

ARTÍCULO CIENTÍFICO

The permanent wilting point (PWP) in yemane (*Gmelina arborea* L. Roxb) for the Colombian Caribbean Coast ¿a feature for the selection of clones?

ABSTRACT

Gmelina arborea (melina), an introduced tree species in Colombia, is planted in areas of the north coast of Colombia which is characterized by long, dry seasons with low soil water availability, limiting primary productivity. In order to assign the best planting materials to specific ecophysiological conditions, progress has been made in genetic improvement, confirming whether the physiological responses to water stress are an appropriate parameter to select clones tolerant to the low water availability. This study was conducted under greenhouse conditions in the municipality of Zambrano (Bolívar), and evaluated the response of 27 clones of *G. Arborea* to soil moisture tension, using field capacity (FC) and permanent wilting point (PWP) as criteria for the assignment of clones to potential planting sites. The 27 clones, from the Pizano SA collection, were planted in cylindrical blocks of undisturbed soil at nine points taken from different units of the soil series mapping of the Zambrano region. PWP was found to range between -4.8 and -9.0 bar. In 17 clones, PWP values were not affected by the physicochemical properties of the soil, while the remaining 10 PWP values appeared to be associated with these properties. Of these 10, an analysis of the variance components indicates that five of the ten clones show intraclonal variation attributed to topophysis. The results confirm the possibility of using PWP as a criterion for assigning clones to potential sites for the commercial cultivation of melina.

Keywords: forestry, soils, moisture stress, plant breeding.

El punto de marchitez permanente (PMP) en melina (*Gmelina arborea* L. Roxb) para la Costa Caribe colombiana ¿una característica para la selección de clones?

Yesid Alejandro Mariño Macana¹, Miguel Alonso Rodríguez Melo²

RESUMEN

Gmelina arborea (melina), especie forestal introducida en Colombia, se planta en áreas de la costa norte de Colombia caracterizado por presentar relativamente largas estaciones secas con baja disponibilidad de agua edáfica, principal limitante de su productividad. Con el fin de asignar los mejores materiales de siembra a ofertas ecofisiológicas específicas, se ha avanzado en su mejoramiento genético, confirmando si sus respuestas fisiológicas al estrés hídrico sirven como parámetro de selección de clones tolerantes a la baja disponibilidad de agua. Este estudio, desarrollado bajo condiciones de invernadero en el municipio de Zambrano (Bolívar), evaluó la respuesta de 27 clones de *G. arborea* a la tensión de humedad del suelo, utilizando la capacidad de campo (CC) y el punto de marchitez permanente (PMP) como criterio para la asignación de clones a sitios potenciales de plantación. Los 27 clones pertenecientes a la colección Pizano SA fueron sembrados en bloques cilíndricos de suelo no perturbado y extraídos de nueve puntos pertenecientes a diferentes unidades cartográficas de las series de suelos en la región de Zambrano. Se encontró que el PMP varió entre -4,8 y -9 bar. En 17 clones los valores del PMP se expresaron independientemente de las propiedades fisicoquímicas de los suelos, mientras que en los 10 restantes, los valores del PMP del suelo parecen asociarse con sus propiedades fisicoquímicas. Para esta última respuesta el análisis de los componentes de varianza indica que en cinco de los diez clones presenta variación intraclonal atribuida a la topófisis. Los resultados confirman la posibilidad de emplear el PMP como criterio para la asignación de clones a sitios potenciales para plantaciones comerciales de melina.

Palabras clave: forestales, suelos, tensión de humedad, fitomejoramiento.

Fecha de recepción 2010-07-05
Fecha de aceptación 2010-10-07

INTRODUCCIÓN

Melina (*Gmelina arborea* L. Roxb) es una especie forestal, originaria del sureste asiático. En Colombia se ha plantado esta especie desde 1980 por las empresas Pizano

¹ Pontificia Universidad Javeriana –PUJ, Bogotá, Colombia. yesidmarino@gmail.com

² Dirección Forestal y Recursos Naturales, Pizano SA, Bogotá, Colombia. mrodriguez@pizano.com.co

SA y Monterrey Forestal Ltda, siendo ahora un maderable comercial más frecuente para reforestar los suelos de la costa Caribe colombiana.

