

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

**Diversidad, crecimiento y fisiología de árboles en la Selva
Misionera: efectos de los cambios en la estructura y
funcionamiento del ecosistema producidos por la
invasión de lianas y bambúseas**

Paula Inés Campanello

Director: Guillermo Hernán Goldstein

Lugar de Trabajo:
Laboratorio de Ecología Funcional
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad de Buenos Aires

Tesis para optar al Título de
Doctora en Ciencias Biológicas

Diciembre, 2004

**Species diversity, growth and physiology of trees in
Misiones Rainforests: effects of changes in ecosystem
structure and functioning as a result of lianas and
bamboo invasion**

Diversidad, crecimiento y fisiología de árboles en la Selva Misionera: efectos de los cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema producidos por la invasión de lianas y bambúseas

Resumen

La mayor parte de los bosques de Misiones se encuentran invadidos por bambúseas y lianas. Estas especies invasoras nativas producen cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema, inhibiendo la regeneración natural de árboles del dosel. Los objetivos de este estudio fueron: 1. evaluar los efectos de las lianas y bambúseas sobre la estructura y las condiciones microclimáticas del bosque, en particular la radiación solar, y cómo las mismas afectan la diversidad, abundancia, y crecimiento de renovales de especies arbóreas; 2. estudiar la respuesta a diferentes niveles de radiación de características morfológicas y fisiológicas de especies de árboles con diferentes historias de vida; y 3. establecer si existen compromisos y relaciones funcionales convergentes en características ecofisiológicas. El estudio combinó un experimento de manipulación en el campo, que consistió en la remoción de lianas y bambúseas en parcelas permanentes en el norte de Misiones, con un estudio bajo condiciones controladas de radiación. La eliminación de estos grupos funcionales produjo un aumento en la radiación incidente en el sotobosque, un aumento de las temperaturas y de la disponibilidad de agua en el suelo. Asimismo se observó un aumento en la cantidad total de renovales en las parcelas tratadas, y un incremento significativo en el crecimiento de los mismos. En respuesta a los diferentes niveles de radiación, las especies de árboles estudiadas modificaron diferentes atributos fisiológicos y morfológicos como características de la arquitectura hidráulica, tasa de fotosíntesis y área foliar específica, entre otros. La magnitud de la respuesta varió de acuerdo a las especies y sus características de historias de vida. Se observó la existencia de relaciones funcionales convergentes y compromisos entre varias de las características morfológicas y fisiológicas medidas para distintas especies creciendo en diferentes condiciones de radiación. Los resultados obtenidos indican que la remoción de las especies invasoras podría ser clave en la recuperación de la estructura y funcionamiento de los bosques nativos en Misiones.

Palabras clave: Bosque Atlántico, radiación solar, lianas, bambuceae, renovales, convergencia funcional, arquitectura hidráulica, área foliar específica, fotosíntesis

Species diversity, growth and physiology of trees in Misiones Rainforests: effects of changes in ecosystem structure and functioning as a result of lianas and bamboo invasion

Summary

Most of the forests in Misiones province (Argentina) are invaded by bamboo and lianas. These native invasive plants result in substantial changes in the structure and function of the ecosystem, inhibiting the regeneration of canopy tree species. The main objectives of this study were: 1. to assess the effects of invasive species on structural aspects of the forest and microclimatic conditions, 2. to study the responses of morphological and functional attributes of tree saplings with different life history traits in response to changes in light levels, and 3. to establish if there are tradeoffs and functional convergence among ecophysiological characteristics of saplings. Manipulative experiments (removal of invasive species), observations in native forests and studies under controlled light conditions were used to address the 3 objectives. The removal of these invasive species resulted in higher levels of solar radiation in the forest understory, higher air and soil temperatures, and also in an increase in the availability of soil water. A greater total amount of tree saplings and a significant increase in their growth rates was also observed in the treated plots. Changes in hydraulic architecture, photosynthesis, specific leaf area, water transport efficiency and other physiological and morphological traits were observed in response to different light levels. The magnitude of the responses were species specific dependent. Tradeoffs and functional convergence were also observed across the different species growing under different environmental conditions. The removal of invasive species could be of importance for the regeneration of the forests in Misiones province.

Key words: Atlantic Forest, solar radiation, lianas, Bambuceae, saplings, functional convergence, hydraulic architecture, specific leaf area, photosynthesis

*A mis padres,
Mirta y Antonio*

Contenido

| | | |
|------------|--|----|
| Capítulo 1 | Introducción General..... | 1 |
| 1.1 | Dinámica de claros y ecología de bosques tropicales..... | 1 |
| 1.2 | Respuesta de las plantas a cambios en las condiciones ambientales..... | 4 |
| 1.3 | Conservación del bosque en Misiones..... | 7 |
| 1.4 | Manejo del bosque nativo..... | 9 |
| 1.4 | Objetivos, hipótesis generales, y alcances del estudio..... | 10 |
| Capítulo 2 | Cambios en microclima y estructura del bosque: efectos sobre la abundancia y diversidad de renovales de especies arbóreas..... | 13 |
| 2.1 | Introducción..... | 13 |
| 2.2 | Objetivos e Hipótesis..... | 15 |
| 2.3 | Materiales y Métodos..... | 16 |
| 2.3.1 | Diseño experimental..... | 16 |
| 2.3.2 | Estructura del bosque..... | 18 |
| 2.3.3 | Condiciones ambientales..... | 18 |
| 2.3.4 | Abundancia y diversidad de renovales..... | 20 |
| 2.3.5 | Análisis de los datos..... | 20 |
| 2.4 | Resultados..... | 21 |
| 2.5 | Discusión..... | 41 |
| 2.6 | Conclusiones..... | 45 |
| Capítulo 3 | Efectos de la remoción de lianas y bambúseas sobre el área foliar específica, fenología foliar y herbivoría en renovales de cuatro especies de árboles..... | 47 |
| 3.1 | Introducción..... | 47 |
| 3.2 | Objetivos e Hipótesis..... | 49 |
| 3.3 | Materiales y Métodos..... | 50 |
| 3.3.1 | Diseño experimental..... | 50 |
| 3.3.2 | Especies estudiadas y selección de individuos..... | 51 |
| 3.3.3 | Crecimiento de los renovales..... | 51 |
| 3.3.4 | Fenología y características de las hojas..... | 52 |
| 3.3.5 | Herbivoría..... | 52 |
| 3.3.6 | Condiciones de crecimiento..... | 53 |
| 3.3.7 | Análisis de los datos..... | 53 |
| 3.4 | Resultados..... | 55 |
| 3.5 | Discusión..... | 65 |
| 3.6 | Conclusiones..... | 69 |
| Capítulo 4 | Coordinación entre la eficiencia en el transporte de agua y la capacidad fotosintética en especies de árboles creciendo a diferentes niveles de radiación..... | 71 |

| | | |
|--|---|-----|
| 4.1 | Introducción..... | 71 |
| 4.2 | Objetivos e Hipótesis..... | 74 |
| 4.3 | Materiales y Métodos..... | 75 |
| 4.3.1 | Especies y tratamientos..... | 75 |
| 4.3.2 | Conductividad hidráulica..... | 77 |
| 4.3.3 | Fotosíntesis..... | 78 |
| 4.3.4 | Composición isotópica..... | 79 |
| 4.3.5 | Crecimiento..... | 79 |
| 4.3.6 | Análisis de los datos..... | 80 |
| 4.4 | Resultados..... | 81 |
| 4.5 | Discusión..... | 94 |
| 4.6 | Conclusiones..... | 98 |
| Capítulo 5 Vulnerabilidad a la cavitación y densidad de madera en renovales de especies arbóreas creciendo bajo dos niveles diferentes de radiación..... | | 100 |
| 5.1 | Introducción..... | 100 |
| 5.2 | Objetivos e Hipótesis..... | 102 |
| 5.3 | Materiales y Métodos..... | 103 |
| 5.3.1 | Especies y tratamientos..... | 103 |
| 5.3.2 | Curvas de Vulnerabilidad..... | 104 |
| 5.3.2 | Densidad de madera..... | 105 |
| 5.3.4 | Potencial hídrico..... | 105 |
| 5.4 | Resultados..... | 106 |
| 5.5 | Discusión..... | 110 |
| 5.6 | Conclusiones..... | 112 |
| Capítulo 6 Síntesis y Conclusiones..... | | 113 |
| 6.1 | Cambios en el microclima y estructura del bosque | 114 |
| 6.2 | Características morfológicas y fisiológicas de las especies, y respuesta a diferentes niveles de radiación..... | 115 |
| 6.3 | Relaciones funcionales y compromisos entre características morfológicas y fisiológicas | 117 |
| 6.4 | Relevancia de los estudios para el manejo del bosque nativo | 118 |
| ANEXO 1 | | 125 |
| ANEXO 2 | | 130 |
| AGRADECIMIENTOS..... | | 133 |
| BIBLIOGRAFÍA | | 135 |

LISTA DE TABLAS

- Tabla 2.1. Características ambientales medidas en 3 micrositios en situaciones con dosel cerrado y en claros en una parcela control y una con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas. Se indica la media y entre paréntesis el error estándar de la proporción de la radiación a 0,7 m de altura sobre el suelo, el potencial hídrico medio en los primeros 5 cm del suelo y las medianas de las temperaturas máximas y mínimas registradas.....25
- Tabla 2.2. Continuación. Identificación taxonómica y abundancia de renovales de árboles en las parcelas control y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas. En total se relevaron 25 subparcelas de 4 m² dentro de cada parcela de 1 ha (6 parcelas en total), cubriendo un área de 300 m² por tratamiento.....27
- Tabla 2.3. Proporción de la radiación (FGS; Factor Global Solar) en la que se hallaron 39 especies de árboles en parcelas control y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas. Para cada especie se indica el número de sitios analizados N (de un total de 60 sitios) en los que se encontró al menos un renoval de la misma. Se indica el error estándar del FGS cuando fue posible calcularlo. Las especies se listan en orden decreciente de FGS.....28
- Tabla 3.4. Hojas expandidas desde agosto de 2001 hasta mayo de 2002 por renovales de 4 especies creciendo en parcelas control y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas. En cada caso se indica la mediana y los cuartiles de 25 y 75%. * Significa diferencias significativas en la cantidad de hojas expandidas (n= 14 a 20 dependiendo de la especie y tratamiento).....58
- Tabla 3.5. Porcentaje dañado por herbivoría en las hojas de renovales de 4 especies creciendo en parcelas control y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas. En cada caso se indica la mediana y los cuartiles de 25 y 75%. * Significa diferencias significativas (n= 10 a 20 dependiendo de la especie y tratamiento).....58
- Tabla 3.6. Proporción de la radiación (con respecto a la radiación total incidente por encima del dosel) estimada como FSG (Factor Solar Global) en los micrositios donde se encontraban los renovales de 4 especies en parcelas control y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas. En cada caso se indica la mediana y los cuartiles de 25 y 75%. * Significa diferencias significativas en la proporción de la radiación recibida (n= 8).....59
- Tabla 3.7. Relación entre la proporción de la radiación incidente directa (FSD, Factor Solar Directo) e indirecta (FSI, Factor Solar Indirecto), y la tasa de crecimiento relativo (en diámetro, altura y área foliar), el área foliar específica (AFE; cm² g⁻¹), el número total de hojas expandidas, y el porcentaje de daño por herbivoría en las hojas de renovales de 4 especies. En todos los casos se ajustó una función lineal (n=14 a 16), se indica la pendiente de la curva y el r² entre paréntesis cuando el ajuste fue significativo (p<0,05).....59
- Tabla 4.8. Lista de especies en las que se llevaron a cabo estudios de arquitectura hidráulica y capacidad fotosintética en condiciones controladas en vivero. Las especies se ordenaron de mayor a menor según sus tasas de fotosíntesis medida en individuos creciendo a pleno sol.....76
- Tabla 4.9. Densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), temperatura máxima, humedad relativa mínima y déficit máximo de saturación del aire (DSA) durante el día en cuatro tratamientos de luz y a pleno sol. Se indican los valores medios ± el error estándar de mediciones en 4 días de verano despejados entre diciembre del 2001 y abril del 2002.....84
- Tabla 4.10. Conductividad hidráulica específica (KS; kg m⁻¹ MPa⁻¹ s⁻¹), conductividad hidráulica foliar específica (KL; kg m⁻¹ MPa⁻¹ s⁻¹ 10⁻⁴), y razón entre la superficie

- foliar y el área de xilema (AF/AX, 108), en 4 tratamientos de luz: 10, 30, 40 y 65 % de la radiación total. Se indican los valores medios (\pm error estándar). ANOVA de un factor (luz) por especie ($n = 5$ a 10). Las letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$, Scheffe test) entre medias por tratamiento para cada especie.....86
- Tabla 4.11. Capacidad fotosintética estimada como la tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max}, $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$), densidad de flujo fotónico saturante o punto de saturación de luz (DFFs, $\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) y rendimiento cuántico potencial (Fv/Fm) medido al amanecer en individuos de 5 especies creciendo bajo 4 tratamientos de luz: 10, 30, 40 y 65 % de la radiación total. Los valores representan las medias \pm ES por tratamiento y especie ($n=3$).....86
- Tabla 4.12. Área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) para 5 especies creciendo en 4 tratamientos de luz: 10, 30, 40 y 65 % de la radiación total. Resultados de los ANOVA de un factor (luz) por especie ($n = 5$ a 10). Se indican los valores medios (\pm error estándar). Las letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$, Scheffe test) entre medias por tratamiento para cada especie.....87
- Tabla 4.13. Relación entre la conductividad hidráulica específica (KS; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), la conductividad hidráulica foliar específica (KL; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1} 10^{-4}$), la tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max}; $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) y el área foliar específica (AFE; $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). En todos los casos se ajustaron rectas con pendiente positiva, excepto para las regresiones entre KS y KL con AFE, donde se ajustó una función exponencial decreciente. En los casos en que las regresiones fueron significativas ($p < 0,05$) se indica el r^2 y el n87
- Tabla 4.14. Crecimiento relativo en altura, diámetro y área foliar alcanzado en 5 meses para 5 especies creciendo en 4 tratamientos de luz: 10, 30, 40 y 65 % de la radiación total (diciembre 2001 a abril 2002). Resultados de los ANOVA de un factor (luz) por especie ($n = 9$ a 17). Se indican los valores medios (\pm error estándar). Las letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Scheffe test) entre medias por tratamiento para cada especie.....89
- Tabla 4.15. Relación entre el crecimiento medido como el incremento relativo en diámetro y atributos fisiológicos y morfológicos por especie en cuatro tratamientos de radiación (10, 30, 40 y 65%; $n=4$): conductividad hidráulica específica (KS; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), conductividad hidráulica foliar específica (KL; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1} 10^{-4}$), tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max}; $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) y área foliar específica (AFE; $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). Se indica la pendiente y , entre paréntesis, el r^2 de las rectas ajustadas en los casos en que las regresiones fueron significativas ($p < 0,05$).. 89
- Tabla 4.16. Índice de plasticidad (IP) en respuesta a la luz de 5 especies para 5 características fisiológicas y morfológicas: conductividad hidráulica específica (KS; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), conductividad hidráulica foliar específica (KL; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1} 10^{-4}$), tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max}; $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) y área foliar específica (AFE; $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). Las especies se ordenaron de mayor a menor tasa de crecimiento (incremento relativo en diámetro del tallo principal). Se indica además la diferencia máxima entre los IP de las especies para cada atributo.....90
- Tabla 5.17. Especies seleccionadas para realizar estudios de vulnerabilidad a la cavitación en condiciones semicontroladas en el norte de Misiones.....103

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1. Modelo que explica la abundancia de especies invasoras (bambúseas y lianas) en bosques de la Selva Misionera, y la escasa capacidad de cicatrización de claros naturales en bosques sometidos a extracción selectiva (con grado de disturbio alto). En bosques con bajo grado de disturbio los claros son colonizados por especies de árboles pioneras y por especies tolerantes a la sombra presentes antes de la formación del claro que se benefician por el aumento en la disponibilidad de recursos cuando este se forma. El rápido cierre parcial del dosel facilita el establecimiento de árboles con distintos requerimientos de regeneración y crecimiento. La rápida cicatrización del claro disminuye la probabilidad de invasión por parte de especies heliófitas como las lianas y las bambúseas. En bosques con alto grado de disturbio hay una mayor abundancia de especies invasoras, debido principalmente a la alta disponibilidad de recursos en claros grandes abiertos durante las extracciones forestales. Estas especies colonizan rápidamente los espacios que se generan en estos bosques como consecuencia de la caída de árboles o la extracción de especies maderables, lo cual lleva a una degradación sucesiva de los bosques explotados, que podría revertirse mediante técnicas de manejo como el corte de bambúseas y de lianas.....12
- Figura 2.2. Localización de las parcelas experimentales en el norte de la Provincia de Misiones. Se señala con un cuadro en rojo el área de estudio donde se instalaron las parcelas permanentes.17
- Figura 2.3. Representación esquemática de una parcela con la distribución de árboles y de los sitios donde se hicieron las mediciones. Los árboles están simbolizados por círculos verdes de tamaño proporcional a sus áreas basimétricas. Las banderas naranjas indican sitios en donde se realizaron mediciones de microclima, y los cuadros amarillos representan subparcelas de 2x2 m en donde se midió abundancia y diversidad de renovals. Los cuadros amarillos con un círculo rojo indican los sitios en donde se tomaron fotos hemisféricas.....19
- Figura 2.4. Distribución de frecuencias porcentual y acumulada de radiación (proporción de la radiación total estimada como FSG), en parcelas control (líneas y barras negras) y parcelas con remoción de lianas y bambúseas (líneas y barras grises). Los gráficos corresponden a fotografías tomadas a 0,7 (a, c) y 2 m de altura (b, d) sobre el suelo en 30 sitios por tratamiento, en invierno (a, b) y verano (c, d). Las proporciones de radiación en el eje de las ordenadas corresponden a los valores medios de los intervalos. Se observaron diferencias significativas en la proporción de la radiación total entre el verano y el invierno a 2 m de altura en las parcelas con tratamiento de limpieza de sotobosque (Wilcoxon Matched Pairs Test, T=95, p<0,005).....29
- Figura 2.5. Relación entre la proporción de la radiación total promedio a 0,7m y 2 m de altura sobre el suelo en parcelas control (negro) y con remoción de lianas y bambúseas (gris). Cada punto corresponde a los valores de FGS de invierno y verano promediados en un sitio (n=30 sitios por tratamiento). En cada caso se ajustó una recta: $y=0,385x+ 0,0247$ (p<0.001; control), $y=0,655x+ 0,0344$ (p<0,001; tratamiento).....30
- Figura 2.6. Fotos hemisféricas tomadas en diciembre de 2001 en sitios de parcelas control (a, c) y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas (b, d) a 0.7 m (a, b) y 2 m (c, d) de altura. Las fotografías corresponden a una radiación total del 1.5%

- (a), 17% (b), 20% (c), y 19% (d). Sobreescrito a las fotos se observa el recorrido del sol a lo largo del año.....31
- Figura 2.7. Proporción de la radiación total promedio para el verano y el invierno a 0,7 (a) y 2 metros de altura (b) en parcelas control (negro) y con tratamiento de corte de lianas y bambúseas (gris). Se indican las medianas, los cuartiles de 25-75% y los valores máximos. Se encontraron diferencias significativas (*) entre tratamientos a 0,7 metros de altura (Mann-Whitney Test, $U=195,1$, $p<0,001$).....32
- Figura 2.8. Precipitaciones diarias registradas durante agosto de 2001 y mayo de 2002 en la estación meteorológica más próxima a las parcelas experimentales en la localidad de Wanda (Fuente: Alto Paraná S.A.).....33
- Figura 2.9. Variaciones diarias de temperatura del aire en sitios con alta cobertura arbórea (a, c) y en claros (b, d) en un parcelas control (a, b) y con tratamiento corte de lianas y bambúseas (c, d) durante el verano. Los valores indican temperaturas promediadas por horas en dos sitios por condición y tratamiento, y la línea punteada marca los 35°C. Las temperaturas máximas fueron significativamente diferentes para los dos tratamientos y condiciones de luz (dosel cerrado y claro) (Wilcoxon Matched Pairs Test, $n = 54$ días, $p<0,05$). Las temperaturas mínimas sólo fueron diferentes entre tratamientos para ambas condiciones (Wilcoxon Matched Pairs Test, $p<0,001$).34
- Figura 2.10. Variaciones diarias de temperatura del aire (línea punteada) y del suelo (línea continua) en sitios con alta cobertura arbórea (a) y en claros (b) en una parcela control. Los valores indican temperaturas promediadas por horas en dos sitios. Las temperaturas máximas y mínimas del suelo fueron significativamente diferentes bajo el dosel y en los claros (Wilcoxon Matched Pairs Test, $n = 10$ días, $p<0,01$).....35
- Figura 2.11. Densidad de renovales de lianas y tallos de *Chusquea ramosissima* en parcelas control (negro) y con tratamiento de corte de lianas y bambúseas (gris). Se indican las medianas, los cuartiles de 25-75%, y los valores máximos y mínimos. Se encontraron diferencias significativas (*) entre tratamientos tanto para la densidad de enredaderas (Mann-Whitney Test, $U=780$, $n=50$, $p<0,005$) como para la bambúsea (Mann-Whitney Test, $U=141$, $n=50$, $p<0,001$).....36
- Figura 2.12. Proporción de la radiación a 0,7 m de altura (a) y densidad de renovales de árboles (b) en función de la abundancia de *Chusquea ramosissima* en parcelas control (negro) y con remoción de lianas y bambúseas (gris). En el primer caso $n=20$, y en el segundo $n=50$ para cada tratamiento. Cada punto corresponde a una subparcela de 4 m².....37
- Figura 2.13. Densidad y riqueza de renovales en relación a la proporción de luz en el bosque a 0,7 (a, c) y 2 metros (b, d) de altura. Los valores de radiación corresponden al valor medio de cada intervalo. En el análisis se tuvieron en cuenta todos los renovales (individuos de más de 30 cm de altura) encontrados en las parcelas control y con tratamiento: (a, c) renovales menores a 1 m de altura, (b, d) renovales menores a 2 metros e individuos de entre 2 y 10 metros de altura de especies pioneras de rápido crecimiento.....38
- Figura 2.14. Abundancia de plántulas y renovales por clase de altura en parcelas control (negro) y con tratamiento de corte de lianas y bambúseas (gris). Se midieron en total 484 individuos en las parcelas control, y 557 en las parcelas tratadas. Los valores de altura corresponden al valor medio de cada intervalo analizado. El número de individuos por clase de altura fue mayor en las parcelas tratadas ($\chi^2=17,484$, g.l.=9, $p<0,05$).....39
- Figura 2.15. Diversidad y dominancia de especies arbóreas para renovales (a) y árboles (b) en parcelas control (negro) y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas (gris). Las especies en cada tratamiento se disponen conforme a su abundancia en el bosque. Solamente se indica el nombre abreviado (ver Tabla 2.2) de las especies representadas por al menos 4 individuos. En total se midieron 904 renovales

cubriendo un área total de 600 m² y 1811 árboles en una superficie de 6 hectáreas. En el Anexo 1 se detalla el nombre científico y abundancia de todas las especies de árboles encontradas para individuos de más de 10 cm de DAP.....40

