of interannual growth limits in Cupressaceae from Patagonia. Bot. J. Linnean Soc. 146: 285-293.

Hanson PJ, Weltzin JF (2000) Drought disturbance from climate change: response of United States forests. The Sci. Total Environ. 262: 205-220.

Kozlowski TT, Pallardy SG (1997) Growth control in woody plants. Academic Press, Inc., San Diego, California, EEUU. 641 pp.

Lagergren F, Lindroth A (2004) Variation in sapflow and stem growth in relations to tree size, competition and thinning in a mixed forest of pine and spruce in Sweden. *For. Ecol. Manage.* 188: 51-63.

Laclau P (2003) Biomass and carbon sequestration of ponderosa pine plantations and native cypress forests in Northwest Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 180: 317-333.

Laurent M, Antoine N, Jöel G (2003) Effects of different thinning intensities on growth response in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst). *For. Ecol. Manage.* 183: 47-60.

Lavigne MB (1991) Effects of thinning on the allocation of growth and respiration in young stands of balsam fir. *Can. J. For. Res.* 21: 186-192.

Law BE, Goldstein AH, Anthoni PM, Unsworth MH, Panek JA, Bauer MR, Fracheboud JM, Hultman N (2001) Carbon dioxide and water vapor exchange by young and old ponderosa pine ecosystems during a dry summer. *Tree Physiol.* 21: 299-308.

Loguercio GA, Rajchenberg M, Rodríguez N, Pantaenius P (1999) Informe del curso-taller de actualización en silvicultura de los bosques de ciprés de la cordillera. CIEFAP – GTZ. El Bolsón, 13 y 14 de mayo de 1999, 104 pp.

Maherali H, DeLucia EH (2001) Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia* 129: 481-491,

Oliver WW, Ryker RA (1990) *Pinus Ponderosa* Dougl. ex Laws. En: *Silvics of North America*, Vol.1, Conifers. Tech. Coord. RM Burns and BH Honkala. USDA Forest Service Agricultural Handbook 654, Washington, DC., pp 413-424.
http://na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/Volume_1/pinus/ponderosa.htm

Oren R, Waring RH, Stafford SG, Barrett JW (1987). Twenty-four years of Ponderosa pine growth in relation to canopy leaf area and understory competition. *For. Sci.* 33: 538-547.

Paruelo JM, Beltrán A, Jobbágy E, Sala OE, Golluscio RA (1998) The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecol. Austral* 8:85-101.

Phillips NG, Ryan MG, Bond BJ, McDowell NG, Hinckley TM, Cermák J (2003) Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. *Tree Physiol.* 23: 237-245.

Pinkard EA (2002) Effects of pattern and severity of pruning on growth and branch development of pre-canopy closure *Eucalyptus nitens*. *For. Ecol. Manage.* 157:217-230.

Pinkard EA (2003) Physiological and growth responses related to pattern and severity of green pruning in young *Eucalyptus globulus*. *For. Ecol. Manage.* 182:231-245.

Ryan MG, Bond BJ, Law BE, Hubbard RM, Woodruff D, Cienciala E, Kucera E (2000) Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia* 124: 553-560.

Schlichter T, Laclau P (1998) Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecol. Austral* 8:285-296.

Waring RH, Franklin JF (1979) Evergreen coniferous forests of the Pacific Northwest. *Science* 204: 1380-1386.

Zeng B (2003) Aboveground biomass partitioning and leaf development of Chinese subtropical trees following pruning. *For. Ecol. Manage.* 173: 135-144.

CAPÍTULO 4.- EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA EN LA PRODUCCION DE BIOMASA AÉREA DE *Pinus ponderosa* Y *Austrocedrus chilensis*

INTRODUCCIÓN

La producción de biomasa aérea de un bosque está determinada por la oferta particular de recursos, la posibilidad de captura de los mismos, la eficiencia en la conversión de recursos a biomasa y por la proporción de la misma que asigna cada árbol al vástago. La mayor o menor producción aérea de una especie con respecto a otra dependerá del comportamiento de cada uno de los factores mencionados y de una resultante entre ellos a lo largo de un período determinado (Carey et al. 1998, Anandacoomaraswamy et al. 2000, Binkley et al. 2004). En el caso de bosques coetáneos monoespecíficos originados en plantaciones, Binkley (2004) propuso que las diferencias en el crecimiento entre individuos y rodales se deben a los cambios en la eficiencia en el uso de los recursos de los árboles dominantes y suprimidos. La eficiencia en el uso del agua (EUA) se puede definir como la cantidad de CO₂ fijado en la fotosíntesis, o la producción de biomasa en relación a la cantidad de agua perdida en dicho proceso (Lambers et al. 1998). El último caso se define como eficiencia en el uso del agua en la productividad, y puede mostrar patrones contrarios a la EUA medida a nivel de hoja o durante períodos cortos de medición (McDowell et al. 2002, Binkley et al. 2004). Estos autores han demostrado que la EUA en la productividad se incrementa con la edad, con la productividad y con la disponibilidad de recursos. De la misma manera, Grulke y Retzlaff (2001) demuestran que la EUA en la fotosíntesis, considerada de manera integrada durante el día y durante la temporada de crecimiento, se incrementa en relación a la edad de los individuos. En este capítulo se discutirá la EUA en la productividad, basándose en los resultados presentados en los Capítulos 2 y 3, correspondientes al consumo de agua y la

productividad de individuos de *Pinus ponderosa* Douglas ex Laws y *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizarri. Los resultados obtenidos en los mencionados capítulos muestran que el consumo de agua y el crecimiento de los individuos de *P. ponderosa* de igual edad se encuentran negativamente afectados por la densidad de plantación. En el caso de *A. chilensis*, los individuos de mayor tamaño mostraron un mayor crecimiento y consumo de agua. En cuanto al consumo de agua, los cipreses mostraron un valor intermedio entre los individuos de *P. ponderosa* creciendo en las plantaciones de baja y alta densidad. A la vez, el crecimiento de los individuos de *A. chilensis* fue similar al de los individuos de *P. ponderosa* creciendo a altas densidades. Basado en esto, se predice que ambas especies tienen valores similares de eficiencia en el uso del agua medida desde el punto de vista de la productividad aérea.

MATERIALES Y MÉTODOS

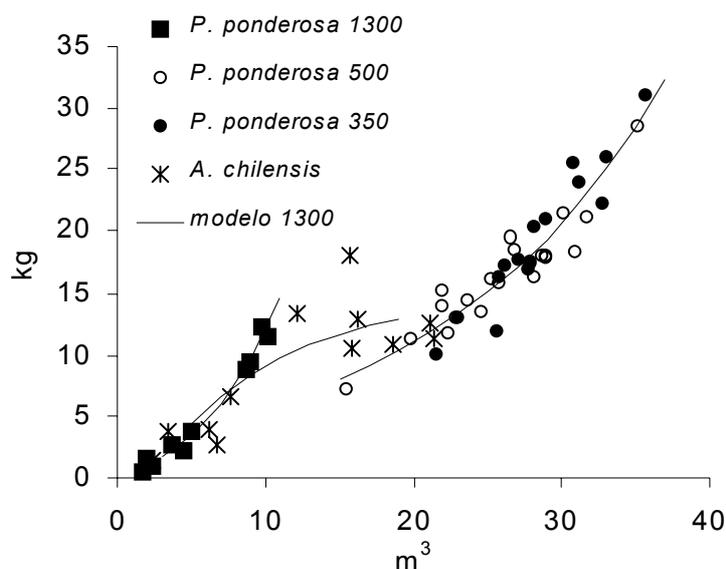
A partir del crecimiento anual promedio para cada tamaño de árbol (incluyendo a las especies en las distintas situaciones estudiadas, Capítulo 3) y la estimación del consumo según el DAP individual (Capítulo 2), se estimó la eficiencia en el uso del agua (EUA) en la producción de biomasa aérea individual. Con el objetivo de tener valores de EUA comparables con otras mediciones, el crecimiento anual ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) se multiplicó por la densidad de la madera (0,434 y 0,512 kg dm^{-3} para *P. ponderosa* y *A. chilensis*, respectivamente; Laclau 2003) y el consumo acumulado de agua en la temporada de crecimiento (Capítulos 2 y 3) expresado en m^3 . En el caso de las estimaciones de EUA a nivel de rodal (plantaciones de *P. ponderosa*,) el consumo de agua se expresó en mm de agua consumida durante la temporada de crecimiento. En el caso de la EUA para árboles individuales, se decidió expresar el consumo individual en m^3 de agua (y no en “mm”) debido a que no se midió la superficie de terreno ocupada por cada árbol. Un análisis de sensibilidad demostró que la EUA se incrementa linealmente con la superficie ocupada por el árbol, teniendo que contar con un valor exacto de la misma a fin de poder extraer conclusiones certeras.

Las distintas variables se relacionaron mediante regresiones utilizando el método de los mínimos cuadrados. Las ecuaciones obtenidas se compararon mediante el test de F (Neter y Wasserman, 1974)

RESULTADOS

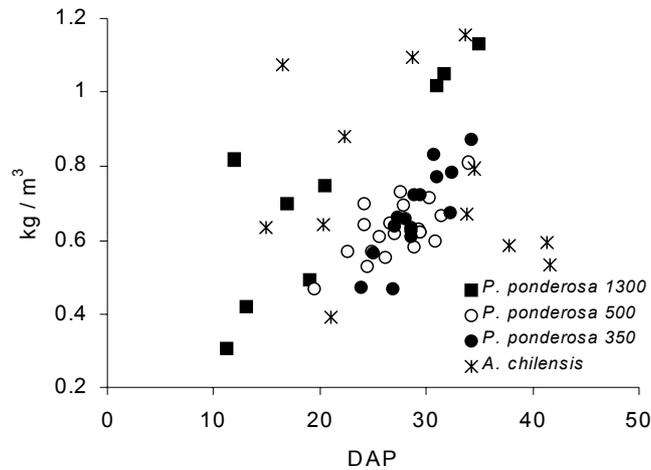
Para ambas especies, el incremento en el consumo de agua de árboles individuales se corresponde también con un incremento en la productividad aérea individual (Figura 4.1). Las comparaciones realizadas mediante el test F indican que las funciones que relacionan la producción con el consumo de agua son iguales en los individuos de *P. ponderosa* creciendo a una densidad de 350 y 500 árboles. En la Figura 4.1 se puede observar que con un consumo de agua de aproximadamente 11 m³, se llegó a la máxima productividad de los individuos de *P. ponderosa* de la plantación densa (14 kg). La misma productividad se logró en los individuos de *P. ponderosa* de la plantación rala pero ligada a un consumo de 20 m³ de agua, aunque estos valores de productividad correspondieron a los más bajos dentro de las plantaciones ralas, es decir, a los individuos de menor diámetro dentro de las mismas (ver más adelante).

Figura 4.1.- Relación entre la productividad individual anual promedio (kg) y el consumo acumulado durante la temporada de crecimiento (m³) de *Austrocedrus chilensis* y *Pinus ponderosa* (350, 500 y 1300 se refiere a la cantidad de individuos por hectárea).



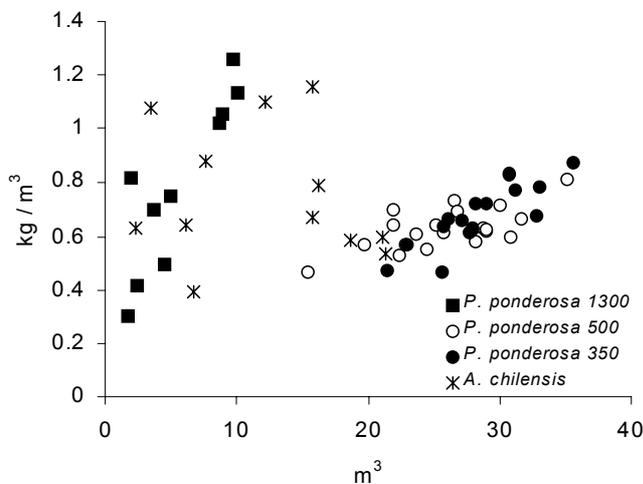
En la Figura 4.2, se observa un incremento constante de la EUA en relación al aumento de DAP en *P. ponderosa*, mientras que para *A. chilensis* no se observa una relación significativa entre EUA y DAP. Comparando los resultados obtenidos en las tres situaciones de *P. ponderosa*, se encontró que los modelos desarrollados con individuos de las parcelas de 350 y 500 pinos ha^{-1} fueron iguales entre sí ($\alpha=0,01$), y que éstos difirieron de aquel que representó a los individuos de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} . Si bien los individuos de *A. chilensis* no mostraron ninguna relación con el DAP, sus valores fueron muy similares a los de *P. ponderosa* al comparar individuos de DAP de 15 a 40 cm.

Figura 4.2.- Relación entre la eficiencia en el uso del agua definida como la productividad individual anual promedio (kg) dividida por el consumo acumulado de agua durante la temporada (m^3) y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de individuos de *Austrocedrus chilensis* y *Pinus ponderosa* (350, 500 y 1300= individuos/ha).



En la Figura 4.3, en la que se representa la EUA a **nivel de árbol individual** en relación al consumo de recursos hídricos, se observa que los individuos de pino ponderosa creciendo en las menores densidades tienen una EUA similar o inferior a la de los pinos de la plantación más densa. Sin embargo, dicha EUA es alcanzada con mayores consumos absolutos de agua en el caso de las plantaciones ralas. En el caso de los cipreses, no se observa una asociación entre EUA y consumo de agua (Figura 4.3).

Figura 4.3.- Relación entre la eficiencia en el uso del agua definida como la productividad individual anual promedio (kg) dividida por el consumo acumulado de agua durante la temporada (m^3) y el consumo de agua de individuos de *Austrocedrus chilensis* y *Pinus ponderosa* (350, 500 y 1300= individuos por hectárea).



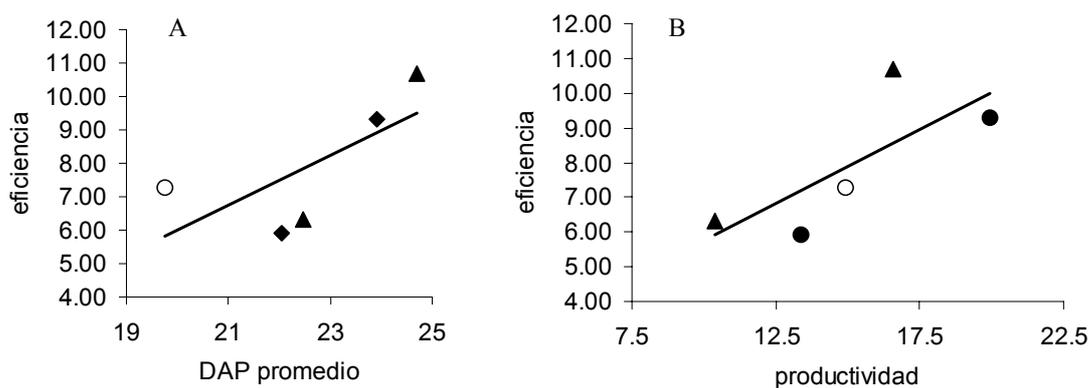
En el caso de *P. ponderosa*, para estimar el consumo de agua **a nivel de parcela** se usaron los dos modelos propuestos: sin y con reducción radial del flujo de savia (Modelo 1 y 2, Tabla 4.1). Los mayores valores de transpiración con el Modelo 1 (sin reducción) se observaron en la parcela de 500 *P. ponderosa* ha⁻¹, seguidas de las parcelas de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ y por último, las de 350 *P. ponderosa* ha⁻¹ (Tabla 4.1). Utilizando el modelo de reducción, la transpiración se reduce entre un 60 y un 80%, dependiendo del tamaño de los árboles y la distribución de DAP en la parcela (ver Capítulo 2). Con este mismo modelo (con disminución de flujo de savia), el mayor consumo se observó en la parcela de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹, siendo la de 350 *P. ponderosa* ha⁻¹ la de menor consumo (Tabla 4.1). La productividad de los rodales varió de 4505 a 8654 kg, observándose los mayores valores en la parcela de 500 *P. ponderosa* ha⁻¹ (temporada 2000-2001). En cuanto a la EUA, se observó una mayor dispersión al compararla entre las parcelas en las distintas temporadas. Sin embargo, la mayor eficiencia promedio se observó en la parcela de 350 pinos ha⁻¹ (8,23 kg mm⁻¹), luego la de 500 pinos ha⁻¹ (7,36 kg mm⁻¹) y por último, la de 1300 pinos ha⁻¹ (7,03 kg mm⁻¹; Tabla 4.1). A pesar del incremento de la EUA debido a la reducción del consumo en el caso de la utilización del Modelo 2, la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ siguió mostrando la menor EUA. Esto se debió a que dicha parcela posee individuos de menor DAP que las parcelas más ralas, y por lo tanto, el consumo de agua no se deprimió del mismo modo que en las dichas parcelas (61 versus 72% de reducción, Tabla 4.1).

Considerando la relación entre la EUA y el promedio de DAP y la productividad de pino ponderosa a nivel de rodal se observa que ambas variables están positivamente relacionadas (Figura 4.4) tal como ocurre cuando se analizan los árboles individuales (Figura 4.1).

Tabla 4.1.- Consumo de agua promedio diario, productividad y eficiencia en el uso del agua (kg mm^{-1}) de tres rodales de *P. ponderosa*: 1300, 500 y 350 individuos ha^{-1} utilizando un modelo sin disminución radial del flujo de savia (Modelo 1) y otro con disminución de esta variable (Modelo 2).

Densidad de plantación	Temporada	Modelo 1	Modelo 2
	Consumo	mm día^{-1}	mm día^{-1}
1300	2002-2003	3,79	1,49
500	1999-2000	4,17	1,20
	2000-2001	3,96	1,11
350	1999-2000	3,03	0,86
	2000-2001	2,86	0,80
	Productividad	kg	kg
1300	2002-2003	6471	6471
500	1999-2000	5798	5798
	2000-2001	8654	8654
350	1999-2000	4505	4505
	2000-2001	7183	7183
	Eficiencia	kg mm^{-1}	kg mm^{-1}
1300	2002-2003	7,03	17,87
500	1999-2000	5,72	19,88
	2000-2001	8,99	32,08
350	1999-2000	6,12	21,56
	2000-2001	10,34	36,95

Figura 4.4.- Panel A: Relación entre la eficiencia en el uso del agua (kg mm^{-1}) y el DAP promedio de cada rodal de *P. ponderosa* (datos provenientes de la Tabla 2.5). Panel B: relación entre la EUA y la productividad de cada rodal (kg año^{-1}). El símbolo vacío representa el valor de eficiencia de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} , mientras que los símbolos llenos representan a las parcelas más ralas (350 y 500 pinos ha^{-1}) en dos temporadas distintas.



DISCUSIÓN

En ambas especies se verificó una relación lineal entre el consumo de agua y la productividad (Figura 4.1). Esta misma relación se observa en otras especies vegetales, tal como lo mencionan Anandacoomaraswamy et al. (2000). Asimismo, como se observó en los Capítulos 2 y 3, los individuos de menor tamaño tienen menor consumo de agua y menor productividad y, en el caso de *P. ponderosa*, una menor eficiencia. La EUA de los individuos de *P. ponderosa*, o de rodales de la misma especie, en el N.O. de la Patagonia se incrementó con el DAP, tal como lo describen diversos autores para pino ponderosa creciendo en EEUU (Gulke y Retzlaff 2001, McDowell et al. 2002, Binkley 2004, Binkley et al. 2004). Sin embargo, en el caso de *A. chilensis*, no se observó una relación entre EUA y tamaño del individuo. Posiblemente, la EUA de *A. chilensis* depende no sólo de la disponibilidad de agua, sino también de la disponibilidad de luz y de la edad del individuo. Es necesario señalar que los individuos de *A. chilensis* de tamaños

similares no necesariamente poseían la misma edad, y los diferentes tamaños pueden reflejar, a su vez, distintas historias en cuanto a disponibilidad de recursos, principalmente luz, que se producen en estructuras heterogéneas tal como se observó en las parcelas de medición.

Las diferencias en EUA entre los distintos tratamientos de densidad arbórea ponen de manifiesto que esta variable se incrementa al aumentar la disponibilidad de los recursos (o al disminuir la competencia intra-específica) y cuando aumenta el DAP promedio de la parcela. Esto también fue observado en plantaciones de *Eucalyptus* en Brasil (Stape et al. 2004). Sin embargo hay que considerar que sólo se está teniendo en cuenta el crecimiento de la parte aérea de la planta. Es posible que esta tendencia se revierta si se considera la productividad total de los árboles. Esto podría ser así debido a que los árboles de los sitios con mayor competencia por los recursos agua y nutrientes, probablemente asignan una mayor proporción del Carbono fijado a la formación de estructuras subterráneas, tal como lo demuestra Eastham et al. (1990). Con respecto a las diferencias en EUA a distintas densidades, puede resultar contradictorio que si bien los individuos de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ tienen iguales o mayores EUA que los de las parcelas más ralas, la EUA del rodal es menor a mayor densidad. Esto se debe a que la plantación más densa tiene una mayor cantidad de individuos de DAP de menor tamaño (DAP promedio 20 cm, Figura 4.3) que presentan una EUA menor que los individuos de DAP>25 cm.

Estos resultados permitirían indicar que los manejos silviculturales como el raleo pueden aumentar o disminuir la EUA y el consumo de agua, según se eliminen los individuos suprimidos o dominantes, respectivamente. Por otro lado, un desde un punto de vista más teórico, estos resultados aportarían a la actual controversia acerca de que la eficiencia en el uso de los recursos (EUR) puede aumentar o disminuir frente al aumento de la disponibilidad de los mismos de acuerdo a la escala a la que se analice. En el caso particular de este estudio, y contrariamente a lo generalmente postulado acerca de que la EUR aumenta en situaciones de escasez de los mismos (e.g. Lambers et al., 1998), la EUA a nivel de rodal, considerando sólo la fracción aérea de las plantas, aumentó en las

plantaciones con menor nivel de competencia, es decir, con mayor disponibilidad de recursos.

REFERENCIAS

Anandacoomaraswamy A, De Costa WAJM, Shyamalie HW, Campbell GS (2000) Factors controlling transpiration of mature field-grown tea and its relationship with yield. *Agric. For. Manage.* 103: 375-386.

Binkley D (2004) A hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development. *For. Ecol. Manage.* 190: 265-271.

Binkley D, Stape JL, Ryan MG (2004) Thinking about efficiency of resource use in forests. *For. Ecol. Manage.* 193: 5-16.

Carey EV, Callaway RM, DeLucia EH (1998) Increased photosynthesis offsets costs of allocation to sapwood in an arid environment. *Ecology* 79: 2281-2291.

Eastham J, Rose CW, Cameron DM, Rance SJ, Talsma T and Charles-Edwards DA (1990) Tree/pasture interactions at a range of tree densities in an agroforestry experiment, II Water uptake in relation to rooting patterns. *Aust. J. Agric. Res.* 41: 697-707.

Grulke NE, Retzlaff WA (2001) Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. *Tree Physiol.* 21: 275-286.

Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (1998) *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag New York Inc., York, PA, EEUU: 540 pp.

McDowell NG, Phillips N, Lurch C, Bond BJ, Ryan MG (2002) An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiol.* 22: 763-774.

Neter J, Wasserman W (1974) *Applied Linear Statistical Models, Regression, Analysis of Variance, and Experimental Design.* R.D.Irwin Inc., Illinois, EEUU.

Stape JL, Binkley D, Ryan MG (2004) Eucalyptus production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *For. Ecol. Manage.* 193: 17-31.