La fusión e interacción de tecnologías de propagación vegetativa clonal, con los programas de mejoramiento genético y adecuados manejos silviculturales apuntan hacia el mejor desarrollo de los forestales (Murillo *et al.*, 2003; Murillo, 2005). En el caso específico de *G. arborea* en Colombia, la selección de clones con base en características como la densidad de la madera, el volumen y la forma de los árboles, ha permitido a partir del año 2007 el desarrollo de plantaciones clonales de alta productividad (Pizano, 2007; Uruña, 2004).

En Colombia, las áreas correspondientes a la zona de vida del Bosque Seco Tropical (Bs-T) se caracterizan por sus drásticas limitaciones hídricas para la producción agropecuaria y la producción de *G. arborea* con fines comerciales en la costa norte (Pizano, 2007). El estrés hídrico afecta el crecimiento de las plantas, modificando su anatomía, morfología, fisiología y bioquímica, lo cual se ve reflejado en una menor productividad de las plantaciones, asociada con una significativa mortalidad en las plantaciones jóvenes (Ogbonnaya *et al.*, 1992; Urrego, 2004; Uruña, 2004).

La disponibilidad hídrica en el suelo se puede determinar a partir de la capacidad de campo (CC) y el punto de marchitez permanente (PMP) (Dingman, 1994; Rao, 1998; Tallawary *et al.*, 2004; Taiz y Zeiger, 2006). En las plantas se puede observar una muy amplia variación debida a diferentes niveles de disponibilidad de agua en el suelo, siendo los valores de CC y PMP altamente afectables (Rao, 1998); la evaluación de los efectos del estrés hídrico en cultivos agrícolas y forestales a través de estos, de hecho, ha permitido desarrollar predicciones para su irrigación (Rao, 1998; Thompson *et al.*, 2007). Tradicionalmente los experimentos para determinar aspectos como la tolerancia a la sequía en árboles se han desarrollado en cámaras de crecimiento o en invernaderos donde se puedan controlar las condiciones ambientales, de tal forma que se puedan comparar diferentes tratamientos de irrigación que igualmente consideran la evaluación de gran cantidad de variables fisiológicas. Específicamente para el caso de especies arbóreas la aproximación experimental realiza abundante riego inicial para luego permitir la sequía hasta que se alcancen determinados niveles de mortalidad (Newton *et al.*, 1986); también se someten las plantas a cantidades predeterminadas de estrés cuantificándose los resultados sobre mortalidad y/o sus respuestas fisiológicas.

Así entonces, el mejoramiento genético busca el equilibrio entre los caracteres que optimizan el crecimiento con

los que dan mayor resistencia al estrés hídrico (Pita *et al.*, 2005), como en el caso de *Eucalyptus* sp., para la cual han sido seleccionados clones promisorios por su mejor desempeño en la sequía (Chaves *et al.*, 2004, Vellini *et al.*, 2008). El presente trabajo evaluó en condiciones de invernadero la respuesta de 27 clones de *G. arborea*, ante la reducción de la tensión de humedad desde CC hasta el PMP, explorando la factibilidad de emplear el PMP como criterio en la selección de materiales de siembra para sitios específicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se desarrolló en el invernadero Monterrey Forestal de la empresa Pizano SA, ubicado en el municipio de Zambrano (Bolívar, Colombia) a 20 msnm, con condiciones de temperatura $35^{\circ}\text{C}\pm 6$, y $65\pm 15\%$ de HR.

Obtención de las muestras de suelo: con base en la metodología del NRCS (1993), se seleccionaron en el mapa de suelos de la hacienda Monterrey nueve puntos de muestreo, en los que al azar se colectaron 82 bloques cilíndricos de suelo, no disturbados, de dimensiones 20 x 25 cm. Para cada bloque de suelo y por cada punto de muestreo se caracterizaron las variables: textura, contenido de materia orgánica, nivel de pH, capacidad de intercambio catiónico, bases intercambiables, densidad real, densidad aparente, porcentaje de porosidad total, conductividad hidráulica, así mismo se estableció la curva de retención de humedad a partir de sus valores a -0,3; -5; -10 y -15 bar de tensión.