Figura 3.16. Crecimiento relativo en diámetro (a), altura (b) y área foliar total por individuo (c) en renovales de cuatro especies en parcelas control (barras negras) y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas (barras grises). El incremento relativo se calculó como la diferencia entre las medidas de cada variable realizadas al inicio y al final de la estación de crecimiento relativa a la medida inicial. Los valores corresponden a las medias \pm error estándar (n=20 a 30 individuos dependiendo de la especie y tratamiento). *Indica diferencias significativas (p<0,05) obtenidas en tests de t o de Mann Whitney para muestras independientes. B. riedelianum: (a) t=-2,02, g.l. 44; (b) U=59, Z=-4,51; (c) t=-2,03, g.l. 43. B. densiflora: (a) U=118,5, Z=-1,13, p=0,25; (b) t=-1,12, g.l. 33; (c) U=99, Z=-1,47, p=0,12. L. leucanthus: (a) U=244, Z=-0,35, p=0,72; (b) t=-3,15, g.l. 45; (c) t=-2,53, g.l. 45. N. megapotamica: (a) U=118, Z=-2,89; (b) U=100, Z=-3,42; (c) U=133, Z=-3,128.....60

Figura 3.17. Patrón temporal de producción foliar desde agosto de 2001 hasta mayo de 2002 para renovales de cuatro especies de árboles creciendo en parcelas control (negro) y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas (gris). La línea de puntos indica el momento en que se aplicó el tratamiento. Los valores corresponden a las medias \pm error estándar (n=14 a 20 individuos dependiendo de la especie y tratamiento). Test t para muestras dependientes (6 g.l.): B. riedelianum, t=-4,00, p=0,007; B. densiflora, t=-3,53, p=0,001; L. leucanthus, t=-2,26, p=0,065; N. megapotamica, t=-2,32, p=0,059.....61

Figura 3.18. Área foliar específica en renovales de cuatro especies de árboles en parcelas control (barras negras) y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas (barras grises). Los valores corresponden a las medias \pm error estándar (n=10 a 30 dependiendo de la especie y tratamiento). *Indica diferencias significativas (p<0,05): B. riedelianum (t = 2,36, g.l. 22), L. leucanthus (t = 2,31, g.l. 27), N. megapotamica (t = 2,91, g.l. 44).....62

Figura 3.19. Tiempo de vida medio de las hojas (X50%) estimado a partir de la mortalidad acumulada de hojas marcadas en el momento de su expansión en función de su tiempo de vida para renovales de 4 especies en parcelas control (negro) y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas (gris). Los puntos corresponden a los porcentajes de mortalidad de 5 cohortes de hojas. Para cada especie y tratamiento se indica X50%. En todos los casos p<0.001. Número total de hojas marcadas: (a) n=79, (b) n=138, (c) n=68, (d) n=115, (e) n=22, (f) n=72, (g) n=143, (h) n=90.....63

Figura 3.20. Tiempo de vida medio de las hojas (a) y porcentaje de daño por insectos herbívoros (b) en función del área foliar específica (AFE) para renovales de 4 especies de árboles en parcelas control (negro) y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas (gris). Los símbolos representan valores medios \pm error estándar (AFE, n=20 a 30; Daño en hojas, n=10 a 20). La longitud de vida de las hojas es el valor X50% calculado a partir de las curvas de la Figura 3.19. Las especies son: B. riedelianum (triángulo), B. densiflora (círculo), L. leucanthus (cuadrado), y N. megapotamica (rombo). Las ecuaciones de las funciones son: (a) $y=-2,39*x+841$, p<0,05; (b) $y=0,34*x-55,06$, p<0,05.....64

Figura 4.21. Conductividad hidráulica foliar específica (KL) en función de la conductividad hidráulica específica (KS) por área de xilema. Se ajustó una curva exponencial creciente de dos parámetros ($y=4,1*(1-\exp(-0,2*x))$, p<0,0001). Los símbolos son medias \pm ES (KS, n=5 a 8; KL, n=5 a 10). Los tratamientos de luz de 10, 30, 40 y 65% están indicados por símbolos negros, gris oscuro, gris claro y blanco respectivamente. Las especies son Balfourodendron riedelianum (triángulo hacia abajo), Cedrela fissilis (círculo), Cordia trichotoma (cuadrado), Lonchocarpus leucanthus (rombo) y Patagonula americana (triángulo hacia arriba).....90

- Figura 4.22. Conductividad hidráulica específica (KS) en función del diámetro medio de los vasos del xilema de tres especies en dos tratamientos de luz ($y=0,22*x-3,9$, $p<0,0001$). Los símbolos son valores medios por individuo ($n=44$ a 294 vasos). Las especies son *Balfourodendron riedelianum* (triángulo hacia abajo), *Cedrela fissilis* (círculo), y *Cordia trichotoma* (cuadrado). Los símbolos blancos corresponden al tratamiento de 65%, y los grises claro y oscuro a los tratamientos de 40 y 30% respectivamente.....91
- Figura 4.23. Diámetro medio de los vasos del xilema en función de la densidad de vasos para tres especies en dos tratamientos de luz ($y=20,22*71,31\exp(-0,01*x)$, $p<0,0001$). Los símbolos indican valores medios por individuo ($n=44$ a 294 vasos). Símbolos como en la Figura 4.2.....91
- Figura 4.24. Cortes transversales de segmentos de tallos. Se observan las diferencias en el diámetro de los vasos para 3 especies de árboles: *C. fissilis* (a), *C. trichotoma* (b), *B. riedelianum* (c). La escala es la misma en los tres casos.92
- Figura 4.25. Tasa máxima de transporte de electrones del FSII (ETRmax; $\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en función de la conductividad hidráulica específica, panel superior; y de la conductividad foliar específica KL, $n=5$ a 10), panel inferior. Se ajustó una hipérbola ($y=149,4*x/(1,75+x)$, $p<0,0001$) y una recta ($y=26,9x+38,9$, $p<0,0001$) respectivamente. Los símbolos indican valores promedio \pm ES (KS, $n= 5$ a 8 ; ETRmax, $n=3$). Símbolos como en la Figura 4.21.....92
- Figura 4.26. Relación entre la composición isotópica de carbono ($^{13}\text{C}\delta$) y la conductividad hidráulica foliar específica. Se ajustó una recta al conjunto de datos de 5 especies y 4 tratamientos de luz ($y=1,1x-32,36$, $P<0,001$). En el caso de KL, los símbolos indican valores promedio \pm ES (KL, $n=5$ a 10). En el caso de la composición isotópica, se obtuvo un único valor por tratamiento y especie mediante el análisis de una muestra compuesta de tejido foliar. Símbolos como en la Figura 4.21.....93
- Figura 4.27. Relación entre el incremento relativo en diámetro y la conductividad hidráulica foliar específica (KL, $n= 5$ a 10), panel superior ($y=0,17x+0,13$, $p<0,001$); y la tasa máxima de transporte de electrones del FSII, panel inferior ($y=0,005x+0,005$, $p<0,001$). Los símbolos representan los valores medios \pm ES (KL, $n=5$ a 10 ; ETRmax, $n=3$). Símbolos como en la Figura 4.21.....94
- Figura 5.28. Curvas de vulnerabilidad a la cavitación en renovales de cinco especies de árboles que crecieron durante un año en dos condiciones de luz: 10 y 65% de la radiación total (símbolos oscuros y claros respectivamente). Curvas realizadas por el método de inyección de aire en 3 individuos por especie y tratamiento. Se indica en cada caso la presión necesaria en el xilema para alcanzar un 50% de pérdida en la conductividad ($\psi_{50\%}$).108
- Figura 5.29. Potencial hídrico (MPa) al que se pierde el 50% de la conductividad hidráulica en función de la densidad de madera. Los símbolos claros y oscuros indican tratamientos de luz de 65 y 10% respectivamente. Las especies son *Balfourodendron riedelianum* (triángulo hacia abajo), *Bastardiopsis densiflora* (círculo), *Cordia trichotoma* (cuadrado), *Lonchocarpus leucanthus* (rombo) y *Patagonula americana* (triángulo hacia arriba). Los símbolos indican valores medios \pm ES.108
- Figura 5.30. Relación entre la eficiencia intrínseca en el transporte de agua (conductividad hidráulica específica, KS) y la densidad de madera. Se ajustó una función lineal ($y=-11,7*x+10,3$, $p<0,005$). Símbolos como en la Figura 5.29, indican valores medios \pm ES.109
- Figura 5.31. Relación entre el potencial hídrico de las hojas medido al mediodía y la densidad de madera. Se ajustó una función lineal ($y=-1,9*x-0,77$, $p<0,05$). Símbolos como en la Figura 5.29, indican valores medios \pm ES.....110

Capítulo 1 Introducción General

1.1 Dinámica de claros y ecología de bosques tropicales

La luz es uno de los factores ambientales más importantes que determinan el crecimiento, supervivencia y reproducción de las plantas en bosques tropicales (Denslow & Hartshorn 1994, Chazdon *et al.* 1996, Fetcher *et al.* 1994). La cantidad de radiación que llega al sotobosque disminuye al atravesar el dosel, pudiendo constituir tan solo el 2 o 4% del total (Chazdon 1988, Clark *et al.* 1995). La radiación que llega a la superficie del suelo consiste en niveles bajos de radiación difusa y eventos breves de pulsos de luz directa de alta intensidad o flecos de luz (Chazdon *et al.* 1996). La frecuencia y duración de estos pulsos, que pueden representar entre el 50 y el 80% de la radiación diaria total, son los factores más importantes que determinan un balance positivo de carbono para las plantas que crecen en el sotobosque (Chazdon 1988, Pearcy 1987).

La formación de claros en el bosque afecta sustancialmente la cantidad de luz que llega al sotobosque. La caída natural de árboles es un fenómeno generalizado en bosques tropicales (Sanford *et al.* 1986, Uhl *et al.* 1988), pudiendo representar hasta el 10% del área total (Brokaw 1985, Sanford *et al.* 1986). A medida que las aperturas en el dosel son más grandes, la radiación, y la duración y frecuencia de flecos de luz también aumentan (Brown 1993). En consecuencia, las condiciones microclimáticas en los claros son sustancialmente distintas a las observadas en sitios donde el dosel no está perturbado. Los cambios en radiación se correlacionan con cambios en la temperatura, la humedad relativa, el contenido de agua del suelo y la disponibilidad de nutrientes. El tamaño, la forma, y la orientación de los claros constituyen aspectos importantes que

afectan el microclima y el balance de agua, no solo en los claros sino también en las áreas que lo rodean (Van Dam 2001).

La formación de claros ha sido considerada un proceso fundamental para el mantenimiento de la diversidad de árboles en los bosques tropicales (Whitmore 1990). Se ha encontrado que algunos árboles tropicales tienen preferencia por un tamaño particular de claro, y requieren cierta cantidad de luz (o un tamaño de claro mínimo) para su regeneración (Denslow 1980, Myers *et al.* 2000, Tuomela *et al.* 1996), y se ha sugerido además (Denslow 1980) que en claros muy grandes (de más de 1000 m²), las especies con mayor tasa de crecimiento y capaces de tolerar ambientes más extremos son competitivamente superiores al resto de las especies.

Las especies de bosques tropicales generalmente se clasifican en dos grandes grupos funcionales sobre la base de sus requerimientos de germinación y establecimiento (Whitmore 1996). Mientras que las especies tolerantes a la sombra pueden germinar, crecer y establecerse en sitios con niveles de luz muy bajos, las especies de sol o pioneras necesitan una alta intensidad de luz para su desarrollo. Estas categorías distan de ser dos grupos definidos, en cambio se piensa que forman parte de un gradiente continuo de respuestas a la luz, aunque no se conoce precisamente cuanto puede ser el grado de variación en la respuesta de las especies tolerantes (Poorter 1999). Un gran número de especies pueden sobrevivir en condiciones de baja intensidad de luz. Por ejemplo, en un bosque en Panamá se encontró que el 79% de las especies eran tolerantes a la sombra (Welden *et al.* 1991).

Los individuos que colonizan los claros pueden pertenecer a especies pioneras o tolerantes a la sombra presentes en el lugar antes de la formación del claro. El crecimiento bajo los árboles puede ser muy lento (Clark & Clark 1992), pero una vez que se abre un espacio en el dosel la entrada de luz da lugar a un crecimiento vigoroso en el sotobosque. Los ajustes morfológicos y fisiológicos en respuesta a cambios ambientales y en la disponibilidad de recursos (aclimatación) pueden aumentar la tasa de crecimiento

de las plantas, lo cual es crítico a la hora de determinar quien gana en la competencia por la apropiación del espacio abierto. A pesar de que la tolerancia a la sombra se asocia generalmente a una baja capacidad de aclimatación (Fetcher *et al.* 1983, Kobe 1999), los resultados sugieren que muchas especies de bosques tropicales sobreviven a la sombra y son capaces de aclimatarse y crecer rápidamente cuando se abre un claro en el dosel (Adams *et al.* 1999, Allen & Pearcy 2000, Barker *et al.* 1997, Chazdon & Pearcy 1991, Davies 1998, Königer *et al.* 1995, Loik & Holl 2001, Valladares *et al.* 1997).

El hecho de que las plantas no tengan un "nicho" de regeneración definido en cuanto a sus requerimientos de luz, sumado a que este recurso varía de manera espacial y temporal, parecería restar importancia a la formación de claros como mecanismo para explicar la coexistencia de un gran número de especies de árboles en los bosques tropicales. Las críticas al fenómeno de formación de claros como determinante principal de la biodiversidad se centran particularmente en la hipótesis de la segregación espacial durante la regeneración (Wright 2002). Se ha comprobado que más del 80% de los renovales de especies tolerantes a la sombra sobreviven a la formación de claros (Uhl *et al.* 1988; Fraver *et al.* 1998). El tamaño de los individuos determina en gran medida que puedan alcanzar el dosel del bosque (Brown & Whitmore 1992, Boot 1996, Zagt & Werger 1998), y puede compensar las tasas de crecimiento rápido de las especies pioneras que germinan después de la formación del claro (Brown & Whitmore 1992; Grubb 1996). La caída natural de árboles es la mayor fuente de variabilidad en la disponibilidad de luz en bosques intactos, sin embargo su heterogeneidad espacial y temporal no permite la creación de nichos de regeneración predecibles para todas las especies (Wright 2002, Chesson 2000). Las evidencias actuales indican que tanto el crecimiento como la capacidad de supervivencia son características importantes para la regeneración, y que las interacciones bióticas como la dispersión, la granivoría, la herbivoría, los patógenos (Augspurger 1984, Nepstad *et al.* 1991, Aide & Cavelier 1994, Barker *et al.* 1997; Chapman & Chapman 1999, Holl & Kappelle 1999, Hubbell *et al.* 1999, Harms *et al.* 2000) y, en menor medida, el tipo de suelo y la microtopografía

(Clark *et al.* 1999, Wright 2002) son factores que determinan los patrones espaciales de distribución, establecimiento, crecimiento y supervivencia de árboles en bosques tropicales.

La formación de claros podría ser, sin embargo, un factor fundamental para asegurar la diversidad de especies no arbóreas tales como lianas, herbáceas, enredaderas, arbustos y epífitas, y de especies arbóreas pioneras (Schnitzer & Carson 2000). Por ejemplo, en la Isla de Barro Colorado (Panamá) el 65% de la vegetación depende de la formación de claros para su regeneración, y los árboles tolerantes a la sombra, aunque constituyen el 75% de las especies arbóreas, representan sólo un tercio del total de las especies presentes. Los estudios de lianas en este bosque han demostrado que su diversidad y abundancia es comparativamente mucho mayor en claros que en sitios donde el dosel está cerrado (Schnitzer & Carson 2001), y pueden inhibir el crecimiento de los árboles durante varios años impidiendo la regeneración del dosel arbóreo (Schnitzer *et al.* 2000). Dado que estos grupos de especies también son muy abundantes en otros bosques tropicales (Gentry & Dodson 1984), la formación de claros podría tener un rol muy importante en el mantenimiento de la diversidad si se considera las formas de crecimiento no arbóreas.

1.2 Respuesta de las plantas a cambios en las condiciones ambientales

Debido a la marcada heterogeneidad espacial y temporal en la cantidad y calidad de luz, un bosque puede conceptualizarse como un conjunto de gradientes continuos de disponibilidad de luz, en vez de un simple mosaico de claros y áreas cerradas como tradicionalmente se lo ha considerado (Lieberman *et al.* 1989; Rich *et al.* 1993, Whitmore *et al.* 1993, Grubb 1996). La habilidad de las plantas para capturar y utilizar este recurso a lo largo de estos gradientes constituye un factor fundamental para su crecimiento y supervivencia en bosques tropicales.

Bajo el dosel arbóreo las plantas maximizan la intercepción de luz asignando gran parte de los recursos obtenidos a la formación de hojas, y aumentando asimismo el área por unidad de biomasa foliar (área foliar específica). Las hojas de sombra tienen una tasa de respiración baja y su tasa de fotosíntesis se satura a bajos niveles de luz. Al disminuir la pérdida de carbono por respiración se minimizan los costos de mantenimiento, lo cual ayuda a aumentar las tasas de crecimiento de las plantas (Chazdon *et al.* 1996). El balance de carbono de las plantas se ve afectado no solo por la asignación de recursos a las hojas sino también por su longevidad. Dado que la asimilación de carbono es muy baja en ambientes con poca luz, los costos de construcción sólo pueden recuperarse con un mayor tiempo de vida de las hojas (Williams *et al.* 1989). A altos niveles de luz la fijación de carbono se incrementa con la formación de hojas gruesas que poseen varias capas de parénquima fotosintético, y las pérdidas de agua se reducen al disminuir el área foliar. Una disminución del área foliar específica permite incrementar la tasa de fotosíntesis y la pérdida de calor por convección, disminuyendo por lo tanto las pérdidas de agua por transpiración (Givnish 1988). En ambientes con alta intensidad de luz la tasa de crecimiento está limitada por la disponibilidad de agua y nutrientes, por lo tanto las plantas tienden a invertir mayor cantidad de recursos en la construcción de raíces.

Las variaciones en la disponibilidad de luz en un bosque están correlacionadas con la temperatura y la humedad relativa. En ambientes con alta intensidad de luz, donde el déficit de presión de vapor es alto, las plantas deberían tener un sistema de transporte de agua eficiente que permita mantener tasas de transpiración (y fotosíntesis) altas, sin incrementar el gradiente de potencial hídrico entre el suelo y las hojas (Zimmermann 1983, Tyree & Ewers 1991). La eficiencia en el transporte de agua a las hojas (conductividad hidráulica foliar específica, K_L) se ve afectada por la asignación relativa de recursos a los tejidos conductores y fotosintéticos, y por la capacidad intrínseca de transporte de agua que tiene el tejido conductor (conductividad hidráulica específica, K_S). Esta última depende de la anatomía del tejido, y aumenta con la cuarta potencia del radio de los elementos conductores del xilema (Zimmermann 1983). Se ha comprobado

que existe variabilidad interespecífica en la anatomía del xilema, y por lo tanto en la eficiencia intrínseca en el transporte de agua (Zimmermann 1983). Hay poca evidencia de que se produzcan modificaciones en K_s en respuesta a cambios en el ambiente en que crecen las plantas. Sin embargo, sí se han observado variaciones en la relación entre la superficie foliar y el área de xilema en plantas de la misma especie creciendo en distintos ambientes y, por lo tanto, en la conductividad hidráulica foliar específica (Gower et al. 1987; Callaway et al. 1994; Mencucinni and Grace 1995, Maherali *et al.* 1997, Schultz & Matthews 1993, Shumway *et al.* 1993). Para las plantas que crecen en sitios con alta radiación y déficit de saturación del aire, una disminución en la superficie foliar, manteniendo constante el área de conducción, permitiría aumentar la eficiencia en el transporte de agua y, a su vez, acelerar el crecimiento al reducir las limitaciones hidráulicas sobre la fotosíntesis.