CAPITULO 5.- RELACIONES HÍDRICAS EN *Pinus ponderosa* Y *Austrocedrus chilensis* Y SU EFECTO SOBRE LA TRANSPIRACIÓN

INTRODUCCIÓN

Considerando el continuo suelo-planta-atmósfera, existe una relación estrecha entre la cantidad de agua en el suelo y el potencial agua de la hoja (ψ), así como también, entre esta última variable y la demanda atmosférica. El potencial agua de prealba de la hoja (ψ_{pa}) es un indicador de la disponibilidad de agua en el suelo, ya que en general, en este momento del día se produce un equilibrio en el potencial agua de todos los componentes de la planta y entre éstos y el suelo (sin embargo, véase Donovan et al. 2003). A partir de dicho valor, y dependiendo de la demanda atmosférica, el ψ a lo largo del día puede disminuir hasta un cierto valor umbral que depende de cada especie. Particularmente, dentro de ciertos límites, las coníferas son capaces de mantener el ψ mínimo relativamente constante mediante el cierre estomático (Magnani et al. 2002). Así, la conductancia estomática (g_s) de individuos de *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws creciendo en rodales mixtos en California (EEUU) es de aproximadamente $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ cuando el ψ de la hoja es superior a $-1,0 \text{ MPa}$ (Grulke y Retzlaff 2001). Por debajo de dicho valor de ψ , la g_s disminuye linealmente hasta que el ψ de la hoja es de $-2,0 \text{ MPa}$ (Grulke y Retzlaff 2001). En dicho estudio, los valores máximos de g_s fueron muy similares comparando individuos de *P. ponderosa* de 3 a 40 años de edad y sólo se observó una disminución de la g_s en los individuos más pequeños cuando la disponibilidad de agua en las porciones superficiales del suelo fue muy baja (Grulke y Retzlaff 2001). Esta disminución de la g_s provocó tanto una menor tasa de transpiración como una menor tasa de fijación de carbono. Así, estos autores demostraron que los individuos más viejos accedían a una fuente de agua profunda inaccesible para los más pequeños. Otro ejemplo se puede observar en el trabajo publicado por Irvine et al. (1998). Estos autores registraron una disminución significativa en la conductancia estomática de individuos de *P. sylvestris* L. al alcanzarse un valor umbral de contenido de agua en el suelo, reduciéndose así la transpiración y el crecimiento de dichos individuos.

La conductancia (o su inversa, la resistencia) de un estoma, la de un árbol o la de un trozo de madera se define como la capacidad de conducir agua a través del componente considerado (por ej., desde la raíz hasta las hojas). A su vez, la conductancia puede dividirse en una fase de vapor y otra líquida o conductancia hidráulica. La conductancia total del árbol (g_c , $\text{mol cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en relación a la pérdida de *vapor de agua* contiene un componente aerodinámico (g_a) y otro estomático (g_s) de tal modo que $1/g_c = 1/g_s + 1/g_a$ (ver Köstner et al. 1992; Meinzer et al. 1997). Debido a que en las coníferas, g_a es usualmente un orden de magnitud mayor que g_s , se considera que g_c y g_s son similares (ver Köstner et al. 1998). En cuanto al comportamiento de la conductancia total del árbol en relación a factores climáticos, Kurpius et al. (2003) observaron que la conductancia del dosel de *P. ponderosa* es máxima cuando la disponibilidad de agua y luz es alta, y el déficit de presión de vapor (DPV) es moderado. En este sentido, tanto Maherali y DeLucia (2001) como Ryan et al. (2000) estimaron que las máximas g_c de *P. ponderosa* se observan cuando el DPV es aproximadamente 1 kPa. En relación a ello, Kurpius et al. (2003) mencionan que la g_c muestra dos picos, uno a media mañana y otro por la tarde, en las horas de menor demanda atmosférica. Dicha depresión de la conductancia estomática o de la canopia al mediodía se considera una característica de especies mediterráneas que les permite reducir las pérdidas de agua cuando la demanda evaporativa es muy alta (Kurpius et al. 2003).

En relación a la conductancia hidráulica (K) o de la fase de agua líquida, ésta se define como el flujo de agua que circula, por ejemplo en un trozo de madera, en relación a determinada diferencia en el potencial agua entre los extremos del segmento considerado. Si se conocen las dimensiones del segmento analizado (por ejemplo, la longitud y diámetro de la rama) es posible estimar la conductividad específica (k_s) del mismo a partir de K. Se ha demostrado que muchas especies poseen distintas k_s según el segmento de la planta que se estudie (raíz, tallo, rama de una determinada edad, etc.). Este fenómeno se denomina “conductividad segmentada” y serviría como un mecanismo de defensa ante el incremento de la tensión en el xilema, perdiéndose en estos casos los segmentos menos valiosos y conservándose aquellos más importantes (ver LoGullo et al. 1995). Asimismo, en la

mayoría de las especies arbóreas en general se observa una relación positiva entre el diámetro de una rama y su k_s (Tognetti et al. 1999).

En la Introducción de esta Tesis, se planteó la hipótesis que los individuos de *Pinus ponderosa* hacen un mayor uso de recursos hídricos que los de *Austrocedrus chilensis* (Capítulo 1). El objetivo de este capítulo es conocer las limitantes en la conductancia hidráulica de la planta que condicionan la transpiración en las especies *Pinus ponderosa* y *Austrocedrus chilensis* creciendo en la Patagonia. A partir de la hipótesis general planteada en el Capítulo 1, se predice que *Austrocedrus chilensis* posee mayores limitantes al intercambio gaseoso, y por ende a la transpiración, que *P. ponderosa* por tener menores conductancias hidráulicas y de la fase vapor en los distintos componentes de la planta.

MATERIALES Y MÉTODOS

El lugar de estudio se situó en la Ea. Lemú Cuyén el cual ya fue descrito en el Capítulo 2. Todas las mediciones fisiológicas se realizaron sobre individuos de *P. ponderosa* creciendo en parcelas con 350, 500 y 1300 individuos ha^{-1} . También se realizaron mediciones en individuos de *A. chilensis* creciendo en el mismo lugar (ver Esquema 2.1). En el caso de haberse utilizado individuos provenientes de otro lugar se indicará en el respectivo apartado.

1.- Marcha del potencial de la hoja (ψ) a lo largo de la temporada

Se midió el potencial de prealba (ψ_{pa}) y al medio día (ψ_{md}) en tres a cinco fascículos (conjunto de 3 acículas u hojas de más de un año de edad) o pequeñas ramas de distintos individuos de *P. ponderosa* y *A. chilensis*, respectivamente, mediante una cámara de presión (PMS Instruments, EEUU). Dichas mediciones se realizaron durante distintos momentos de las temporadas 1999-2000 a 2002-2003. En el caso de los individuos de *P. ponderosa* de las parcelas de 350 y 500 individuos ha^{-1} , las mediciones se realizaron de manera quincenal durante las temporadas 1999-2000 y 2000-2001. Además, el 12 y 22 de febrero, y 12 de marzo del año 2002 se realizaron mediciones de ψ_{pa} en cinco individuos de

P. ponderosa situados en las parcelas de 500 individuos ha^{-1} . Estas últimas mediciones se realizaron en dichas fechas debido a la extrema sequía que caracterizó a dicho período. En los individuos de *P. ponderosa* de la plantación de 1300 individuos ha^{-1} , se midió el ψ_{pa} en cuatro ocasiones durante la temporada 2001-2002: octubre y noviembre del año 2001 y en febrero y marzo del 2002, y luego en tres ocasiones durante la temporada 2002-2003. Se siguió la misma metodología utilizada en la medición del ψ_{pa} de los individuos de las parcelas de 350 y 500 *P. ponderosa* ha^{-1} . En el caso de individuos de *A. chilensis*, se determinó quincenalmente el potencial de prealba en individuos adultos en la temporada 2000-2001 y mensualmente desde noviembre del 2001 hasta marzo del 2002.

En forma paralela a las mediciones de potencial agua de las hojas, se registraron las condiciones meteorológicas mediante una estación automática (Campbell Sci., Inglaterra) y el valor de contenido de agua en el suelo con un equipo de TDR (un mayor detalle de la metodología se encuentra en el Capítulo 2).

Para analizar diferencias entre los potenciales de los individuos de las parcelas de 350 y 500 *P. ponderosa* ha^{-1} , y entre los valores de los individuos de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha^{-1} y *A. chilensis* cuando se tomaron en la misma fecha, se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) para cada fecha de medición ($\alpha = 0,05$).

2.- Relación entre el potencial de la hoja (ψ) y la conductancia estomática (g_s), y entre la g_s y la fotosíntesis (A).

Inicialmente, y con el objeto de poner a prueba la metodología de trabajo, se instaló una torre de 6 metros de altura que permitió acceder a la copa de un individuo de *P. ponderosa* y uno de *A. chilensis*. En dichos árboles, se midió la conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la transpiración foliar (E , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en la parte superior y media de la copa mediante un equipo LICOR 6200 (Li-Cor, EEUU) durante un día completo, a intervalos de una hora aproximadamente. Con el mismo equipo, se midió la HR y temperatura del aire inmediatamente antes y después de cada medición. De manera paralela, se determinó el potencial agua de acículas y pequeños brotes de la misma edad y

que se encontraban bajo condiciones similares de radiación solar (pero en otra rama) que las hojas que estaban siendo evaluadas en su intercambio gaseoso. Dichas mediciones se realizaron en ambas posiciones de la copa.

En febrero del año 2002, se instalaron 4 torres de 4 metros de altura en dos parcelas de 500 *P. ponderosa* ha⁻¹ que diferían en su grado de poda (altura de poda 3 y 4,5 m) para acceder a las copas de 8 individuos de *P. ponderosa* (4 de cada parcela). En tres fascículos de un año de edad (es decir que se desarrollaron la temporada anterior a la medición) se midió cada dos horas, y durante un día, el intercambio gaseoso mediante un equipo LICOR 6200. En la temporada 2002-2003 se repitió esta experiencia en los 8 individuos de *P. ponderosa* midiéndose además, las mismas variables en pequeños brotes de 10 individuos de *A. chilensis*, 5 de los cuales medían menos de dos metros de altura. Estos 10 individuos fueron escogidos por estar relativamente aislados de otros árboles, suponiéndose una situación similar de competencia y suelo que la de los individuos de *P. ponderosa* estudiados (ver Esquema 2.1 Capítulo 2).

A partir de las mediciones previamente detalladas, se realizaron regresiones utilizando el método de los mínimos cuadrados para establecer la relación entre la conductancia estomática (*gs*) y la fotosíntesis (*A*, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), y entre *A* y el flujo de radiación fotosintéticamente activa (PAR, μmol fotones m⁻² s⁻¹) bajo condiciones de campo. Para establecer numéricamente la última relación, se ajustó una parábola rectangular, comúnmente utilizada para describir la respuesta de la fotosíntesis a la luz (Landsberg 1977). Dicha fórmula fue:

$$A = A_{\max} RC (PAR - PC) [A_{\max} + RC (PAR - PC)]$$

donde *A* = asimilación o fotosíntesis neta; *A*_{max} = máxima tasa de asimilación; RC = rendimiento cuántico aparente; PC= punto de compensación lumínico; PAR = radiación fotosintéticamente activa (variable independiente). Se compararon los modelos ajustados para cada especie según la metodología propuesta por Neter y Wasserman (1974) ya

descripta en el Capítulo 2. Además, se compararon los parámetros de cada curva mediante un test t (Zar 1996).

Se realizó también, una estimación de la eficiencia fotosintética instantánea en el uso del agua (E_fUA), a partir del cociente entre la fotosíntesis neta (A) y la transpiración foliar (E) cuando la radiación fotosintéticamente activa (PAR) fue mayor a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Se compararon las eficiencias entre ambas especies, y los valores obtenidos en ramas de individuos de *A. chilensis* en condiciones de laboratorio (ver siguiente párrafo), mediante ANOVA y posterior test de Tukey ($\alpha = 0,05$).

Como resultado del experimento preliminar, se observó que la g_s en el individuo de *A. chilensis* disminuyó a partir de media mañana, y por lo tanto, se supuso que existió una limitación en la A_{max} por el incremento de la resistencia estomática. Debido a esto, se realizaron mediciones de intercambio gaseoso en ramas de individuos adultos pero en condiciones de invernáculo, es decir, con ramas las cuales tuvieron una alta disponibilidad de agua. Para poner a prueba dicha hipótesis, se cortaron ramas de más de 1 metro de largo de individuos de *A. chilensis* durante la mañana, las cuales se pusieron en un recipiente con agua. Es necesario aclarar que se trató de individuos de *A. chilensis* creciendo en las parcelas mixtas de la Ea. Lemú Cuyén descritas en el Capítulo 2. Posteriormente a la corta de la rama, se cubrió el follaje con una bolsa de nylon negra, previo rociado con agua de todo el material. Estas ramas fueron llevadas a la EEA INTA Bariloche en donde se cortaron nuevamente las bases de las mismas bajo el agua y se dejaron toda la noche en un recipiente con agua buscando lograr una máxima hidratación de los tejidos. Al mediodía del día siguiente, las ramas fueron desenvueltas del nylon que las cubría y fueron dejadas debajo de una mediasombra plástica (80% de sombra) por una hora. A partir de dicho momento fueron llevadas a pleno sol y se les realizó una curva de fotosíntesis versus PAR mediante un equipo LICOR 6200. Los distintos grados de radiación fueron logrados mediante la utilización de mediasombras de distintas densidades.

3.- Relaciones entre la conductancia total del árbol a la pérdida de vapor (g_c) y el déficit de presión de vapor de la atmósfera (DPV).

Para estimar la g_c se utilizó la siguiente fórmula (Percy et al 1991):

$$g_c = E_F \text{ DPV}^{-1}$$

donde

$$E_F = u \text{ SA } A_f^{-1}$$

En ambas ecuaciones, E_F ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ A}_f \text{ s}^{-1}$) representa la transpiración del árbol en relación al área foliar (A_f en m^2), SA es el área de xilema activo (m^2), u es la densidad de flujo de savia ($\text{mol cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$) obtenida según la metodología descrita en el Capítulo 2, y DPV es el déficit de presión de vapor (kPa), el cual se convierte a fracción molar (mol mol^{-1}) al dividirla por la presión atmosférica (Percy et al. 1991, Ewers y Oren 2000).

Tanto el A_f de los individuos de la plantación de 1300 pinos ponderosa ha^{-1} , como el de los individuos de *A. chilensis* se obtuvo a partir de las ecuaciones de biomasa de Laclau (2003 b) y la estimación del área foliar específica (AFE, $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$) de ambas especies. El AFE de *P. ponderosa* utilizada fue la indicada en el Capítulo 3 ($6,2 \pm 0,9 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$), mientras que la de *A. chilensis* se obtuvo a partir de 10 pequeñas ramas de la parte media de la copa, a las cuales se les midió el área del material verde mediante el programa Hojas (A. Verga, distribución gratuita, INTA). Posteriormente, todo el material fue secado en estufa a 70°C hasta peso constante. El SA de los individuos de *A. chilensis* y *P. ponderosa* fueron estimados a partir de los resultados mostrados en el Capítulo 2.

El colector de datos (Campbell CR10X, Campbell Scientific, EEUU) de la estación meteorológica fue programado para realizar una medición cada 5 minutos, y guardar el promedio de dichas mediciones cada 30 minutos. El valor de DPV se obtuvo a partir de la temperatura y la HR del aire, asumiendo que la hoja tiene la misma temperatura que el aire (Ewers y Oren 2000).

Uno de los supuestos tenidos en cuenta en el cálculo de g_c es que u debe ser igual a la pérdida de agua a nivel de hoja (transpiración) en el mismo período de tiempo, es decir, la capacitancia del individuo es mínima. Se define como capacitancia a la capacidad de los individuos de acumular agua en las diversas partes de su sistema hidráulico. Como se mencionó, para poder estimar g_c es necesario conocer el tiempo de demora que existe entre la transpiración a nivel de hoja y la medición de flujo de savia en el tronco (Köstner et al. 1998, Granier et al. 2000). Para realizar esto, se utilizó la metodología propuesta por Granier et al. (2000). Estos autores observaron que si no se tiene en cuenta el tiempo de espera entre el flujo de agua en el tronco y hojas, el coeficiente de correlación disminuye al correlacionar la g_c y la demanda climática. Esta metodología permitió determinar que el modelo de mayor ajuste obtenido para *A. chilensis* fue el modelo sin tiempo de espera (es decir, el flujo de savia se encuentra en fase con la luz solar y por lo tanto, con la transpiración). Esto también fue hallado en otras coníferas y especies latifoliadas (e.g. Catovsky et al. 2002). Se calculó la g_c para todos los árboles en los cuales se midió u ya mencionados en el Capítulo 2. Otro supuesto que se tuvo en cuenta en esta estimación es que no existe un gradiente vertical de DPV en la longitud de la copa.

4.- Conductividad específica (k_s), y conductancia total (K_{planta}) y parcial ($K_{\text{raíz+tallo}}$).

Durante septiembre de 2000 a abril de 2002, se determinó la conductividad específica de la madera de las ramas (k_s , $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) provenientes de 10 árboles adultos de cada especie. Los árboles evaluados correspondieron a las parcelas de 500 *P. ponderosa* ha^{-1} y *A. chilensis* de las parcelas mixtas con *P. ponderosa* (ver Capítulo 2). Cada rama (0,5 a 1 metro de largo) fue cortada durante las primeras horas de la tarde para determinar la k_s en el momento de máximo estrés hídrico diario (14 a 16:00 hs). Cada rama fue rociada con agua y envuelta en bolsas de nylon. Al día siguiente, se cortó una porción intermedia de cada rama bajo el agua para evitar nuevos embolismos. La k_s se midió según:

$$k_s = (Q * L) * (\Delta\Psi \text{ ATS})^{-1}$$

donde Q es el flujo (ml s^{-1}), L es la longitud del tallo, $\Delta\Psi$ es el diferencial de potencial de presión (gradiente de presión positivo inducido) y ATS es el área transversal del segmento

(Maherali et al 2002). El $\Delta\Psi$ inducido fue de 0,01 MPa mediante una columna de agua de 1 metro de altura por encima de la rama a la que se le estaba imponiendo el flujo de agua.

La conductancia total y parcial (K_{planta} y $K_{\text{raíz+tallo}}$, respectivamente, $\text{ml MPa}^{-1} \text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) de árboles enteros se estimó como la inversa de la resistencia total y parcial (R_{planta} y $R_{\text{raíz+tallo}}$), que fueron calculadas según las fórmulas:

$$R_{\text{planta}} = -(\Psi_{\text{hoja}} - \Psi_{\text{suelo}}) / u$$

$$R_{\text{raíz+tallo}} = -(\Psi_{\text{tallo}} - \Psi_{\text{suelo}}) / u$$

donde Ψ_{hoja} es el potencial agua de la hoja, Ψ_{suelo} es el potencial agua del suelo inferido a partir de la medición del Ψ_{hoja} en prealba, Ψ_{tallo} es el potencial agua del tallo que se estimó tomando el potencial agua de una hoja que no transpiraba (rociada con agua pura y envuelta en una bolsa plástica transparente (a primeras horas de la mañana), y u ($\text{ml cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) es la densidad de flujo de savia medida entre las 11:00 y 12:00 horas (momento en el cual se midió el Ψ_{hoja}). Si bien Donovan et al (2003) esgrimen argumentos que contradicen la suposición de la estimación del Ψ_{suelo} a partir del Ψ_{hoja} en prealba (hecho comprobado por Schmidhalter (1997)), no existe una evidencia de que el fenómeno observado por los primeros autores sea universal. La u fue medida utilizando la técnica de Granier (1985) ya descripta. Para la determinación del potencial agua se utilizó una cámara de presión (PMS Instrument Company, Modelo 1003, USA). Estas mediciones se realizaron en 3 individuos adultos de *A. chilensis* en enero de 2001 (diámetro a la altura del pecho DAP = 28, 31 y 39 cm) y en otros 3 árboles en diciembre de 2002 (DAP = 15, 21 y 25 cm). En el caso de *P. ponderosa*, solamente se realizó la medición de R_{planta} en las parcelas de 350 y 500 árboles ha^{-1} durante las mediciones de u de las temporadas 1999-2000 y 2000-2001.

RESULTADOS

1.- Marcha del potencial de la hoja (ψ) a lo largo la temporada

Los individuos de *P. ponderosa* estudiados mantuvieron un potencial agua de prealba (ψ_{pa}) relativamente alto durante toda la temporada (valores superiores a $-1,2$ MPa) independientemente de la densidad de plantación (Figura 5.1). Los menores valores se observaron a principios y finales del temporada (septiembre – noviembre y febrero- marzo), tanto en prealba como al mediodía. El ψ_{pa} promedio de los individuos de *P. ponderosa* evaluados en la temporada 1999-2000 fue $-0,93\pm 0,15$ MPa, mientras que al mediodía fue de $-1,6\pm 0,16$ MPa. En la temporada 2000-2001, el potencial de prealba promedio fue de $-0,66\pm 0,16$ MPa y el del mediodía fue de $-1,53\pm 0,11$ MPa. No se detectaron diferencias significativas entre los individuos de 350 y 500 *P. ponderosa* ha^{-1} ($P > 0,05$), por lo que en la Figura 5.1 se presentan los datos como una única curva por temporada y horario de medición. El ψ_{pa} de los individuos de *P. ponderosa* de la plantación más densa y de la parcela de 500 individuos ha^{-1} en la temporada 2001-2002 varió desde $-0,6$ a $-0,9$ MPa (Figura 5.1 B), mostrando valores muy similares a los de las dos temporadas anteriores (Figura 5.1 A).

Figura 5.1.- Potencial agua de prealba y al mediodía de individuos de *P. ponderosa* (A) situados en parcelas de 350 y 500 individuos ha^{-1} e individuos *P. ponderosa* provenientes de parcelas con densidades de plantación de 1300 y 500 árboles ha^{-1} (B) en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. Temporadas 1999-2000, 2000-2001 y 2001-2002.

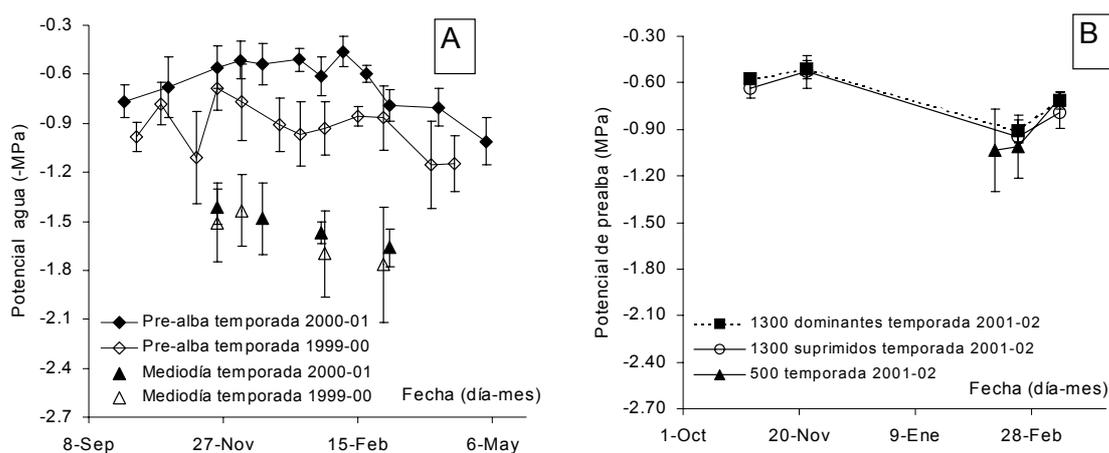
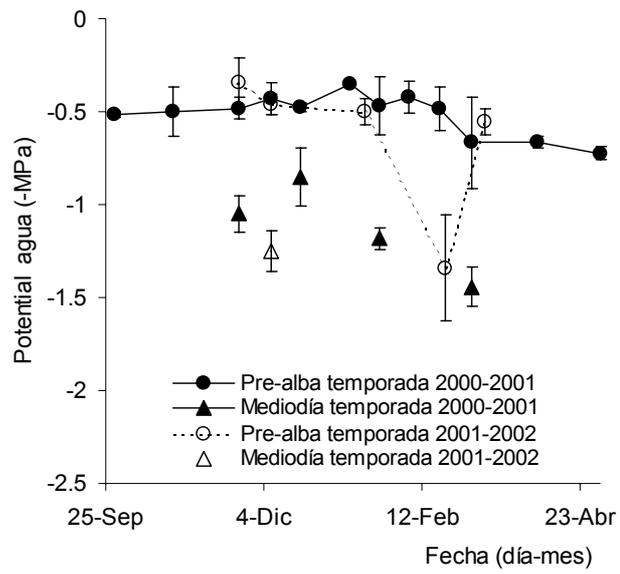


Figura 5.2.- Potencial agua de prealba y al mediodía de individuos de *A. chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. Temporadas 2000-2001 y 2001-2002.