Selección y siembra del material vegetal: se seleccionaron 27 plantas, obtenidas por propagación con miniestacas, de cada uno de los 27 clones de *G. arborea* procedentes del jardín clonal de la empresa Pizano SA. Cada una de las plantas empleadas en el ensayo se hallaban, al momento de su selección, dentro de los rangos 12 ± 1 cm de longitud de raíz, 34 ± 5 cm de longitud de tallo, y $0,48\pm 0,6$ cm de diámetro al cuello de raíz (DCR), 2 pares de hojas y cinco meses de edad. Cada planta se sembró en su respectivo bloque cilíndrico de suelo que luego se envolvió con papel Darnel Wrap®, siguiendo la metodología de Palmer y Troeh (1989). Las plantas tuvieron irrigación durante un periodo de 30 días.

Tratamientos y diseño experimental: se utilizó un diseño completamente aleatorizado con arreglo factorial de los tratamientos, considerando el tipo de suelo y el clon como factores que contaron con 9 niveles y 27 accesiones respectivamente para un total de 243 tratamientos; se utilizaron tres repeticiones por tipo de suelo.

Mediciones del PMP: se siguió la metodología de Silva (2002) que consiste en llevar a cada unidad experimental a CC, para inmediatamente tomar el primer registro de tensión de humedad. Quincenalmente se registró el valor de la tensión de humedad en cada uno de los bloques cilíndricos de suelo utilizando como herramienta de medición un tensiómetro digital de sondas de marca Watermark®. La última lectura correspondiente al PMP fue realizada en el momento en que son evidentes los síntomas de necrosis severa y caída total del follaje, protocolo que siguió la descripción de Tyree *et al.* (2002), en su estudio con *Licania platypus*.

Análisis de la Información: el análisis estadístico se realizó con el programa SAS, incluyó el análisis de varianza (Anava) para el diseño factorial de clones, suelos y su interacción, así como el cálculo de los componentes de la varianza. También se desarrolló un modelo de regresión múltiple para estimar los valores PMP con base en las características del suelo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Valores del PMP del suelo para los clones de *G. arborea*: en la tabla 1 se registran los valores del PMP observados por clon, los que inicialmente indican que cada uno de los clones presenta valores particulares.

Tabla 1. Valores promedios del PMP del suelo en miniestacas de 27 clones de *G. arborea*, en condiciones de invernadero en Zambrano (Bolívar – Colombia), utilizando bloques cilíndricos de suelo

Número del clon	PMP (bar)	Número del clon	PMP (bar)	Número del clon	PMP (bar)
1	-5,8	51	-4,9	67	-8,0
15	-6,6	53	-7,6	68	-6,1
24	-9,0	55	-6,0	75	-7,0
31	-4,4	56	-7,6	78	-6,0
32	-6,0	60	-4,9	79	-5,5
37	-6,4	61	-6,1	84	-7,3
40	-7,1	62	-7,5	86	-6,3
48	-5,7	64	-6,6	94	-7,8
49	-5,5	66	-6,8	112	-5,5

PMP, punto de marchitez permanente

El PMP menos negativo correspondió al clon 31 (-4,4 bar), así como el valor más negativo correspondió al clon 24 (-9 bar). La media general del PMP del suelo para los 27 clones fueron $-6,4 \pm 2$ bar, éstos resultados indican que el PMP al cual se mueren las plántulas de *G. arborea* no alcanzó los -15 bar, valor considerado como la tensión de humedad del suelo a la cual la mayoría de plantas llegan al PMP. Dingman (1994); Singer & Munns (1999); Taiz y Zeiger (2006), también han observado que diferentes especies arbóreas o herbáceas difieren en sus