La aclimatación puede tener implicancias ecológicas importantes en el crecimiento de las especies arbóreas y de las plantas en general. El grado de plasticidad en el área foliar específica, por ejemplo, puede tener efectos importantes para el crecimiento de las plantas. Se ha comprobado que una mayor área foliar específica incrementa las probabilidades de consumo por los herbívoros. Puede suponerse entonces que no tendría un valor adaptativo producir hojas de baja área foliar específica en ambientes con poca luz, donde la biomasa perdida es difícil de reemplazar (Walters & Reich 1999). Estas observaciones coinciden con el hecho de que las especies pioneras son muy plásticas para esta característica, mientras que las especies tolerantes a la sombra poseen en general un área foliar específica similar independientemente del ambiente donde crecen (Veneklaas & Poorter 1998).

Conocer la capacidad de las plantas para modificar distintos atributos morfológicos y fisiológicos, y las estrategias en el uso de los recursos de diferentes especies podría ayudar a entender sus patrones demográficos, y a explicar su coexistencia en ecosistemas con alta diversidad. Resultados de un estudio realizado en un bosque seco

estacional de Panamá (Hubbell and Foster 1992) demostraron que la tasa de crecimiento de renovales de diferentes especies establecidos en claros se correlacionaba negativamente con su capacidad de supervivencia bajo el dosel. Esta relación permite suponer que existe un compromiso entre mantener tasas de crecimiento elevadas e invertir recursos en aumentar la supervivencia, y que las combinaciones posibles de comportamientos para estas características dentro de la relación observada posibilitaría la coexistencia de un gran número de especies en bosques tropicales (Wright 2002).

1.3 Conservación del bosque en Misiones

La región del Bosque Atlántico del Alto Paraná, se extiende por el extremo sur de Brasil, el este del Paraguay y el extremo nordeste de la Argentina, en donde se la conoce con la denominación de Selva Misionera. Con una temperatura media de 21°C y una precipitación promedio de 2000 mm anuales, la vegetación dominante en la región es la selva subtropical húmeda, que está formada por tres estratos arbóreos con numerosas epífitas y lianas (Cabrera 1976), constituyéndose en el ecosistema con mayor diversidad y complejidad estructural y funcional de la Argentina. Este ecosistema ha sido catalogado mundialmente como un área prioritaria para la conservación dado que posee una alta diversidad biológica y numerosas especies endémicas (Myers *et al.* 2000, Di Bitetti *et al.* 2003).

La ecoregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná cubría originalmente una superficie de 1.000.000 km², quedando en la actualidad apenas 58.000 km². Las áreas naturales protegidas suman una superficie de 20.700 km², lo cual equivale solamente al 2% de la superficie original. Argentina posee el mayor remanente continuo de este ecosistema con un área de aproximadamente 10.000 km² (el 40% de la superficie histórica que cubría la provincia de Misiones). En Brasil y Paraguay, en cambio, sólo persiste actualmente menos del 7% de la cubierta original. La deforestación ha sido más intensa en Brasil, donde sólo el 2,7% del área original tiene actualmente cobertura boscosa. Paraguay, en

cambio, aún cuenta con un superficie extensa de bosque, sin embargo en los últimos años se ha convertido en el país latinoamericano con mayor tasa de deforestación y fragmentación (Holz & Placci 2002).

A pesar de que Argentina conserva la mayor superficie continua de bosques en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, la mayor parte de los remanentes fuera de áreas naturales protegidas han sido intensamente explotados mediante extracción selectiva. Estos bosques no constituyen una alternativa económica para los pobladores locales ya que, además de estar empobrecidos en especies de valor comercial, han sido invadidos por especies de lianas y bambúseas (Placci 2000), que aparentemente impiden la regeneración natural de los árboles. Esto, sumado a que Misiones es una de las provincias más pobres de la Argentina (INDEC 2000), ha generado una fuerte presión sobre los remanentes boscosos, que van siendo rápidamente reemplazados por cultivos y pasturas.

A lo largo de la última década, la Provincia de Misiones ha intentado promover la conservación de sus bosques nativos mediante la adopción de medidas tales como la creación de áreas protegidas estrictas y reglamentaciones forestales que promueven un uso sustentable del bosque. Numerosas organizaciones de Argentina, Brasil y Paraguay están llevando adelante una iniciativa para crear un área de uso múltiple denominada "Corredor Verde Trinacional", que garantice el manejo sustentable de los recursos naturales y la conexión biológica de los bosques remanentes en los tres países. La provincia de Misiones ha avanzado en este sentido al crear en 1999 la "Ley de Corredor Verde de la Provincia de Misiones" (Ley N°3631), la cual tiende a promover la conservación y el desarrollo sostenible de todas las altas cuencas de la provincia, en un área equivalente a un tercio de la superficie provincial. Esta Ley contempla tanto la necesidad de recuperar remanentes de bosques degradados y proteger cuencas, como de restaurar superficies antiguamente cubiertas por bosques para crear corredores y amortiguar los efectos de la fragmentación. A pesar de estos esfuerzos, los marcos

regulatorios no han sido exitosos en asegurar un manejo sustentable de este importante ecosistema boscoso por diferentes razones. Las mismas incluyen, además de las presiones de tipo social y económico que impulsan el cambio en el uso de la tierra, la falta de conocimiento sobre la estructura y funcionamiento del ecosistema.

1.4 Manejo del bosque nativo

El aprovechamiento tradicional del bosque nativo en la provincia de Misiones consiste en la extracción selectiva de especies de alto valor económico. La tala selectiva es una de las formas de explotación del bosque más importantes y difundidas en los bosques húmedos tropicales (UNESCO 1978). Estimaciones hechas para el Bosque Amazónico indican que durante los años 1996 y 1997 entre 10.000 y 15.000 km² de bosque fueron afectados por tala selectiva (Nepstad *et al.* 1999). La extracción selectiva convencional implica la tala de los árboles grandes de mayor valor comercial. Una vez finalizadas las operaciones extractivas, el bosque es abandonado para su recuperación hasta una nueva eventual explotación cuando vuelve a haber disponibilidad de árboles de valor comercial y de tamaño adecuado.

La tala selectiva puede alterar de manera notable la dinámica de formación de claros. A su vez, el tamaño de los claros originados durante la extracción puede ser varias veces mayor a los producidos por causas naturales. La apertura de caminos y vías de extracción también puede modificar de manera pronunciada las condiciones microclimáticas alterando la cantidad de luz directa incidente, la demanda evaporativa, la temperatura, y el potencial hídrico del suelo (van Dam 2001). Otro efecto importante de interés ecológico que puede tener la formación de claros grandes debido a la extracción forestal es el aumento en el crecimiento de especies herbáceas invasoras (bambúseas) y lianas (Withmore 1990). Estas especies responden rápidamente al incremento pronunciado en la disponibilidad de luz inhibiendo la regeneración y el crecimiento de los individuos jóvenes de especies del dosel (Putz 1984). Estudios recientes en bosques

tropicales (Schnitzer & Carson 2000, Schnitzer *et al.* 2000) sugieren que en algunos claros en donde las lianas son dominantes estas no permiten la formación de un bosque multiestratificado.

1.4 Objetivos, hipótesis generales, y alcances del estudio

En el diagrama de la Figura 1.1 se muestran los posibles mecanismos por los cuales un sitio con una cobertura arbórea alta (dosel cerrado) podría recuperar su estructura después de la formación de un claro en un bosque primario intacto o con muy bajo grado de disturbio, o ser colonizado por especies nativas invasoras que inhibirían la regeneración natural de árboles en bosques primarios explotados o con grado de disturbio alto. Técnicas de manejo, como la remoción de bambúseas y el corte de lianas (Burkart 1999), podrían favorecer la recuperación de los bosques degradados al restituir los mecanismos de cicatrización de claros por especies arbóreas. Otra vía de recuperación de los claros invadidos por especies de bambúseas monocárpicas incluiría la ocurrencia de una floración y mortalidad masiva, lo cual no ha sido comprobado hasta el momento.

Los objetivos generales de este estudio fueron: 1) evaluar cómo cambia la estructura y las condiciones microclimáticas del bosque, en particular la radiación solar, cuando los bosques son invadidos por lianas y bambúseas, y cómo afectan estos cambios a la diversidad, abundancia, y crecimiento de renovales de especies arbóreas; 2) estudiar la respuesta a diferentes niveles de radiación de características morfológicas y fisiológicas de especies de árboles con diferentes historias de vida (por ejemplo, especies de crecimiento rápido y crecimiento lento); y 3) establecer si existen compromisos y relaciones funcionales convergentes en características ecofisiológicas que describan el comportamiento de las especies arbóreas.

La hipótesis general bajo la cual se realizó este estudio es que las especies nativas invasoras, mayoritariamente bambúseas y enredaderas leñosas (lianas), modifican de manera directa e indirecta las condiciones ambientales, e inhiben la regeneración de especies de árboles alterando a largo plazo la diversidad específica, estructural y funcional del bosque. Los cambios en la diversidad pueden ocurrir directamente al disminuir las poblaciones de algunas especies o indirectamente a través de procesos especie específicos y/o que afectan relaciones interespecíficas (por ejemplo, una diferente capacidad de aclimatación) e interacciones dentro del ecosistema (alterando, por ejemplo, las relaciones planta-animal).

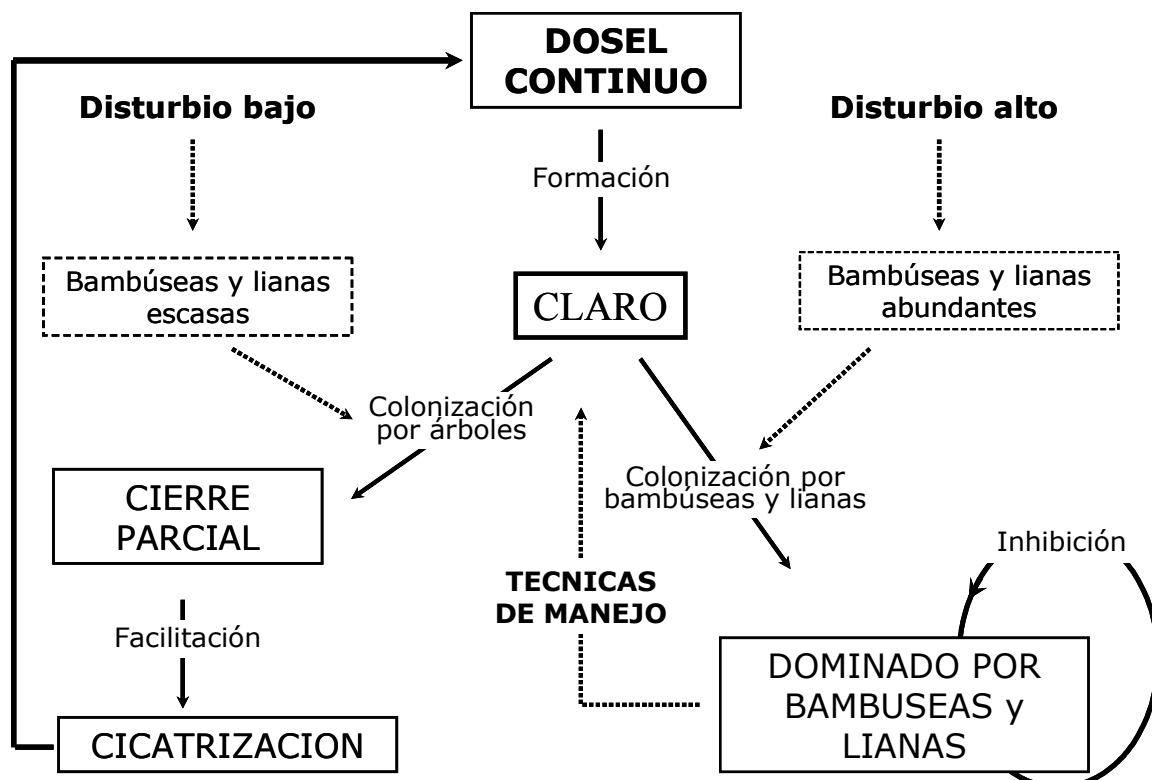


Figura 1.1. Modelo que explica la abundancia de especies invasoras (bambúseas y lianas) en bosques de la Selva Misionera, y la escasa capacidad de cicatrización de claros naturales en bosques sometidos a extracción selectiva (con grado de disturbio alto). En bosques con bajo grado de disturbio los claros son colonizados por especies de árboles pioneras y por especies tolerantes a la sombra presentes antes de la formación del claro que se benefician por el aumento en la disponibilidad de recursos cuando este se forma. El rápido cierre parcial del dosel facilita el establecimiento de árboles con distintos requerimientos de regeneración y crecimiento. La rápida cicatrización del claro disminuye la probabilidad de invasión por parte de especies heliófitas como las lianas y las bambúseas. En bosques con alto grado de disturbio hay una mayor abundancia de especies invasoras, debido principalmente a la alta disponibilidad de recursos en claros grandes abiertos durante las extracciones forestales. Estas especies colonizan rápidamente los espacios que se generan en estos bosques como consecuencia de la caída de árboles o la extracción de especies maderables, lo cual lleva a una degradación sucesiva de los bosques explotados, que podría revertirse mediante técnicas de manejo como el corte de bambúseas y de lianas.

En este estudio se analizan los cambios microclimáticos, particularmente la radiación solar, que se producen en el bosque cuando se remueven las bambúseas y las lianas, y se evalúa la abundancia, riqueza y diversidad de renovales de árboles en relación a estos cambios y a la estructura del bosque (2). Asimismo, se compara el crecimiento y características morfológicas importantes de cuatro especies forestales incluyendo especies pioneras y tolerantes a la sombra, en respuesta a los cambios en la intensidad de luz y a factores bióticos que se producen al remover las lianas y bambúseas (en particular, se analiza la tasa de herbivoría por insectos) (3). En el 4 se estudia la respuesta de cinco especies de árboles muy abundantes en los bosques del norte de Misiones, algunas de alto valor comercial, a diferentes regímenes de luz equivalentes a los encontrados en el bosque. Se evaluó la capacidad de aclimatación de las especies en condiciones controladas y las relaciones y compromisos entre variables morfológicas y fisiológicas como la capacidad fotosintética y la arquitectura hidráulica. Por último, en el 5 se analizan las respuestas de renovales de 5 especies del dosel en cuanto a su eficiencia en el transporte de agua, densidad de madera y vulnerabilidad a la cavitación bajo dos condiciones de radiación.

Capítulo 2 Cambios en microclima y estructura del bosque: efectos sobre la abundancia y diversidad de renovales de especies arbóreas

2.1 Introducción

En los bosques el dosel arbóreo absorbe la mayor parte de la fracción de luz fotosintéticamente activa incidente, reduciendo la cantidad de radiación que llega al sotobosque. El tipo y disposición de las hojas de los árboles, además del índice de área foliar (i.e., la superficie cubierta por hojas por unidad de superficie de suelo) determinan en gran medida el porcentaje de la radiación que atraviesa el dosel (Waring & Running 1998). Por lo tanto, diferentes especies pueden tener un efecto distinto, permitiendo una mayor o menor entrada de luz al sotobosque (Canham & Burbank 1993).

La radiación en el sotobosque presenta una alta variabilidad espacial y temporal, y no sigue una distribución normal: en general se observa un gran número de sitios que reciben poca luz y sólo uno pocos que reciben altos niveles de radiación (Clark *et al.* 1995). En un bosque tropical de Costa Rica se encontró que la radiación solar en un sitio expuesto (un claro de 400 m²) llegaba al 28% de la radiación total incidente en el área, mientras que menos del 1% atravesaba la copa de los árboles (Chazdon & Fetcher 1984). Esto coincide con el hecho de que, a excepción de unas pocas especies pioneras, la mayor parte de las especies arbóreas de bosques tropicales parecen tolerar condiciones de poca disponibilidad de luz en etapas tempranas de su crecimiento (Clark & Clark 1992, Lieberman *et al.* 1995), y tienen capacidad competitiva limitada en sitios con

altos niveles de radiación (Chazdon *et al.* 1996) como claros grandes y vías de extracción producidos por la tala selectiva. Por lo general, el sotobosque en bosques tropicales recibe sólo el 2% de la radiación total incidente, y la mayor parte de esta radiación (50 a 80%) ocurre en forma de destellos de luz en períodos muy breves de tiempo, que las plantas aprovechan de manera muy eficiente. El carbono fijado por fotosíntesis durante estos eventos breves puede constituir entre el 40 al 60% del carbono total incorporado (Chazdon 1988).

La estructura del bosque, al igual que la composición florística, puede afectar los niveles de radiación en el sotobosque. En La Selva, Costa Rica, se encontró que el dosel de los bosques secundarios presentaba un número uniforme de claros de tamaño intermedio, mientras que en el bosque primario maduro el dosel presentaba muchas aperturas pequeñas y pocas aperturas grandes (Nicotra *et al.* 1999). La altura del dosel también puede modificar las condiciones lumínicas en el sotobosque (Clark *et al.* 1995). Cambios en la estructura del bosque y en el índice de área foliar, como por ejemplo los producidos por la extracción selectiva de árboles, afectarían tanto la cantidad como la calidad de la radiación que llega a los estratos bajos del bosque. En un bosque del este Amazónico se observó que las aperturas del dosel en los claros producidos por extracción selectiva convencional eran entre cinco y seis veces superiores a las de un bosque no disturbado (Pereira *et al.* 2002).

Asociados a los cambios en la radiación, la formación de claros tiene consecuencias sobre el microclima del bosque al aumentar la temperatura del aire y del suelo, y disminuir la humedad relativa (Whitmore *et al.* 1993). De la misma manera, la disponibilidad de agua en los claros es mayor que en el bosque no perturbado debido a que hay una menor superficie foliar, y por lo tanto menor evapotranspiración (Cavelier & Vargas 2002). En un bosque de Guyana, Jetten (1994) encontró que en los sitios con dosel alto, el 56% del agua de precipitación se perdía por evapotranspiración, mientras que en los claros de formación reciente sólo un 25% del agua volvía a la atmósfera por evaporación desde el

suelo. En claros de un año de edad la evapotranspiración era del 22% y la evaporación había disminuido a un 15% del agua de precipitación. Tanto el tamaño como la forma y orientación de los claros serían características claves en la regulación de las condiciones microclimáticas y el balance de agua en los mismos, y en las áreas que los rodean (van Dam 2001). Los cambios en las condiciones ambientales, asociados a un aumento de la frecuencia de sitios con alta disponibilidad de luz, podrían modificar la proporción de especies pioneras y tolerantes a la sombra. Asimismo, la formación de claros grandes podría alterar la composición florística y diversidad del bosque a largo plazo al generar un aumento importante en el crecimiento de algunas especies, como bambúseas y lianas (Withmore 1990), que responden rápidamente al incremento pronunciado en la disponibilidad de luz inhibiendo la regeneración y el crecimiento de los individuos jóvenes de especies del dosel (Putz 1984).

2.2 Objetivos e Hipótesis

El objetivo general de este capítulo fue evaluar el efecto de las especies nativas invasoras (bambúseas y lianas) en un bosque sometido a extracción selectiva sobre la estructura del bosque, los niveles de radiación incidentes en el sotobosque, y la diversidad y abundancia de renovales de especies arbóreas. Para ello se utilizó un experimento de manipulación que consistió en remover las especies invasoras. Los objetivos específicos fueron:

1. caracterizar las variaciones espaciales y temporales en la distribución de luz y otras variables microclimáticas, y
2. estudiar la relación entre diversidad, riqueza y abundancia de renovales de especies arbóreas y la disponibilidad de luz en el bosque.

Se esperaba que la remoción de bambúseas y lianas produjera un aumento en la proporción de la radiación solar incidente en el sotobosque, y que asociado a este cambio se observaran también diferencias en algunas condiciones ambientales importantes para el crecimiento de las plantas tales como la temperatura y humedad del aire y del suelo. Se esperaba que la reducción experimental del índice de área foliar del bosque por corte de bambúseas y lianas, produjera finalmente un aumento en la abundancia y diversidad de renovales (individuos jóvenes establecidos) de árboles.

2.3 Materiales y Métodos

2.3.1 Diseño experimental

Durante los meses de abril a agosto del año 2000 se instaló un experimento de manipulación en el norte de la provincia de Misiones. Se seleccionó un área de 30 hectáreas de bosque primario perteneciente a la empresa forestal Alto Paraná S.A., colindante con el Parque Provincial Urugua-í (Figura 2.2). Esta área había sido sometida a extracción selectiva a fines de la década del 60. Se delimitaron 12 parcelas de 1 hectárea con una zona de amortiguamiento de 20 metros a cada lado de la misma (1,98 hectáreas de área total), homogéneas en cuanto al tipo de suelo, la cobertura de bambúseas y la presencia de lianas. En cada parcela se numeraron, identificaron, midieron y mapearon todos los individuos de más de 10 cm de diámetro a 1,3 metros de altura (diámetro a la altura del pecho, DAP). Sobre un total de 3704 individuos se calculó el área basal y se realizó una nueva extracción comercial selectiva en septiembre de 2000.