En los individuos de *A. chilensis*, se observó que los valores de ψ_{pa} fueron similares o superiores a los de los individuos de *P. ponderosa*, a excepción de los valores de ψ_{pa} de febrero de 2002 (-1,3 MPa, Figura 5.2). El valor promedio de ψ_{pa} para la temporada 2000-2001 fue de $-0,52 \pm 0,11$ MPa y $-0,65 \pm 0,40$ MPa para la temporada 2001-2002. El valor promedio del potencial medido al mediodía fue de $-1,13 \pm 0,25$ MPa en la temporada 2000-2001.

2.- Relación entre el potencial de la hoja (ψ) y la conductancia estomática (g_s), y entre la g_s y fotosíntesis (A).

Los resultados del experimento inicial en el cual se utilizó una torre de 6 metros de altura, demostraron que las especies responden al cambio de las condiciones climáticas de manera distinta. *Austrocedrus chilensis* mostró durante todo el día un mayor ψ que *P. ponderosa*, a pesar de que el ψ_{pa} fue muy similar (-0,48 y -0,57 MPa para el ciprés y pino, respectivamente, Figura 5.3). De manera contraria, la g_s máxima a campo fue marcadamente superior en *P. ponderosa* que en *A. chilensis* (0,35 y 0,045 mol m⁻² s⁻¹ respectivamente, Figura 5.3). El máximo valor de g_s en *P. ponderosa* se registró al mediodía, mientras que en el caso de *A. chilensis*, se observaron los mayores valores en la mañana, y luego un lento decrecimiento a lo largo del día.

La máxima tasa fotosintética observada en *P. ponderosa* fue de 6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en contraste con menos de 3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en el caso de *A. chilensis* (Figura 5.4).

Figura 5.3.- Marcha diaria del déficit de presión de vapor (DPV), potencial agua, conductancia estomática (gs) y radiación fotosintéticamente activa (PAR) en individuos adultos de *Pinus ponderosa* y *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. La gs y PAR se midieron en dos posiciones: a la mitad y en la parte superior de la copa. La marcha diaria del potencial agua es el promedio de la medición del potencial agua en ambos lugares de la copa.

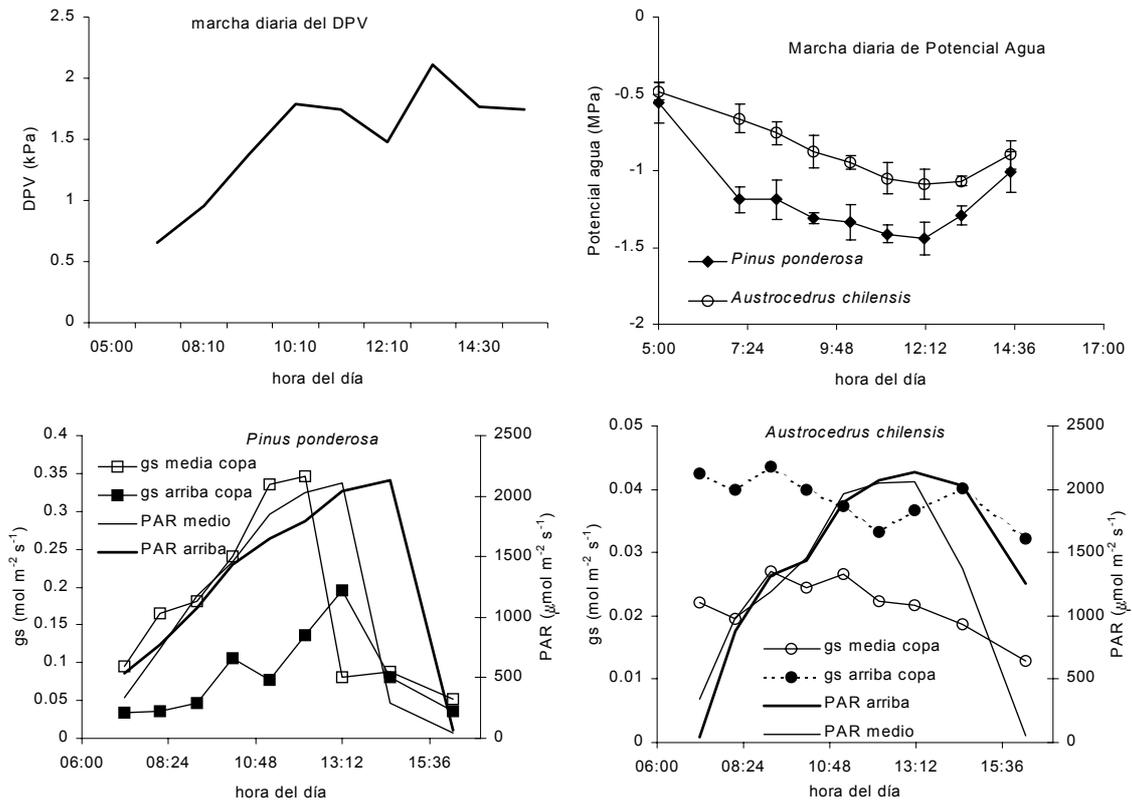
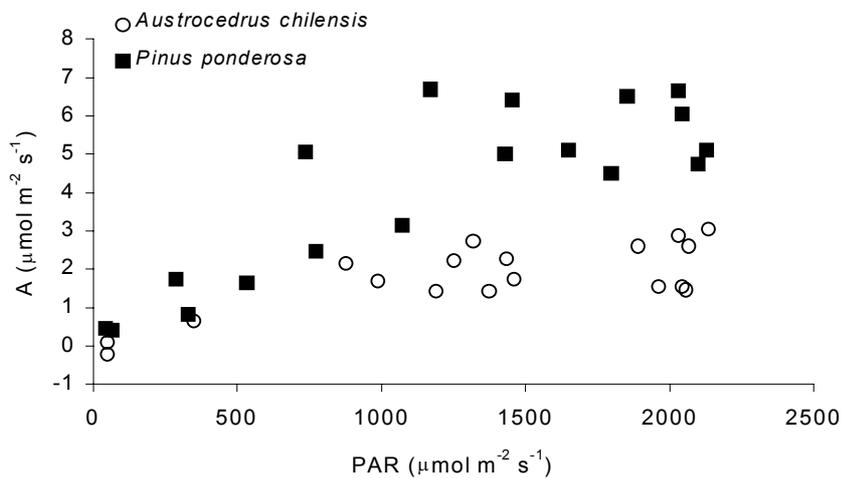
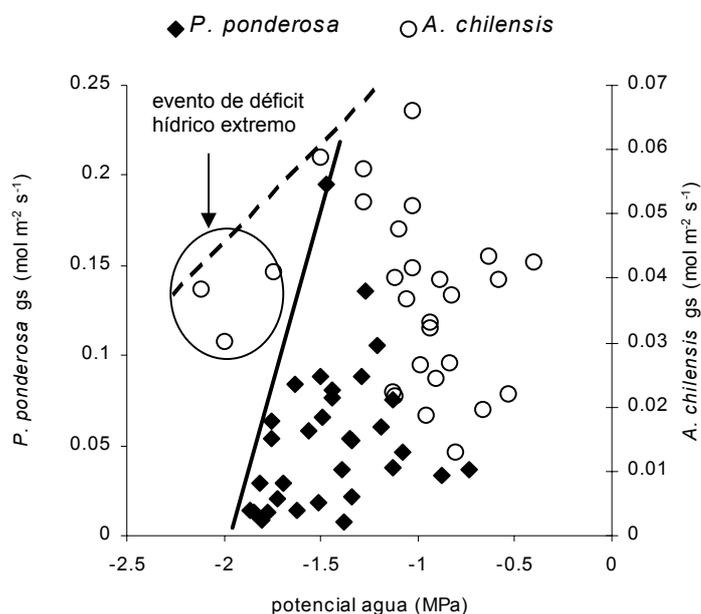


Figura 5.4.- Valores de fotosíntesis neta (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) versus radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) medido bajo condiciones de campo (es decir, incluyendo el cierre estomático que puede producirse a altos niveles de radiación) en un individuo adulto de *Pinus ponderosa* y en un *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina.



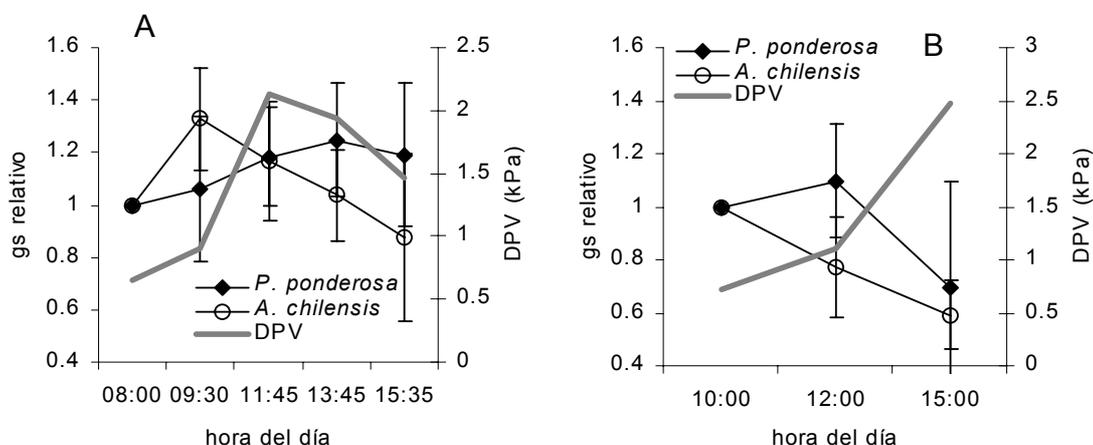
En las mediciones realizadas en las temporadas siguientes, se observaron patrones similares a los observados en la experiencia previa, aunque al contar con repeticiones por especie, se pudo realizar un estudio más detallado de las variables de interés. Respecto a la conductancia estomática (g_s), ambas especies disminuyeron abruptamente su valor cuando el potencial agua de sus hojas fue inferior a -1 MPa (Figura 5.5). Sin embargo, la g_s máxima de *P. ponderosa* fue aproximadamente 2,5 veces la de *A. chilensis* ($0,2$ y $0,07$ $\text{ml cm}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente).

Figura 5.5.- Conductancia estomática (g_s) en relación al potencial agua en individuos de *Pinus ponderosa* situados en parcelas de 350 y 500 individuos ha^{-1} e individuos adultos de *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina. Con líneas rectas se representa el límite máximo de g_s para *P. ponderosa* (línea continua) y *A. chilensis* (línea discontinua) para diferentes valores de potencial agua.



Como se observó en el experimento inicial, la g_s en *A. chilensis* fue mayor durante las primeras horas de la mañana. Por ello, se relativizó el valor de g_s de cada momento de medición con respecto al de la mañana. Este valor de g_s relativa a la g_s de la mañana muestra que es distinto el patrón diario comparando ambas especies. En la Figura 5.6 se puede observar que, en general, la g_s de *A. chilensis* tiende a decrecer durante el día, aunque a un mismo valor de DPV (1 kPa), la g_s es menor en febrero que en enero. En *P. ponderosa*, la g_s relativa aumenta hacia el medio día si hay recursos hídricos disponibles, o decrece bajo condiciones de escasez de agua en el suelo, o también, ante el mayor valor de DPV medido en febrero.

Figura 5.6.- Conductancia estomática relativa al primer valor medido (g_s relativa a la g_s de la mañana) y déficit de presión de vapor (DPV, kPa) a lo largo del día durante dos días (A 17/1; B 27/2/2003) en individuos de *Pinus ponderosa* situados en parcelas de 350 y 500 individuos ha^{-1} e individuos adultos de *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén, Valle de Meliquina.



Se ajustó el modelo de Landsberg (1977) a todos los datos de fotosíntesis y PAR medidos en cada oportunidad. Los parámetros obtenidos para cada especie en condiciones de campo se compararon con una curva de fotosíntesis versus PAR realizada en ramas de *A. chilensis* bajo condiciones de laboratorio. La mayor tasa de fotosíntesis máxima (A_{max}) fue observada en *A. chilensis* bajo condiciones de laboratorio, seguida de *P. ponderosa* y *A. chilensis* en el campo, siendo los valores de A_{max} para cada especie-tratamiento distintos

entre sí ($\alpha=0,05$; Tabla 5.1). Los otros parámetros estimados, punto de compensación lumínica y rendimiento cuántico aparente, no resultaron ser estadísticamente distintos entre sí ($\alpha=0,05$; Tabla 5.1). En el caso de *A. chilensis* bajo condiciones de laboratorio, no sólo cambió la tasa fotosintética sino que también la g_s fue mayor ($0,11 \pm 0,05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en comparación con los datos de campo (aproximadamente $0,07 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, Figura 5.5).

Tabla 5.1.- Parámetro (\pm EE) del modelo de Landsberg (1977) ajustado a la curva de fotosíntesis versus PAR correspondiente a *Austrocedrus chilensis* y *Pinus ponderosa* en condiciones de campo y laboratorio. A_{max} = máxima tasa de asimilación ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); RC = rendimiento cuántico aparente ($\text{mol CO}_2 \text{ mol foton}^{-1}$); PC= punto de compensación lumínica ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \pm$ EE de $n=31, 23$ y 31 para *A. chilensis* – campo, *A. chilensis* – laboratorio y *P. ponderosa* – campo, respectivamente). Diferentes letras en cada columna representan diferencias significativas ($\alpha=0,05$, test t)

	A_{max}	RC	PC
<i>A. chilensis</i> – campo	2,660 a ($\pm 0,439$)	0,019 a ($\pm 0,020$)	16,587 a ($\pm 37,110$)
<i>A. chilensis</i> – laboratorio	7,545 c ($\pm 0,831$)	0,029 a ($\pm 0,009$)	20,050 a ($\pm 17,233$)
<i>P. ponderosa</i> – campo	5,603 b ($\pm 0,594$)	0,064 a ($\pm 0,020$)	51,472 a ($\pm 9,886$)

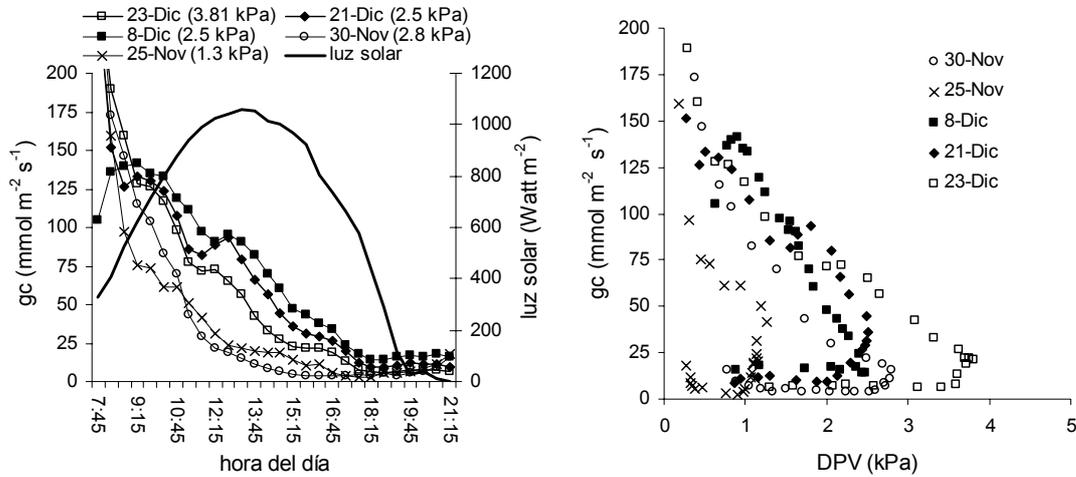
Por otro lado, las mediciones realizadas en individuos de *A. chilensis* mostraron que la eficiencia fotosintética instantánea en el uso del agua ($E_f\text{UA}$, $\mu\text{mol CO}_2$ por $\text{mol H}_2\text{O}$) estimada cuando los valores de $\text{PAR} > 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fue mayor para condiciones de campo que la calculada en condiciones de laboratorio ($4,51 \pm 1,31$ y $2,57 \pm 1,08$ respectivamente, $\alpha < 0,05$). La eficiencia instantánea promedio en *P. ponderosa* ($3,54 \pm 1,93$) mostró valores intermedios y estadísticamente similares a ambos valores de *A. chilensis* ($\alpha > 0,05$).

3.- Relación entre la conductancia del árbol a la pérdida de vapor (g_c) y el déficit de presión de vapor (DPV).

El AFE de *A. chilensis* fue de $4,5 \pm 0,5 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, similar al valor medido en individuos de esta misma especie creciendo en Chile (Lusk et al. 2003).

La conductancia del árbol (g_c) de los individuos adultos de *A. chilensis* siguió un patrón similar al observado en el punto anterior con respecto a la conductancia estomática. Es decir, la g_c fue máxima durante la mañana, para luego disminuir paulatinamente durante el transcurso de la tarde (Figura 5.7 izquierda). Los máximos valores de g_c ($200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) fueron estimados con valores de DPV $< 0,5 \text{ kPa}$ (Figura 5.7 derecha). Estos valores máximos de g_c coinciden con valores de luz inferiores a 500 Watt m^{-2} , equivalentes a $1125 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de PAR. En los momentos de mayor radiación (aproximadamente 1000 Watt m^{-2} ó $2250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de PAR), la g_c mostró una mayor dispersión entre días, con una g_c máxima de aproximadamente 100 y una mínima de $25 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Figura 5.7.- Izquierda: evolución de la conductancia de la canopia (g_c , $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para 5 individuos adultos de *Austrocedrus chilensis* en 5 días con distintos valores máximos de déficit de presión de vapor (DPV, kPa) y de la luz solar para el mismo período. Derecha: relación entre g_c y DPV en los 5 días mencionados. No se muestra la dispersión de los datos para mayor claridad de la figura.



Los individuos de *P. ponderosa* de la plantación de $1300 \text{ individuos ha}^{-1}$ mostraron valores máximos de g_c levemente diferentes según su posición jerárquica en la plantación. La g_c máxima de los dominantes ($\text{DAP} > 30 \text{ cm}$, Figura 5.8) fue de $70 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ mientras que la de los árboles suprimidos ($\text{DAP} < 16 \text{ cm}$, Figura 5.9) fue de $60 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

¹. Cuando la radiación fue aproximadamente 500 Watt m^{-2} ($1125 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de PAR), la g_c de los árboles suprimidos fue $30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ siendo nuevamente inferior a la de los árboles dominantes ($40 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). En cuanto a la respuesta de la g_c al DPV, ambos tamaños mostraron un patrón similar, con valores relativamente constantes entre 1 y 2,5 kPa de DPV, aunque la g_c estimada para los árboles dominantes ($\text{DAP} > 30 \text{ cm}$) fue mayor que para los suprimidos (Figuras 5.8 y 5.9 derecha).

Figura 5.8.- Izquierda: evolución de la conductancia de la canopia (g_c , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 4 individuos adultos de *Pinus ponderosa* de DAP > 30 cm en 3 días con distintos valores máximos de déficit de presión de vapor (DPV, kPa). Derecha: relación entre g_c y DPV en los 3 días mencionados. No se muestra la dispersión de los datos para mayor claridad de la figura.

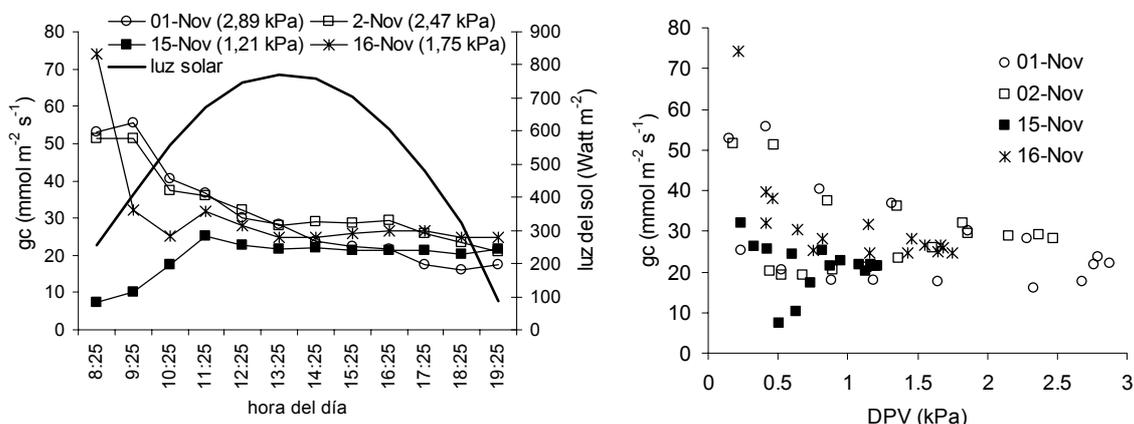
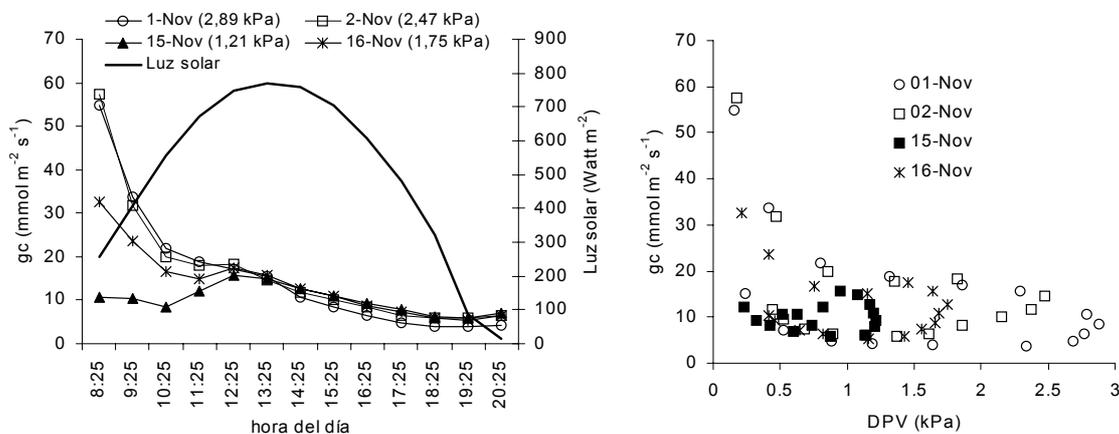


Figura 5.9.- Izquierda: evolución de la conductancia de la canopia (g_c , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 4 individuos adultos de *Pinus ponderosa* de DAP < 16 cm en 3 días con distintos valores máximos de déficit de presión de vapor (DPV, kPa). Izquierda: relación entre g_c y DPV en los 4 días mencionados. No se muestra la dispersión de los datos para mayor claridad de la figura.



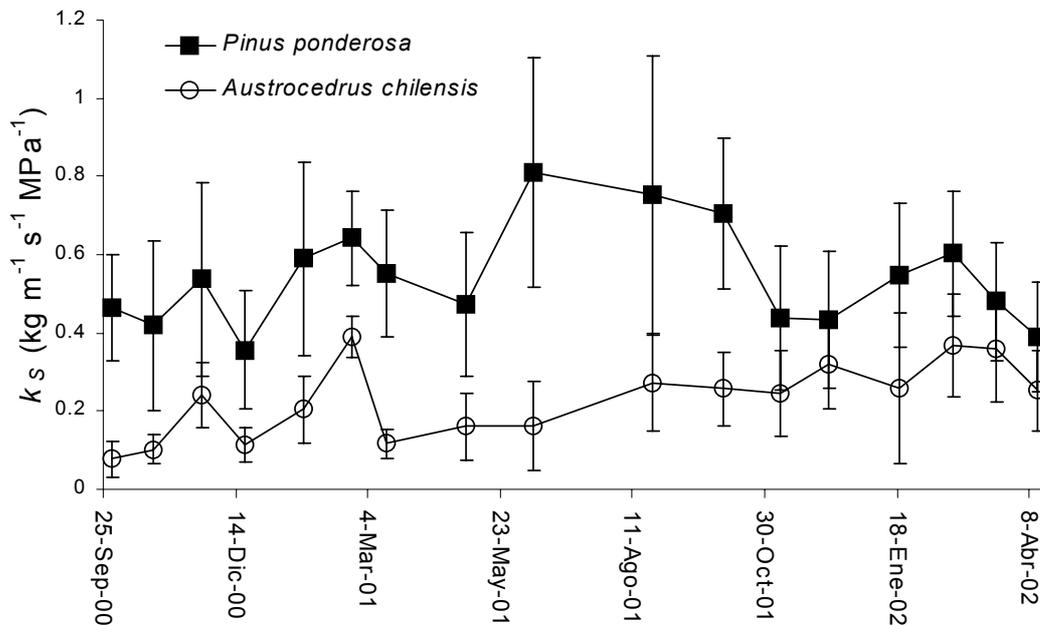
Comparando los resultados observados en ambas especies, se observa que los individuos de *A. chilensis* son capaces de mantener una mayor g_c , a igual DPV, que los individuos de *P. ponderosa* de la plantación de 1300 árboles ha^{-1} . También es posible observar una mayor dispersión de la g_c de *A. chilensis* al comparar distintos días de medición. Cabe recordar que la g_c está expresada por unidad de área foliar, por lo que

dependiendo de la cantidad de área foliar que posea el árbol, una g_c más grande puede significar o no una mayor cantidad de agua transpirada.