PMP en un rango entre -1 a -8 bar de tensión (Lambers *et al.*, 1998), y en un caso similar el PMP, al momento en que se observa mortalidad de las plántulas de *Terminalia superba* y *Entandrophragma utile*, se halló en el rango de -0,3 bar hasta -25,0 (Veenedaal *et al.*, 1995). Thompson *et al.* (2007), indican umbrales de potencial hídrico de -0,58 bar para pimienta, -3,5 bar para melón y entre -3,8 y -5,8 bar para tomate. Posiblemente la mayor capacidad de ajuste osmótico de algunas de los clones de *G. arborea* sean causa de los valores del PMP mas negativos así como ocurre con diferentes genotipos de *Populus* sp. (Corcuera *et al.*, 2005). Los valores aquí observados ratifican que el PMP posee valores característicos y particulares para cada especie de planta e incluso para sus genotipos, cuya expresión está condicionada por las características del suelo.

El análisis estadístico diferenció un primer grupo de 17 clones en el que no se presentaron diferencias significativas entre los tipos de suelo de un segundo grupo de 10 clones, en el que se presentaron diferencias significativas entre los tipos de suelo ($P \leq 0,01$). En el primer grupo, el PMP de cada clon es igual en cualquiera de los suelos, expresándose de forma independiente de sus propiedades fisicoquímicas; en el segundo grupo el PMP se relaciona con las propiedades fisicoquímicas del suelo. Por consiguiente en el primer grupo el componente genético es el más influye en la respuesta del PMP mientras que en el segundo una componente ambiental pareciera determinar el valor del PMP.

Variación Intraclonal: el porcentaje de variación al interior de los tratamientos se estimó para cada uno de los 10 clones del segundo grupo usando la fórmula:

$$Vi \%: (CME_{\text{error}}) / (CME_{\text{error}} + \sigma) * 100$$

donde, Vi%, porcentaje de variación al interior de los tratamientos; CME_{error}, cuadrados medios del error; σ : varianza. El porcentaje de variación entre los tratamientos se estimó como:

$$Ve \%: 100 - Vi \%$$

donde, Ve%, porcentaje de variación entre los tratamientos. En estos análisis de componentes, 5 clones mostraron una variación entre los tratamientos mayor a la variación al interior de los tratamientos, lo que sugiere un efecto de variabilidad intraclonal que puede atribuirse tanto al factor ontogénico y la edad fisiológica de las plantas madres en que se cosechan las miniestacas, como al fenómeno de topósis.

Características de los suelos: la tabla 2 relaciona 10 propiedades físicoquímicas de los suelos en los nueve puntos de muestreo. Los valores de la curva de retención

Tabla 2. Características fisicoquímicas de nueve tipos de suelos en Zambrano (Colombia)

Suelo	Arena	Limo	Arcilla	Macro poros	Meso poros	Micro poros	CIC (meq/100 g)	CH (cm h ⁻¹)	DR (g cm ⁻³)	DA (g cm ⁻³)
1	1,3	23,6	75,1	0,18	0,53	0,28	41,2	0,63	2,3	1,2
2	15,7	29,5	54,8	0,34	1,25	0,56	31,5	0,59	2,4	1,3
3	59,0	14,4	26,7	0,54	3,50	1,32	18,2	0,27	2,4	1,5
4	75,8	12,1	12,1	3,86	10,44	2,72	7,3	0,05	1,7	1,4
5	38,0	22,7	39,3	1,48	1,36	1,21	21,8	0,80	2,3	1,2
6	6,9	31,8	61,4	0,09	0,42	0,54	42,1	3,10	2,5	1,7
7	10,4	29,9	59,8	0,26	1,22	0,55	39,2	1,70	2,6	1,4
8	5,9	32,1	62,0	0,25	1,22	0,59	44,8	1,60	2,5	1,5
9	7,6	27,9	64,4	0,05	0,59	0,36	48,1	6,10	2,4	1,2

CIC, capacidad de intercambio catiónico; CH, conductividad hidráulica; DR, densidad real; DA, densidad aparente

de humedad a diferentes tensiones, se presentan sus distribuciones teóricas de agua residual, agua disponible y agua gravitacional en la figura 1.