Con posterioridad a la extracción se realizó un censo para estimar los daños en la copa y en la corteza de los árboles, y se calculó el área basal remanente por parcela. Además se tomaron muestras de suelo a dos profundidades (0-5cm y 5-15cm) realizando un muestreo aleatorio en 12 sitios por parcela (288 muestras en total) para determinar la

concentración de NO_3^- y NH_4^+ . Con toda la información precedente se definieron 3 bloques compuestos por cuatro parcelas cada uno. En noviembre de los años 2000 y 2001 se llevaron a cabo los siguientes tratamientos (3 réplicas por tratamiento):

- 1) remoción de especies invasoras del sotobosque (mayormente bambúseas, y otras especies herbáceas y arbustivas),
- 2) corte de enredaderas leñosas (lianas),
- 3) remoción de especies invasoras del sotobosque y corte de lianas, y
- 4) control (sin remoción de especies invasoras ni corte de lianas).

En el Anexo 1 se da información sobre el área de estudio, y sobre las características dasométricas y de diversidad de árboles del bosque.

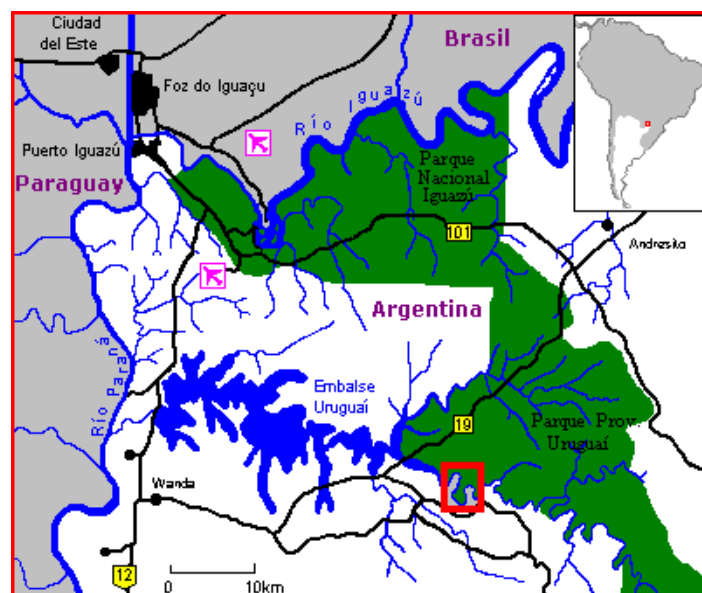


Figura 2.2. Localización de las parcelas experimentales en el norte de la Provincia de Misiones. Se señala con un cuadro en rojo el área de estudio donde se instalaron las parcelas permanentes.

2.3.2 Estructura del bosque

Para estudiar el efecto del tratamiento 3) de corte de lianas y bambúseas en la estructura del bosque y la disponibilidad de luz, en agosto y en diciembre del año 2001, períodos de mínimo y máximo índice de área foliar, se tomaron fotografías hemisféricas en todas las parcelas con dicho tratamiento y en las parcelas control (6 parcelas en total). Para ello se utilizó una cámara digital Nikon Coolpix 950 montada sobre un equipo autonivelador (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK) con una lente Nikkor 8mm. Las fotografías se sacaron en 10 sitios por parcela cada 20 metros en dos transectas de 100 metros sorteadas al azar, y a dos alturas (0,7 y 2 metros). Esto permitió evaluar los efectos de la especie de bambú más abundante en el bosque (*Chusquea ramosissima*) en la intercepción de la radiación solar, ya que esta especie forma un estrato entre los 0,5 y 2 m de altura. Los sitios en donde se sacaron las fotos se marcaron con estacas permanentes. La distancia entre sitios fue de 20 metros para asegurar la independencia entre fotos contiguas (Clark *et al.* 1995). En la Figura 2.3 se representa de forma esquemática el muestreo en una de las parcelas en donde se realizaron las mediciones.

2.3.3 Condiciones ambientales

Durante los años 2001 y 2002 se midieron las condiciones ambientales en una parcela control y una parcela con tratamiento de corte de bambúseas y lianas en dos condiciones: claros y sitios con dosel cerrado. En agosto de 2001 se marcaron tres sitios por parcela con estacas permanentes de manera de repetir las mediciones durante el verano. Las variables medidas incluyeron el potencial hídrico del suelo, y la temperatura del aire y del suelo. Para estudiar el porcentaje de la radiación total que llegaba a esos sitios se tomaron fotografías hemisféricas a 70 cm del suelo durante los períodos de menor y mayor índice de área foliar (julio y marzo).

Se realizaron muestreos de potencial hídrico en los primeros 5 cm del suelo utilizando el método descrito en Deka *et al.* (1995). Las muestras se tomaron en 3 oportunidades

después de sequías temporarias (de entre 15 y 30 días sin lluvias) en invierno y verano, y de una lluvia abundante de más de 100 mm. Los datos diarios de precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica más cercana al sitio de las parcelas experimentales, la cual está ubicada a 35 km de las mismas dentro del vivero de la empresa forestal Alto Paraná S.A. (próximo a la localidad de Wanda). Las mediciones de temperatura se hicieron con sensores HOBO type T (Onset, Computer Corp., MA, USA). Los mismos se dejaron en el campo por períodos prolongados durante el verano registrando las temperaturas cada 5 minutos.

Figura 2.3. Representación esquemática de una parcela con la distribución de árboles y de los sitios donde se hicieron las mediciones. Los árboles están simbolizados por círculos verdes de tamaño proporcional a sus áreas basimétricas. Las banderas naranjas indican sitios en donde se realizaron mediciones de microclima, y los cuadros amarillos representan subparcelas de 2x2 m en donde se midió abundancia y diversidad de renovales. Los cuadros amarillos con un círculo rojo indican los sitios en donde se tomaron fotos hemisféricas.

2.3.4 Abundancia y diversidad de renovales

En el año 2002 en cada una de las parcelas con tratamiento de corte de lianas y bambúseas y en las parcelas control se delimitaron 25 subparcelas de 2x2 metros distribuidas sistemáticamente cada 20 metros en 5 transectas de 100 metros cada una. En julio de ese año se midieron e identificaron los renovales de especies arbóreas y de lianas, y se contaron los tallos de *Chusquea ramosissima* que enraizaban dentro de cada una de 50 subparcelas para cada tratamiento. Entre julio y agosto de 2004 se identificaron y se midió la altura de todos los renovales establecidos de especies arbóreas presentes en dichas subparcelas. Se consideró como establecidos a los renovales de más de 30 cm de altura y menos de 10 cm de DAP. En las mismas subparcelas se contaron e identificaron las plántulas de árboles que tenían entre 10 y 30 cm de alto. En total se relevaron 150 subparcelas (75 por tratamiento), de las cuales 60 se ubicaron en sitios donde se obtuvieron fotografías hemisféricas (Figura 2.3).

2.3.5 Análisis de los datos

Las fotos hemisféricas se analizaron con el programa Hemiview (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). Se calculó el factor solar global (FSG) por sitio como la proporción de la radiación que incide sobre dichos sitios calculado con respecto a la radiación total incidente sobre el dosel arbóreo. Se aplicó el test de Mann-Whitney para comparar la disponibilidad de luz en los tratamientos, y el test de Wilcoxon para muestras pareadas para comparar la proporción de la radiación en el bosque durante el invierno y el verano, y las temperaturas mínimas y máximas. Para analizar la abundancia de renovales y la riqueza de especies se llevó a cabo un análisis de varianza en bloques de un factor (tratamiento), y se calculó el índice de diversidad de Simpson como la inversa de la sumatoria de las proporciones relativas (p_i) de cada especie en la muestra. Se construyó un gráfico de dominancia y diversidad ($\log_{10} p_i$ de cada especie en función de su abundancia relativa) para comparar los tratamientos en cuanto a la regeneración

(renovales establecidos) y la estructura del dosel (árboles de más de 30 cm de DAP censados y medidos con anterioridad a la remoción de las lianas y bambúseas).

2.4 Resultados

A 0,7 metros de altura sobre el suelo el 47% de los sitios en las parcelas control presentaron una proporción de radiación menor a 0,075 (valor equivalente al 7,5% de la radiación solar total incidente en la parte superior del dosel). En las parcelas con remoción de bambúseas y lianas el 10% de los sitios presentaron valores por debajo de dicha proporción (Figura 2.4 a y c). El número de sitios dentro del primer intervalo de clases de luz no varió entre el verano y el invierno para el control y el tratamiento, aunque en ambos casos en el invierno se observó un mayor porcentaje de sitios con valores de radiación superiores a 0,225. A los 2 m de altura, el 45% de los sitios en ambos tratamientos presentaron valores de radiación de entre 0,075 y 0,225 (Figura 2.4b y d). Durante el invierno se observó además un aumento del porcentaje de sitios con valores de FSG superiores a 0,375. En esta misma estación tanto en las parcelas control como en las tratadas aproximadamente el 20% de los sitios recibían una proporción de radiación de entre 0,375 y 0,450. En el caso de las parcelas control, esta frecuencia disminuyó al 3% en el verano. En las parcelas tratadas se observaron diferencias significativas en la proporción de la radiación total entre el verano y el invierno a 2 metros de altura ($p < 0,005$).

Se observó una correlación positiva entre la proporción de la radiación solar a los 2 metros y a los 0,7 m de altura (Figura 2.5), sin embargo el r^2 y la pendiente de la recta fueron más bajas para los sitios control. Por otro lado, la mayor diferencia entre los tratamientos se observó para valores de radiación por encima de 0,25 a los 2 m de altura. A niveles de radiación por debajo de 0,20 los sitios en el control ajustarían a la misma función que los sitios con tratamiento. Las fotografías hemisféricas de la Figura 2.6 se tomaron en dos claros, uno correspondiente al tratamiento y otro al control. Si

bien ambos claros recibían la misma radiación a los 2 m de altura (aprox. 20%), a los 0,7 m en el sitio control la radiación era de 1,5%, mientras que en el sitio con tratamiento llegaba al 17%. El tratamiento de remoción de lianas y bambúseas produjo un aumento significativo en la proporción de la radiación total que llegaba a los 0,7 m de altura ($p < 0,001$, Figura 2.7). Mientras que en las parcelas control la mediana de dicha proporción era de 0,099, en las parcelas con tratamiento se observó un valor de 0,199. A 2 m de altura no se observaron diferencias significativas, aunque los niveles de radiación fueron mayores en las parcelas tratadas.

Las precipitaciones acumuladas entre agosto de 2001 y mayo de 2002 fueron 990 mm. Durante ese período se observaron varias sequías temporarias (entre 15 y 30 días sin lluvias) (Figura 2.8). En marzo de 2002, después de un período de 29 días sin precipitaciones, los potenciales hídricos en los primeros 5 cm del suelo alcanzaron valores menores a -2 MPa (Tabla 2.1). En la Tabla 2.1 se muestra además el valor medio de la proporción de la radiación correspondiente a los sitios de dosel cerrado y claros donde se midió temperatura y potencial hídrico del suelo. La disponibilidad de agua fue mayor en los claros que en los sitios con alta cobertura de árboles tanto en el control como en el tratamiento. Los claros tuvieron potenciales hídricos muy similares para ambos tratamientos, mientras que en los sitios con dosel cerrado hubo más agua disponible en las parcelas tratadas. Estas tendencias se mantuvieron en las dos estaciones de muestreo, sin embargo los valores de potenciales hídricos fueron mucho más negativos en el verano.

Se observaron diferencias significativas en cuanto a las temperaturas máximas registradas en las parcelas tanto entre los tratamientos como entre diferentes condiciones de radiación dentro de los mismos ($p < 0,05$). Las temperaturas máximas fueron mayores en los sitios con remoción de lianas y bambúseas, y entre esos sitios los claros tuvieron las temperaturas más altas. En el tratamiento de corte de lianas y bambúseas las temperaturas máximas superaron los 35°C casi la mitad de los días del

período de medición (Figura 2.9). Entre los días 21 de enero y 1 de febrero, las precipitaciones (229 mm) disminuyeron las temperaturas diarias. Las temperaturas mínimas, en cambio, sólo fueron diferentes entre tratamientos tanto para los claros como para los sitios con alta cobertura arbórea ($p < 0,001$), siendo más bajas en los sitios con tratamiento. Las temperaturas máximas y mínimas del suelo también fueron diferentes entre sitios con distinta cobertura en la parcela control (Wilcoxon Matched Pairs Test, $n = 10$ días, $p < 0,01$). En los sitios con dosel cerrado las medianas de las temperaturas máximas y mínimas fueron 24,8 y 22,9°C respectivamente, mientras que en los claros los valores observados fueron mayores (25,9 y 23,2°C) (Figura 2.10).

La abundancia de *Chusquea ramosissima* y de renovales de enredaderas fue significativamente diferente entre las parcelas tratadas (Figura 2.11). En ambos casos se produjo una reducción significativa de la densidad (individuos por m² en el caso de las lianas, y de tallos por m² en el caso de *Ch. ramosissima*). Las enredaderas más abundantes fueron: *Hypocratea andina* (Hypocrateaceae), *Seguiera aculeata* (Phytolaccaceae), *Adenocalymna marginatum* (Bignoneaceae), *Acacia sp.* (Fabaceae), *Adenocalymna paulistarum* (Bignoneaceae), y *Macfadyena unguis-cati* (Bignoneaceae). La alta densidad de tallos de *Ch. ramosissima* en las parcelas control redujo la llegada de luz a los 0,7 m de altura sobre el suelo (Figura 2.12 a). A bajas densidades de la bambúsea se observó una gran variabilidad en la proporción de la radiación que llegaba al sotobosque. Este patrón se repitió para la abundancia de renovales de árboles: a altas densidades de *Ch. ramosissima* los renovales de árboles eran escasos, y a bajas densidades existía mucha variabilidad entre los sitios (Figura 2.12b).

La abundancia y riqueza de renovales tendió a ser mayor a niveles bajos e intermedios de radiación (Figura 2.13) tanto a 0,7 como a 2 m de altura. Para este análisis se consideraron todos los renovales encontrados en ambos tratamientos. En el primer caso (0,7 m, Figura 2.13 a y c) se tuvieron en cuenta los individuos que tenían entre 30 cm y 1 m de altura, y en el segundo (2 m, Figura 2.13 b y d) se sumaron al análisis todos los

renovales menores a 2 m y 16 individuos de especies pioneras que tenían un tamaño mayor (*Solanum spp.*, *Dunalia breviflora*, *Trema micrantha*, *Manihot flavelifolia*, *Bastardiopsis densiflora*), los cuales se habían desarrollado después de la aplicación de los tratamientos. A niveles muy altos de radiación la densidad de plantas y la riqueza de especies fue baja. Los errores estándar fueron grandes en todos los casos.

Se encontraron 47 y 51 especies en las parcelas control y con tratamiento (Tabla 2.2), con una abundancia media de 1,4 y 1,6 renovales, y de 3,4 y 3,9 especies distintas por m² respectivamente. A pesar de que los valores fueron mayores en las parcelas con corte de lianas y bambúseas, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos. Sin embargo, el número de individuos por clase de altura (Figura 2.14) fue mayor en las parcelas tratadas ($p < 0,05$). Se observó una diferencia marcada en la proporción de individuos que tenían entre 1,20 y 3 metros entre el control y el tratamiento. El 60% de dichos individuos se encontraban en las parcelas tratadas.

El índice de diversidad de Simpson para renovales de más de 30 cm de altura fue de 14,44 y 16,03 para las parcelas control y con tratamiento respectivamente. En el caso de los árboles, los valores de diversidad calculados antes de la aplicación de los tratamientos fueron mayores y estuvieron invertidos con respecto a los renovales, siendo 25,6 en las parcelas control y 22,7 en las tratadas, con una riqueza promedio de 55 y 49 especies por hectárea. Las formas de las curvas de diversidad y dominancia (Figura 2.15) fueron similares entre el control y el tratamiento para los renovales y los árboles. Las especies dominantes entre los renovales corresponden a árboles de sotobosque de pequeño porte (*Acinostemon concolor*, *Trichilia elegans*, *Trichilia catigua*, *Sorocea ilicifolia* y *Pilocarpus pennatifolius*), los cuales se hallan escasamente representados entre los árboles mayores a 10 cm de DAP (Figura 2.15b). Algunas especies, a pesar de ser abundantes en el dosel arbóreo, estuvieron poco representadas en la muestra de renovales (i.e., *Cedrela fissilis*, *Bastardiopsis densiflora*, *Cordia trichotoma*, *Patagonula americana*, *Ocotea diospyrifolia*, *Balfourodendron riedelianum*, *Parapiptadenia rigida*).

Las especies del dosel alto más abundantes entre los renovales fueron *Nectandra megapotamica* y *Lonchocarpus leucanthus*. Las especies más abundantes se encontraron en sitios con intensidades de luz promedio menores a 24% de radiación a 2 m de altura sobre el suelo (Tabla 2.3). Las especies menos abundantes se encontraron en intensidades de luz altas, y corresponden a pioneras (*Solanum spp.*, *Dunalia breviflora*, *Trema micrantha*, *Manihot flavelifolia*, *Bastardiopsis densiflora*) o especies que regeneran en claros (*Patagonula americana*, *Parapiptadenia rigida*).

| | | Proporción de la radiación total | | Potencial hídrico del suelo (MPa) | | Temperatura del aire en verano (°C) | |
|-------------|---------------|----------------------------------|------------------|-----------------------------------|--------|-------------------------------------|--------|
| | | Invierno | Verano | Invierno | Verano | Máxima | Mínima |
| Control | Dosel cerrado | 0,082 (0,027) | 0,061 (0,015) | -1,81 | -3,82 | 27,45 | 21,07 |
| | Claro | 0,210 (0,156) | 0,147 (0,055) | -0,35 | -2,35 | 29,62 | 20,07 |
| Tratamiento | Dosel cerrado | 0,137 (0,018) | 0,068 (0,009) | -0,81 | -3,03 | 32,08 | 20,36 |
| | Claro | 0,566 (0,136) | 0,213 (0,069) | -0,70 | -2,67 | 33,54 | 20,19 |

Tabla 2.1. Características ambientales medidas en 3 micrositos en situaciones con dosel cerrado y en claros en una parcela control y una con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas. Se indica la media y entre paréntesis el error estándar de la proporción de la radiación a 0,7 m de altura sobre el suelo, el potencial hídrico medio en los primeros 5 cm del suelo y las medianas de las temperaturas máximas y mínimas registradas.