4.- Conductividad específica (k_s) y conductancias total (K_{planta}) y parcial ($K_{\text{raíz+tallo}}$)

La k_s medida durante un año y medio fue siempre mayor en los individuos de *P. ponderosa* que en los individuos de *A. chilensis* (Figura 5.10). Los individuos de *P. ponderosa* mostraron menores valores de k_s durante el verano (entre 0,4 y 0,6 $\text{kg MPa}^{-1} \text{m}^{-1} \text{s}^{-1}$) que durante el invierno (aproximadamente 0,8 $\text{kg MPa}^{-1} \text{m}^{-1} \text{s}^{-1}$; Figura 5.10). En cambio, no se observó el mismo patrón en *A. chilensis*. En esta última especie se observaron dos incrementos marcados de la k_s (noviembre 2000 y febrero 2001) en respuesta a dos lluvias ocurridas en los días anteriores, pero no se observó un incremento de la k_s durante el invierno. Particularmente, no se observó una disminución marcada de la k_s en ninguna de las dos especies durante el mes de febrero 2002, momento en que se midió una disminución del ψ_{pa} debida a la extrema sequía en dicho período.

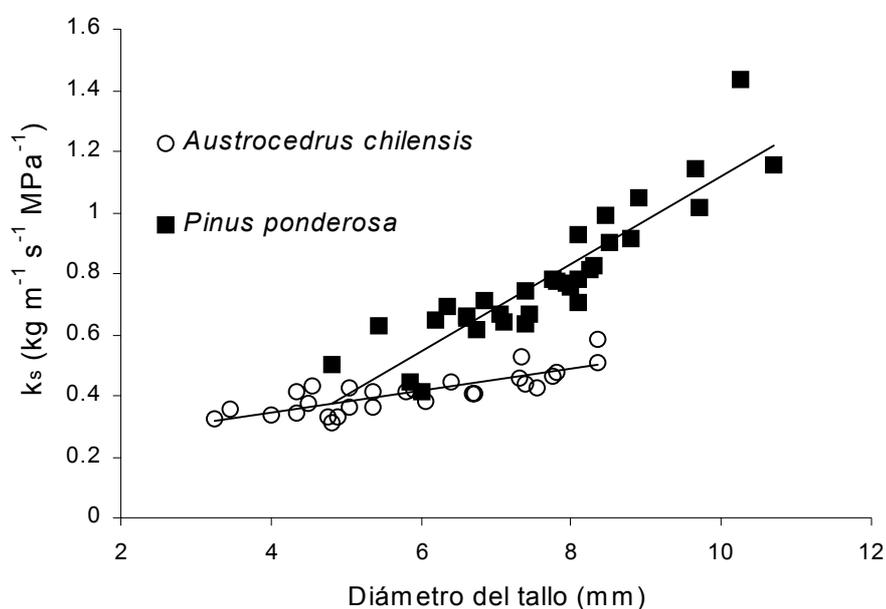
Figura 5.10.- Evolución de la conductividad hidráulica específica (k_s , $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) en ramas de *Pinus ponderosa* y *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén.



La k_s máxima de las ramas de ambas especies mostró una relación positiva con el diámetro de misma. Sin embargo, este incremento fue mayor en *P. ponderosa* que en *A. chilensis* (pendientes 1,43 y 0,36 respectivamente; Figura 5.11). La k_s promedio para todos los diámetros de tallos fue de $0,78 \pm 0,01$ (\pm D.E. de $n = 17$) $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ en *P. ponderosa* y $0,41 \pm 0,04$ (\pm D.E. de $n = 17$) $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ en *A. chilensis*.

La conductancia total (K_{planta}) de la fase líquida de los individuos de *A. chilensis* para la temporada 2000-2001 fue de aproximadamente $0,21 \text{ ml cm}^{-2} \text{min}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, mientras que para la temporada 2001-2002 fue de $0,18 \text{ ml cm}^{-2} \text{min}^{-1} \text{MPa}^{-1}$. Para esta especie, la $K_{\text{raíz+tallo}}$ fue de $0,44 \text{ ml cm}^{-2} \text{min}^{-1} \text{MPa}^{-1}$. En el caso de *P. ponderosa*, la K_{planta} promedio de la temporada 1999-2000 fue de $0,25 \text{ ml cm}^{-2} \text{min}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ y de $0,32 \text{ ml cm}^{-2} \text{min}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ para la temporada 2000-2001.

Figura 5.11.- Relación entre la conductividad hidráulica específica máxima (k_s , $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) y el diámetro del tallo (mm) en ramas de *Pinus ponderosa* y *Austrocedrus chilensis* en la Ea. Lemú Cuyén. Para *A. chilensis*, $k_s = 0,3565 (0,0502) \text{ diámetro} + 2,019 (0,3019)$; $r^2_{\text{aj.}} 0,63$; F val. 50,34; $n = 26$. Para *P. ponderosa*, $k_s = 1,4336 (0,1244) \text{ diámetro} - 3,1555 (0,9676)$; $r^2_{\text{aj.}} 0,80$; F val. 132,76; $n = 31$.



DISCUSION

En general, ambas especies mostraron un potencial de prealba relativamente alto y estable, a pesar de los cambios en la disponibilidad de agua en suelo durante la temporada primavera - estival. Dado que los valores de potencial de prealba superiores a $-1,0$ MPa manifiestan condiciones no limitantes (Grulke y Retzlaff 2001), los resultados presentados podrían significar que ambas especies son capaces de llegar a profundidades mayores a las medidas, en las que se registró una marcada disminución del contenido de agua. De esta manera pueden acceder a porciones de suelo con mayores disponibilidades de agua que las superficiales, sobre todo durante los meses de enero y febrero en los que normalmente las capas superiores del suelo están secas. Sin embargo, la mayor disminución del potencial de prealba observada en *A. chilensis* en relación al valor medido en *P. ponderosa* durante febrero del 2002 (Figura 5.1 y 5.2), insinuaría que la primera especie no puede acceder a la misma fuente de agua que *P. ponderosa*. Como se mencionó en el Capítulo 2 punto 3.2 “Flujo Radial”, si bien el contenido de agua en los primeros 140 cm de suelo no difirió con respecto a otros años, la demanda atmosférica fue mayor en los meses de enero y febrero del 2002 que el promedio histórico para dichos meses. Como se indicó en el Capítulo 2 y en el trabajo de Laclau (2003a), *A. chilensis* no poseería una raíz pivotante como sí tiene *P. ponderosa*. Esto explicaría las diferencias en el potencial de prealba entre especies en ese momento de la temporada en el que se combinaron una baja disponibilidad de agua en el suelo con una demanda atmosférica muy elevada.

En comparación con datos bibliográficos sobre *P. ponderosa*, los valores de potencial de prealba (ψ_{pa}) y mediodía (ψ_{md}) fueron muy similares a los observados en EEUU (Kolb y Stone 2000, Grulke y Retzlaff 2001), demostrando que esta especie es capaz de regular un potencial mínimo en distintos ambientes, tal como postulan Magnani et al. (2002). Las variaciones de ψ_{pa} en ambas temporadas de medición mostraron que, durante la temporada 1999-2000, el potencial fue menor que en la temporada siguiente. Esto se corresponde con los menores crecimientos (Capítulo 3) que también se registraron en la primera temporada mencionada. Esto podría deberse a la sucesión de dos años con lluvias por debajo de la media histórica (año 1998= 373 mm año^{-1} , año 1999= 623 mm año^{-1} , media de la temporada 1992-2002= 821 mm año^{-1} ; Bustos, INTA EEA Bariloche, com.

pers.). Esto podría afectar la recarga de agua del suelo en profundidades mayores a las medidas y a las que acceden los individuos de *P. ponderosa*.

Por otro lado, la disminución del ψ_{pa} durante la primavera y el otoño podría estar asociada con una disminución en el potencial osmótico de las células. En este sentido, Gyenge et al. (2005) observaron un incremento del potencial osmótico en plantines de *A. chilensis* que no fueron sometidos a estrés hídrico. Del mismo modo, se ha sugerido que existen cambios fenológicos en el potencial osmótico asociado con procesos de desarrollo de estructuras, con la fotosíntesis y/o con sequía (Anderson y Helms 1994; Abrams y Kubiske 1994, y citas en él).

En relación a la conductividad, la k_s de ambas especies se correlacionó positivamente con el diámetro de la rama, tal como fue observado en otras especies latifoliadas siempreverdes de clima mediterráneo como *Quercus ilex* L. y *Arbutus unedo* L. (Tognetti et al. 1999). El valor promedio de k_s de *P. ponderosa* ($0,71 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) fue mayor que el de *Q. ilex* y *A. unedo* ($0,59$ y $0,69 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$, respectivamente, Tognetti et al. 1999), siendo la k_s de *A. chilensis* inferior a estos ejemplos ($0,41 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$). Esto demostraría una baja capacidad de transporte de agua por parte de las ramas de esta especie patagónica en comparación con otras especies arbóreas.

Como se demostró en el experimento con ramas cortadas, la resistencia estomática en *A. chilensis* bajo condiciones de campo produjo una disminución en la máxima capacidad de fijar carbono, aún con altos valores de ψ_{pa} . De la misma manera, se observó una mayor E_fUA cuando se realizaron las mediciones de A y E bajo condiciones de campo. Esta misma relación (mayor E_fUA – menor A_{max}) se observó en otras especies de ambientes semiáridos (DeLucia y Schlesinger 1991). En relación a esto, Wilson et al. (2000) demostraron que la resistencia estomática, en respuesta a la sequía, puede llegar a conformar el 75% de todas las limitaciones que producen una merma en la fijación de carbono. Con respecto a *P. ponderosa*, un estudio realizado en individuos de esta especie en EEUU demostró que la g_s limitó la fotosíntesis a partir de valores de $0,08 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Gulke y Retzlaff 2001). Dicho valor de g_s se observó en los individuos de *P. ponderosa* de las parcelas de 350 y 500 individuos ha^{-1} cuando el potencial de la hoja fue inferior a $-1,5 \text{ MPa}$ (Figura 5.5). Por otro lado, el valor promedio del potencial hídrico al mediodía durante dos temporadas fue de $-1,5$ a $-1,6 \text{ MPa}$ (Figura 5.1). Por lo tanto, es posible asumir

que durante toda la etapa de crecimiento aéreo de la planta, es poco probable que la resistencia estomática en *P. ponderosa* limite, en forma considerable, la fijación de carbono.

Como mencionan Baldocchi et al. (1997), *Pinus banksiana* Lamb. posee una conductancia de la canopia muy baja (menor a $150 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en comparación con las g_c máximas reportadas para otras coníferas (por ejemplo, $940 \pm 300 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; en Kelliher et al. 1995). Baldocchi et al. (1997) postularon que las bajas tasas de transpiración en *P. banksiana* se deberían a un efecto crónico de la conductancia estomática (g_s) producido por la baja disponibilidad de agua en suelo o altas demandas atmosféricas (efectos de corto plazo). A esto se le sumaría un efecto de largo plazo, tal como factores biogeoquímicos que impactan sobre la conductancia de la canopia. Todos estos factores no permiten el desarrollo de bosques con altos valores de área foliar, y por lo tanto, determinan bajas tasas de transpiración. Las bajas g_s y g_c medidas a campo en *A. chilensis*, a pesar de estar en un sitio con relativamente buenas condiciones climáticas y edáficas (suelos profundos y con alta capacidad de retención hídrica), podrían indicar que esta especie evolucionó en ambientes más limitantes que los actuales, como los que postulan Baldocchi et al (1997), conduciendo a una especie altamente conservadora con serias limitaciones para aprovechar los recursos cuando éstos están disponibles (ver más adelante). De manera similar, los valores de g_c estimados en este estudio para los individuos de *P. ponderosa* de la plantación densa fueron similares, o menores, a los estimados en *P. ponderosa* creciendo en distintas zonas de EEUU. Ryan et al (2000) midieron una g_c máxima de $350 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en pinos ponderosa creciendo en el estado de Oregon, en un lugar con 360 mm de precipitación anual. Estas bajas conductancias podrían deberse a las condiciones de alta competencia intraespecífica bajo las que están creciendo, que determinan un empobrecimiento de las condiciones del sitio en relación a las de la plantación más rara. Utilizando los valores de SA y A_f de los individuos de *P. ponderosa* sin podar (Capítulo 3) y la u de los ejemplos mostrados en la Figura 2.2 (Capítulo 2) de las parcelas de 350 y 500 *P. ponderosa* ha^{-1} , es posible estimar un valor aproximado de g_c para días despejados con un DPV de entre 1,5 y 3 kPa. Para dichos valores de DPV, la g_c variaría desde 100 hasta $150 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, siendo superior a los valores de *A. chilensis* (50 a $100 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y a los de *P. ponderosa* de la plantación más densa ($30 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Esto demostraría que los

individuos de *P. ponderosa* de las parcelas ralas poseen una mayor capacidad de conducción de agua (observado en la medición de K_{planta}) que los de la plantación más densa. También es posible asumir que existe una mayor disponibilidad de agua en las condiciones de plantación más ralas, basándose en lo observado en el Capítulo 2 y 3 (u , $A_f:SA$, crecimiento) y en lo que postulan Kurpius et al. (2003). Estos autores demostraron que la gc de *P. ponderosa* medida en bosques nativos es mayor a principios de la temporada, cuando la disponibilidad del agua en el suelo es alta, disminuyendo progresivamente con la deshidratación del suelo.

Reichstein et al (2002) indican que existe una correlación muy estrecha entre la asimilación de carbono a saturación de luz y la gc . A su vez, el comportamiento de la gc durante la temporada depende de la dinámica del contenido de agua en zonas profundas del suelo y la capacidad de las especies de acceder a ella (Irvine et al. 2002, Reichstein et al. 2002). Por otro lado, tanto la conductancia de la canopia como la conductancia en fase líquida de toda la planta están positivamente relacionadas con el crecimiento anual de área basal (Pataki et al. 1998). Por ello, se torna razonable la hipótesis de que existen diferencias en la conductancia del dosel de los individuos de *P. ponderosa* creciendo a distintas densidades de plantación y que la misma está correlacionada con el mayor crecimiento de los individuos a menor densidad de plantación (Capítulo 3). Si bien los resultados anteriores podrían indicar que la principal limitante en la fijación del carbono, y por lo tanto en el crecimiento de *A. chilensis* y los pinos de la plantación más densa, se debería al control estomático, podrían sumarse otros factores como la disminución de la capacidad fotosintética y de conducción del CO_2 del mesófilo de la hoja, fotoinhibición y/o apertura de los estomas en parches que producen una disminución en la eficiencia en el uso del agua durante el período de sequía (Reichstein et al. 2002).

REFERENCIAS

Abrams MC, Kubiske ME (1994) Synchronous changes in tissue water parameters of mature foliage from well-watered and periodically droughted tree seedlings. *J. Exp. Bot.* 45: 171-177.

Anderson PD, Helms JA (1994) Tissue water relations of *Pinus ponderosa* and *Arctostaphylos patula* exposed to various levels of soil moisture depletion. *Can. J. For. Res.* 24: 1495-1502.

Baldocchi DD, Vogel CA, Hall B (1997) Seasonal variation of energy and water vapor exchange rates above and below a boreal jack pine forest canopy. *J. Geophys. Research* 102(D24): 28939-28951.

Catovsky S, Holbrook NM, Bazzaz FA (2002) Coupling whole-tree transpiration and canopy photosynthesis in coniferous and broad-leaved tree species. *Can J For Res* 32 : 295-309.

DeLucia EH, Schlesinger WH (1991) Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran Plants. *Ecology* 72: 51-58.

Donovan LA, Richards JH, Linton MJ (2003) Magnitude and mechanisms of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology* 84: 463-470.

Ewers BE, Oren R (2000) Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. *Tree Physiol* 20: 579-589.

Granier A (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann Sci for* 42: 193-200.

Granier A, Loustau D, Bréda N (2000) A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil water availability and leaf area index. *Ann. For. Sci.* 57: 758-765

Grulke NE, Retzlaff WA (2001) Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. *Tree Physiol.* 21: 275-286.

Gyenge JE, Fernández ME, Dalla Salda G, Schlichter TM (2005) Leaf and whole-plant water relations of the Patagonian conifer *Austrocedrus chilensis*: implications on its drought resistance capacity. *Ann. For. Sci.* 62: 297 – 302.

Irvine J, Law BE, Anthoni PM, Meinzer FC (2002) Water limitations to carbon exchange in old-growth and young ponderosa pine stands. *Tree Physiol.* 22: 189-196.

Irvine J, Perks P, Magnani F, Grace J (1998) The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiol.* 18: 393 – 402.

Kelliher FM, Leuning R, Raupach MR, Schulze E-D (1995) Maximum conductances for evaporation from global vegetation types. *Agric. For. Meteorol.* 73: 1-16.

Kolb TE, Stone JE (2000) Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiol.* 20:1-2.

Köstner B, Schulze E-D, Kelliher FM, Hollinger DY, Byers JN, Hunt JE, McSeveny TM, Meserth R, Weir PL (1992) Transpiration and canopy conductance in a pristine broad-leaved forest of *Nothofagus*: an analysis of xylem sap flow and eddy correlation measurements. *Oecologia* 91: 350-359.

Köstner B, Falge EM, Alsheimer M, Geyer R, Tenhunen JD (1998) Estimating tree canopy water use via xylem sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. *Ann. Sci. For.* 55: 125-139.

Kurpius MR, Panek JA, Nikolov NT, McKay M, Goldstein AH (2003) Partitioning of water flux Sierra Nevada ponderosa pine plantation. *Agric. For. Meteorol.* 117: 173-192.

Laclau P (2003a) Root biomass and carbon storage of ponderosa pine in a northwest Patagonia plantation. *For. Ecol. Manage.* 173: 353-360.

Laclau P (2003b) Biomass and carbon sequestration of ponderosa pine plantations and native cypress forests in Northwest Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 180: 317-333.

Landsberg J (1977) Some useful equations for biological studies. *Exp. Agric.* 13: 273-286.

Lo Gullo MA, Salleo S, Piaceri EC, Rosso R (1995) Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus cerris*. *Plant, Cell, Environ.* 18: 661-669.

Lusk CH, Wright I, Reich PB (2003) Photosynthetic differences contribute to competitive advantage of evergreen angiosperm trees over evergreen conifers in productive habitats. *New Phytol.* 160: 329-336.

Magnani F, Grace J, Borghetti M (2002) Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints. *Funct. Ecol.* 16: 385 – 393.

Maherali H, DeLucia EH (2001) Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia* 129: 481-491.

Maherali H, Williams BL, Paige KN, DeLucia EH (2002) Hydraulic differentiation of Ponderosa pine populations along a climate gradient is not associated with ecotypic divergence. *Funct. Ecol.* 16: 510-521.

Meinzer FC, Andrade JL, Goldstein G, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P (1997) Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant Cell. Environ.* 20: 1242-1252.

Neter J, W Wasserman (1974) *Applied Linear Statistical Models, Regression, Analysis of Variance, and Experimental Design.* R.D. Irwin Inc., Illinois, EEUU.

Pataki DE, Oren R, Phillips N (1998) Responses of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area. *J. Exp. Bot.* 49: 871-878.

Pearcy RW, Schulze E-D, Zimmermann R (1991) Chapter 8 Measurement of transpiration and leaf conductance. En: *Plant Physiological Ecology, Field methods and instrumentation*, Editores Pearcy RW, Ehleringer, Mooney HA, Rundel PW. Chapman and Hall.

Ryan MG, Bond BJ, Law BE, Hubbard RM, Woodruff D, Cienciala E, Kucera E (2000) Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia* 124: 553-560.

Reichstein M, Tenhunen JD, Rouspard O, Ourcival J-M, Rambal S, Miglietta F, Peressotti A, Pecchiari M, Tirone G, Valentini R (2002) Severe effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biol.* 8: 999-1017.

Schmidhalter U (1997) The gradient between pre-dawn rhizoplane and bulk soil matric potentials, and its relation to the pre-dawn root and leaf water potentials of four species. *Plant, Cell, Environ.* 20: 953-960.

Tognetti R, Longobucco A, Raschi A (1999) Seasonal embolism and xylem vulnerability in deciduous and evergreen Mediterranean trees influenced by proximity to a carbon dioxide spring. *Tree Physiol.* 19: 271-277.

Wilson KB, Baldocchi DD, Hanson PJ (2000) Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree species. *Tree Physiol.* 20: 787-797.

Zar JH (1996) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Int. Ed., EEUU, 662 pp. y apéndice.

CAPITULO 6.- COMPARACION DE DISTINTAS VARIABLES FISIOLÓGICAS ENTRE PROCEDENCIAS DE *Austrocedrus chilensis*

INTRODUCCIÓN

Como se mencionó en la Introducción general, la pérdida de agua puede considerarse como un costo asociado a la fijación de carbono. En los árboles, este proceso tiene especial relevancia dado que la distancia entre el agua en el suelo y las hojas puede ser muy larga. Por lo tanto, existe una relación muy estrecha entre la capacidad de transportar agua desde el suelo a la atmósfera, y la seguridad de mantener dicho sistema funcionando eficientemente ante condiciones de estrés hídrico. El tamaño de los vasos o traqueidas constituye una de las adaptaciones de los árboles que les permite sobrellevar los períodos de escasa disponibilidad de agua en el suelo. Se ha postulado que existe una relación entre el diámetro de los mismos y la capacidad de poder soportar una mayor tensión del agua sin que se interrumpa la columna de agua por ingreso de aire al sistema (“cavitación”, Linton et al. 1998, Lemoine et al. 2001). Sin embargo, algunos autores sugieren que las puntuaciones son las estructuras que están estrechamente vinculadas con la vulnerabilidad a la cavitación por sequía, mientras que el diámetro o volumen del conducto está básicamente asociado a la cavitación por frío (Sperry y Sullivan 1992, Pitterman y Sperry 2003). Por otro lado, como ya se mencionó, una menor vulnerabilidad a la cavitación estaría directamente asociada con la capacidad de resistir los períodos de sequía, y por lo tanto, podría afectar la distribución de las especies. Por ejemplo, la menor vulnerabilidad a la cavitación de la conífera *Juniperus osteosperma* (Torr.) Little con respecto a *Pinus edulis* Engelm. explicaría la presencia de la primera especie en los lugares con menor disponibilidad de agua (Linton et al. 1998). Una relación similar se encontró entre especies latifoliadas del género *Acer* (Lemoine et al. 2001). Sin embargo, no siempre se asocia la vulnerabilidad a la cavitación con la distribución de las especies. Por ejemplo, *P. ponderosa* Douglas ex Laws. ocupa lugares más secos gracias al control estomático, a pesar de tener un sistema conductivo más vulnerable que otras especies que coexisten con él en los sitios de mayor humedad (Piñol y Sala 2000), mostrando un eficiente mecanismo que le permite evitar la pérdida de agua (Zhang et al. 1997). La estrategia de cerrar los

estomas es un mecanismo eficiente para evitar la transpiración. Sin embargo, no le permitiría a las plantas disipar el calor produciéndose así un posible daño en el sistema fotosintético (Hamerlynck y Knapp 1996, Epron 1997) o conductivo (Huddle y Pallardy 1996), llevando incluso a la muerte del individuo (Kolb y Robberecht 1996). Este problema no sería muy relevante en plantas de sotobosques ya que el sombreado trae aparejado una disminución de la radiación, y por lo tanto de la temperatura. Por ejemplo, el efecto del sombreado produjo una disminución en la transpiración incrementando el potencial de prealga en plántulas de distintas especies arbóreas, sin que se viera afectada la fotosíntesis y/o el crecimiento de las mismas (Dalton y Messina 1995, Danner y Knapp 2003). Este efecto facilitador también se observó en la Patagonia, en donde la supervivencia de renovales jóvenes de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizarri bajo árboles o arbustos fue mayor, tanto en invierno como en verano, que los que estaban creciendo a cielo abierto (Gobbi y Schlichter 1998, Kitzberger et al. 2000).