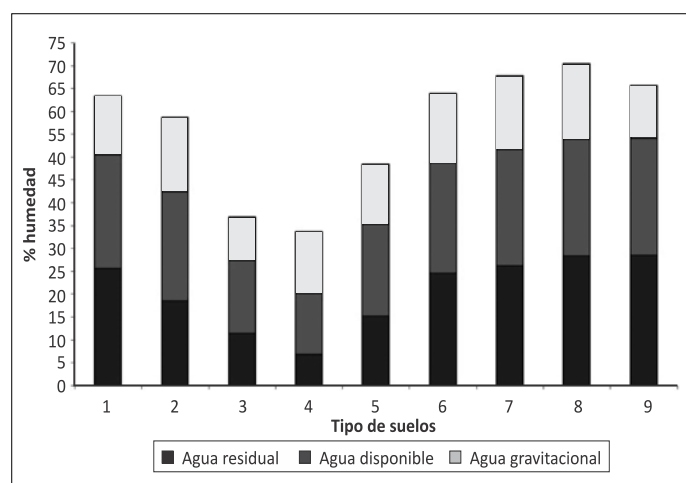


Figura 1. Comparación de la distribución teórica del uso del agua en los nueve suelos Zambrano (Colombia)

La disponibilidad de agua para las plantas en el suelo, así como los procesos implicados en su movimiento dependen del porcentaje de arcilla, los niveles de compactación, el tamaño y el porcentaje de poros, y el contenido de materia orgánica, entre otros (Porta *et al.*, 2003; Tallawary *et al.*, 2004; Bescansa *et al.*, 2006).

No se encontró que entre las variables densidad aparente y el porcentaje de porosidad total (tabla 1) exista una relación directa con el PMP de los suelos. Valores de densidad aparente mayores a 2,38 en texturas arcillosas o con niveles críticos de compactación (Porta *et al.*, 2003) no reflejan PMP con tensiones menos negativas, así como valores de densidad aparente menores a 1,4 en texturas arcillosas tampoco coinciden con tensiones más negativas.

Posiblemente en los suelos muestreados (excepto el 4 y el 5 que presentaron fenómenos de densificación asociada a compactación) (tabla 2), se reduce la penetrabilidad de las raíces en suelo y una menor disponibilidad de agua para las plantas (Tallawary *et al.*, 2004). Sin embargo, las diferencias presentadas en el PMP de las plantas que resisten tensiones más negativas, posiblemente se expliquen por la competencia para el enraizamiento, así como a la distribución de raíces y su colonización del sustrato; estos pueden ser modificados por un factor asociado al grosor de las raíces, que de acuerdo con Browne *et al.* 1997 se desarrolla independientemente, en el caso de *Prunus insititia*.

Modelo para establecer PMP: se generó un modelo para explicar la posibilidad de establecer el PMP más probable en cualquier suelo, ya que los modelos basados en asumir -15 bar de PMP no son suficientemente predictivos. Según Givi *et al.* (2004) muchos métodos indirectos para estimar el contenido de humedad al PMP han sido propuestos en la literatura, incluyendo datos de distribución del tamaño de partículas, densidad aparente, materia orgánica y conductividad hidráulica. En este caso ocho propiedades fisicoquímicas permitieron generar un modelo de regresión múltiple con un muy significativo nivel de ajuste donde el PMP (Y) se explica con base en el porcentaje de macroporos (x1), el contenido de arcilla (x2), la capacidad de intercambio catiónico (x3), la conductividad hidráulica (x4), la humedad a 15 bar de tensión (x5), la humedad a capacidad de campo (x6), la densidad aparente (x7) y la densidad real (x8).

$$Y = 24,69 + 6,42 x1 - 0,34 x2 + 1,63 x3 - 2,09 x4 - 0,86 x5 - 0,17 x6 + 3,83 x7 - 1,57 x8$$

El modelo descrito indica que existe correlación positiva entre cuatro variables, el PMP, el porcentaje de

macroporos, la capacidad de intercambio catiónico y la densidad aparente, por lo que se podría afirmar que “a menores valores de estas variables (dentro de los rangos estudiados), más negativa será la tensión a la que la planta alcanza el PMP por déficit de agua”. En tanto, la proporción de arcilla, la conductividad hidráulica, la densidad real, así como los contenidos de humedad observados tanto a saturación como a -15 bar de tensión tienen una relación inversa con el punto de marchitez con lo cual a un PMP menos negativo los valores de estas variables aumentan.