| Especie | Abrev. | Familia | Abundancia (individuos totales) | |
|------------------------------------|---------|---------------|---------------------------------|-------------|
| | | | Control | Tratamiento |
| <i>Actinostemon concolor</i> | Act con | Euphorbiaceae | 64 | 53 |
| <i>Albizia hassleri</i> | Alb has | Fabaceae | 1 | 2 |
| <i>Allophylus edulis</i> | All edu | Sapindaceae | 4 | 12 |
| <i>Allophylus guaraniticus</i> | All gua | Sapindaceae | 4 | 1 |
| <i>Arecastrum romanzoffianum</i> | Are rom | Palmae | 1 | 1 |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | Bal rie | Rutaceae | 8 | 6 |
| <i>Bastardiopsis densiflora</i> | Bas den | Malvaceae | 1 | 5 |

| | | | | |
|------------------------------------|---------|----------------|----|----|
| <i>Cabralea canjerana</i> | Cab can | Meliaceae | 2 | |
| <i>Calliandra twediei</i> | Cal twe | Fabaceae | 1 | 6 |
| <i>Campomanesia guazumifolia</i> | Cam gua | Myrtaceae | 1 | 1 |
| <i>Campomanesia xanthocarpa</i> | Cam xan | Myrtaceae | 7 | 10 |
| <i>Casearia silvestris</i> | Cas sil | Flacourtiaceae | | 1 |
| <i>Cedrela fissilis</i> | Ced fis | Meliaceae | 1 | |
| <i>Cestrum laevigatum</i> | Ces lae | Solanaceae | 8 | 1 |
| <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | Chr gon | Sapotaceae | 18 | 20 |
| <i>Chrysophyllum marginatum</i> | Chr mar | Sapotaceae | 2 | 1 |
| <i>Cordia ecalyculata</i> | Cor eca | Boraginaceae | 2 | 5 |
| <i>Cordia trichotoma</i> | Cor tri | Boraginaceae | 1 | 6 |
| <i>Cupania vernalis</i> | Cup ver | Sapindaceae | 15 | 17 |
| <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> | Dia sor | Sapindaceae | 8 | 11 |
| <i>Dunalia breviflora</i> | Dun bre | Solanaceae | 2 | 1 |
| <i>Eugenia burkartiana</i> | Eug bur | Myrtaceae | | 5 |
| <i>Eugenia involucrata</i> | Eug inv | Myrtaceae | 2 | |
| <i>Gleditsia amorphoides</i> | Gle amo | Fabaceae | | 1 |
| <i>Hennecartia omphalandra</i> | Hen omp | Monimiaceae | 1 | 1 |
| <i>Holocalyx balansae</i> | Hol bal | Fabaceae | 9 | 16 |
| <i>Inga marginata</i> | Ing mar | Fabaceae | 3 | |
| <i>Inga uruguensis</i> | Ing uru | Fabaceae | | 1 |
| <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | Lon leu | Fabaceae | 23 | 9 |
| <i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> | Lon mue | Fabaceae | 5 | 10 |
| <i>Machaerium minutiflorum</i> | Mac min | Fabaceae | 8 | 10 |
| <i>Manihot flavelifolia</i> | Man fla | Euphorbiaceae | 4 | 1 |
| <i>Matayba eleagnoides</i> | Mat ele | Sapindaceae | 8 | 21 |
| <i>Maytenus ilicifolia</i> | May ili | Celastraceae | | 2 |
| <i>Myrocarpus frondosus</i> | Myr fro | Fabaceae | 5 | 8 |
| <i>Nectandra lanceolata</i> | Nec lan | Lauraceae | | 2 |
| <i>Nectandra megapotamica</i> | Nec meg | Lauraceae | 41 | 33 |
| <i>Ocotea diospyrifolia</i> | Oco dio | Lauraceae | 2 | 2 |
| <i>Parapiptadenia rigida</i> | Par rig | Fabaceae | 8 | 2 |
| <i>Patagonula americana</i> | Pat ame | Boraginaceae | | 1 |
| <i>Phytolacca dioica</i> | Phy dio | Phytolaccaceae | | 1 |
| <i>Pilocarpus pennatifolius</i> | Pil pen | Rutaceae | 27 | 36 |
| <i>Prunus subcoriacea</i> | Pru sub | Rosaceae | | 2 |
| <i>Sebastiania brasiliensis</i> | Seb bra | Euphorbiaceae | 3 | 6 |

| Especie | Abrev. | Familia | Abundancia (individuos totales) | |
|-----------------------------------|---------|-------------|---------------------------------|-------------|
| | | | Control | Tratamiento |
| <i>Solanum granuloso-leprosum</i> | Sol gra | Solanaceae | 3 | 1 |
| <i>Solanum inaequalis</i> | Sol ina | Solanaceae | 1 | |
| <i>Sorocea bomplandii</i> | Sor bom | Moraceae | 30 | 62 |
| <i>Strychnos brasiliensis</i> | Str bra | Loganiaceae | 6 | 7 |
| <i>Styrax leprosus</i> | Sty lep | Styracaceae | 3 | |
| <i>Trema micrantha</i> | Tre mic | Ulmaceae | 3 | 1 |
| <i>Trichilia catigua</i> | Tri cat | Meliaceae | 14 | 37 |
| <i>Trichilia elegans</i> | Tri ele | Meliaceae | 49 | 45 |

| | | | | |
|--------------------|---------|----------------|-----|-----|
| <i>Xylosma sp.</i> | Xyl sp. | Flacourtiaceae | 1 | 1 |
| sp.1 | | | 1 | |
| sp.2 | | | 1 | |
| sp.3 | | | 1 | |
| sp.4 | | | | 1 |
| sp.5 | | | | 1 |
| TOTAL | | | 413 | 486 |

Tabla 2.2. Continuación. Identificación taxonómica y abundancia de renovales de árboles en las parcelas control y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas. En total se relevaron 25 subparcelas de 4 m² dentro de cada parcela de 1 ha (6 parcelas en total), cubriendo un área de 300 m² por tratamiento.

| Especie | Abrev. | Familia | N | FSG | SE |
|----------------------------------|---------|---------------|---|-------|-------|
| <i>Solanum inaequalis</i> | Sol ina | Solanaceae | 1 | 0,712 | |
| <i>Campomanesia guazumifolia</i> | Cam xan | Myrtaceae | 1 | 0,506 | |
| <i>Dunalia breviflora</i> | Dun bre | Solanaceae | 1 | 0,470 | 0,104 |
| <i>Machaerium minutiflorum</i> | Mac min | Fabaceae | 2 | 0,467 | |
| <i>Patagonula americana</i> | Pat ame | Boraginaceae | 1 | 0,450 | |
| <i>Trema micrantha</i> | Tre mic | Ulmaceae | 1 | 0,450 | 0,043 |
| <i>Bastardiopsis densiflora</i> | Bas den | Malvaceae | 2 | 0,407 | 0,025 |
| <i>Manihot flavelifolia</i> | Man fla | Euphorbiaceae | 2 | 0,404 | |
| <i>Eugenia burkartiana</i> | Eug bur | Myrtaceae | 1 | 0,379 | |
| <i>Parapiptadenia rigida</i> | Par rig | Fabaceae | 1 | 0,379 | 0,178 |
| <i>Myrocarpus frondosus</i> | Myr fro | Fabaceae | 3 | 0,361 | 0,021 |
| <i>Campomanesia xanthocarpa</i> | Cam xan | Myrtaceae | 2 | 0,311 | 0,144 |

| | | | | | |
|------------------------------------|---------|---------------|----|-------|-------|
| <i>Ocotea diospyrifolia</i> | Oco dio | Lauraceae | 2 | 0,306 | 0,134 |
| <i>Solanum granuloso-leprosum</i> | Sol gra | Solanaceae | 2 | 0,296 | 0,000 |
| <i>Cabrlea canjerana</i> | Cab can | Meliaceae | 1 | 0,290 | 0,081 |
| <i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> | Lon leu | Fabaceae | 5 | 0,283 | 0,067 |
| <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> | Dia sor | Sapindaceae | 4 | 0,267 | 0,127 |
| <i>Cordia trichotoma</i> | Cor tri | Boraginaceae | 3 | 0,266 | 0,035 |
| <i>Sorocea ilicifolia</i> | Sor ili | Moraceae | 19 | 0,264 | 0,054 |
| <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | Lon leu | Fabaceae | 12 | 0,261 | 0,055 |
| <i>Cestrum laevigatum</i> | Ces lae | Solanaceae | 2 | 0,251 | 0,080 |
| <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | Crh gon | Sapotaceae | 6 | 0,243 | |
| <i>Styrax leprosus</i> | Sty lep | Styracaceae | 1 | 0,241 | 0,032 |
| <i>Nectandra megapotamica</i> | Nec meg | Lauraceae | 18 | 0,235 | 0,038 |
| <i>Actinostemon concolor</i> | Act con | Euphorbiaceae | 18 | 0,234 | 0,040 |
| <i>Trichilia elegans</i> | Tri ele | Meliaceae | 12 | 0,227 | 0,075 |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | Bal rie | Rutaceae | 5 | 0,225 | 0,034 |
| <i>Matayba eleagnoides</i> | Mat ele | Sapindaceae | 12 | 0,211 | 0,019 |
| <i>Calliandra twedieii</i> | Cal twe | Fabaceae | 3 | 0,205 | 0,061 |
| <i>Sebastiania brasiliensis</i> | Seb bra | Euphorbiaceae | 4 | 0,204 | 0,033 |
| <i>Trichilia catigua</i> | Tri cat | Meliaceae | 11 | 0,204 | 0,058 |
| <i>Holocalyx balansae</i> | Hol bal | Fabaceae | 8 | 0,194 | 0,002 |
| <i>Albizia hassleri</i> | Alb has | Fabaceae | 2 | 0,164 | 0,038 |
| <i>Allophylus edulis</i> | All edu | Sapindaceae | 5 | 0,161 | 0,054 |
| <i>Strychnos brasiliensis</i> | Sty bra | Loganiaceae | 2 | 0,151 | 0,025 |
| <i>Cupania vernalis</i> | Cup ver | Sapindaceae | 7 | 0,139 | |
| <i>Nectandra lanceolata</i> | Nec lan | Lauraceae | 1 | 0,134 | 0,024 |
| <i>Pilocarpus pennatifolius</i> | Pil pen | Rutaceae | 6 | 0,125 | |
| <i>Allophylus guaraniticus</i> | All gua | Sapindaceae | 1 | 0,092 | |

Tabla 2.3. Proporción de la radiación (FGS; Factor Global Solar) en la que se hallaron 39 especies de árboles en parcelas control y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas. Para cada especie se indica el número de sitios analizados N (de un total de 60 sitios) en los que se encontró al menos un renoval de la misma. Se indica el error estándar del FGS cuando fue posible calcularlo. Las especies se listan en orden decreciente de FGS.

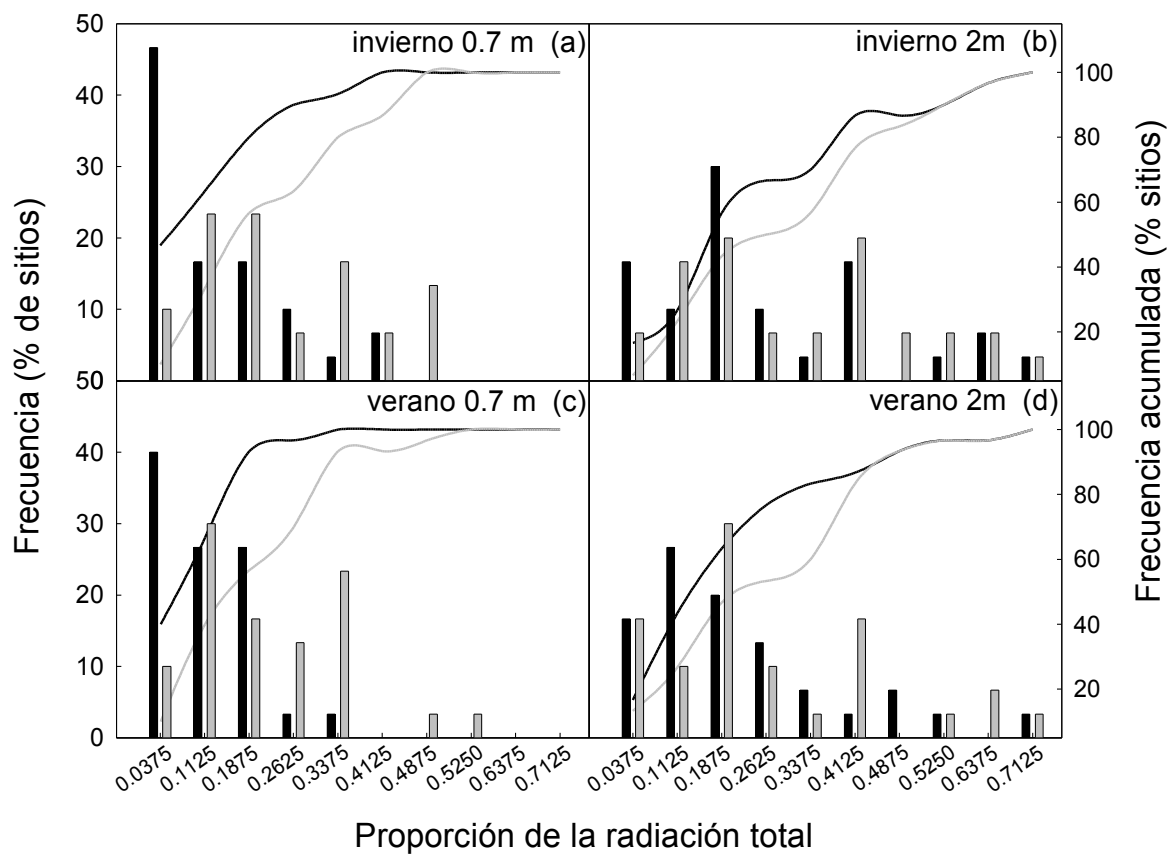


Figura 2.4. Distribución de frecuencias porcentual y acumulada de radiación (proporción de la radiación total estimada como FSG), en parcelas control (líneas y barras negras) y parcelas con remoción de lianas y bambúseas (líneas y barras grises). Los gráficos corresponden a fotografías tomadas a 0,7 (a, c) y 2 m de altura (b, d) sobre el suelo en 30 sitios por tratamiento, en invierno (a, b) y verano (c, d). Las proporciones de radiación en el eje de las ordenadas corresponden a los valores medios de los intervalos. Se observaron diferencias significativas en la proporción de la radiación total entre el verano y el invierno a 2 m de altura en las parcelas con tratamiento de limpieza de sotobosque (Wilcoxon Matched Pairs Test, T=95, $p < 0,005$).

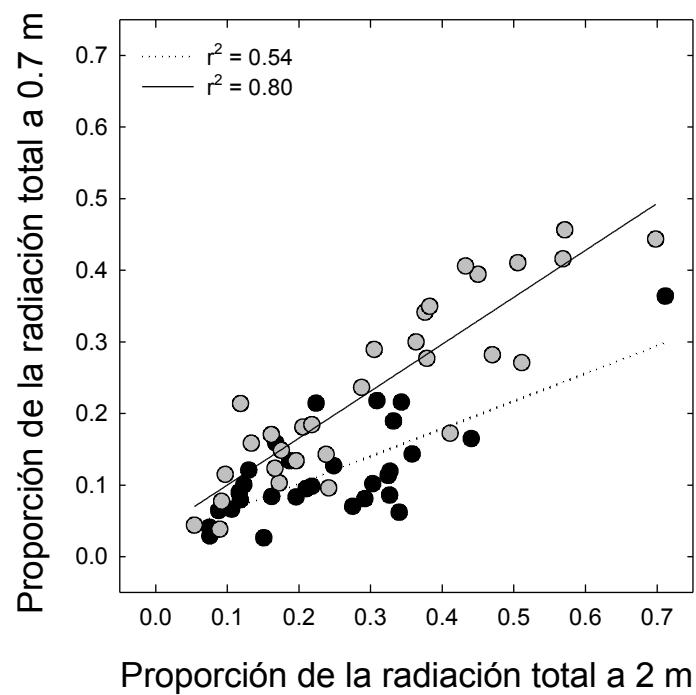


Figura 2.5. Relación entre la proporción de la radiación total promedio a 0,7m y 2 m de altura sobre el suelo en parcelas control (negro) y con remoción de lianas y bambúseas (gris). Cada punto corresponde a los valores de FGS de invierno y verano promediados en un sitio (n=30 sitios por tratamiento). En cada caso se ajustó una recta: $y=0,385x+ 0,0247$ ($p<0.001$; control), $y=0,655x+ 0,0344$ ($p<0,001$; tratamiento).

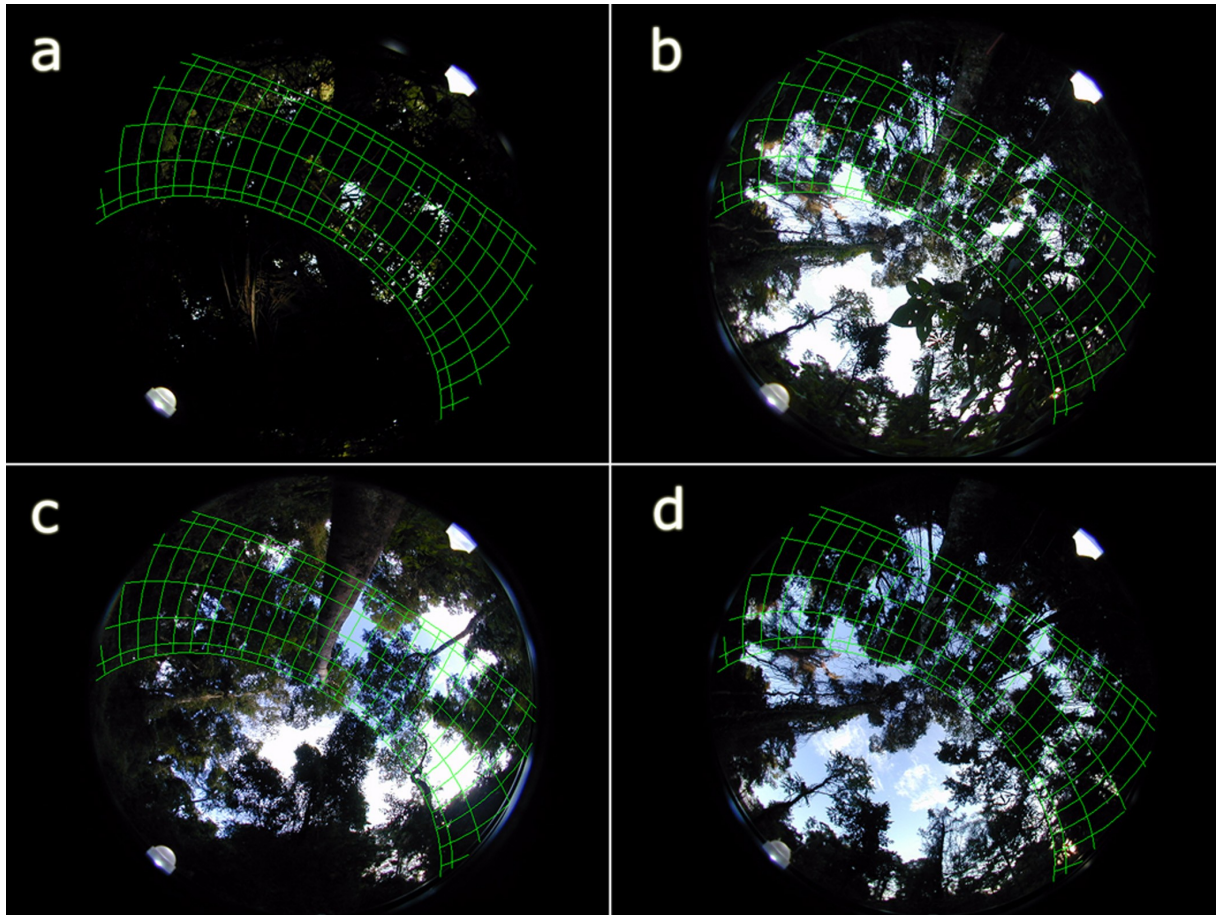


Figura 2.6. Fotos hemisféricas tomadas en diciembre de 2001 en sitios de parcelas control (a, c) y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas (b, d) a 0.7 m (a, b) y 2 m (c, d) de altura. Las fotografías corresponden a una radiación total del 1.5% (a), 17% (b), 20% (c), y 19% (d). Sobreescrito a las fotos se observa el recorrido del sol a lo largo del año.

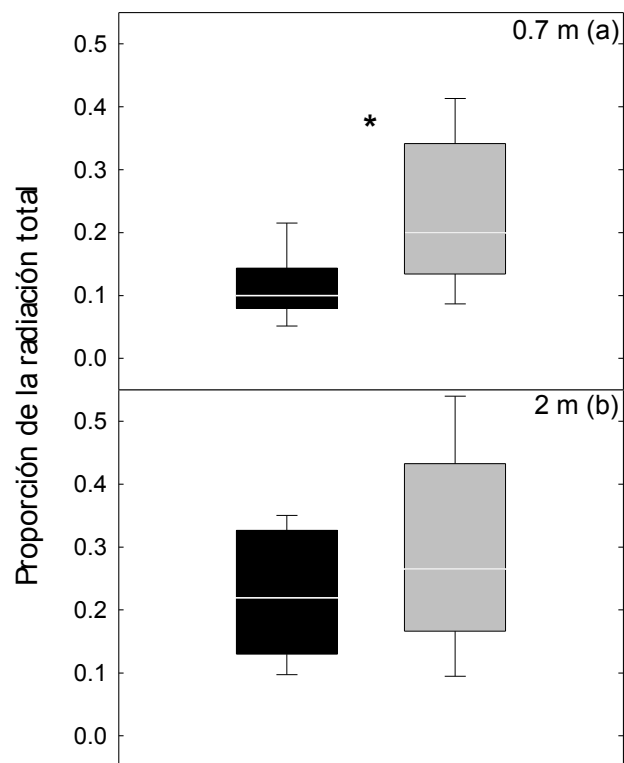


Figura 2.7. Proporción de la radiación total promedio para el verano y el invierno a 0,7 (a) y 2 metros de altura (b) en parcelas control (negro) y con tratamiento de corte de lianas y bambúseas (gris). Se indican las medianas, los cuartiles de 25-75% y los valores máximos. Se encontraron diferencias significativas (*) entre tratamientos a 0,7 metros de altura (Mann-Whitney Test, $U=195,1$, $p<0,001$).

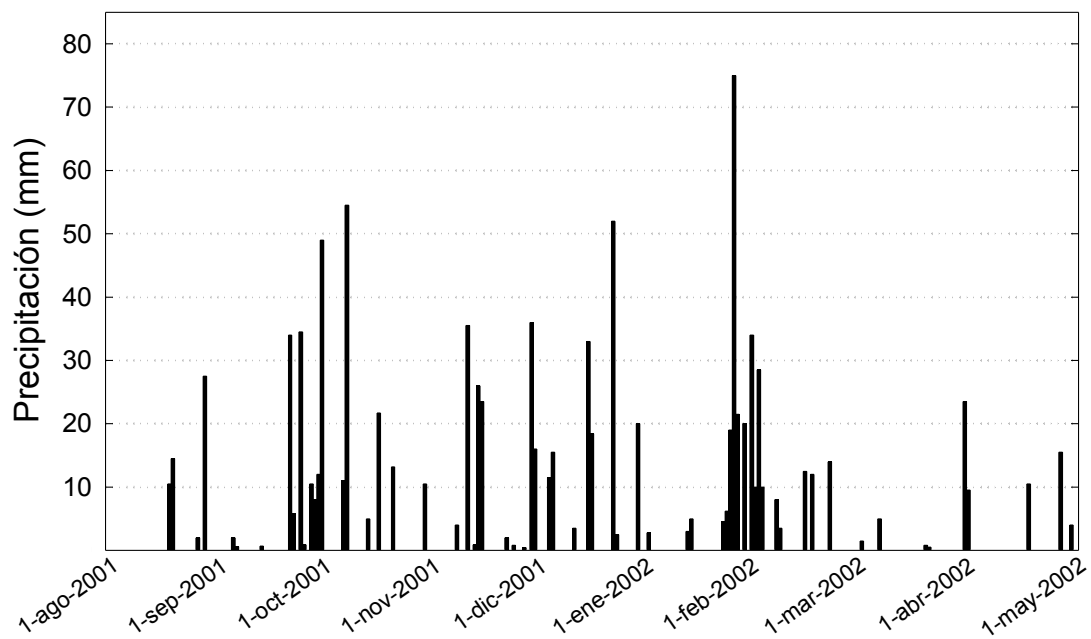


Figura 2.8. Precipitaciones diarias registradas durante agosto de 2001 y mayo de 2002 en la estación meteorológica más próxima a las parcelas experimentales en la localidad de Wanda (Fuente: Alto Paraná S.A.).