Considerando una misma especie, podrían observarse diferencias dentro de la misma al comparar individuos procedentes de sitios con mayor o menor disponibilidad de agua. En este sentido, cuando la disponibilidad de agua en el suelo no fue limitante, los individuos de *Betula pendula* Roth. procedentes de zonas más secas mostraron mayor conductancia estomática que los individuos de procedencias más húmedas (Aspelmeier y Leuschner 2004). Resultados similares fueron observados en *Pinus halepensis* Miller (Tognetti et al. 1997). También se encontraron diferencias entre genotipos al comparar la vulnerabilidad a la cavitación de caña de azúcar (Neufeld et al. 1992). Comparando dos procedencias de *Pinus taeda* L., Wakamiya-Naborio et al. (1999) encontraron diferencias significativas en la conductividad hidráulica de las plantas, aunque dicha diferencia no estaba dada por diferencias de biomasa o distribución de la misma. También pudo observarse que los individuos de la especie latifoliada *Populus trichocarpa* Torr. & A. Gray provenientes de lugares con balances hídricos menos favorables presentaron una menor vulnerabilidad a la cavitación, mayor conductividad del xilema, y mayor respuesta estomática a la demanda atmosférica que los individuos procedentes de zonas más húmedas (Sparks y Black 1999). Por el contrario, no se encontraron diferencias entre procedencias de *P. ponderosa* cuando se los hizo crecer bajo las mismas condiciones de sitio (Zhang et al. 1997). Tampoco se encontraron diferencias en la conductividad específica o la

vulnerabilidad a la cavitación entre procedencias de *P. sylvestris* L. (Martínez-Vilalta y Piñol 2002). Estos ejemplos demuestran que dentro de una especie pueden encontrarse o no diferencias en algunos de los aspectos relacionados con su comportamiento hídrico al comparar procedencias o genotipos. La existencia de las mismas sería de gran importancia para explicar su distribución geográfica, predecir respuestas ante cambios climáticos o plantear estrategias de mejoramiento genético.

La hipótesis planteada en este estudio fue que existen diferencias en las características fisiológicas relacionadas con la resistencia a la sequía entre las procedencias situadas en los extremos pluviométricos de distribución de *A. chilensis*.

En base a lo expuesto, el objetivo de este capítulo fue caracterizar los siguientes atributos fisiológicos en poblaciones de sitios ubicados en extremos este – oeste de la distribución actual de *A. chilensis*: vulnerabilidad a la cavitación, resistencias hidráulicas totales y parciales, y capacidad de fijar C ante distintas condiciones ambientales. Para diferenciar factores genéticos de fenómenos asociados a plasticidad fenotípica se midieron las distintas variables en individuos juveniles de distintas procedencias creciendo en un mismo lugar. Asimismo, se realizaron algunas mediciones a campo en individuos adultos creciendo en sitios con marcadas diferencias en la pluviometría.

De la Hipótesis planteada se deducen las siguientes predicciones:

Predicción 1: Las procedencias del extremo árido (este) tienen mayores resistencias hidráulicas y menor vulnerabilidad a la cavitación que las del extremo húmedo (oeste).

Predicción 2: Las plantas del extremo árido de la distribución de *A. chilensis* tienen la capacidad de fijar más CO₂ a bajos niveles de humedad del suelo que las del extremo húmedo.

MATERIALES Y MÉTODOS

1.- Vulnerabilidad a la cavitación

Se cortaron ramas de más de un metro de longitud en 10 individuos adultos de *A. chilensis* de tres sitios distintos. Los tres sitios elegidos fueron Llao Llao (1500 mm de

precipitación anual), Meliquina (684 mm) y Alicura (400 mm). Dichos sitios fueron elegidos por estar localizados en un gradiente de precipitación, además de poseer buena accesibilidad (Tabla 6.1). Las ramas fueron colocadas en bolsas plásticas negras y rociadas con agua para evitar una mayor desecación. Las curvas de vulnerabilidad a la cavitación de los individuos de Llao Llao y Alicura se realizaron en el mes de diciembre, mientras que la de Meliquina se realizó en febrero.

Tabla 6.1.- Características climáticas de los lugares de procedencia de las semillas o ramas de *Austrocedrus chilensis* (datos provenientes de Pastorino 2000).

Sitio		Latitud S	Longitud O	Altitud (m)	Precipitación (mm año ⁻¹)
Pilcañeu	Xérico	41°13'	70°42'	1100	330
Alicura	Xérico	40°39'	71°01'	900	400
Meliquina	Inte	40°03'	71°10'	900	684
rmedio					
Catedral	Húmedo	41°08'	71°27'	850	1350
Llao Llao	Húmedo	41°03'	71°32'	800	1500

La vulnerabilidad a la cavitación inducida por desecamiento fue estimada a través de la reducción en la conductividad hidráulica de tallos en función de la presión xilemática creada por inyección de aire en una cámara de presión tipo Scholander modificada (PMS Instrument, Corvallis, Oregon, EEUU) siguiendo el procedimiento descrito por Maherali y DeLucia (2000). De cada rama cortada, se extrajo una pequeña porción de 30 cm de largo de su parte media, la cual fue descortezada quitándole también todas las pequeñas ramificaciones. Este procedimiento se realizó bajo agua para evitar embolismos. Para determinar la máxima conductividad hidráulica (k_{max}) antes de inducir la cavitación, se eliminaron los embolismos de aire haciendo circular agua filtrada por el segmento de rama a 170 kPa de presión durante una hora.

Luego de cada presurización con aire en la cámara modificada, se determinó el porcentaje de pérdida de la conductividad (PPC) como:

$$PPC = 100 ((k_{max} - k_h) / k_{max})$$

donde k_h es la conductividad hidráulica del segmento luego de cada presurización.

Se ajustó una curva sigmoidea a los valores de PPC en relación al potencial de presurización siguiendo la metodología propuesta por Pammenter y Willigen (1998):

$$PPC = 100 / (1 + \exp(a(\psi - b)))^{-1}$$

donde ψ es el valor de presión de presurización, a es una medida del grado de respuesta de la conductividad a la inyección de presión (forma de la curva) y b representa el ψ al cual se reduce la conductividad en un 50% (desplazamiento de la curva en el eje de las x).

Los parámetros obtenidos en las curvas de vulnerabilidad para cada población de *A. chilensis* se compararon mediante un test t con $\alpha = 0,05$.

2.- Resistencias totales y parciales

Se trabajó con individuos de *A. chilensis* de tres años de edad cuyos lugares de procedencia correspondieron a distintos niveles de precipitaciones (Catedral y Pilcañeu, Tabla 6.1). Estos individuos fueron cultivados en el vivero forestal del INTA EEA Bariloche a partir de semillas y proporcionados por el Grupo de Genética Forestal de dicha institución.

La resistencia hidráulica de toda la planta (R_p) y en el sistema raíz + tallo (R_{rt}) se determinó siguiendo la metodología desarrollada por Tsuda y Tyree (1997):

$$R_p = -(\Psi_{hoja} - \Psi_{suelo})/E \quad [\text{MPa cm}^2 \text{ s mmol}^{-1}]$$

$$R_{rt} = -(\Psi_{tallo} - \Psi_{suelo})/E \quad [\text{MPa cm}^2 \text{ s mmol}^{-1}]$$

donde Ψ_{hoja} es el potencial agua de la hoja, Ψ_{suelo} es el potencial agua del suelo que se obtiene midiendo el potencial de una planta colocada dentro de una bolsa plástica negra durante 12 hs, Ψ_{tallo} es el potencial agua del tallo que se mide tomando el potencial agua de una hoja que no transpira (envuelta en una bolsa plástica transparente), y E es la transpiración. Si bien Schmidhalter (1997) comprobó que las plantas equilibran su potencial agua con el de la zona más húmeda del suelo, Donovan et al (2003) sugieren que la transpiración nocturna es uno de los mecanismos que intervienen en el desequilibrio entre Ψ_{suelo} y Ψ_{hoja} en prealba. Es poco probable que esto suceda en las plantas utilizadas ya que fueron cubiertas con bolsas de nylon y se encontraban en macetas con abundante agua disponible. La transpiración de la planta entera se midió mediante la utilización de un equipo LICOR 6200 (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, EEUU) con una cámara de 1 litro de capacidad. Para la determinación del potencial agua se utilizó una cámara de presión (PMS Instrument Company, Modelo 1003, USA).

3.- Respuesta de la conductancia estomática (g_s) a la disponibilidad de agua en suelo y demanda atmosférica

Se utilizaron plantines de *A. chilensis* de tres años (altura máxima: 20 cm; diámetro a la base máximo: 5 mm) producidos en el vivero forestal de la EEA INTA Bariloche por el grupo de Genética Forestal de dicha institución. Las semillas que dieron origen a dichos plantines fueron colectadas en las localidades de Pilcañeu y Catedral (Tabla 6.1). Las plantas fueron individualmente criadas en macetas de 390 cm³.

Las mediciones se llevaron a cabo en plantines de ambas procedencias sometidos a distintas condiciones de disponibilidad de agua en el suelo. El tratamiento con alta disponibilidad de agua (“regados”) consistió en regar las macetas cada dos días hasta conseguir que el suelo de las mismas llegase a capacidad de campo. Los plantines sometidos a estrés hídrico fueron regados inicialmente hasta llegar a capacidad de campo sin recibir otros aportes de agua hasta la finalización del experimento. Quince días después del primer riego, fueron seleccionados al azar los distintos individuos que conformaron las repeticiones de los tratamientos “regados” y “sin regar”. En dichas plantas se midió simultáneamente la conductancia estomática (g_s , mol m⁻² s⁻¹), transpiración (E , mol H₂O m⁻² s⁻¹)

$^2 \text{ s}^{-1}$) y fotosíntesis neta (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Asimismo, se midió al mismo tiempo que las variables anteriores, la radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) incidente en los plantines. También se cuantificó, antes y después de cada medición en los plantines, la temperatura y humedad relativa del aire. Las mediciones fueron llevadas a cabo en tres días de la estación de crecimiento mediante un equipo LICOR 6200 (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, EEUU). En cada día de medición, se midieron las variables mencionadas con una periodicidad de una o dos horas comenzando en prealba y finalizando durante la tarde. Debido al tiempo consumido en la medición de cada individuo, sólo 12 plantines pudieron ser medidos por hora de medición sin que cambiasen excesivamente las condiciones climáticas. El primer día (29 de febrero) se midieron 8 plantas (4 “regadas” de cada procedencia); otras 12 plantas se midieron el 2 de marzo (3 “regadas” y 3 “sin regar” de cada procedencia); y otras 10 plantas fueron medidas el 13 de marzo (3 “regadas” de cada procedencia y 3 de Catedral y 1 de Pilcañeu “sin regar”). El estado hídrico de los plantines fue medido en prealba (ψ_{pa}) del día posterior a las mediciones dado el pequeño tamaño de las plantas y el número limitado de sus ramificaciones. Dicha medición se realizó con una cámara de presión (PMS Instrument, Corvallis, Oregon, EEUU). Se determinó el área foliar específica (AFE, $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$) de las ramas utilizadas en la medición con el LICOR 6200. Para ello, el área foliar de las ramas fue estimada mediante la utilización del programa Hojas (A. Verga, INTA, distribución gratuita), y posteriormente fueron secadas en estufa (70°C) hasta obtener peso constante.

Para determinar la limitación estomática impuesta al intercambio gaseoso (fotosíntesis y transpiración) cuando la radiación (PAR) fue mayor a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, se relacionaron los resultados de ambas variables obtenidos los días 2 y 13 de marzo con la g_s correspondiente en cada momento. Esto se realizó con los datos de las plantas de ambas procedencias y tratamientos de riego. El déficit de presión de vapor (DPV, kPa) durante cada medición fue estimado a partir de la temperatura y humedad relativa del aire, asumiendo que las hojas tuvieron la misma temperatura que el aire (Ewers y Oren 2000). Los modelos que describen las distintas relaciones en cada procedencia (g_s vs. potencial agua, etc.) fueron comparados por medio de tests F con un $\alpha = 0,05$ (Neter y Wasserman 1974).

4.- Capacidad fotosintética y eficiencia fotosintética en el uso del agua

Con el objetivo de determinar la capacidad fotosintética de plantines de *A. chilensis* bajo condiciones no limitantes de agua, se construyeron curvas que relacionan la fotosíntesis neta (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) con la radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Para ello, se utilizaron 4 plantines de tres años de edad por procedencia, los que fueron medidos con un equipo LICOR 6200 (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, EEUU). Las procedencias utilizadas fueron Pilcañeu y Catedral (Tabla 6.1). La PAR instantánea se fue variando mediante la utilización de media-sombras plásticas. Las ramas en las que se hicieron las mediciones de intercambio gaseoso, PAR y g_s fueron cortadas, medida su área foliar con el programa Hojas (A. Verga, distribución gratuita) y secadas en estufa (70°C) hasta llegar a un peso constante.

El modelo que se utilizó para relacionar la fotosíntesis (A) con la PAR fue una hipérbola rectangular comúnmente utilizada para relacionar estas variables (Landsberg 1977):

$$A = A_{\max} RC (PAR - PC) / \{A_{\max} + RC (PAR - CP)\}$$

donde A = asimilación de CO_2 (tasa neta fotosintética); A_{\max} = tasa máxima de asimilación; RC = rendimiento cuántico aparente (pendiente de la primera parte de la curva); PC = punto de compensación lumínica, y PAR = densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (variable independiente).

La eficiencia fotosintética instantánea en el uso del agua fue calculada como la proporción entre la cantidad de carbono fijado en la fotosíntesis y el agua perdida en la transpiración (E_fUA).

RESULTADOS

1.- Vulnerabilidad a la cavitación

Se encontraron diferencias significativas ($P < 0,05$) en la pendiente de la curva de vulnerabilidad de la población proveniente del sitio intermedio en comparación con los

otros dos sitios (húmedo y seco, Tabla 6.2, Figura 6.1). Sin embargo, la presión a la cual ocurre un 50% de pérdida de conductividad fue similar entre poblaciones ($P > 0,05$), con un valor promedio de $-2,12$ MPa (Tabla 6.2, Figura 6.1). La máxima conductividad de los tallos ($k_{max} \pm DE$) fue la misma en el sitio húmedo y el seco ($7,2 \pm 0,66$ y $7,79 \pm 0,45$ ($\pm D.E.$ de $n= 5$) $kg\ m^{-1}\ MPa^{-1}\ s^{-1}$, respectivamente) y menor ($P < 0,05$) para el sitio intermedio ($4,34 \pm 0,67$ $kg\ m^{-1}\ MPa^{-1}\ s^{-1}$; $\pm D.E.$ de $n= 5$). Las diferencias entre las plantas del sitio intermedio y los otros dos pudieron deberse a una variación real entre poblaciones o bien estar relacionadas con diferencias en el período de muestreo (Tsuda y Tyree 1997, Froux et al. 2002).

Figura 6.1. Curvas de vulnerabilidad a la cavitación medidas en individuos adultos de *A. chilensis* procedentes de tres sitios con distinta pluviometría. También se indica el modelo aplicado a todos los datos juntos, sin distinguir procedencia.

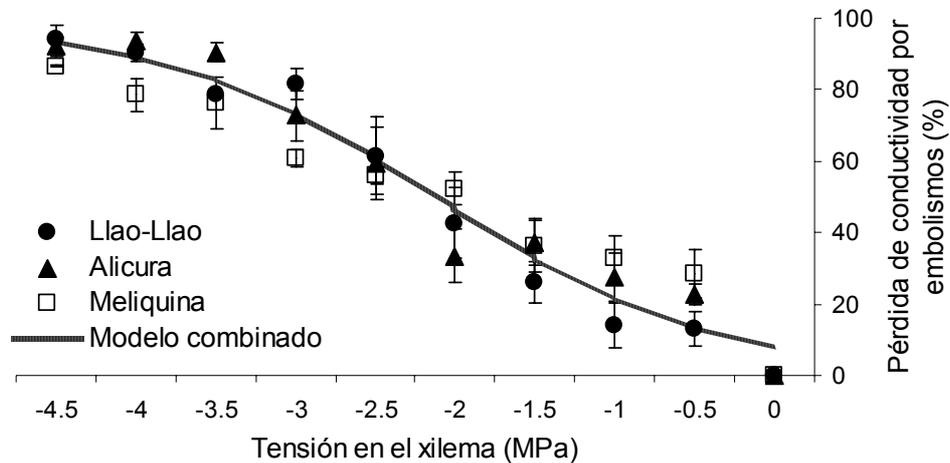


Tabla 6.2- Parámetros de las curvas de vulnerabilidad (\pm DE de $n=5$) de individuos de *A. chilensis* de tres sitios distintos: pendiente (a) e ordenada al origen (b). Conjunto se refiere al modelo que tiene en cuenta todos los valores obtenidos sin distinguir procedencias. Letras distintas representan diferencias significativas en cada columna ($\alpha=0,05$).

Sitio	Valo			R^2 aj.	r-F
	a	b (MPa)			
Húmedo	1,56 ($\pm 0,20$) a	-2,07 ($\pm 0,08$) a		0,87	215,21
Intermedio	0,83 ($\pm 0,09$) b	-2,19 ($\pm 0,11$) a		0,88	197,023
Xérico	1,18 ($\pm 0,13$) a	-2,13 ($\pm 0,10$) a		0,89	255,577
Conjunto	1,14 ($\pm 0,08$)	-2,12 ($\pm 0,06$)		0,86	593,279

2.- Resistencias totales y parciales

No se encontraron diferencias entre las dos procedencias analizadas en las resistencias parciales y totales ($P > 0,05$, Tabla 6.3). En ambas procedencias, la proporción $R_{rt} : R_p$ representó menos del 30%, indicando que la mayor parte de la resistencia de la planta se encuentra a nivel de las hojas.

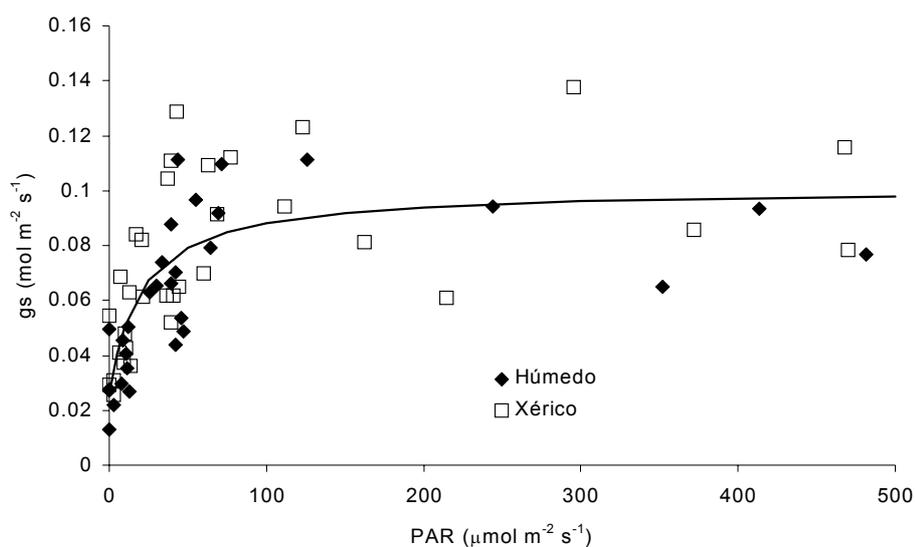
Tabla 6.3.- Resistencia total de la planta (R_p) y resistencia a través del tallo más raíz (R_{rt}) de plantines de *Austrocedrus chilensis*. Los valores representan los promedios \pm DE de $n = 4$.

Procedencias	R_p MPa cm ² s mmol ⁻¹	R_{rt}
Xérico	0,338 \pm 0,257	0,08 \pm 0,06
<u>Húmedo</u>	0,308 \pm 0,247	0,06 \pm 0,04

3.- Respuesta de la conductancia estomática (g_s) a la disponibilidad de agua en suelo y demanda atmosférica

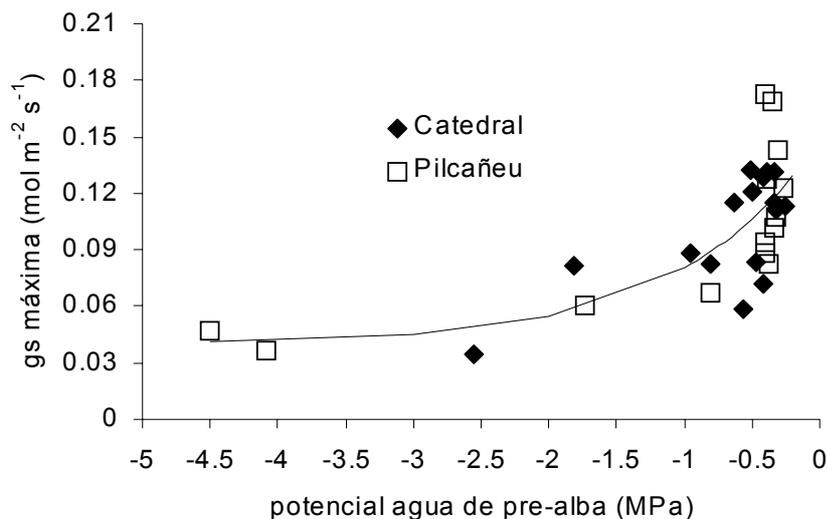
La conductancia estomática (g_s) de las plantas “regadas” de ambas procedencias se incrementó linealmente con valores de PAR $< 50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 6.2), valor a partir del cual permaneció constante. No se encontraron diferencias estadísticas entre procedencias ($P > 0,05$).

Figura 6.2.- Respuesta de la conductancia estomática (g_s , mol m⁻² s⁻¹) al incremento en la radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de dos procedencias situadas en los extremos de pluviometría del área de distribución de *Austrocedrus chilensis*. La línea indica el modelo agrupando todos los datos.



Por otro lado, la máxima g_s a saturación de luz se relacionó exponencialmente con el potencial agua de prealba (ψ_{pa} , Figura 6.3). Este comportamiento también fue muy similar entre ambas procedencias (no se encontraron diferencias significativas entre ambas, $P > 0,05$). La g_s máxima se redujo abruptamente cuando el ψ_{pa} cambió desde 0 a $-0,8$ MPa, mientras que con valores inferiores de ψ_{pa} , la reducción de la g_s fue mucho menor, manteniéndose relativamente constante en torno a valores mínimos de $0,04 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Un patrón similar fue observado en los valores de E_fUA en relación al ψ_{pa} (datos no mostrados), indicando una gran reducción en la eficiencia fotosintética en el uso del agua cuando el ψ_{pa} cae por debajo de -1 MPa.