Al realizar algunas simulaciones de los valores probables de PMP en cada una de las ocho características incluidas en el modelo, se observó que presentan un mayor peso las variables contenido de arcillas, la capacidad de intercambio catiónico, conjuntamente con la presencia de macroporos y la conductividad hidráulica. Así, en la medida que disminuyen el contenido de arcillas y simultáneamente disminuye la porción de macroporos y se incrementa la conductividad hidráulica, el PMP tiende a ser menos negativo, en tanto que la disminución en los valores de CIC relacionados con la disminución de los contenidos de arcillas, que igualmente se asocian con el incremento en la proporción de macroporos, hacen al PMP más negativo, con tendencia a los -15 bar.

Se deben considerar algunas limitaciones al aplicar el modelo PMP, pues este no cubre la totalidad de los rangos posibles de las diferentes variables, debido, por ejemplo, a las condiciones inherentes a los valores como es el caso de la conductividad hidráulica que en los suelos estudiados es predominantemente muy lenta a lenta, o el caso de

la macroporosidad en la que predominan valores en los rangos que normalmente se asocian con limitantes para el desarrollo radicular, así como los valores de densidad aparente observados, muy altos, que en suelos arcillosos se asocian con fenómenos de compactación.

CONCLUSIONES

La productividad de las plantaciones forestales está determinada, entre otros factores, por la precipitación local y en consecuencia por la extensión e intensidad de los periodos secos, condiciones a las cuales se ajustan mejor unas determinadas especies así como particulares genotipos dentro de estas. La identificación de estos y su propagación clonal hacen parte de las estrategias para mitigar los deletéreos efectos que la sequía causa a la producción forestal. En consecuencia el estrés hídrico es uno de los parámetros a emplear en la selección de clones tolerantes, y es el punto de partida, para que el mejoramiento genético maximice su producción.