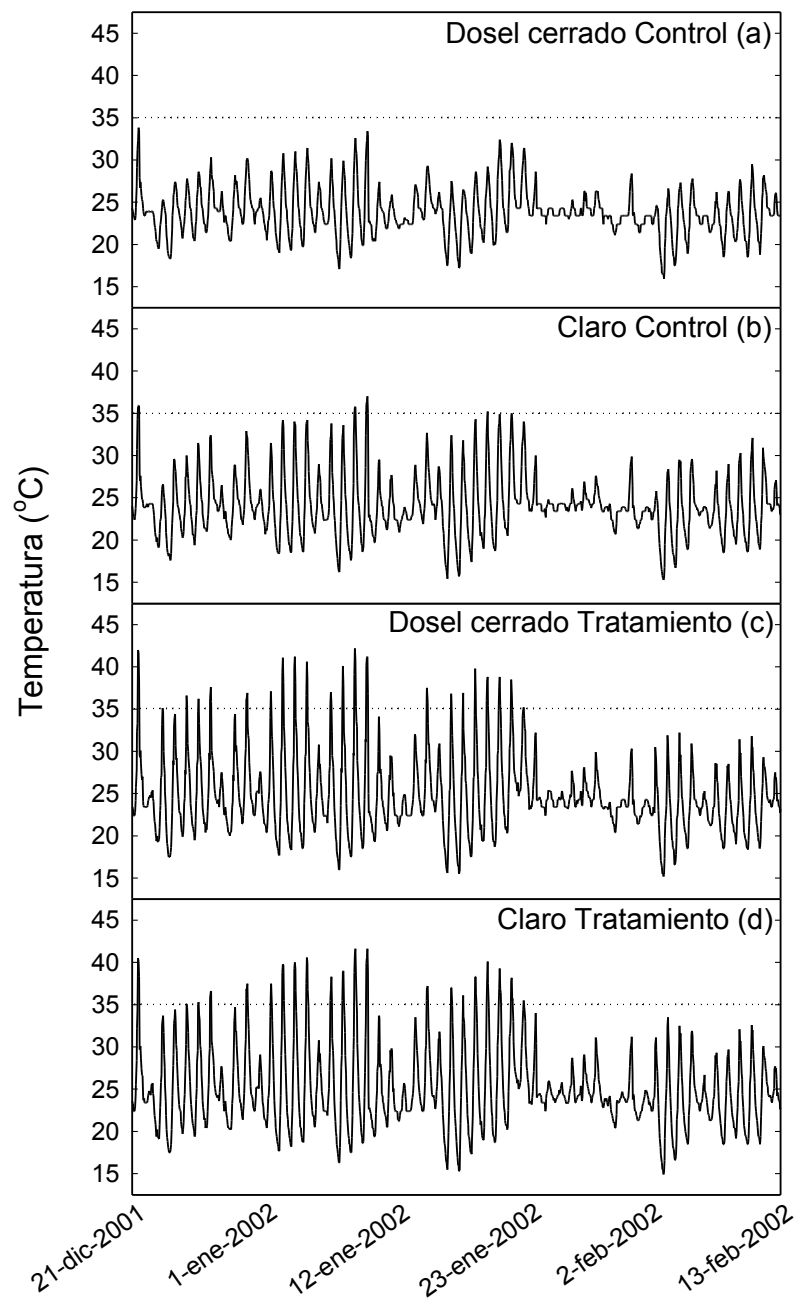


Figura 2.9. Variaciones diarias de temperatura del aire en sitios con alta cobertura arbórea (a, c) y en claros (b, d) en un parcelas control (a, b) y con tratamiento corte de lianas y bambúseas (c, d) durante el verano. Los valores indican temperaturas promediadas por horas en dos sitios por condición y tratamiento, y la línea punteada marca los 35°C. Las temperaturas máximas fueron significativamente diferentes para los dos tratamientos y condiciones de luz (dosel cerrado y claro) (Wilcoxon Matched Pairs Test, $n = 54$ días, $p < 0,05$). Las temperaturas mínimas sólo fueron diferentes entre tratamientos para ambas condiciones (Wilcoxon Matched Pairs Test, $p < 0,001$).

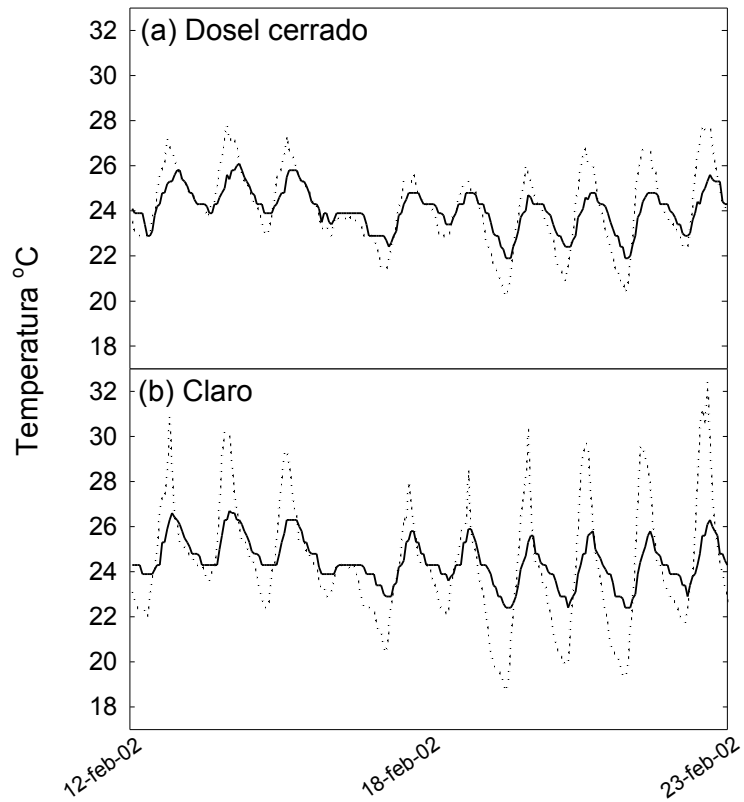


Figura 2.10. Variaciones diarias de temperatura del aire (línea punteada) y del suelo (línea continua) en sitios con alta cobertura arbórea (a) y en claros (b) en una parcela control. Los valores indican temperaturas promediadas por horas en dos sitios. Las temperaturas máximas y mínimas del suelo fueron significativamente diferentes bajo el dosel y en los claros (Wilcoxon Matched Pairs Test, $n = 10$ días, $p < 0,01$).

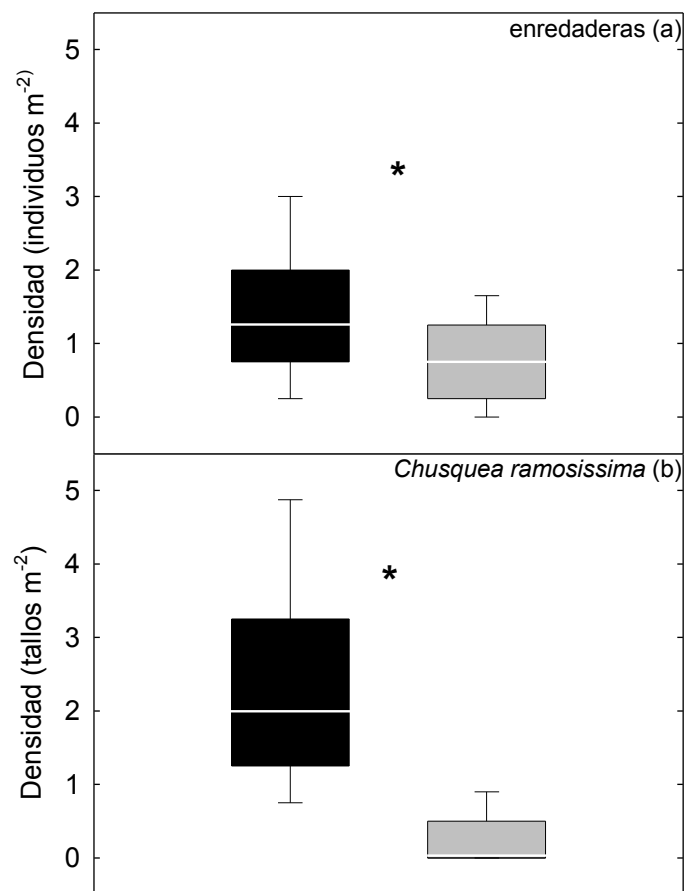


Figura 2.11. Densidad de renovales de lianas y tallos de *Chusquea ramosissima* en parcelas control (negro) y con tratamiento de corte de lianas y bambúseas (gris). Se indican las medianas, los cuartiles de 25-75%, y los valores máximos y mínimos. Se encontraron diferencias significativas (*) entre tratamientos tanto para la densidad de enredaderas (Mann-Whitney Test, $U=780$, $n=50$, $p<0,005$) como para la bambúsea (Mann-Whitney Test, $U=141$, $n=50$, $p<0.001$).

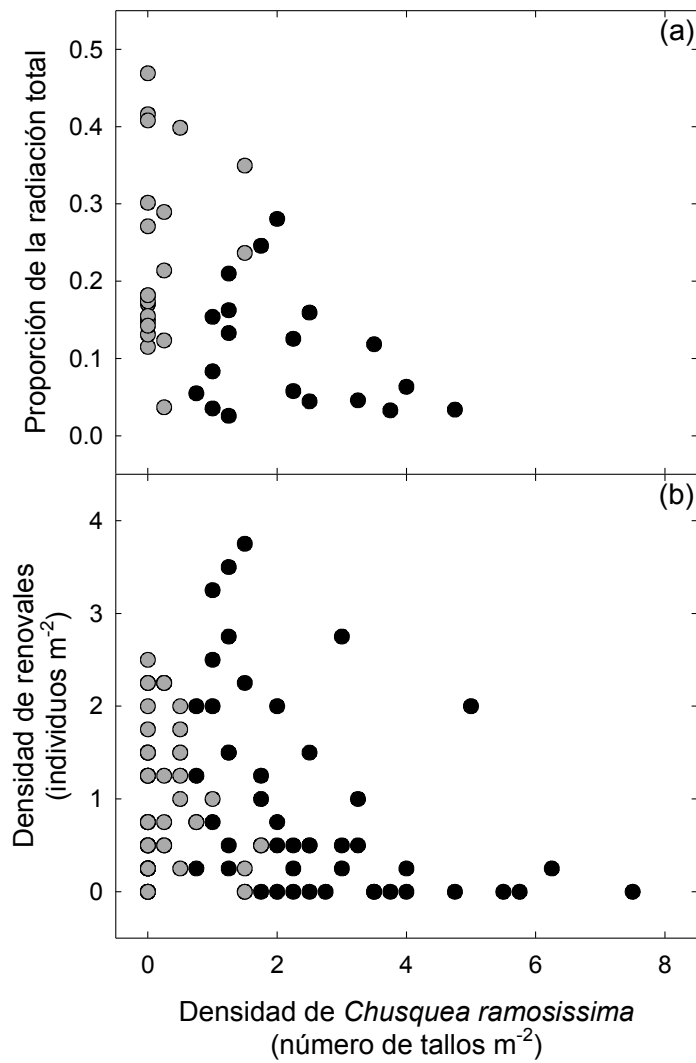


Figura 2.12. Proporción de la radiación a 0,7 m de altura (a) y densidad de renovales de árboles (b) en función de la abundancia de *Chusquea ramosissima* en parcelas control (negro) y con remoción de lianas y bambúseas (gris). En el primer caso n=20, y en el segundo n=50 para cada tratamiento. Cada punto corresponde a una subparcela de 4 m².

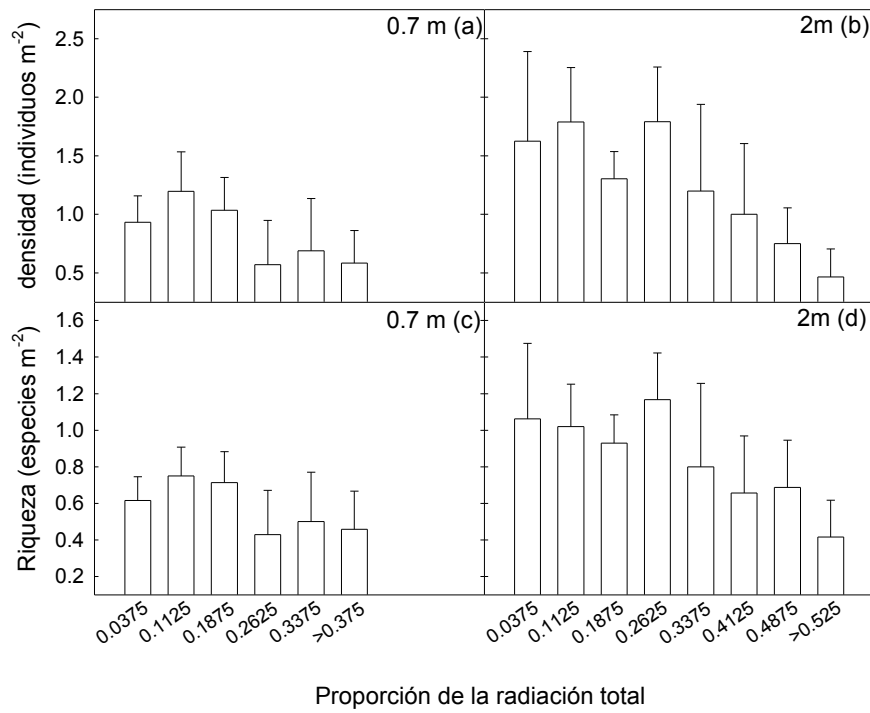


Figura 2.13. Densidad y riqueza de renovales en relación a la proporción de luz en el bosque a 0,7 (a, c) y 2 metros (b, d) de altura. Los valores de radiación corresponden al valor medio de cada intervalo. En el análisis se tuvieron en cuenta todos los renovales (individuos de más de 30 cm de altura) encontrados en las parcelas control y con tratamiento: (a, c) renovales menores a 1 m de altura, (b, d) renovales menores a 2 metros e individuos de entre 2 y 10 metros de altura de especies pioneras de rápido crecimiento.

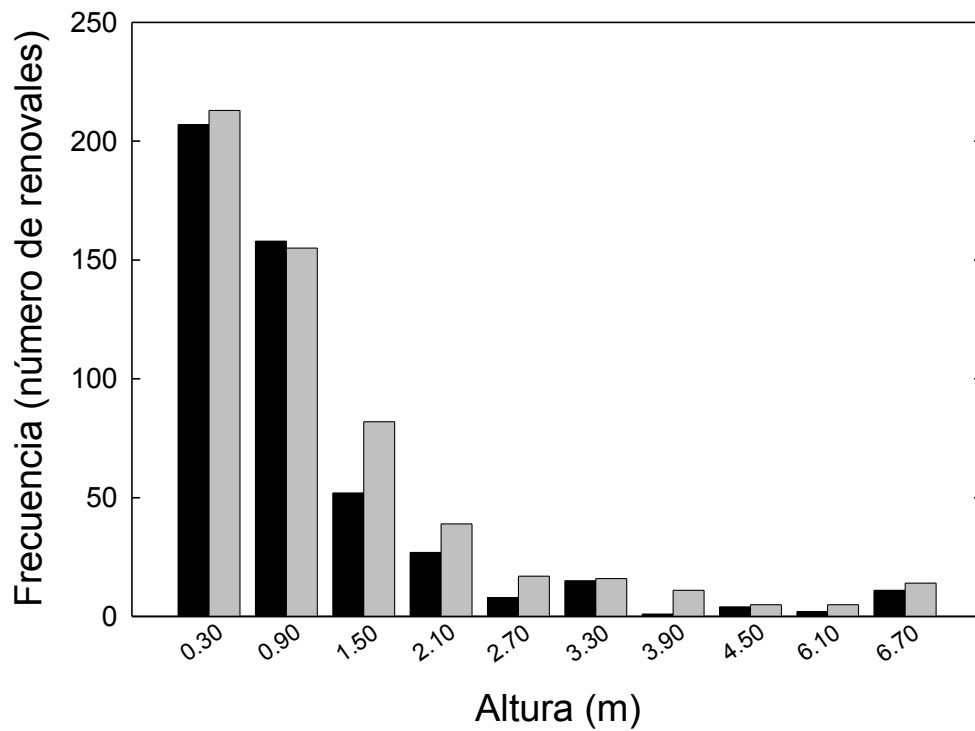
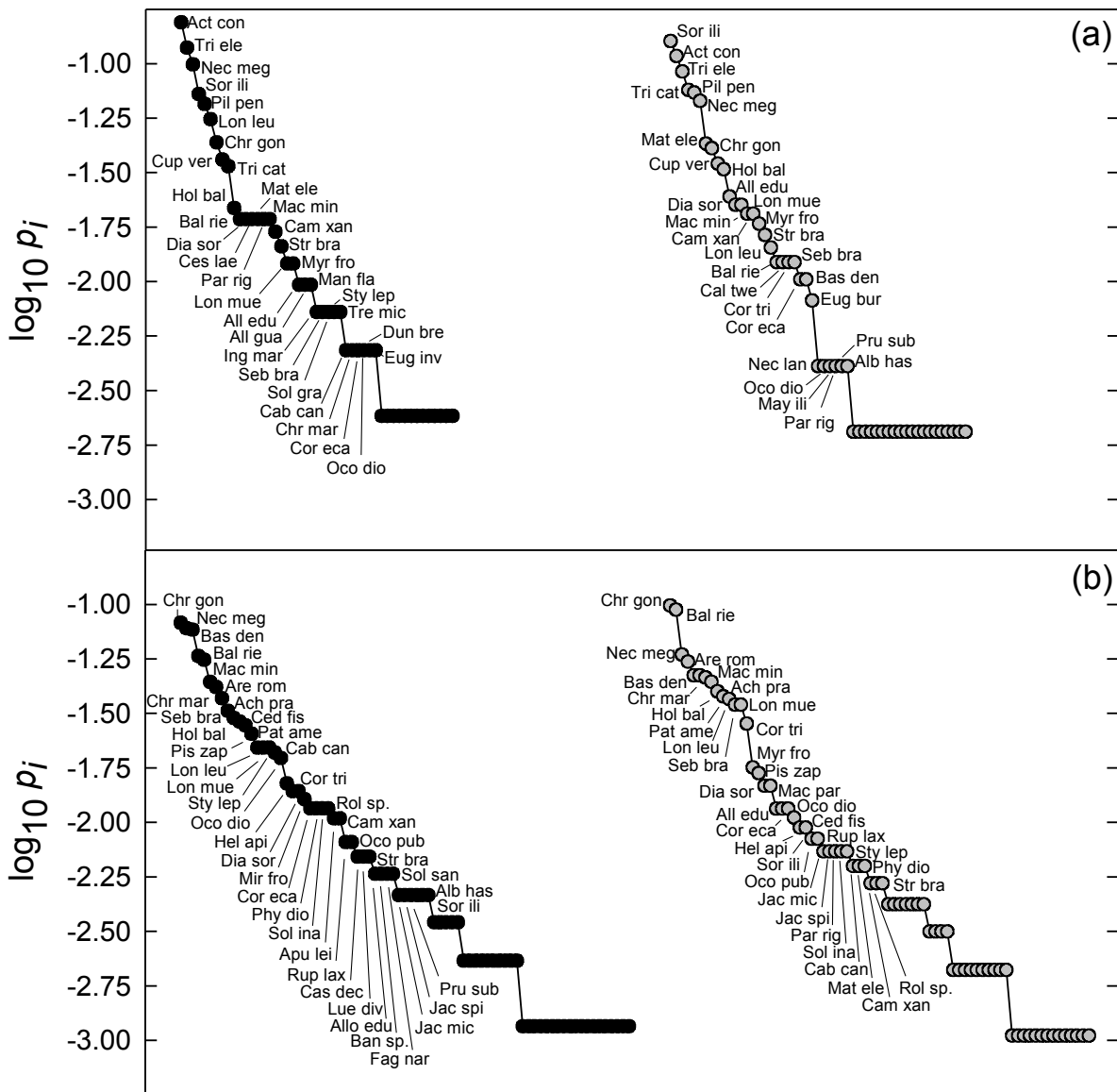


Figura 2.14. Abundancia de plántulas y renovales por clase de altura en parcelas control (negro) y con tratamiento de corte de lianas y bambúseas (gris). Se midieron en total 484 individuos en las parcelas control, y 557 en las parcelas tratadas. Los valores de altura corresponden al valor medio de cada intervalo analizado. El número de individuos por clase de altura fue mayor en las parcelas tratadas ($\chi^2=17,484$, g.l.=9, $p<0,05$).