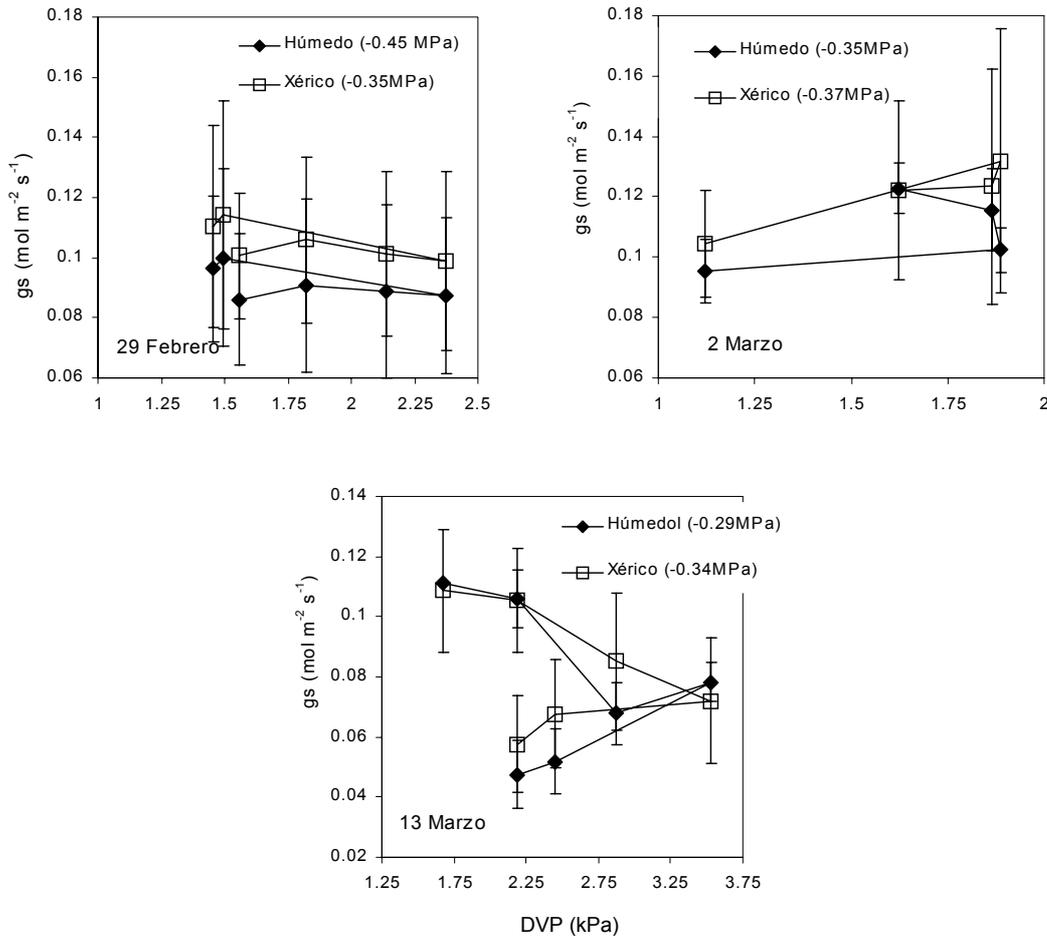
Figura 6.3.- Relación entre la conductancia estomática a saturación de luz (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y el potencial agua de prealba (-MPa) de dos procedencias situadas en los extremos de pluviometría del área de distribución de *Austrocedrus chilensis*. La línea representa el modelo con todos los datos.



En la Figura 6.4 se muestra el patrón diario de g_s en plantas “regadas” en relación al DPV durante tres días (29 de febrero, 2 y 13 de marzo) cuando el valor de PAR es mayor a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A principios de la mañana, los valores de g_s estuvieron alrededor de $0,11 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En los dos primeros días de medición, la g_s de los individuos fue relativamente estable, en concordancia con los valores relativamente bajos de DPV medidos (Figura 6.4). A pesar de ello, el 29 de febrero se aprecia una disminución de la g_s cuando el DPV subió a

más de 1,5 kPa. Durante el tercer día (13 de marzo, Figura 6.4), el DPV alcanzó valores muy altos, con un máximo de 3,5 kPa. En relación con ello, la g_s decreció hasta un valor de $0,05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la tarde (menor valor en la Figura 6.4). En ningún momento se detectaron diferencias significativas entre procedencias ($P > 0,05$).

Figura 6.4.- Relación entre el déficit de presión de vapor (DPV, kPa) y la conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de plantas sin estrés hídrico (“regadas”) de dos procedencias y en tres días de medición. Entre paréntesis, luego de la procedencia, se indica el valor de potencial de prealba.

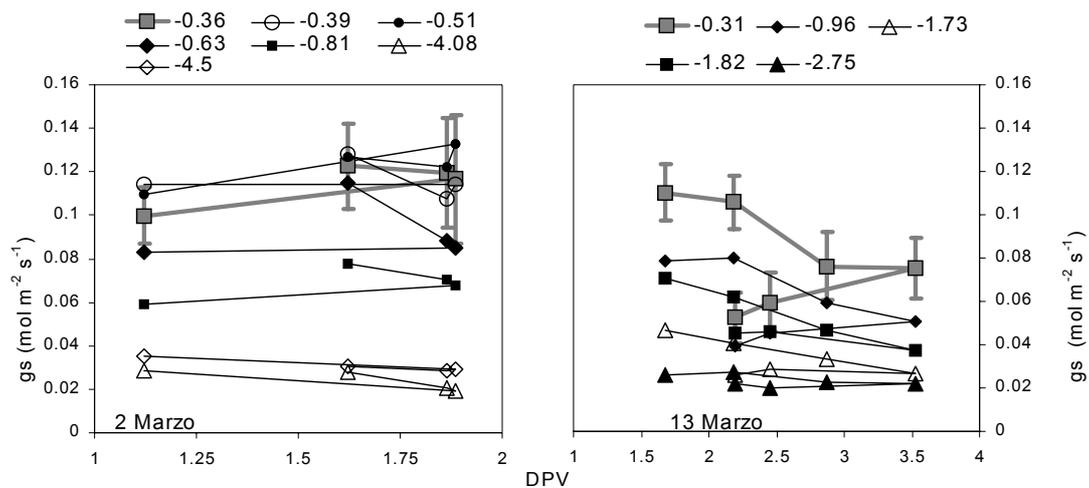


El patrón diario de g_s de las plantas sometidas a estrés hídrico durante los días 2 y 13 de marzo se muestra en la Figura 6.5. La g_s de estas plantas respondió al DPV de manera similar a las plantas “regadas”, aunque la magnitud de la respuesta dependió del potencial de prealba de la planta (ψ_{pa}). Las plantas con bajos valores de ψ_{pa} ($< -2,0 \text{ MPa}$) mostraron muy bajos valores de g_s , independientemente del valor de DPV.

Lamentablemente, dado que la selección de plantas fue aleatoria, solamente se midieron

dos plantas provenientes del sitio xérico con valores altos de estrés ($\psi_{pa} < -4.0$ MPa, Figura 6.5). Esto es así ya que, si bien todas las plantas del tratamiento “sin regar” estuvieron bajo las mismas condiciones, el potencial agua de las mismas difirió marcadamente entre plantas (algunas presentaron valores muy bajos de potencial de prealba, mientras que otras, presentaron valores relativamente altos). La variabilidad observada es común en experimentos en macetas ya que el consumo de agua depende del tamaño del individuo, la distribución de raíces, del agua en la maceta y la capacidad intrínseca de utilización del agua de cada planta.

Figura 6.5.- Relación entre el déficit de presión de vapor (DPV, kPa) y la conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de plantas con distinto grado de estrés hídrico (cada serie de datos representa el potencial de prealba expresado en MPa) correspondientes a dos procedencias de *A. chilensis* (símbolos llenos = sitio húmedo, símbolos vacíos = sitio xérico). Las mediciones fueron realizadas en dos días. En gris se muestra el promedio de los valores de g_s de las plantas regadas mostradas en la Figura 6.4.



4.- Capacidad fotosintética y eficiencia fotosintética en el uso del agua

Las plantas regadas de ambas procedencias mostraron similares valores de fotosíntesis en relación a la radiación (test F, $P < 0,05$; Tabla 6.4). Los valores máximos de asimilación de CO_2 fueron de aproximadamente $5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, con un punto de compensación (PC) promedio de $10 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El rendimiento cuántico aparente (RC) fue de aproximadamente $0,02 \text{ mol C mol fotones}^{-1}$ en ambas procedencias.

El AFE fue similar entre procedencias, con valores de $9,85 \pm 1,34$ y $9,36 \pm 1,76 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ para los plantines procedentes del lugar húmedo y xérico, respectivamente (\pm D.E. de $n=10$).

Tabla 6.4.- Parámetros (\pm E.E. de n=24, 26 y 50 para las procedencias Húmedo, Xérico y el Modelo general, respectivamente) del modelo ajustado a la respuesta de la fotosíntesis a la radiación (Landsberg 1977) en dos procedencias (sitios húmedo y xérico) de *Austrocedrus chilensis*.

	Húmedo	Xérico	Modelo general
A_{\max}	4,89 (\pm 0,61)	5,31 (\pm 0,61)	5,07 (\pm 0,43)
RC	0,018 (\pm 0,007)	0,028 (\pm 0,012)	0,023 (\pm 0,007)
PC	16,6 (\pm 23,5)	7,2 (\pm 18,9)	10,46 (\pm 15,19)

A_{\max} = tasa máxima de asimilación; RC= rendimiento cuántico aparente (pendiente de la primera parte de la curva) y PC= punto de compensación lumínica.

La reducción de la g_s implicó también, una reducción en el intercambio gaseoso de los plantines de *A. chilensis*. En este sentido, se observó una relación lineal entre la fotosíntesis a saturación de luz ($PAR > 500 \mu\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la g_s (Figura 6.6) que no difirió entre procedencias (test F, $P > 0,05$). En general, se observó una tasa neta positiva de fijación de carbono aún a bajos valores de g_s (aproximadamente $0,03 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). También se observó una relación lineal entre la transpiración y la g_s , siendo dicha relación similar entre procedencias (test F, $P > 0,05$).

Figura 6.6.- Relación entre la fotosíntesis (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a saturación de luz ($PAR > 500 \mu\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en plantines de *A. chilensis* de dos procedencias.

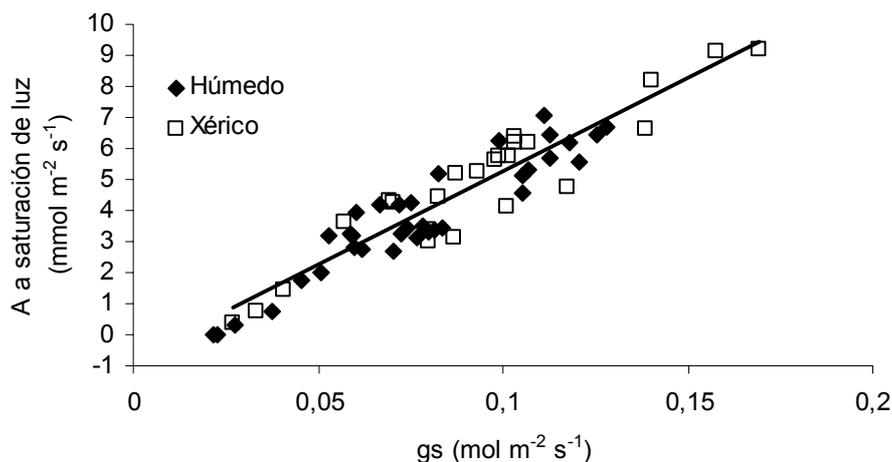
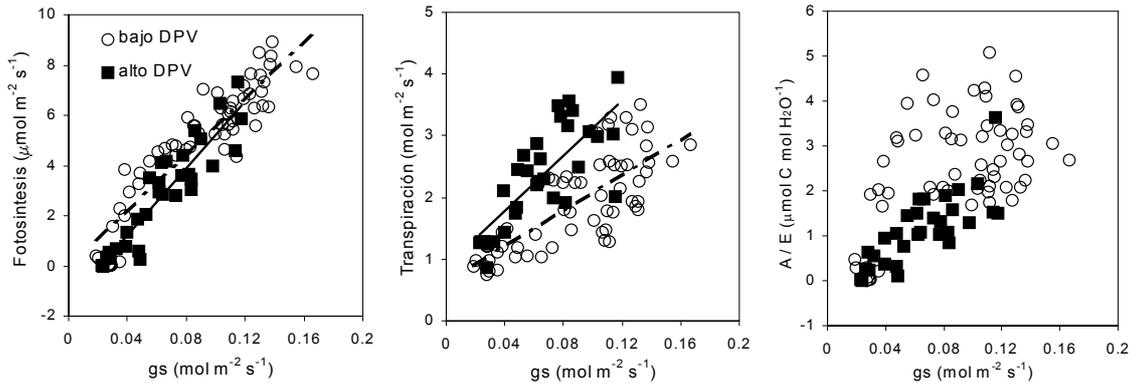
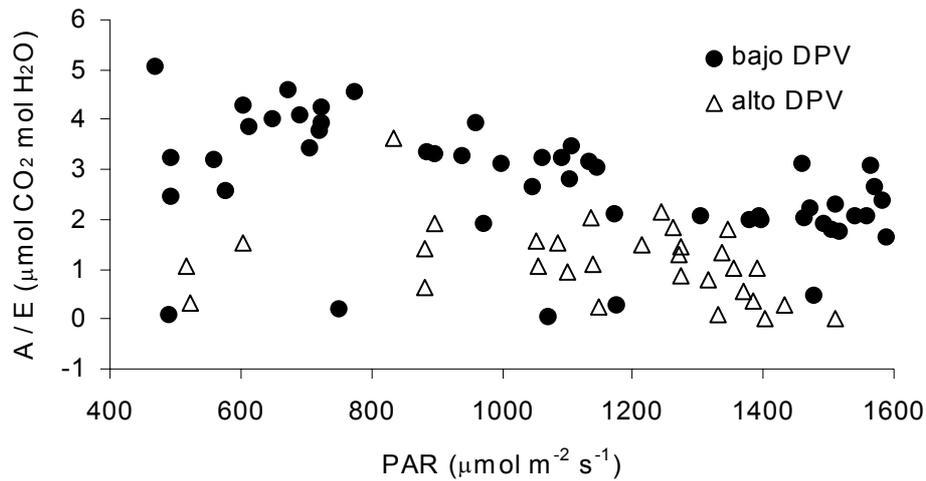


Figura 6.7.- Fotosíntesis ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiración foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y eficiencia fotosintética instantánea en el uso del agua ($E_f\text{UA}$, $\mu\text{mol H}_2\text{O mol C}$) en relación con la conductancia estomática (g_s), de plantines de *Austrocedrus chilensis* (datos agrupados de ambas procedencias), en dos días de medición. Bajo DPV= corresponde al día 2 de marzo, mayor valor de DPV = 2 kPa. Alto DPV = corresponde al 13 de marzo, mayor valor de DPV = 3,5 kPa.



Dado que no se encontraron diferencias significativas entre procedencias en la relación fotosíntesis y transpiración versus g_s , se agruparon los datos obtenidos de ambas procedencias para comparar los días con distintos valores de DPV. Tanto la fotosíntesis como la transpiración foliar cambiaron en los días con distinto DPV ($P < 0,001$, Figura 6.7). Generalmente, a similares valores de g_s , la fotosíntesis fue menor y la transpiración mayor en días con mayor DPV. De acuerdo con dicha observación, el cociente $E_f\text{UA}$ fue mayor en los días con menor DPV (Figuras 6.7 y 6.8). Sin embargo, a bajos valores de $g_{s_{\text{max}}}$ (i.e. cuando las plantas estuvieron sometidas a altos valores de estrés hídrico, $g_s = 0,03 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), $E_f\text{UA}$ es independiente de la demanda atmosférica. Asimismo, los valores de $E_f\text{UA}$ son mayores en el rango de PAR de entre 500 a 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 6.8)

Figura 6.8.- Eficiencia fotosintética instantánea en el uso del agua (E_fUA , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$) en relación con la radiación fotosintéticamente activa (PAR), de plantines de *Austrocedrus chilensis* (datos agrupados de ambas procedencias), en dos días de medición. Bajo DPV = corresponde al 2 de marzo, mayor valor de DPV = 2 kPa. Alto DPV = corresponde al 13 de marzo, mayor valor de DPV = 3,5 kPa.



DISCUSIÓN

Los resultados encontrados en este estudio contradicen la hipótesis que postula diferencias entre poblaciones de *A. chilensis* procedentes de lugares húmedos y xéricos. Por el contrario, los mismos indican que las distintas procedencias tienen similares respuestas fisiológicas ante el estrés hídrico cuando crecen bajo condiciones similares. Estos resultados también son consistentes con la escasa variabilidad genética existente entre poblaciones de *A. chilensis* (Pastorino 2000). La ausencia de diferencias entre procedencias de lugares con distintas deficiencias hídricas han sido previamente descritos para otras especies de coníferas como por ejemplo, *Pinus pinaster* Ait. (Fernández et al. 2000) y *P. ponderosa* (Zhang et al. 1997; Maherali y DeLucia 2000, 2002). Sin embargo, en el caso de *P. ponderosa* en EEUU, se encontraron algunas diferencias fisiológicas entre procedencias, pero sin estar correlacionadas con la pluviometría del lugar (Maherali y DeLucia 2000, 2002). En este sentido, es posible que exista alguna población de *A. chilensis* que presente una respuesta diferente al estrés hídrico. Por lo tanto, es importante incrementar el número de poblaciones estudiadas para poder estimar el impacto de futuros cambios en la

climatología, o desarrollar un programa de mejoramiento genético que contemple aspectos productivos y de resistencia a la sequía.

La resistencia hidráulica total (R_p) de los plantines de *A. chilensis* fue mayor que la R_p de la especie latifoliada riparia *Acer saccharinum* L. ($0,018 \text{ MPa cm}^2 \text{ s mmol}^{-1}$, Tsuda y Tyree 1997). También fue mayor a la de distintas procedencias de *P. halepensis* (Tognetti et al. 1997). Sin embargo, en *A. chilensis* se observó una menor proporción de R_{rt} con respecto a R_p que la encontrada en *A. saccharinum* (aproximadamente 80%; Tsuda y Tyree 1997) indicando que la mayor resistencia se encuentra en la porción distal de la planta. La R_p (calculada a partir de los valores de conductancia del Capítulo 5) de adultos de *A. chilensis* ($1,4 \cdot 10^{-4}$ y $1,7 \cdot 10^{-4} \text{ MPa cm}^2 \text{ s mmol}^{-1}$) fue mayor que la medida en individuos de *P. ponderosa* creciendo en el mismo lugar ($1,2 \cdot 10^{-4}$ y $9,4 \cdot 10^{-5} \text{ MPa cm}^2 \text{ s mmol}^{-1}$, Capítulo 5) o *P. ponderosa* en EEUU ($6,1 \cdot 10^{-5} \text{ MPa cm}^2 \text{ s mmol}^{-1}$, Kolb y Stone 2000). La R_p de ambas especies fue incluso mayor que la de algunas especies mediterráneas de Europa, cuyas R_p varían entre $2,9 \cdot 10^{-5}$ a $4 \cdot 10^{-4} \text{ MPa cm}^2 \text{ s mmol}^{-1}$, Martínez-Vilalta et al. 2002) o de bosques templados de Japón ($1,2 \cdot 10^{-5}$ a $2,2 \cdot 10^{-5} \text{ MPa cm}^2 \text{ s mmol}^{-1}$; Saito et al. 2003). A pesar de su gran resistencia hidráulica, la vulnerabilidad a la cavitación de *A. chilensis* es mayor que la reportada para *P. ponderosa* y otras especies de *Pinus* (Maherali y DeLucia 2000, Piñol y Sala 2000, Martínez-Vilalta y Piñol 2002) y también mayor que la de otras especies mediterráneas, exceptuando la latifoliada *Quercus ilex* (Martínez-Vilalta et al. 2002). Esta última especie fue catalogada como una especie evitadora de la sequía (Fotelli et al. 2000), compartiendo con *A. chilensis* la característica de poseer un fuerte control estomático de la transpiración y una alta vulnerabilidad a la cavitación. La vulnerabilidad a la cavitación de *A. chilensis* también es mayor a la medida en las cupresáceas *Cupressus sempervirens* L. (50% de pérdida de conductividad a $-4,8 \text{ MPa}$; Froux et al. 2002), *Juniperus osteosperma* (50% de pérdida de conductividad a $-6,6 \text{ MPa}$; Linton et al. 1998) o *J. monosperma* (Engelm.) Sarg. (50% de pérdida de conductividad a aproximadamente -12 MPa ; Pockman y Sperry 2000), siendo todas especies cupresáceas de clima mediterráneo como el ciprés de la cordillera. Los resultados de la presente Tesis indican que, tanto en plantines como en adultos, la mayor proporción de R_p se encuentra localizada en las ramificaciones menores y en las hojas.

Los resultados obtenidos a partir de las mediciones en plantines de *A. chilensis* muestran que dichos individuos poseen características fisiológicas que los asemejan a especies tolerantes a la sombra. Por ejemplo, la conductancia estomática alcanza máximos valores a niveles de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de PAR, cuando otras especies más heliófilas alcanzan dichos valores con mayores niveles de radiación (280 a $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Leverenz 1995, LeRoux et al. 1999). Esto sería ventajoso para el individuo ya que la A_{max} no estaría limitada con dichos valores de g_s (Figura 6.6), observándose esta relación en plantas adaptadas a la sombra (siempre que no existan otros factores que intervengan en la inducción fotosintética, Kaiser y Kappen 2000). Sumado a ello, el punto de compensación de luz es comparativamente bajo ($10,5$ para *A. chilensis* en comparación con 15 , 16 , 23 y $19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la latifoliada *Q. macrocarpa* Michx., o las coníferas *P. ponderosa*, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, y *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg., respectivamente; Bond et al. 1999; Danner y Knapp 2003). Además, la A_{max} (tasa máxima de asimilación) fue similar a la de *T. heterophylla* (una especie tolerante a la sombra, Bond 1999). Sin embargo, otros parámetros fotosintéticos de *A. chilensis* no serían propicios para el crecimiento en ambientes sombreados, los cuales serían necesarios en las primeras etapas del desarrollo de esta especie (Kitzberger et al. 2000). Por ejemplo, los juveniles de *A. chilensis* poseen bajos valores de rendimiento cuántico aparente ($0,02$ en comparación con $0,052$; $0,046$; $0,039$ y $0,034$ para *P. ponderosa*, *P. menziesii*, *T. heterophylla* y *Q. macrocarpa*, respectivamente; Bond et al. 1999, Danner y Knapp 2003). Asimismo, la eficiencia instantánea en el uso de la luz fue menor tanto a bajos como a altos niveles de radiación, lo que indicaría que con valores intermedios de luz, el “costo hídrico” sería proporcionalmente menor que con valores de luz extremos.