Los valores del PMP, en condiciones de invernadero para cada uno de los diferentes clones de *G. arborea* son variables y muy diferentes al valor teórico (-15 bar), fenómeno que podría obedecer, entre variadas hipótesis, a diferencias en el ajuste osmótico o a la distribución y colonización de las raíces en el sustrato. Finalmente, son evidentes dos tipos de respuesta del PMP de los clones de *G. arborea*, diferenciándose clones independientes de los altamente dependiente a las propiedades del suelo, hecho que no descarta la posibilidad de emplear el punto de marchitez permanente como variable para la asignación de clones a sitios específicos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bescansa P, Imaz MJ, Virto I, Enrique A, Hoogmoed WB. 2006. Soil water retention as affected by tillage and residue management in semiarid. *Soil & Tillage Research* 87:19-27.
- Browne RD, Davidson CG, Steevens TA, Dunstan DI. 1997. Rooting of proliferated dwarf shoot cuttings of jack pine (*Pinus banksiana*). *Canadian Journal of Forest Research* 27(1):97-101.
- Corcuera L, Maestro C, Notivol E. 2005. La ecofisiología como herramienta para la selección de clones más adaptados y productivos en el marco de una silvicultura clonal con chopos. *Investigación Agraria: Sistema de Recursos Forestales* 14(3): 394-407.
- Chaves JH, Gonçalves G, Ferreira M, Lima JC, Macedo J, Quero H. 2004. Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada de água no solo: Relações hídricas de plantas em tubetes. *Revista Árvore* 28(3):333-341.
- Dingman SL. 1994. *Physical hydrology*, Prentice-Hall, Upper Saddle River, USA. 575 p.
- Givi J, Prasher SO, Patel RM. 2004. Evaluation of pedotransfer functions in predicting the soil water contents at field capacity and wilting point. *Agricultural Water Management* 70:83-96.
- Lambers H, Chapin III F, Pons T. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer Verlag, Berlin. 384 p.
- Murillo O, Rojas JL, Badilla Y. 2003. *Reforestación clonal*. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 36 p.
- Murillo O. 2005. ¿Qué es mejoramiento genético forestal? Instituto Tecnológico de Costa Rica-ITCR. Cartago, Costa Rica. 14 p.
- Natural Resources Conservation Service – NRCS. 1993. *Soil survey manual*. Soil Survey Division Staff. <http://soils.usda.gov/technical/manual/>. Consulta: septiembre de 2011.
- Newton RJ, Meier CE, Van Buijtenen, JP, McKinley CR. 1986. Moisture-stress Management: silviculture and genetics. En: *Proceeding of the Physiology Working Group, Stress Physiology and Forest Productivity*. Society of American Foresters National Convention. Fort Collins Colorado, USA. pp. 35-60.
- Ogbonnaya C, MarcelluH CS, Nwaibo LC. 1992. Growth and wood properties of *G. arborea* (Verbenaceae) seedlings grown under five soil moisture regimes. *American Journal of Botany* 79(2):128-132.
- Palmer R, Troeh F. 1989. *Introducción a la Ciencia del Suelo*. Manual de Laboratorio. Editorial Calypso. México DF. 158 p.
- Pizano. 2007. *Actividad forestal*. <http://www.pizano.com.co>. Consulta: diciembre de 2011.
- Pita P, Cañas I, Soria F, Ruiz F, Tovar G. 2005. Use of physiological traits in tree breeding for improved yield in drought-prone environments: The case of *Eucalyptus globulus*. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 14:383-393.
- Porta CJ, Acevedo ML, Roquero C. 2003. *Edafología para agricultura y medio ambiente*. Mundi Prensa. Madrid. 929 p.
- Rao NH. 1998. Grouping water storage properties of Indian soils for soil water balance model applications. *Agricultural Water Management* 36:99-109.
- Silva LR. 2002. *Manual de prácticas laboratorio de suelos*. Corporación de Ciencias Aplicadas y Ambientales, Bogotá. 60 p.
- Singer M, Munns D. 1999. *Soil an Introduction*, 4a ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, USA. 527 p.
- Taiz L, Zeiger E. 2006. *Plant physiology*, Benjamin Cummings Publ. Co., Redwood City, USA. 705 p.
- Tallawary M, Medina H, Frómata ME, Itza C. 2004. Field compaction at different soil-water status: effects on pore size distribution and soil water characteristics of a Rhodic Ferralsol in Western Cuba. *Soil & Tillage Research* 76:95-103.
- Thompson RB, Gallardo M, Valdéz LC, Fernández MD. 2007. Using plant water status to define threshold values for irrigation management of vegetable crops using soil moisture sensors. *Agricultural Water Management* 88:147-158.
- Tyree M, Vargas G, Engelbrecht B, Kusar T. 2002. Drought until death do us part: a case study of the dessication - tolerante of a tropical moist forest seeding – tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritschl. *Journal Experimental of Botany* 53(378):2239-2247.
- Urrego J. 2004. Growth potential of *Gmelina arborea* (Melina) at 3 years of age in Colombia. *New Forest* 28:269-276.
- Uruña H. 2004. Assessing different stocking regimes in a plantation of *G. arborea arborea* in northern Colombia. *New Forest* 28:287-291.
- Venedaal M, Swaine D, Agyeman K, Blay D, Abrebes I, Mullins E. 1995. Differences in plant and soil water relations in and around in forest gap in West African the dry season may influence seeding establishment and survival. *Journal of Ecology* 83:83-90.
- Vellini AL, Figueiredo N, Da Costa P, Pavani L, Valencise CA, Scarpinati E, De Paula R. 2008. Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. *Revista Árvore* 32(4):651-663.