Orden en la muestra

Figura 2.15. Diversidad y dominancia de especies arbóreas para renovales (a) y árboles (b) en parcelas control (negro) y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas (gris). Las especies en cada tratamiento se disponen conforme a su abundancia en el bosque. Solamente se indica el nombre abreviado (ver Tabla 2.2) de las especies representadas por al menos 4 individuos. En total se midieron 904 renovales cubriendo un área total de 600 m² y 1811 árboles en una superficie de 6 hectáreas. En el Anexo 1 se detalla el nombre científico y abundancia de todas las especies de árboles encontradas para individuos de más de 10 cm de DAP.

2.5 Discusión

Los valores de radiación encontrados en el bosque son superiores a los reportados en bosques tropicales (Clark *et al.* 1995). Una gran proporción de sitios presentaron un porcentaje muy alto de radiación (más de 37,5% a 2 m de altura). Estos valores corresponden a claros generados probablemente por reiteradas extracciones selectivas. En particular, se observa que en el invierno un porcentaje alto de los sitios tenían entre 37,5-45% de radiación. Ese porcentaje disminuyó en el verano para las parcelas control debido posiblemente a la expansión de hojas de especies herbáceas, bambúseas y lianas, ya que en las parcelas donde se cortaron estas especies el porcentaje de sitios dentro de ese intervalo de radiación no varió. Las especies nativas invasoras en los claros interceptan la radiación que llega a los 2 m disminuyendo el porcentaje que llega a 0,7 m. En particular la bambúsea *Chusquea ramosissima* forma estratos densos de unos 2 a 3 m de altura en los claros, impidiendo la llegada de luz a los estratos más bajos, y la regeneración de otras especies.

La remoción de lianas y bambúseas, además de aumentar sustancialmente la radiación que llegaba al suelo, produjo un incremento significativo en las temperaturas máximas y una disminución de las temperaturas mínimas, y en consecuencia un aumento de la amplitud térmica diaria que alcanzó valores de 25°C en los claros. Fluctuaciones diarias de temperatura como las observadas favorecen la germinación de especies pioneras como *Trema micrantha* y *Solanum granuloso-leprosum*, las cuales colonizan rápidamente claros grandes o áreas desmontadas (Rodrigues *et al.* 2004, Valio & Scarpa 2001). La diferencia significativa de temperatura entre sitios con dosel cerrado se debería mayormente a la reducción de la cobertura por el corte de lianas en las parcelas tratadas, lo cual implicó un aumento del 5% de la radiación en los sitios estudiados. Asimismo, las temperaturas máximas y mínimas del suelo fueron diferentes en sitios con distinta cobertura vegetal en las parcelas control. Sería esperable que en las parcelas tratadas se observara también un aumento importante en la temperatura del suelo

durante el día tanto en los claros como bajo el dosel de árboles, y una disminución pronunciada durante la noche debido a la menor cobertura vegetal.

La disponibilidad de agua fue mayor en los claros que en sitios donde el dosel arbóreo estaba cerrado, debido a la diferencia en superficie foliar a través de la cual se pierde agua por transpiración (Cavelier & Vargas 2002). El tratamiento no produjo cambios en la disponibilidad de agua en los claros, pero tuvo efectos sobre el potencial hídrico bajo el dosel arbóreo, encontrándose valores menos negativos en la parcela tratada. Estas diferencias se deberían exclusivamente a una disminución en la evapotranspiración, ya que las muestras de suelo obtenidas después de precipitaciones abundantes presentaron valores de potencial hídrico semejantes (datos no mostrados). La mayor disponibilidad de agua en el tratamiento se debería mayormente a la remoción de las lianas, cuyas tasas de transpiración relativa son mayores a las de los árboles (Restom 1996). Las parcelas control tenían en promedio 1410 lianas por hectárea mayores a 1 cm de diámetro a 1,3 m sobre el suelo, de las cuales 14 superaban los 10 cm, en comparación a un promedio de 263 árboles por ha mayores a 10 cm de DAP (J.F. Garibaldi, datos no publicados). A pesar de que el área basal de lianas constituye un porcentaje muy chico del área basal total, la remoción de estas especies podría tener un efecto importante en la disponibilidad de agua en el suelo ya que las lianas tienden a distribuirse en los sitios con mayor densidad de árboles (J.F. Garibaldi, datos no publicados). En los sitios con dosel cerrado tratados, el aumento de las temperaturas máximas hasta valores similares a las de los claros, y consecuentemente la disminución de la humedad relativa (Whitmore *et al.* 1993), y la baja disponibilidad de agua durante períodos prolongados sin precipitaciones, podrían tener un efecto negativo en el establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales, especialmente en aquellas especies cuyo sistema de transporte de agua a las hojas es poco eficiente.

El 20% de los sitios en las parcelas con remoción de lianas y bambúseas recibían intensidades de luz entre 37,5-45% durante el verano, sin embargo esa no sería la

situación más favorable para el establecimiento de la mayoría de las especies arbóreas. En todos los sitios que recibían una radiación por encima del 37,5% el promedio de renovales encontrados fue de tan solo 0,4 y 0,47 individuos por m² para parcelas control y con tratamiento respectivamente. Los valores más altos de densidad de renovales y riqueza de especies se encontraron en condiciones de luz entre 10 y 15%, sin embargo el error estándar para estas muestras es alto debido a la variabilidad entre sitios. Esta variabilidad estaría relacionada con diferencias en la abundancia de *Chusquea ramosissima*. En sitios con proporciones bajas de radiación a 0,7 m se encontró una densidad alta o baja de renovales de árboles, dependiendo de que los sitios tuvieran una cobertura alta de árboles o una gran abundancia de la bambúsea, respectivamente. Si bien el tratamiento no tuvo efectos estadísticamente significativos sobre la abundancia promedio de renovales por m² en el período estudiado, se observó un aumento significativo en el número total de renovales en todas las clases de tamaño. En particular, se observó una proporción mucho mayor de individuos de entre 1,2 y 3 metros de altura en las parcelas tratadas con respecto al control. Esto podría deberse a que el establecimiento de plántulas fue mayor en las parcelas tratadas, y/o que hubo una mayor mortalidad en las parcelas control para esas clases de edades, y/o que los renovales crecieron más en las parcelas con tratamiento.

La abundancia de renovales (16.166 y 18.566 individuos por ha para las parcelas control y tratadas, respectivamente) fue baja en comparación a otros bosques de Misiones. En la Reserva Forestal de Uso Múltiple Guaraní (dentro de la Reserva de Biósfera Yabotí), en un bosque similar en cuanto a características geomorfológicas y composición florística, aunque con menor intensidad de aprovechamiento, se encontraron 23.672 renovales por ha de más de 30 cm de altura y menos de 10 cm de DAP (Bulfe *et al.* 2003). A pesar de no observarse cambios significativos en la abundancia total y riqueza de renovales de especies de árboles, los valores para estas variables así como la diversidad fueron mayores en las parcelas con tratamiento. Cabe destacar que el corte de las lianas y bambúseas pudo tener un impacto negativo inicial sobre la regeneración, ya que la

remoción de parte de la cobertura vegetal puede dañar también plántulas y renovales. Por esta razón es necesario hacer una evaluación a largo plazo. Estimaciones de abundancia de renovales realizadas en el 2003 (datos no mostrados) permitirían suponer que la densidad total de renovales de especies arbóreas está aumentando tanto en las parcelas control como en las tratadas, pero en mayor proporción en estas últimas. Otro efecto negativo del tratamiento, que no fue evaluado por este trabajo, es la caída de biomasa muerta debido mayormente al corte de las lianas. Aún después de 3 años de aplicados los tratamientos se observaron troncos secos que al caer producían daños en los renovales. Asimismo, a pesar de que el tratamiento fue efectivo en la remoción de *Chusquea ramosissima*, algunos claros en las parcelas tratadas fueron invadidos por especies herbáceas y arbustivas (datos no mostrados) tales como *Urera baccifera* (Urticaceae), *Conyza bonariensis* (Asteraceae), *Hybanthus bigibbosus* (Violaceae), y varias especies de gramíneas y de commelináceas, que tendrían también efectos negativos sobre la regeneración de árboles.

Los renovales en las parcelas estuvieron representados mayoritariamente por especies arbóreas de los estratos bajo e intermedio tales como *Actinostemon concolor*, *Sorocea ilicifolia*, *Trichilia elegans* y *Trichilia catigua*, que aparentemente estarían creciendo sólo en sitios con intensidades de luz medias a bajas. Después de 4 años de aplicado el tratamiento, no se observó un aumento en la abundancia de especies pioneras o de rápido crecimiento, lo cual facilitaría el cierre de los claros producidos por extracción selectiva. Sólo se observó regeneración de especies pioneras (i.e., *Solanum spp.*, *Bastardiopsis densiflora*, *Trema micrantha*, *Cecropia pachystachya*) en las vías de extracción, donde las máquinas habían removido la capa superficial de suelo. El tratamiento tampoco favoreció la regeneración de otras especies como *Cedrela fissilis*, *Cordia trichotoma*, *Patagonula americana*, y *Parapiptadenia rigida*, las cuales también se encontraron creciendo en vías de saca y bordes de caminos (obs. personal). La presencia de individuos adultos en las parcelas permite suponer que, al menos para estas especies, la baja abundancia de renovales no se debe a la escasez de semillas sino a que las

condiciones de germinación y desarrollo de las plántulas no son adecuadas. Estudios sobre germinación y establecimiento de plántulas en el campo permitirían conocer la causa de la baja abundancia de renovales de especies arbóreas en este tipo de bosque.

2.6 Conclusiones

La remoción de lianas y bambúseas produjo un aumento en la disponibilidad de luz, de la temperatura máxima del aire y del suelo, y un aumento en la disponibilidad de agua debido a la disminución de la superficie foliar y por lo tanto de la evapotranspiración en los sitios con dosel cerrado. La mayor disponibilidad de luz y agua no se tradujo en un aumento significativo en el número de renovales por m² en las parcelas tratadas debido posiblemente a la alta heterogeneidad espacial observada. Aunque es posible también que el tiempo transcurrido desde la remoción de lianas y bambúseas no sea suficiente para evaluar algunos efectos sobre la regeneración.

El número total de renovales en las distintas clases de tamaño fue significativamente mayor en las parcelas tratadas con respecto al control, observándose un aumento grande en la proporción de renovales de menos de 1,2 m de altura. Esto podría deberse a que en las parcelas tratadas los renovales pequeños pasan más rápidamente a categorías de tamaño mayores, y/o a que la tasa de mortalidad de renovales es menor, y/o a que es mayor el establecimiento de plántulas. Los resultados obtenidos podrían significar un aumento más rápido del área basal del bosque y de la cobertura arbórea a largo plazo. Estas observaciones deberían compararse con mediciones de crecimiento (Capítulo 3) para corroborar la validez de este análisis "estático" de la regeneración.

La riqueza y la densidad de renovales fue mayor a intensidades de luz bajas o intermedias. Esto apoyaría la hipótesis de que la mayoría de las especies, a excepción de unas pocas pioneras, muestran cierto grado de tolerancia a bajos niveles de radiación. Los claros grandes producidos por extracciones selectivas de árboles previas a este

trabajo estaban invadidos por bambúseas y lianas. La remoción de estas especies no fue efectiva en restaurar la regeneración natural de especies pioneras en los claros en un plazo de tiempo de cuatro años, a pesar de que la densidad de la bambúsea más abundante, *Ch. ramosissima*, disminuyó significativamente en las parcelas tratadas.

Capítulo 3 Efectos de la remoción de lianas y bambúseas sobre el área foliar específica, fenología foliar y herbivoría en renovales de cuatro especies de árboles

3.1 Introducción

El área foliar específica (AFE) es una medida de la superficie producida para interceptar la radiación solar por unidad de peso seco invertido en la construcción de las hojas. Se la considera una de las características morfológicas más importantes de las plantas (Westoby *et al.* 2000), clave para explicar diferencias de crecimiento entre especies (Poorter 1999). La estructura de las hojas, tanto su densidad (peso por unidad de volumen) como su espesor, determina las variaciones en el AFE encontradas para diferentes especies (Reich *et al.* 1998). Se ha observado que el AFE combinada con la concentración de nitrógeno en las hojas es un buen predictor de la tasa de fotosíntesis para un número grande de especies: para una concentración dada de nitrógeno foliar, la tasa de fotosíntesis expresada en unidades de peso aumenta con el AFE (Reich *et al.* 1998).

El tiempo de vida de las hojas también está relacionado con el AFE: las hojas de AFE bajo tienen un costo de producción alto, por lo cual es necesario que tengan una mayor longevidad para que las plantas recuperen dicha inversión (Williams *et al.* 1989). Esta relación ha sido estudiada para un número grande de especies en diferentes ecosistemas (Ackerly & Reich 1999, Reich *et al.* 1997, Reich *et al.* 1998). Un estudio reciente (Wright

et al. 2004) documentó la relación entre la longitud de vida de las hojas y varias características foliares como el AFE, la tasa de fotosíntesis, la tasa de respiración, y las concentraciones de nitrógeno y fósforo. Estos autores encontraron que para 258 especies pertenecientes a diferentes formas de vida y biomas, las características foliares estaban positivamente correlacionadas entre sí, y que a su vez mostraban una relación inversa con la longitud de vida de las hojas.

Estas relaciones funcionales convergentes han sido proyectadas a otras características de las plantas, como la tasa de crecimiento y el grado de tolerancia a bajos niveles de radiación. Se ha observado que las especies que tienen un AFE alto, se caracterizan por tener una alta concentración de nitrógeno, altas tasas de fotosíntesis, respiración, crecimiento y capacidad de adquisición de recursos, y corresponden a especies pioneras o intolerantes a la sombra. Mientras que las especies más tolerantes a la sombra, en cambio, tienen un AFE baja, tasas de respiración bajas y una mayor longevidad foliar, características que les permiten aumentar la supervivencia a bajos niveles de radiación (Poorter & de Jong 1999, Walters & Reich 1999). El AFE más baja en estas especies se debe en parte a que sus hojas poseen altas concentraciones de compuestos secundarios, y paredes celulares gruesas con un alto contenido de fibras y lignina (Reich *et al.* 1998). Estas características les confieren mayor dureza a las hojas, aumentando a la vez su resistencia a la herbivoría (Barone & Coley 2002).

Las características de las hojas no sólo varían entre especies, sino que pueden cambiar dentro de una misma especie dependiendo de las condiciones ambientales, en particular de los niveles de radiación y nutrientes en el suelo en los que se encuentran las plantas. El aumento en la disponibilidad de ambos recursos tiende tanto a acortar el tiempo de vida como a disminuir el AFE de las hojas (Cordell *et al.* 2001, Reich *et al.* 1992, 1997, Williams *et al.* 1989), aunque no todas las especies responden a los cambios en las condiciones ambientales de la misma manera. Por ejemplo, las especies pioneras presentan una alta plasticidad en el AFE bajo diferentes niveles de radiación (Veneklaas

& Poorter 1998), que está asociada a cambios anatómicos (i.e. aumento en las capas de parénquima fotosintético, disminución en la porosidad del mesófilo, y engrosamiento de las paredes celulares) (Hanba *et al.* 2002).

Los cambios en fenología y características de las hojas (dureza, concentración de nitrógeno y compuestos secundarios, y contenido de agua) en respuesta a las condiciones ambientales, en particular a los niveles de radiación, pueden afectar los patrones de herbivoría (Aide 1993, Harrison 1987). Esto se ha relacionado con la baja capacidad de aclimatación de las especies tolerantes a la sombra para características como el AFE. Un aumento del AFE provocaría un incremento en el consumo de las hojas, lo cual tendría un impacto sustancial en la tasa de crecimiento de estas especies dado el alto costo de reemplazar la biomasa perdida (Walters & Reich 1999), en comparación a hojas de especies pioneras que generalmente tienen un costo menor de producción.

3.2 Objetivos e Hipótesis

El objetivo general de esta parte del estudio fue evaluar el efecto de la invasión de lianas y bambúseas sobre la radiación solar (difusa y directa), y sus consecuencias en características morfofuncionales de renovales de cuatro especies dominantes de la Selva Misionera. A tal efecto se realizó un experimento de manipulación, en el cual se cortaron las lianas y bambúseas, y se evaluó si el aumento de la radiación solar producido por la remoción de estos grupos de especies produjo cambios en características de las hojas y un incremento en la tasa de crecimiento de renovales de árboles establecidos. Los objetivos específicos fueron:

2. evaluar los efectos del aumento de la disponibilidad de luz en el área foliar específica, la longitud de vida media de las hojas y producción foliar de renovales establecidos de cuatro especies arbóreas con características de historia de vida diferente,

3. estudiar los efectos del corte de lianas y la remoción de bambúseas y otras especies invasoras del sotobosque sobre la tasa de herbivoría y su impacto en el crecimiento de renovales de dichas especies, y
4. establecer si existe una relación funcional que describa el comportamiento de algunas características foliares estudiadas (como AFE, longitud de vida media de las hojas, y porcentaje foliar dañado por herbivoría) para las cuatro especies.

Se esperaba que el aumento en la disponibilidad luz (Capítulo 2) por la remoción de lianas y las especies invasoras del sotobosque, produjera una disminución del área foliar específica y de la longitud de vida media de las hojas, y que estos cambios tuvieran un impacto positivo en la tasa de crecimiento de los renovales. Asimismo, se esperaba que el aumento en la disponibilidad de luz estimulara la producción de hojas en las plantas del sotobosque, y en consecuencia produjera un incremento de la tasa de herbivoría de los renovales, y que las especies menos tolerantes a la sombra tuvieran un mayor daño en comparación con las especies más tolerantes.

3.3 Materiales y Métodos

3.3.1 Diseño experimental

Los estudios se desarrollaron en el norte de la provincia de Misiones, en un área de 30 has de bosque primario (25°58´S 54°12´W) perteneciente a la empresa forestal Alto Paraná S.A., donde se instaló un experimento de manipulación. Se delimitaron 12 parcelas de 1 ha con una zona de amortiguamiento de 20 metros a cada lado de la misma (1,98 has de área total) en donde se llevó a cabo una extracción selectiva y se aplicaron los siguientes tratamientos postextracción (3 réplicas por tratamiento):

- 1) remoción de especies invasoras del sotobosque (mayormente bambúseas, y otras especies herbáceas y arbustivas),
- 2) corte de enredaderas leñosas (lianas),
- 3) remoción de especies invasoras del sotobosque y corte de lianas, y
- 4) control (sin remoción de especies invasoras ni corte de lianas).

En el 2 y en el Anexo 1 se da más información sobre la instalación del experimento, el área de estudio, características dasométricas, y diversidad de árboles en el bosque. En este trabajo se llevaron a cabo estudios en las parcelas control y con tratamiento de corte de lianas y remoción de bambúseas (tratamientos 4 y 3, respectivamente).

3.3.2 Especies estudiadas y selección de individuos

Las especies estudiadas incluyeron cuatro de las especies del dosel más abundantes en el área de estudio: una pionera (*Bastardiospis densiflora*, Malvaceae) y tres especies tolerantes a la sombra (*Nectandra megapotamica*, Lauraceae; *Balfourodendron riedelianum*, Rutaceae; y *Lonchocarpus leucanthus*; Fabaceae). En el Anexo 2 se da información complementaria sobre las especies. En julio de 2001 se mapearon 250 renovales entre 0,4 y 0,7 metros de altura de las 4 especies en las parcelas control, y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas. Los individuos se localizaron recorriendo las parcelas en 6 transectas de 100 m paralelas entre sí. De los 250 renovales se eligieron al azar 192 individuos para realizar las mediciones y se marcaron de manera permanente con un rótulo metálico.

3.3.3 Crecimiento de los renovales

En agosto de 2001 se midió el diámetro de los renovales a 5 cm del suelo, su altura, y se estimó el área foliar. Para esto último se contaron todas las hojas de cada individuo, y se dibujó el contorno de algunas de ellas sobre un papel. El área foliar se determinó, luego

de escanear las superficies de las hojas, con el programa Scion Image (National Institute of Health, Bethesda, MD, USA). Cuando fue necesario se realizó un muestreo estratificado de las hojas separándolas por clases de tamaño. Estas mediciones se repitieron en mayo de 2002, una vez finalizado el período más favorable para el crecimiento. La tasa de crecimiento se calculó como un incremento relativo dividiendo la diferencia entre el valor final e inicial por el valor inicial de cada variable medida (diámetro, altura y área foliar).

3.3.4 Fenología y características de las hojas

Desde agosto de 2001 hasta abril de 2002 en cada renoval se contaron mensualmente las hojas en expansión. En los meses de septiembre, octubre, noviembre, diciembre, y enero se marcaron algunas de ellas (entre 1 y 5 por individuo dependiendo de la producción foliar) con cables de diferentes colores. El desarrollo de las hojas marcadas se siguió hasta agosto de 2002, registrando el número de hojas presentes correspondientes a los distintos meses.