Por otro lado, la relación entre la conductancia estomática y el potencial agua de prealba fue similar a la descrita para *P. taeda*, una especie subtropical que crece en lugares húmedos (Wakamiya-Noborio et al. 1999). Esta especie cierra sus estomas cuando el ψ_{suelo} alcanza valores cercanos a -0.6 MPa (Wakamiya-Noborio et al. 1999). Sin embargo, las bajas tasas de fijación de C, aunque positivas, a bajos valores de potencial agua son similares a las observadas en especies de *Cedrus*, *Quercus* y *P. ponderosa* (Epron 1997, Fotelli et al. 2000, Zhang et al. 1997, respectivamente). Basado en estas comparaciones, y de acuerdo con la hipótesis de Kitzberger (1994), la estrategia de los

individuos juveniles de *A. chilensis* para sobrevivir el estrés hídrico consistiría en mantener condiciones favorables de agua durante el período de sequía manteniendo valores relativamente altos de potencial agua por medio del cierre estomático. Este comportamiento es consistente con el cierre estomático verificado, aún en plantas regadas, cuando el DPV alcanzó valores de aproximadamente 2 kPa, los cuales no son demasiado altos considerando las condiciones climáticas imperantes en la Patagonia durante la primavera y el verano. La misma estrategia fue encontrada en *Q. ilex* L., el cual cierra sus estomas a altos valores de potencial de prealba en comparación con otras especies de *Quercus* que poseen características de especies tolerantes a la sequía (Fotelli et al. 2000). Sin embargo, la extrapolación de los resultados de esta tesis a lo que puede ocurrir bajo condiciones de campo debe ser tomado con precaución. Por ejemplo, los valores umbrales de cierre estomático también están influenciados por el tipo de sustrato en que crecen las plantas (Hacke et al 2000). En el caso particular de este estudio, es posible que la respuesta fisiológica de plantines en macetas difiera a la de plantas creciendo en el campo por los distintos volúmenes de suelo que pueden explorar. Zhang et al. (1997) postulan que los mecanismos de evitación de la sequía a través de un fuerte control estomático en *P. ponderosa* son más importantes para la supervivencia y crecimiento de esta especie en ambientes áridos y semiáridos que la eficiencia en el uso del agua. Sin embargo, esta estrategia conservativa puede ser desventajosa cuando la transpiración actúa como un mecanismo de transferencia de calor desde el tallo y/o hojas al aire (para mayor información ver Kolb y Robberecht 1996). Por ejemplo, la combinación de alta radiación y temperatura alteró de manera importante el sistema fotosintético II en robles (Hamerlynck y Knapp 1996) y cedros (Epron, 1997). Huddle y Pallardy (1996) demostraron que cuando se calienta la base del cuello de plantines, éstos responden disminuyendo la conductancia estomática. Un efecto de facilitación por sombreado relacionado con esto fue observado en individuos de *Quercus* sp., en donde los que estaban creciendo a la sombra y con baja disponibilidad de agua en el suelo, evidenciaron una mayor tasa de fotosíntesis y una mayor supervivencia que aquellos situados a pleno sol (Davis et al. 1999, Danner y Knapp 2003). Debido a esto, es posible que la sombra producida por las plantas nodrizas sea la responsable de incrementar la supervivencia de los plantines de ciprés de la cordillera a campo debido al menor recalentamiento y/o fotoinhibición de las pequeñas plantas que se

ven obligadas a cerrar sus estomas con valores relativamente bajos de DPV. De acuerdo con esto, la supervivencia de plantines a cielo abierto fue nula aún cuando los mismos fueron regados (Kitzberger et al 2000), indicando que el agua en el suelo no fue la limitante para su supervivencia.

Los resultados presentados en este trabajo indican que no hay diferencias fisiológicas entre poblaciones situadas en extremos pluviométricos, en concordancia con los resultados de baja diversidad genética. Esto hace que cuando plantines de distintas procedencias se encuentran bajo condiciones similares, manifiesten un comportamiento similar de evitación de la sequía ante una pequeña disminución en el agua del suelo, y /o demandas evaporativas relativamente altas, aún cuando la disponibilidad de agua en suelo sea alta. Esta respuesta es incompatible con un sistema eficiente de disipación de calor mediante la transpiración. Sumado a ello, ciertas características fotosintéticas indican que son capaces de tolerar la sombra, pero al mismo tiempo, posee otras características que indicarían que niveles intermedios de radiación serían los óptimos para su crecimiento durante etapas tempranas de su desarrollo.

REFERENCIAS

Aspelmeier S, Leuschner C (2004) Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula*): leaf water status and carbon gain. *Tree Physiol.* 24: 517-528.

Bond BJ, Farnsworth BT, Coulombe RA, Winner WE (1999) Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia* 120: 183-192.

Dalton CT, Messina MG (1995) Water relations and growth of loblolly pine seedlings planted under a shelterwood and in a clear-cut. *Tree Physiol.* 15: 19-26.

Danner BT y Knapp AK (2003) Abiotic constraints on the establishment of *Quercus* seedlings in grassland. *Global Change Biol.* 9: 266-275.

Davis MA, Wrage KJ, Reich PB, Tjoelker MG, Schaeffer T, Muermann C (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecol.* 145: 341-350.

Donovan LA, Richards JH, Linton MJ (2003) Magnitude and mechanisms of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology* 84: 463-470.

Epron D (1997) Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem II in seedlings of cedar (*Cedrus atlantica* and *C. libani*). *Journal of Experimental Botany* 48: 1835-1841.

Ewers BE, Oren R (2000) Analysis of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. *Tree Physiol.* 20: 579-589.

Fernández M, Gil L, Pardos JA (2000) Effects of water supply on gas exchange in *Pinus pinaster* Ait. Provenances during their first growing season. *Ann. For. Sci.* 57: 9-16.

Fotelli MN, Radoglou KM, Constantinidou H-IA (2000) Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiol.* 20: 1065-1075.

Froux F, Huc R, Ducrey M, Dreyer E (2002) Xylem hydraulic efficiency versus vulnerability in seedlings of four contrasting Mediterranean tree species (*Cedrus atlantica*, *Cupressus sempervirens*, *Pinus halepensis* and *Pinus nigra*). *Ann. For. Sci.* 59: 409-418.

Gobbi M, Schlichter T (1998) Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *For. Ecol. Manage.* 111: 137-146.

Hacke UG, Sperry, BE, Ewers BE, Ellsworth DS, Schäfer KVR, Oren R (2000) Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* 124: 495-505.

Hamerlynck E, Knapp AK (1996) Photosynthetic and stomatal responses to high temperature and light in two oaks at the western limit of their range. *Tree Physiol.* 16: 557-565.

Huddle JA, Pallardy SG (1996) Effects of soil and stem base heating on survival, resprouting and gas exchange of *Acer* and *Quercus* seedlings. *Tree Physiol.* 16: 583-589.

Kaiser H, Kappen L (2000) *In situ* observation of stomatal movements and gas exchange of *Aegopodium podagraria* L. in the understorey. *J. Exp. Bot.* 51: 1741-1749.

Kitzberger T (1994) Fire regime variation along a northern Patagonian forest-steppe gradient: stand and landscape responses. Dissertation. Department of Geography, University of Colorado, Colorado, USA.

Kitzberger T, Steinaker DF, Veblen TT (2000) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914-1924.

Kolb PF, Robberecht R (1996) High temperature and drought stress effects on survival of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiol.* 16: 665-672.

Kolb TE, Stone JE (2000) Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiol.* 20:1-2.

Landsberg J (1977) Some useful equations for biological studies. *Experimental Agriculture* 13: 273-286.

Lemoine D, Peltier J-P, Marigo G (2001) Comparative studies of the water relations and the hydraulic characteristics in *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* and *A. opalus* trees under soil water contrasted conditions. *Ann. For. Sci.* 58: 723-731.

Leverenz JW (1995) Shade shoot structure of conifers and the photosynthetic response to light at two CO₂ partial pressures. *Func. Ecol.* 9:413-421.

Le Roux X, Grand S, Dreyer E, Daudet F-A (1999) Parameterization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiol.* 19: 481-492.

Linton MJ, Sperry JS, Williams DG (1998) Limits to water transport in *Juniperus osteosperma* and *Pinus edulis*: implications for drought tolerance and regulation of transpiration. *Func. Ecol.* 12: 906-911.

Maherali H, DeLucia EH (2000) Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting environments. *Tree Physiol.* 20: 859-867.

Maherali H, DeLucia EH (2002) Hydraulic differentiation of Ponderosa pine populations along a climate gradient is not associated with ecotypic divergence. *Funct. Ecol.* 16: 510-521.

Martínez-Vilalta J, Piñol J (2002) Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *For. Ecol. Manage.* 161: 247-256.

Martínez-Vilalta J, Prat E, Oliveras I, Piñol J (2002) Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133 :19-29.

Neter J, Wasserman W (1974) Applied linear statistical models. Regression, analysis of variance and experimental design. R.D. Irwin Inc. Illinois, USA.

Neufeld HS, Grantz DA, Meinzer FC, Goldstein G, Crisosto GM, Crisosto C (1992) Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiol.* 100: 1020-1028.

Pammenter NW, Willigen CV (1998) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiol.* 18:589-593.

Pastorino MJ (2000) Genetic variation and reproduction system of *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Florin et Boutelje, a cypress endemic to the Andean-Patagonian Forest. Tesis Doctoral, Cuvillier Verlag, Göttingen, Alemania. 165 pp.

Piñol J, Sala A (2000) Ecological implications of xylem cavitation for several *Pinaceae* in the Pacific Northern USA. *Funct. Ecol.* 14: 538 – 545.

Pitterman J, Sperry J (2003) Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers. *Tree Physiol.* 23: 907-914.

Pockman WT, Sperry JS (2000) Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *Am. J. Botany* 87: 1287-1299.

Saito T, Tanaka T, Tanabe H, Matsumoto Y, Morikawa Y (2003) Variations in transpiration rate and leaf cell turgor maintenance in saplings of deciduous broad-leaved trees species common in cool temperate forest in Japan. *Tree Physiol.* 23: 59-66.

Schmidhalter U (1997) The gradient between pre-dawn rhizoplane and bulk soil matric potentials, and its relation to the pre-dawn root and leaf water potentials of four species. *Plant, Cell, Environ.* 20: 953-960.

Sparks JP, Black RA (1999) Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. *Tree Physiol.* 19: 453-459.

Sperry JS, Sullivan JEM (1992) Xylem Embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiol.* 100: 605-613.

Tognetti R, Michelozzi M, Giovannelli A (1997) Geographical variation in water relations, hydraulic architecture and terpene composition of Aleppo pine seedlings from Italian provenances. *Tree Physiol.* 17: 241-250.

Tsuda M, Tyree MT (1997) Whole-plant hydraulic resistance and vulnerability segmentation in *Acer saccharinum*. *Tree Physiol.* 17: 351 – 357.

Tognetti R, Michelozzi M, Giovannelli A (1997) Geographical variation in water relations, hydraulic architecture and terpene composition of Aleppo pine seedlings from Italian provenances. *Tree Physiol.* 17: 241-250.

Wakamiya-Noborio I, Heilman JL, Newton RJ, Messina MG (1999) Diurnal changes in water conduction in loblolly pine (*Pinus taeda*) and Virginia pine (*P. virginiana*) during soil dehydration. *Tree Physiol.* 19: 575-581.

Zhang JW, Feng Z, Cregg BM, Schumann CM (1997) Carbon isotopic composition, gas exchange, and growth of three populations of ponderosa pine differing in drought tolerance. *Tree Physiol.* 17: 461-466.

CAPÍTULO 7.- DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

En la Introducción General se plantearon dos hipótesis que enmarcaron esta tesis:

- 1) *Pinus ponderosa* hace un mayor uso del agua en el N.O. de la Patagonia que *Austrocedrus chilensis* aunque ambas especies poseen una eficiencia similar en el uso del agua.
- 2) El Ciprés de la Cordillera posee características fisiológicas típicas de especies tolerantes a la sequía y dicha capacidad difiere entre distintas procedencias.

Estas hipótesis generales fueron complementadas con otras particulares, así como también con la formulación de predicciones asociadas a las hipótesis. Las hipótesis particulares planteadas fueron que ambas especies arbóreas muestran una relación directa entre el crecimiento, la disponibilidad de agua en el suelo y la demanda evaporativa (Capítulos 3 y 5). En el caso de *P. ponderosa*, también se postuló que tanto la cantidad de agua transpirada como el crecimiento, se modifican en relación a la poda (Capítulo 2 y 3).

Se formularon las siguientes predicciones que se pusieron a prueba en los distintos Capítulos:

Predicción 1: El consumo individual de agua de *P. ponderosa* es mayor que el de *A. chilensis*.

Predicción 2: El consumo de agua por unidad de terreno es mayor en los sistemas forestados con *P. ponderosa* que en el pastizal.

Predicción 3: El consumo de agua de individuos de *P. ponderosa* disminuye al incrementarse la densidad de plantación.

Predicción 4: El consumo de agua de individuos y rodales de *P. ponderosa* depende linealmente del área foliar.

Predicción 5: Ambas especies crecen durante la primavera y parte del verano cuando la disponibilidad de agua en el suelo es alta.

Predicción 6: El crecimiento individual de *P. ponderosa* es menor a mayores que a menores densidades de plantación.

Predicción 7: en los árboles de *P. ponderosa* sometidos a poda se observa un menor crecimiento en DAP, mayor incremento de A_f , y ninguna interferencia en el crecimiento en altura en relación a los árboles sin podas.

Predicción 8: Ambas especies tienen valores similares de eficiencia en el uso del agua, considerada a ésta en relación a la productividad aérea.

Predicción 9: *Austrocedrus chilensis* posee mayores limitantes al intercambio gaseoso, y por ende a la transpiración, que *P. ponderosa* por tener mayores resistencias hidráulicas y de la fase de vapor en los distintos componentes de la planta.

Predicción 10: Las procedencias del extremo árido (este) de *A. chilensis* tienen mayores resistencias hidráulicas y menor vulnerabilidad a la cavitación que las del extremo húmedo (oeste),.

Predicción 11: Las plantas del extremo árido de la distribución de *A. chilensis* tienen más capacidad de fijar CO_2 a bajos niveles de humedad del suelo que las del extremo húmedo.

Estas predicciones se pueden dividir en aquellas que realizan comparaciones entre especies o sistemas (Predicciones 1, 2, 5, 8 y 9), las que se ocupan de predecir respuestas de los individuos de *P. ponderosa* a distintas variables (Predicciones 3, 4, 6 y 7) y las referentes exclusivamente a *A. chilensis* (Predicciones 10 y 11).

En este estudio se comparó, en primer término, el consumo de agua de los sistemas con presencia de árboles de *Pinus ponderosa* y *Austrocedrus chilensis* con el de los pastizales circundantes mediante el análisis de balances hídricos. Estos balances hídricos se desarrollaron teniendo en cuenta las precipitaciones, el almacenaje de agua en suelo y las pérdidas de agua por percolación profunda durante el período primavera-comienzos del otoño. Los resultados indicaron que los sistemas forestados consumen más agua que los pastizales (de un 8 a un 26%

más según la especie y densidad de plantación). Estos resultados son relativamente similares a lo estimado en Australia mediante un modelo basado en distintos estudios realizados en un amplio rango geográfico, en donde se calculó que, en promedio, los bosques evapotranspiran un 33% más del total medido en los pastizales (Vertessy y Bessard 1999).

Por otro lado, si se comparan los resultados de los balances hídricos realizados en el marco de este estudio con los de la medición del flujo de savia de los árboles, se concluye que la primera metodología puede subestimar la transpiración del componente arbóreo. Si bien esta metodología puede ser útil para determinar el consumo de agua de los pastizales, los resultados de la medición de flujo de savia y potencial de prealba en los árboles evidenciaron que los mismos pueden acceder a una fuente de agua por debajo del perfil de suelo medido (1,4 metros). Diversos estudios han mostrado que *A. chilensis* no posee una raíz pivotante, y que la mayor densidad de raíces no supera los 1,3 metros de profundidad (Gobbi 2000, Laclau 2003b). Por otro lado, Laclau (2003a) y observaciones personales muestran que individuos de *P. ponderosa* creciendo en el N.O. de la Patagonia pueden acceder a mayores profundidades. Esta información coincide con las observaciones realizadas en *P. ponderosa* creciendo en su lugar de origen (EEUU, Oliver y Ryker 1990). Otra indicación de que *P. ponderosa* accede a una mayor profundidad de suelo que *A. chilensis* estaría dada por el potencial de agua en prealba (ψ_{pa}). El descenso del ψ_{pa} en *A. chilensis* observado en una temporada extremadamente seca (febrero del 2002, Figura 5.2, Capítulo 5), evidenciaría que no accede a una fuente de agua similar a la que accedieron los individuos de *P. ponderosa* (Figura 5.1B). Es necesario destacar que en el resto de las fechas medidas, ambas especies mostraron altos valores de potencial agua de prealba lo que no permite asegurar que estén tomando agua de fuentes distintas. Estos resultados indicarían que las **Predicciones 1 y 2** (i.e. un mayor consumo de agua de las plantaciones de pino que la vegetación nativa de la Patagonia) son correctas, ya que en caso de haber una subestimación del consumo de agua, ésta solo se estaría produciendo en las estimaciones para pino ponderosa.

También se observó que, en el caso de los individuos de *P. ponderosa*, la transpiración individual o a nivel de rodal se relaciona de manera muy estrecha con el área foliar (**Predicción 4**). Esta relación es importante para poder predecir el consumo de agua de un rodal sometido a prácticas silvícolas ya que el área foliar puede modificarse mediante podas y/o raleos. Sin embargo, sería importante determinar el efecto de la disminución del área foliar en el crecimiento y la transpiración bajo distintas condiciones climáticas o tipos de suelo, para así poder proporcionar pautas de manejo de las plantaciones según el objetivo deseado (control de las pérdidas de agua, aumento de la interceptación de la radiación, etc.).

En cuanto al efecto de la densidad de plantación sobre la transpiración a nivel de árbol, se observó que ésta influye fuertemente en la tasa de pérdida de agua de *P. ponderosa*, verificándose así la **Predicción 3**. Una primera aproximación de la cantidad de agua que transpira un árbol se realiza midiendo la densidad de flujo de savia (u) en la parte más externa del tronco (1 ó 2 cm externos) multiplicada por el área total de xilema activo (SA). Un valor más realista se obtiene al determinar la variación de la u en todo el radio del SA. En el caso de *A. chilensis*, no se verificó un cambio radial de la u . Por el contrario, se observó una mayor variación entre individuos de *P. ponderosa*. Los resultados muestran que existiría un sinergismo entre el bajo contenido de agua en el suelo y la alta demanda atmosférica que induciría a un incremento en las diferencias de u entre la parte externa e interna del xilema activo en esta última especie. Esto significa que las mayores diferencias entre individuos se observarían sólo a finales del verano, y por lo tanto, la estimación de la transpiración individual a partir de la medición del flujo de savia en la parte más externa del xilema activo no sobreestimaría excesivamente la transpiración real durante la mayor parte de la temporada de crecimiento. En cuanto al total de agua transpirada, no se encontraron diferencias en la proporción de SA con respecto al diámetro a la altura del pecho (DAP) bajo ninguna densidad de plantación, aunque sí se verificó una menor u en los árboles de *P. ponderosa* de la plantación más densa. Por este motivo, a igual DAP, los pinos creciendo a mayor densidad de plantación

consumieron menores cantidades de agua. En el caso de *A. chilensis*, sería necesario estimar el efecto sobre la transpiración de distintos grados de competencia en situaciones de alto y bajo contenido de agua en el suelo.

Numerosos autores (e.g. Maherali y DeLucia 2001, Phillips et al. 2003) observaron una disminución de la u en relación a la cantidad de agua disponible para las plantas en el suelo, relación que, en el caso de *P. ponderosa*, no fue observada en este trabajo. Esto demostraría que los individuos de *P. ponderosa* en el lugar de estudio acceden a una fuente estable de agua durante toda la temporada. Sin embargo, la u de los árboles creciendo a una densidad de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ fue menor que la medida en árboles creciendo a menores densidades. Esto pone en evidencia que en la mayor densidad de plantación ocurrió una mayor competencia intraespecífica por el agua. Otra evidencia que apoya dicha conclusión es el menor contenido de agua en el suelo observado a finales de verano en la plantación más densa (50 mm en relación a los 150 mm medida en las plantaciones ralas). Las menores u promedio y tasas de crecimiento observadas en los árboles de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹ están de acuerdo con la hipótesis de limitación hidráulica propuesta por Ryan y Yoder (1997). La misma indica que el incremento de la resistencia hidráulica dado por la distancia entre las hojas y raíces en árboles maduros limita la fijación de carbono en la fotosíntesis a través del cierre estomático. La limitación estomática es menor en los árboles jóvenes dado su menor tamaño. Esta disminución en la fijación de carbono implica menores tasas de crecimiento en árboles grandes, lo cual promueve la formación de leño tardío. Este, a su vez, es menos permeable que el leño temprano. A la vez, los árboles que crecen en lugares con mayores limitantes hídricas, independientemente de su tamaño, limitan su fijación de carbono por cierre estomático disminuyendo también la cantidad de leño temprano, y por ende, la conductividad del leño. Si bien los individuos de *P. ponderosa* medidos tienen edades muy similares (menos de tres años de diferencia producto de las reposiciones por fallas de plantación), las distintas densidades implican una mayor o menor competencia por agua (tal como se discutió en el capítulo 2), y distintas conductancias a la pérdida de vapor de agua (capítulo 5). Esto explicaría las

diferencias en la densidad de flujo de savia entre los árboles creciendo a baja densidad (350 y 500 *P. ponderosa* ha⁻¹) en comparación con los árboles de la plantación de 1300 *P. ponderosa* ha⁻¹. En esta última condición, las diferencias en tamaño tienen como consecuencia que los árboles suprimidos no reciban radiación directa durante la mayor parte del día en la misma magnitud que los árboles dominantes. La menor radiación implica una menor tasa fotosintética, y por lo tanto, menores tasas de crecimiento. Siguiendo los argumentos propuestos por Ryan y Yoder (1997), esto llevaría a una mayor producción de leño tardío en los individuos suprimidos que en los dominantes, y por lo tanto, mayores resistencias hidráulicas. Esta hipótesis debería ser puesta a prueba con estudios futuros.

El mayor crecimiento aéreo en ambas especies (sin contar estructuras reproductivas) durante la temporada cálida (primavera a otoño) se observó durante la primavera y principios del verano. Este comportamiento está parcialmente de acuerdo con la **Predicción 5**, la cual se basó en las observaciones realizadas por Jobbágy et al. 2002. Estos autores indicaron que el período de crecimiento de las plantas en la región del N.O. de la Patagonia se encuentra principalmente restringido por la temperatura y humedad del suelo. Sin embargo, los pinos y cipreses también crecieron cuando la disponibilidad de agua en los primeros 140 cm de suelo fue muy baja. Si bien en este estudio los mayores crecimientos se detectaron en primavera-verano, existe información que demostraría que el crecimiento de las especies arbóreas estudiadas puede darse también en el invierno. Gobbi y Schlichter (1998) reportaron que *A. chilensis* puede crecer en invierno, cuando las temperaturas no son limitantes. De manera similar, Kurpius et al (2003) demostraron que los individuos de *P. ponderosa* en EEUU no se encuentran en dormancia durante el invierno. Es por ello que deberían desarrollarse futuras investigaciones para determinar las temperaturas umbrales para la fotosíntesis, y el uso y distribución del C fijado en relación con la temperatura en las especies estudiadas.

En concordancia con la **Predicción 6**, los individuos de *P. ponderosa* de las parcelas más ralas mostraron un mayor crecimiento que los individuos de la plantación densa. A su vez, el crecimiento anual de estos últimos fue similar al de los individuos de *A. chilensis* creciendo de manera relativamente aislada (i.e. con baja competencia). Esto demuestra que, con valores de DAP similares y creciendo en un mismo sitio con bajos niveles de competencia, los individuos de *P. ponderosa* poseen el doble de la capacidad de producir madera que los individuos de *A. chilensis*. En ambos casos, se debería estudiar el momento a partir del cual los niveles de competencia producen una disminución en el crecimiento anual y así poder determinar umbrales de intervención con el objetivo de no perder la productividad de los rodales. Un posible indicador podría ser la densidad de flujo de savia, la cual sí descendió en situaciones de alta competencia (es decir, cuando el crecimiento también se vio restringido), mientras que el potencial agua de prealba (un típico indicador de estrés hídrico) no varió entre tratamientos.

En relación al efecto de la poda sobre el crecimiento en DAP, A_f y altura de los pinos, la **Predicción 7** fue confirmada sólo en forma parcial. De acuerdo con la misma, el crecimiento en altura de los individuos de *P. ponderosa* podados no difirió significativamente con respecto a los que no se podaron. En cambio, las plantas podadas disminuyeron su crecimiento en DAP solamente en la primera temporada posterior a la poda en las parcelas de 500 pinos ha^{-1} , mientras que en el resto de las temporadas y en la densidad más baja, no se verificó una depresión del crecimiento en relación a la poda. Esto podría estar mostrando que existe una interacción entre la poda y la densidad de plantación que interferiría negativamente en la productividad de los árboles durante un período relativamente corto y sólo en situaciones de menor disponibilidad relativa de recursos. Tampoco se verificó un mayor crecimiento en A_f de los árboles podados, aunque se observó en estos árboles un mayor incremento en la relación $A_f:SA$. Esto sólo fue estudiado en la densidad de 500 pinos ha^{-1} , por lo que debería estudiarse si existe alguna interacción entre la respuesta a la poda en la producción de A_f y la densidad de plantación en plantaciones con mayor cantidad de individuos.

La eficiencia en el uso del agua (EUA), medida como la producción de biomasa aérea en relación al consumo de agua, fue similar entre las especies arbóreas estudiadas (**Predicción 8**). Sin embargo, se observó que los individuos de *P. ponderosa* incrementan su EUA cuando aumenta el DAP, mientras que no se observó dicho patrón en *A. chilensis*. De manera similar, las parcelas con mayor DAP promedio fueron más eficientes en el uso del agua que las de menor DAP promedio, lo que se tradujo en una menor EUA a mayores densidades de plantación. Aquí puede aparecer una aparente contradicción ya que para un mismo DAP individual, los árboles de la plantación más densa tendieron a ser más eficientes en el uso del agua que los de las plantaciones más ralas. Sin embargo, dado que la EUA aumenta al aumentar el DAP, al comparar dos plantaciones de edad similar, las parcelas de menor densidad resultaron ser las más eficientes. Esto es así porque éstas tenían individuos de mayor DAP debido a sus mayores tasas de crecimiento. Estos resultados indican que, comparando plantaciones coetáneas, la EUA en relación a la producción de biomasa aérea a nivel de rodal aumenta en las situaciones de mayor disponibilidad (relativa, en este caso) de recursos y tamaño de los individuos, lo cual concuerda con lo publicado por Grulke y Retzlaff (2001) y McDowell et al. (2002).

En cuanto a las características fisiológicas estudiadas, ambas especies mostraron ser capaces de mantener un ψ_{pa} relativamente alto y estable durante toda la temporada de medición, a excepción de la disminución en el ψ_{pa} de *A. chilensis* en febrero del 2002. La estabilidad en el ψ_{pa} podría ser el resultado de dos mecanismos distintos: 1) la planta accede a una fuente de agua (por ejemplo, agua en profundidad) durante toda la temporada, o 2) bien hace un uso conservativo de la misma. De acuerdo a los resultados encontrados, ésta segunda estrategia sería la que desarrolla *A. chilensis*. En este sentido, al cerrar tempranamente sus estomas a lo largo del día, restringiendo su transpiración e impidiendo que descienda el potencial agua de las hojas, esta especie lograría alcanzar altos potenciales de equilibrio en prealba. Por el contrario, *P. ponderosa*

poseería una estrategia más derrochadora de agua, facilitada por un acceso a recursos hídricos en profundidad que le permite transpirar mayores cantidades de agua sin que descienda demasiado el potencial de prealba. Estos resultados indicarían que el potencial de prealba no es el mejor indicador del estado hídrico de la planta, ya que, debido a que la misma se equilibra con la porción del suelo con mayor disponibilidad de agua (aún cuando gran parte del sistema radical esté en contacto con zonas secas), dicho parámetro fisiológico solo representa la situación más favorable a la cual la planta puede estar sujeta (Schmidhalter 1997). Pero, a medida que el día progresa, dicha situación se puede tornar más o menos favorable sin que esto se vea reflejado en el potencial de prealba.

Por otro lado, al comparar la conductancia del árbol a la pérdida de vapor (gc), se observó que la misma fue mayor en los individuos de *A. chilensis* que en los *P. ponderosa* de la plantación de 1300 árboles ha^{-1} . De la misma manera, se estimó que la gc de los pinos de las parcelas ralas fue mayor que la de los individuos de *A. chilensis*. Esta observación estuvo estrechamente relacionada con los resultados de productividad. En concordancia con esto, Pataki et al. (1998) postulan que la productividad está estrechamente vinculada con la conductancia del dosel. Asimismo, la conductancia estomática (gs), la conductividad específica de las ramas (ks), y las conductancias total y parciales en fase líquida (K_{planta} y $K_{raíz-tallo}$) de *A. chilensis* resultaron menores que en los individuos de pino ponderosa creciendo a 350 y 500 árboles ha^{-1} . Por lo tanto, la **Predicción 9** (i.e. mayores resistencias en el caso de *A. chilensis*) fue confirmada sólo para los casos en los que los pinos crecen libres de competencia.

Considerando aspectos fisiológicos de *A. chilensis* relacionados con su capacidad de resistir la sequía, no se observaron diferencias entre procedencias en la vulnerabilidad a la cavitación, en las resistencias hidráulicas totales y parciales, en la conductancia estomática ni en los parámetros fotosintéticos. Por lo tanto, tanto la **Predicción 10** (i.e. diferencias entre procedencias en resistencias hidráulicas) como la **Predicción 11** (i.e. diferencias entre procedencias en la capacidad de fijar C) no se cumplieron, rechazándose la hipótesis que

postulaba que los orígenes de zonas más secas tendrían mayores resistencias a la sequía que los de sitios húmedos. Estos resultados también son consistentes con la escasa variabilidad genética existente entre poblaciones de *A. chilensis* (Pastorino 2000). Este tipo de resultados ha sido previamente encontrado para otra especie de conífera (*Pinus pinaster* Ait., Fernández et al. 2000). Asimismo, los resultados de *A. chilensis* coinciden parcialmente con los encontrados en *P. ponderosa* en EEUU, donde se observó que en general no hubo diferencias entre procedencias, y cuando las hubo, éstas no estuvieron correlacionadas con la pluviometría del lugar (Maherali y DeLucia 2000, 2002). Estos autores proponen que la similaridad genética y fisiológica entre poblaciones se debió a la alta mortalidad de individuos producto de las glaciaciones. Por lo tanto, es posible que exista alguna población de *A. chilensis* ubicada en un lugar intermedio en cuanto a la disponibilidad de agua, que presente una respuesta diferente al estrés hídrico.

Por otro lado, los individuos juveniles de *A. chilensis* mostraron algunas características fotosintéticas de plantas de sombra, lo cual es de esperarse dada su necesidad de una planta que actúe como nodriza durante las primeras etapas de vida. A la vez, estos mismos individuos cerraron sus estomas a valores relativamente bajos de déficit de presión de vapor (~ 2 kPa), aún con abundante agua en el perfil de suelo. Este cierre estomático es útil para evitar la pérdida de agua por transpiración pero a la vez, conlleva un alto riesgo de fotoinhibición y/o recalentamiento de la planta si ésta está creciendo bajo altos niveles de radiación. Kolb y Robberecht (1996) determinaron que la supervivencia de juveniles de *P. ponderosa* estuvo correlacionada con la g_s y la transpiración. Estos autores sugieren que estas características les permitieron a los individuos sobrevivientes transferir el calor desde el tallo y/o las hojas a la atmósfera. Esto podría explicar, al menos en parte, la mencionada necesidad de una nodriza para los individuos juveniles de *A. chilensis*.

La ausencia de diferencias fisiológicas entre procedencias observada en *A. chilensis* junto con la baja diferenciación genética de las poblaciones (Pastorino 2000), sugieren que la principal estrategia que tiene esta especie para resistir distintos niveles de sequía a lo largo del gradiente pluviométrico consistiría en tener una alta plasticidad fenotípica. Esta característica le permitiría cambiar, entre otras variables, la proporción entre el área foliar y

el tejido conductivo (o proporción de “Huber”). La disminución en dicha proporción contribuiría a incrementar la conductividad foliar específica (k_l) de los individuos, y así, evitar la disminución del potencial agua de las hojas a valores que pongan en peligro su sistema conductivo. Maherali et al. (2002) arribaron a esta misma conclusión cuando compararon poblaciones de *P. ponderosa* situadas en lugares con distinta precipitación (< 250 mm anuales y 1500 m.s.n.m., en contraste con > 450mm y > 1800 m.s.n.m.). Esta misma estrategia, i.e. incrementar la k_l , se observó en plantines de *Acer pensylvanicum* creciendo en claros de bosques (Maherali et al. 1997). Es posible que el cambio de la relación área foliar:tejido conductivo (relación de Huber), sumado a la disminución del área foliar específica (Letourneau et al., 2004), podrían ser las estrategias que permiten a los individuos juveniles de *A. chilensis* superar su nodriza y sobrevivir a altos niveles de radiación. Esta hipótesis debería ser puesta a prueba en investigaciones futuras.

Las curvas que relacionan la fijación de carbono con la radiación pusieron en evidencia que los individuos de *A. chilensis* poseen la potencialidad de fijar similares o mayores cantidades de C que *P. ponderosa*. Estos resultados se obtuvieron en ramas cortadas, es decir, eliminando las resistencias hidráulicas a nivel de raíz (tal como lo mencionan Hacke et al. 2000), de tallo y aquellas en la inserción de las ramas en el tronco (por ejemplo, Schulte y Brooks 2003). Esta mayor tasa fotosintética en *A. chilensis* se correspondió con una mayor g_s y dado que ambas especies poseen una concentración similar de N en hojas verdes (aproximadamente 11 g kg^{-1} , de Carey et al. 1998 para *P. ponderosa* en EEUU; y Buamscha et al. 1998 para *A. chilensis*), se esperaría una tasa similar de fijación de carbono (ver Reich et al. 1997) para niveles similares de g_s . Es posible que parte de la limitación estomática observada en *A. chilensis* a campo se vea reducida en ambientes con bajas demandas atmosféricas, lo que le permitiría a estas plantas permanecer con los estomas abiertos por más tiempo a lo largo del día y de la temporada de crecimiento. Esto posiblemente se traduciría en una mayor productividad.

Por otro lado, se observó una estrecha relación entre los valores de k_s medidos en condiciones de campo y la conductividad predicha por las curvas de vulnerabilidad a la cavitación, considerando los valores de potencial agua medidos en las hojas. Bajo condiciones de campo, el potencial agua de las hojas al mediodía de adultos de *A. chilensis* fue de -1 a $-1,5$ MPa (Capítulo 5). Con dichos valores de potencial agua, se estimó que las pérdidas en la capacidad de conducir agua (o el incremento en la cavitación), según la fórmula desarrollada en ramas de los individuos de Meliquina, fue del 27 al 36%. Por otro lado, utilizando la fórmula de la Figura 5.11 para un diámetro de ramas como el de las utilizadas para construir la curva de vulnerabilidad a la cavitación (promedio $2,7 \pm 0,2$ cm), se estimó que la k_s de dichas ramas bajo condiciones de campo sería un $34 \pm 18\%$ de la k_s obtenida luego de la perfusión (i.e de la k_s máxima). Esto significa que bajo las condiciones normales del período estival en el N.O. de la Patagonia, las ramas de *A. chilensis* al mediodía tendrían cavitado aproximadamente un 30% del sistema conductivo de las ramas. Es importante destacar que dichos valores de potencial agua al mediodía (Capítulo 5) coinciden con el valor de pérdida de turgencia de las células, y que dicho valor no difirió entre procedencias de *A. chilensis* (Gyenge et al. 2005). Según Cochard et al. (2002), el valor de potencial agua al cual la célula pierde la turgencia es el punto límite a partir del cual los estomas comienzan a cerrarse, que en el caso de *A. chilensis* se corresponde con $\sim 30\%$ de cavitación del xilema. El valor de potencial agua al cual las células de *P. ponderosa* pierden turgencia es de aproximadamente $-2,2$ MPa (Anderson y Helms 1994, Maherali y DeLucia 2000), valor inferior al potencial agua medido al mediodía en los individuos de Meliquina. En este sentido, el cierre estomático en esta especie es máximo cuando el valor de potencial de la hoja es aproximadamente -2 MPa (Figura 5.5). Dado que, según las mediciones realizadas por diversos autores (Maherali y DeLucia 2000, Piñol y Sala 2000, y Stout y Sala 2003) a valores de -2 MPa se produciría una reducción del $26,9 \pm 6,8\%$ en la conductividad de las ramas, el cierre estomático aparentemente se produce en esta especie en respuesta a una pérdida de conductividad del xilema más que a la pérdida de turgencia de las células. Por otro lado, dichos niveles de pérdida de la conductividad a los -2 MPa permitirían explicar, al menos en parte, las diferencias en k_s medidas en verano en relación con el invierno (Figura 5.10).

En el Capítulo 1, se mencionó que las especies vegetales que sobreviven los períodos de sequía pueden clasificarse en tolerantes y evitadoras. Los resultados de esta tesis más el conocimiento previo sobre la fisiología de *A. chilensis* y *P. ponderosa*, se puede concluir que ambas especies tienen características típicas de especies evitadoras de la sequía (alta vulnerabilidad a la cavitación, alto potencial agua al cual pierden turgencia las células, y por sobretodo, un control estomático estricto de la transpiración). En el caso de *A. chilensis*, esta estrategia limita seriamente su capacidad de fijación de C, a pesar de tener un aparato fotosintético con una alta capacidad para ello, lo cual se traduce en bajas productividades. En contraposición, *A. chilensis* también tiene características de especies tolerantes a la sequía (por ejemplo, sistema radical somero), a pesar de no poseer estrategias que le permitan soportar bajos potenciales hídricos. Esta característica podría también estar influyendo en la menor productividad de la conífera nativa.

Cambio climático y posible influencia en la productividad de *A. chilensis* y *P. ponderosa*.

Como se mencionó en la Introducción (Capítulo 1), Timmermann et al. (1999) concluyeron que como resultado del cambio climático global: a) se observaría un incremento de la frecuencia de situaciones similares a períodos Niño, b) existiría una fuerte variación interanual de las precipitaciones sobreimpuesta al cambio en la media, y c) dicha variación interanual sería muy sesgada, con fuertes y frecuentes eventos tipo la Niña (en relación al estado Niño). Estos resultados permitirían predecir que en el futuro los veranos en el N.O. de la Patagonia podrían ser más secos y calurosos, lo que implicaría un posible incremento en la mortalidad de individuos de *A. chilensis*, tanto adultos como plántulas (Villalba y Veblen 1998).

Si bien no es fácil predecir qué puede suceder con los bosques de *A. chilensis* y *P. ponderosa* en el N.O. de la Patagonia en base a los resultados obtenidos en esta tesis, sí es posible hipotetizar sobre algunos cambios que se puedan producir en el futuro analizando el efecto de la sequía excepcional producida en el verano de 1998/1999 y en menor medida, en 1999/2000. En dichos períodos extremadamente secos, se observó una disminución del crecimiento aéreo en ambas especies (Figura 3.3, Capítulo 3). Asimismo, para el mismo período, Bran et al. (2001) reportaron que el 41,75% de la superficie con bosque de coihue (*Nothofagus dombeyi*) presentó algún grado de mortalidad, siendo las áreas orientales de su distribución (i.e. en las que coexiste con el ciprés), las más afectadas. Con la desaparición de estos individuos de coihue se abrirían claros en donde se favorecería la regeneración de coihues y cipreses (Veblen et al. 1995). Por lo tanto, si bien el crecimiento aéreo de los cipreses se ve afectado por períodos de extrema sequía, es de esperarse que ante un incremento de la demanda atmosférica producto del cambio climático global, se incremente la mortalidad de los individuos de *N. dombeyi* favoreciendo el reemplazo por individuos de *A. chilensis*. De esta manera, podrían verse favorecidas en forma relativa las poblaciones más occidentales del ciprés.

Además de los cambios de temperatura y humedad relativa del aire, se espera un incremento en la concentración atmosférica del dióxido de carbono ([CO₂]). En este marco, Nowak et al. (2004) realizaron una revisión de 16 experimentos en donde se enriqueció el aire con CO₂ (experimentos tipo FACE). En base a esta revisión dichos autores concluyeron que los pastizales comprendidos entre los 350 y 500 mm de precipitación anual mostrarían un incremento en su productividad aérea en respuesta al aumento de la [CO₂]. Esto se produciría por el incremento en la eficiencia instantánea en el uso del agua (fotosíntesis / transpiración). En el caso de bosques templados, si bien se ha observado un incremento en la productividad aérea y neta en relación a la [CO₂], la magnitud de la respuesta depende de la edad del bosque y la precipitación del lugar. Por lo tanto, es posible que la productividad de los bosques de ciprés se mantenga en el tiempo, aunque se esperaría un desplazamiento de las poblaciones actuales de *A. chilensis* hacia el oeste. De manera contraria, la permanencia de esta especie hacia el extremo este de su actual distribución, dependerá de los regímenes de fuego y del impacto antrópico y la capacidad de regeneración bajo las nuevas condiciones climáticas.

Si bien el horizonte futuro para *A. chilensis* no parece ser demasiado bueno, al menos para sus poblaciones más marginales del extremo este, es posible que el impacto del cambio climático sobre las plantaciones de *P. ponderosa* no posea la misma magnitud que sobre la conífera nativa. Si bien en pino ponderosa también se verificó una disminución en el crecimiento producto de veranos extremadamente secos, parecería que es una especie con mayores posibilidades de resistir la sequía que *A. chilensis*. En este sentido, posee un sistema radical más profundo, menor vulnerabilidad a la cavitación y mayores conductancias hidráulicas que le permiten llevar agua rápidamente a la superficie foliar transpirante, en relación con el ciprés de la cordillera.

Los resultados de este estudio mostrarían que *A. chilensis* es una de las especies arbóreas nativas de la Patagonia más resistentes a la sequía (especialmente en comparación con *Nothofagus* spp.) y que por ello es la que

llega más al este en la estepa. Sin embargo, su estrategia de resistencia a la sequía restringe seriamente su capacidad de fijar C, lo que la pone en desventaja con coníferas exóticas como el pino ponderosa. Es posible pensar que el éxito de esta especie patagónica se debió fundamentalmente a la falta de competidores, escenario que ha cambiado con la introducción de nuevas especies con mayores habilidades competitivas. Estos aspectos deben ser tenidos en cuenta en áreas cercanas a aquellas de conservación del bosque nativo. De la misma manera, el mayor consumo de agua de los pinos (dependiendo de la densidad de plantación) en relación con la vegetación nativa estudiada, debe ser tenido en cuenta al planificar las plantaciones en áreas donde los recursos hídricos sean particularmente limitantes. Sin embargo, las altas productividades del pino ponderosa bajo las condiciones climáticas y edáficas de la Patagonia andina, así como su capacidad para utilizar recursos subutilizados por la flora nativa como el agua en profundidad, la presentan como una opción productiva destacable, especialmente en sitios con problemas de sustentabilidad por la alta degradación de los ecosistemas naturales. Como toda actividad productiva, ésta debe ser planificada contemplando los impactos positivos y negativos socio-económicos y sobre el medioambiente. Los resultados de este estudio podrían ayudar a cuantificar, al menos en parte, dicho impacto para así contribuir al desarrollo sustentable de la actividad forestal en la Patagonia

REFERENCIAS

Anderson PD, Helms JA (1994) Tissue water relations of *Pinus ponderosa* and *Arctostaphylos patula* exposed to various levels of soil moisture depletion. Can. J. For. Res. 24: 1495-1502.

Bran D, Pérez A, Ghermandi L, Barrios Lamunière SD (2001) Evaluación de poblaciones de coihue (*Nothofagus dombeyi*) del Parque Nacional Nahuel Huapi, afectadas por la sequía 98/99, a escala de paisaje (1:250.000). I Reunión Binacional de Ecología, XX Reunión Argentina de Ecología, X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. San C. de Bariloche, Abril 2001. pág. 63.

Buamscha MG, Gobbi M, Mazzarino MJ, Laos F(1998) Indicators of nitrogen conservation in *Austrocedrus chilensis* forest along a moisture gradient in Argentina. For. Ecol. Manage. 112: 253-261

Carey EV, Callaway RM, DeLucia EH (1998) Increased photosynthesis offsets cost of allocation to sapwood in an arid environment. Ecology 79: 2281-2291

Cochard H, Coll L, Le Roux X, Améglio T (2002) Unravelling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. Plant Physiol. 128: 282-290.

Fernández M, Gil L, Pardos JA (2000) Effects of water supply on gas exchange in *Pinus pinaster* Ait. provenances during their first growing season. Ann. For. Sci. 57: 9-16.

Gobbi M, Schlichter TM (1998) Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. For. Ecol. Manage. 111: 137-146.

Gobbi ME (2000) Aspectos ecológicos del manejo productivo de los bosques puros y densos de *Austrocedrus chilensis*. Tesis Doctoral de la Universidad Nacional del Comahue. 207 pp.

Grulke NE, Retzlaff WA (2001) Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. Tree Physiol. 21: 275-286.

Gyenge JE, Fernández ME, Dalla Salda G, Schlichter TM (2005) Leaf and whole-plant water relations of the Patagonian conifer *Austrocedrus chilensis*: implications on its drought resistance capacity. *Ann. For. Sci.* 62: 297 – 302.

Hacke UG, Sperry JS, Ewers BE, Ellsworth DS, Schäfer KVR, Oren R (2000) Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* 124: 495-505.

Jobbágy EG, Sala OE, Paruelo JM (2002) Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology* 83: 307-319.

Kolb PF, Robberecht R (1996) High temperature and drought stress effects on survival of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiol.* 16: 665-672.

Kurpius MR, Panek JA, Nikolov NT, McKay M, Goldstein AH (2003) Partitioning of water flux Sierra Nevada ponderosa pine plantation. *Agric. For. Meteorol.* 117: 173-192.

Laclau P (2003a) Root biomass and carbon storage of ponderosa pine in a northwest Patagonia plantation. *For. Ecol. Manage.* 173: 353-360.

Laclau P (2003b) Biomass and carbon sequestration of ponderosa pine plantations and native cypress forests in Northwest Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 180: 317-333.

Letourneau F, Andenmatten E, Schlichter T (2004) Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*-shrub interactions in northern Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 191: 29-38.

Maherali H, DeLucia EH (2000) Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting environments. *Tree Physiol.* 20: 859-867.

Maherali H, DeLucia EH (2001) Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia* 129: 481-491.

Maherali H, DeLucia EH (2002) Hydraulic differentiation of Ponderosa pine populations along a climate gradient is not associated with ecotypic divergence. *Funct. Ecol.* 16: 510-521.

Maherali H, DeLucia EH, Sipe TW (1997) Hydraulic adjustment of maple saplings to canopy gap formation. *Oecologia* 112: 472-480.

McDowell NG, Phillips N, Lurch C, Bond BJ, Ryan MG (2002) An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiol.* 22: 763-774.

Nowak RS, Ellsworth DS, Smith SD (2004) Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ – do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytol.* 162: 253-280.

Oliver WW, Ryker RA (1990) *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws. En: *Silvics of North America, Vol.1, Conifers*. Tech. Coord. RM Burns and BH Honkala. USDA Forest Service Agricultural Handbook 654, Washington, DC., pp 413-424.

http://na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/Volume_1/pinus/ponderosa.htm

Pastorino MJ (2000) Genetic variation and reproduction system of *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Florin et Boutelje, a cypress endemic to the Andean-Patagonian Forest. Tesis Doctoral, Cuvillier Verlag, Göttingen, Alemania. 165 pp.

Pataki DE, Oren R, Phillips N (1998) Responses of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area. J. Exp. Bot. 49: 871-878.

Phillips NG, Ryan MG, Bond BJ, McDowell NG, Hinckley TM, Cermák J (2003) Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. Tree Physiol. 23: 237-245.

Piñol J, Sala A (2000) Ecological implications of xylem cavitation for several *Pinaceae* in the Pacific Northern USA. Func. Ecol. 14: 538-545.

Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997) From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. Proc. Natl. Acad. Sci USA 94: 13730-13734.

Ryan MG, Yoder BJ (1997) Hydraulic limits to tree height and growth. Bioscience 47: 235-242.

Schmidhalter U (1997) The gradient between pre-dawn rhizoplane and bulk soil matric potentials, and its relation to the pre-dawn root and leaf water potentials of four species. Plant, Cell, Environ 20: 953-960.

Schulte PJ, Brooks JR (2003) Branch junctions and the flow of water through xylem in Douglas-fir and ponderosa pine stems. J. Exper. Bot. 54:1597-1605.

Stout DL, Sala A (2003) Xylem vulnerability to cavitation in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* from contrasting habitats. Tree Physiol 23: 43-50.

Timmermann A, Oberhuber J, Bacher A, Esch M, Latif M, Roeckner E (1999) Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. Nature 398: 694-697.

Veblen TT, Burns BR, Kitzberger T, Lara A, Villalba R (1995) Chapter 7: The ecology of the conifers of Southern America. En *Ecology of the Southern Conifers*, Enright NJ y Hill RS editors, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., EEUU. Páginas 120-155.

Vertessy RA, Bessard Y (1999) Conversion of grasslands to plantations: anticipating the negative hydrologic effects. VI th International Rangeland Congress Proceedings (2): Townsville, QLD, Australia: 679-683.

Villalba R, Veblen TT (1998) Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in Northern Patagonia. *Ecology* 79: 2624-2640.