En mayo de 2002 se tomaron muestras de hojas para obtener el área foliar específica. Para ello se les midió el área foliar y se secaron a 60°C hasta peso constante luego de lo cual se obtuvo su peso. El área foliar específica se calculó como el cociente entre área foliar (cm²) y el peso seco de las hojas (g).

3.3.5 Herbivoría

Durante enero de 2002 se midió el área foliar dañada por insectos herbívoros en hojas de la misma edad expandidas durante los meses de noviembre y diciembre. Para ello se sacaron fotografías digitales de todas las hojas sobre una superficie blanca graduada. Este método permitió mantener inalterada el área foliar de las plantas durante la estación de crecimiento. El área foliar se calculó mediante el análisis de las fotos digitales con el programa Scion Image Software (National Institute of Health, Bethesda, MD,

USA). Para calcular el área original aproximada que habrían tenido las hojas sin herbivoría se modificaron digitalmente las imágenes. El porcentaje de daño se calculó a partir del análisis de las dos imágenes para cada hoja. Para cada individuo se calculó el porcentaje de daño promedio a partir del análisis de todas las hojas marcadas. Para calcular el área foliar total dañada se obtuvo primero un área foliar promedio de las hojas. Este valor se multiplicó por el número de hojas expandidas durante noviembre y diciembre, y se calculó la superficie dañada utilizando el porcentaje de daño promedio para cada individuo.

3.3.6 Condiciones de crecimiento

En diciembre de 2001 se tomaron fotografías hemisféricas por encima de 8 renovales por especie y tratamiento para cuantificar la radiación recibida por las plantas. Las fotos se sacaron con una cámara digital Nikon Coolpix 950 y un equipo autonivelador (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK) con una lente hemisférica (Nikkor 8mm).

3.3.7 Análisis de los datos

Uno de los principales problemas al comparar características morfológicas y fisiológicas de las especies es que muchas veces no puede diferenciarse entre la respuesta de las plantas a las condiciones ambientales y variaciones de carácter ontogénico producidos por diferencias de tamaño entre individuos (Poorter 2001). Por esta razón, en primer lugar se llevó a cabo una correlación entre el AFE y el tamaño final de las plantas en las parcelas control y con tratamiento. Se observó una correlación débil ($r^2 < 0,3$), aunque significativa, entre el AFE y la altura de las plantas para tres de las especies: *B. riedelianum*, *B. densiflora* y *L. leucanthus*. Para comparar el AFE entre tratamientos en estas tres especies se sacaron del análisis los individuos que se encontraban en los extremos de las curvas, de manera de eliminar la correlación.

Se realizó un ANOVA de dos factores por especie, y se verificó que no había diferencias entre parcelas pertenecientes a distintos bloques para un mismo tratamiento, por lo cual en los análisis estadísticos se consideró que todos los individuos de un tratamiento provenían de una misma muestra. Se realizaron test de t por especie para comparar el crecimiento y las características de las especies en los tratamientos. En los casos en que las muestras no cumplieran con los supuestos del test de t, se utilizó el test no paramétrico de Mann-Whitney. Se comparó la cantidad de hojas expandidas a lo largo del tiempo en los tratamientos para cada especie mediante un test t para muestras dependientes. Las características medidas, incluyendo la tasa de crecimiento, se correlacionaron con la radiación que recibía cada planta. Esta se obtuvo a partir de fotos hemisféricas mediante el uso del programa Hemiview (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). Para cada fotografía se calculó el factor solar global (FSG), que es una medida de la proporción de la radiación (respecto del total incidente por encima del dosel arbóreo) que llegaba al sitio donde se tomó la fotografía, y los factores solares directo (FSD) e indirecto (FSI), es decir la proporción de la radiación directa e indirecta o difusa, que contribuían al FSG.

Para describir el patrón de mortalidad de las hojas, se graficó la mortalidad acumulada en función del tiempo desde la expansión de las mismas (Cordell *et al.* 2001). Se calculó la mortalidad acumulada de cada una de las 5 cohortes (hojas producidas entre agosto 2001 y enero 2002) agrupando las hojas en cada tratamiento, independientemente de los individuos a los cuales pertenecían. A las mortalidades acumuladas de las cohortes se les ajustó la curva sigmoidea

$$\% \text{ Mortalidad acumulada} = 100 / (1 + \exp[a(X - X_{50\%})]),$$

en donde " $X_{50\%}$ " representa el día en el cual las plantas perdieron el 50% de las hojas a partir del momento de su expansión (longitud de vida media de las hojas), y " a " caracteriza la forma de la curva indicando la velocidad con que mueren las hojas. Se ajustaron funciones lineales entre los valores de longitud de vida media de la hoja con el área foliar específica y la tasa de herbivoría.

3.4 Resultados

El corte de lianas y la remoción de bambúseas produjo un aumento sustancial del crecimiento relativo en diámetro, altura y área foliar total de los individuos en todas las especies estudiadas (Figura 3.1). Ese incremento fue significativo en los casos de *B. riedelianum*, *L. leucanthus* y *N. megapotamica* ($p < 0,05$). De las 4 especies, *B. densiflora* mostró la mayor tasa de incremento relativo para las 3 variables medidas. Las otras tres especies presentaron tasas de crecimiento similares entre sí, excepto en el caso de *L. leucanthus* que prácticamente no aumentó su área foliar en los sitios tratados, mientras que en las parcelas control perdió superficie foliar en relación al inicio de la estación de crecimiento (Figura 3.16c).

El número total de hojas expandidas por individuo también aumentó sustancialmente en los sitios bajo tratamiento (Tabla 3.1). Al igual que para la tasa de crecimiento, la única especie en la que las diferencias no fueron significativas fue *B. densiflora* ($p = 0,20$), aunque igualmente mostró una tendencia a una mayor número de hojas expandidas por individuo en el tratamiento de remoción de lianas y bambúseas. El número medio de hojas expandidas por individuo varió entre las especies. Todas las especies tendieron a producir más hojas en las parcelas tratadas a lo largo de la estación de crecimiento (Figura 3.17), aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas para *L. leucanthus* y *N. megapotamica* ($p = 0,06$ en ambos casos).

El daño de las hojas causado por herbivoría (debida a insectos cortadores, masticadores, chupadores, y a ácaros) presentó distinto patrón para las diferentes especies (Tabla 3.5). Las especies que tuvieron mayor daño fueron *L. leucanthus* y *B. densiflora*. En los casos de *L. leucanthus* y *B. riedelianum* la herbivoría fue mayor en el tratamiento de remoción de lianas y bambúseas, aunque para esta última especie casi no hubo diferencias, mientras que para *N. megapotamica* y *B. densiflora* se observó lo contrario, siendo mayor la herbivoría en las parcelas control. Pero sólo para *B. densiflora* las diferencias

observadas fueron estadísticamente significativas (42,4 a 29,4% en el control y tratamiento respectivamente).

La superficie foliar total dañada por individuo en cada tratamiento fue diferente para *B. riedelianum* (Mann-Whitney Test, $U=38$, $Z=-2,31$, $p<0,05$) y *L. leucanthus* (Mann-Whitney Test, $U=19$, $Z=-2,32$, $p<0,05$) (datos no mostrados). En el primer caso el área foliar dañada fue de 20,2 y 84,78 cm², y en el segundo de 38,29 y 369,37 cm² para el control y el tratamiento respectivamente. *L. leucanthus* presentó los mayores valores absolutos de daño por hoja, seguida por *B. densiflora* (217,68 cm² en el control y 97,62 cm² en el tratamiento). La especie con menor superficie foliar dañada fue *N. megapotamica*, con tan solo 4,72 y 1,46 cm².

El corte de lianas y la remoción de especies invasoras del sotobosque produjo también un cambio en el área foliar específica de las hojas (AFE). Se observaron diferencias significativas ($p<0,05$) en esta característica morfológica para tres de las especies estudiadas (Figura 3.18). Todas las especies produjeron hojas con menor AFE en el tratamiento con respecto al control. La especie con mayor AFE fue *L. leucanthus*, con valores medios de 274,9 y 321,4 cm² g⁻¹ en las parcelas tratadas y control respectivamente, seguida por *B. densiflora* (236 y 248 cm² g⁻¹), *B. riedelianum* (227 y 261 cm² g⁻¹) y *N. megapotamica* (188 y 211 cm² g⁻¹).

La respuesta de las especies en cuanto al tiempo de vida medio de las hojas fue diferente (Figura 3.19). *B. riedelianum* tuvo una mayor longitud de vida media en las parcelas tratadas con respecto a las parcelas control (291 y 235 días respectivamente). *Nectandra megapotamica*, en cambio, mostró una disminución de 67 días en el tiempo medio de vida de sus hojas, mientras que *B. densiflora* y *L. leucanthus* produjeron hojas con longitud de vida media similares. También la forma de las curvas de mortalidad acumulada fue distinta para las diferentes especies. *B. densiflora* fue la única especie que perdió el 100% de las hojas marcadas en el período de un año estudiado.

La longitud de vida media de las hojas varió de manera inversa al AFE. Se ajustó una función lineal entre ambas características foliares para las cuatro especies en los dos tratamientos ($p < 0,05$) (Figura 3.20a). En el caso del daño por herbivoría, su relación con el AFE fue directa ($p < 0,05$) (Figura 3.20b). En cambio, la tasa de crecimiento (altura, diámetro o área foliar) no estuvo correlacionada con el AFE para ninguna de las cuatro especies estudiadas (datos no mostrados).

En la Tabla 3.3 puede observarse la proporción de radiación (con respecto a la radiación total incidente) en los microsítios en donde se encontraban las plantas. Los renovales de todas las especies recibieron una proporción de radiación global mayor en las parcelas donde se cortaron las lianas y las bambúseas. En el caso de *B. densiflora* la diferencia no fue significativa ($p = 0,141$), aunque el aumento sí fue significativo para la radiación indirecta ($U = 9$, $Z = -2,42$, $p = 0,02$). Para todas las especies la mayor proporción de radiación global recibida en las parcelas tratadas se debió tanto a un aumento en la radiación directa como indirecta (datos no mostrados). Para *B. riedelianum* la contribución de la radiación indirecta a la radiación total fue mayor que la directa: FSI de 0,086 y 0,175, comparado con FSDs de 0,056 y 0,1635 en el control y tratamiento respectivamente).

Las regresiones entre la tasa de crecimiento relativo y las características foliares con la proporción de radiación solar directa e indirecta recibida por los renovales fueron significativas ($p < 0,05$) en la mayoría de los casos para las cuatro especies (Tabla 3.4). Las pendientes de las curvas fueron negativas para el AFE, y positivas para el resto de las variables y características medidas. El daño por herbivoría no mostró relación con la radiación a la que se encontraban las plantas. En los casos de *B. riedelianum* y *N. megapotamica* las pendientes de las rectas ajustadas fueron similares entre la radiación solar directa e indirecta, pero los r^2 para esta última fueron mayores. La radiación solar directa explicó mejor las diferencias observadas en AFE y en el número de hojas expandidas entre el tratamiento y el control.

| Especies | | Hojas expandidas | | | Mann-Whitney Test |
|------------------------|-------------|------------------|-----|------|----------------------|
| | | Mediana | 25% | 75% | U, Z, p |
| <i>B. riedelianum</i> | Control | 9 | 6 | 13 | 46,5; -3,06; 0,002 * |
| | Tratamiento | 16 | 12 | 25 | |
| <i>B. densiflora</i> | Control | 13,5 | 7 | 19 | 92,5; -1,27; 0,200 |
| | Tratamiento | 18,5 | 11 | 34 | |
| <i>L. leucanthus</i> | Control | 3 | 2 | 4 | 51,5; -2,41; 0,016 * |
| | Tratamiento | 10,5 | 5 | 25,5 | |
| <i>N. megapotamica</i> | Control | 35 | 21 | 46,5 | 58,5; -3,09; 0,002 * |
| | Tratamiento | 75 | 61 | 150 | |

Tabla 3.4. Hojas expandidas desde agosto de 2001 hasta mayo de 2002 por renovales de 4 especies creciendo en parcelas control y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas. En cada caso se indica la mediana y los cuartiles de 25 y 75%. * Significa diferencias significativas en la cantidad de hojas expandidas (n= 14 a 20 dependiendo de la especie y tratamiento).

| Especies | | Daño en las hojas (%) | | | Mann-Whitney Test |
|------------------------|-------------|-----------------------|------|------|-------------------|
| | | Mediana | 25% | 75% | U, Z, p |
| <i>B. riedelianum</i> | Control | 16,1 | 4,6 | 67,8 | 78; -0,10; 0,92 |
| | Tratamiento | 20,3 | 10 | 31 | |
| <i>B. densiflora</i> | Control | 42,4 | 27,7 | 52,2 | 40; 2,20; 0,03 * |
| | Tratamiento | 24,9 | 10,4 | 33,5 | |
| <i>L. leucanthus</i> | Control | 37,7 | 21,7 | 54,8 | 37,5; -0,91; 0,36 |
| | Tratamiento | 55,1 | 28,8 | 70,2 | |
| <i>N. megapotamica</i> | Control | 15,13 | 0,15 | 13,4 | 72; 1,40; 0,162 |
| | Tratamiento | 0,8 | 0,15 | 5,5 | |

Tabla 3.5. Porcentaje dañado por herbivoría en las hojas de renovales de 4 especies creciendo en parcelas control y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas. En cada caso se indica la mediana y los cuartiles de 25 y 75%. * Significa diferencias significativas (n= 10 a 20 dependiendo de la especie y tratamiento).

| Especies | | FSG | | | Mann-Whitney Test |
|------------------------|-------------|---------|-------|-------|--------------------|
| | | Mediana | 25% | 75% | U, Z, p |
| <i>B. riedelianum</i> | Control | 0,060 | 0,035 | 0,096 | 12; -2,10; 0,036 * |
| | Tratamiento | 0,166 | 0,075 | 0,267 | |
| <i>B. densiflora</i> | Control | 0,149 | 0,087 | 0,222 | 18; -1,47; 0,141 |
| | Tratamiento | 0,243 | 0,145 | 0,313 | |
| <i>L. leucanthus</i> | Control | 0,061 | 0,038 | 0,095 | 6; -2,73; 0,006 * |
| | Tratamiento | 0,255 | 0,097 | 0,299 | |
| <i>N. megapotamica</i> | Control | 0,058 | 0,047 | 0,078 | 3; -3,05; 0,002 * |
| | Tratamiento | 0,217 | 0,114 | 0,239 | |

Tabla 3.6. Proporción de la radiación (con respecto a la radiación total incidente por encima del dosel) estimada como FSG (Factor Solar Global) en los micrositios donde se encontraban los renovales de 4 especies en parcelas control y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas. En cada caso se indica la mediana y los cuartiles de 25 y 75%. * Significa diferencias significativas en la proporción de la radiación recibida (n= 8).

| Especies | | Crecimiento relativo | | | Características foliares | | |
|------------------------|-----|----------------------|----------------|----------------|--------------------------|------------------|-------|
| | | Diámetro | Altura | Área foliar | #Hojas | AFE | %Daño |
| <i>B. riedelianum</i> | FSD | 1,76 (0,41) | 2,00 (0,69) | 8,10 (0,77) | 90,09 (0,29) | -241,1 (0,41) | - |
| | FSI | 2,14 (0,65) | 2,05 (0,78) | 8,11 (0,83) | - | -202,7 (0,31) | - |
| <i>B. densiflora</i> | FSD | 3,64 (0,39) | 3,81 (0,53) | - | 189,83 (0,75) | -418,3 (0,62) | - |
| | FSI | 4,84 (0,40) | 4,91 (0,50) | - | 231,57 (0,69) | -528,1 (0,57) | - |
| <i>L. leucanthus</i> | FSD | - | 1,20 (0,37) | 3,31 (0,47) | 174,58 (0,50) | -252,4 (0,44) | - |
| | FSI | - | 1,28 (0,18) | - | 223,60 (0,35) | -397,7 (0,46) | - |
| <i>N. megapotamica</i> | FSD | 1,71 (0,49) | 1,18 (0,41) | 7,74 (0,63) | 383,73 (0,46) | - | - |
| | FSI | 1,80 (0,53) | 1,23 (0,45) | 8,17 (0,69) | 400,06 (0,49) | - | - |

Tabla 3.7. Relación entre la proporción de la radiación incidente directa (FSD, Factor Solar Directo) e indirecta (FSI, Factor Solar Indirecto), y la tasa de crecimiento relativo (en diámetro, altura y área foliar), el área foliar específica (AFE; cm² g⁻¹), el número total de hojas expandidas, y el porcentaje de daño por herbivoría en las hojas de renovales de 4 especies. En todos los casos se ajustó una función lineal (n=14 a 16), se indica la pendiente de la curva y el r² entre paréntesis cuando el ajuste fue significativo (p<0,05).

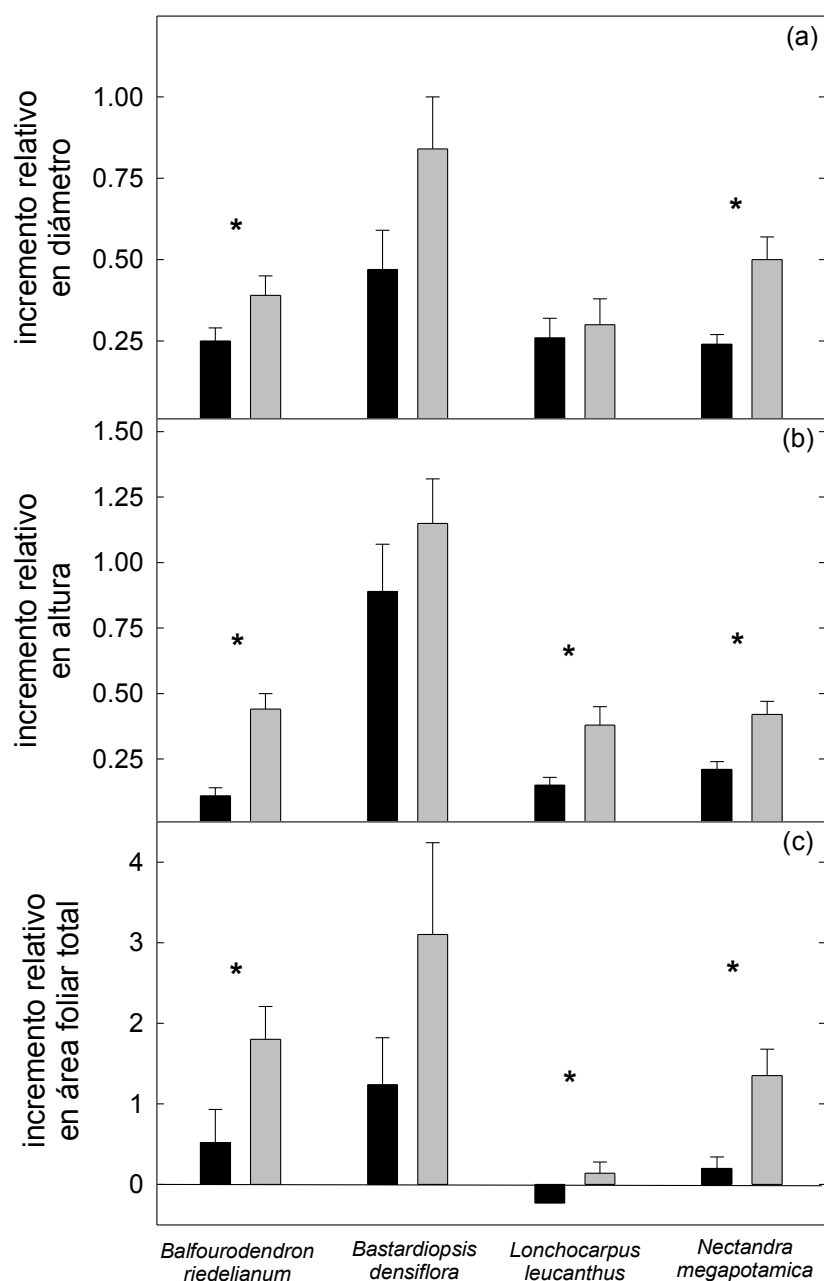


Figura 3.16. Crecimiento relativo en diámetro (a), altura (b) y área foliar total por individuo (c) en renovales de cuatro especies en parcelas control (barras negras) y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas (barras grises). El incremento relativo se calculó como la diferencia entre las medidas de cada variable realizadas al inicio y al final de la estación de crecimiento relativa a la medida inicial. Los valores corresponden a las medias \pm error estándar (n=20 a 30 individuos dependiendo de la especie y tratamiento). *Indica diferencias significativas ($p < 0,05$) obtenidas en tests de t o de Mann Whitney para muestras independientes. *B. riedelianum*: (a) $t = -2,02$, g.l. 44; (b) $U = 59$, $Z = -4,51$; (c) $t = -2,03$, g.l. 43. *B. densiflora*: (a) $U = 118,5$, $Z = -1,13$, $p = 0,25$; (b) $t = -1,12$, g.l. 33; (c) $U = 99$, $Z = -1,47$, $p = 0,12$. *L. leucanthus*: (a) $U = 244$, $Z = -0,35$, $p = 0,72$; (b) $t = -3,15$, g.l. 45; (c) $t = -2,53$, g.l. 45. *N. megapotamica*: (a) $U = 118$, $Z = -2,89$; (b) $U = 100$, $Z = -3,42$; (c) $U = 133$, $Z = -3,128$.

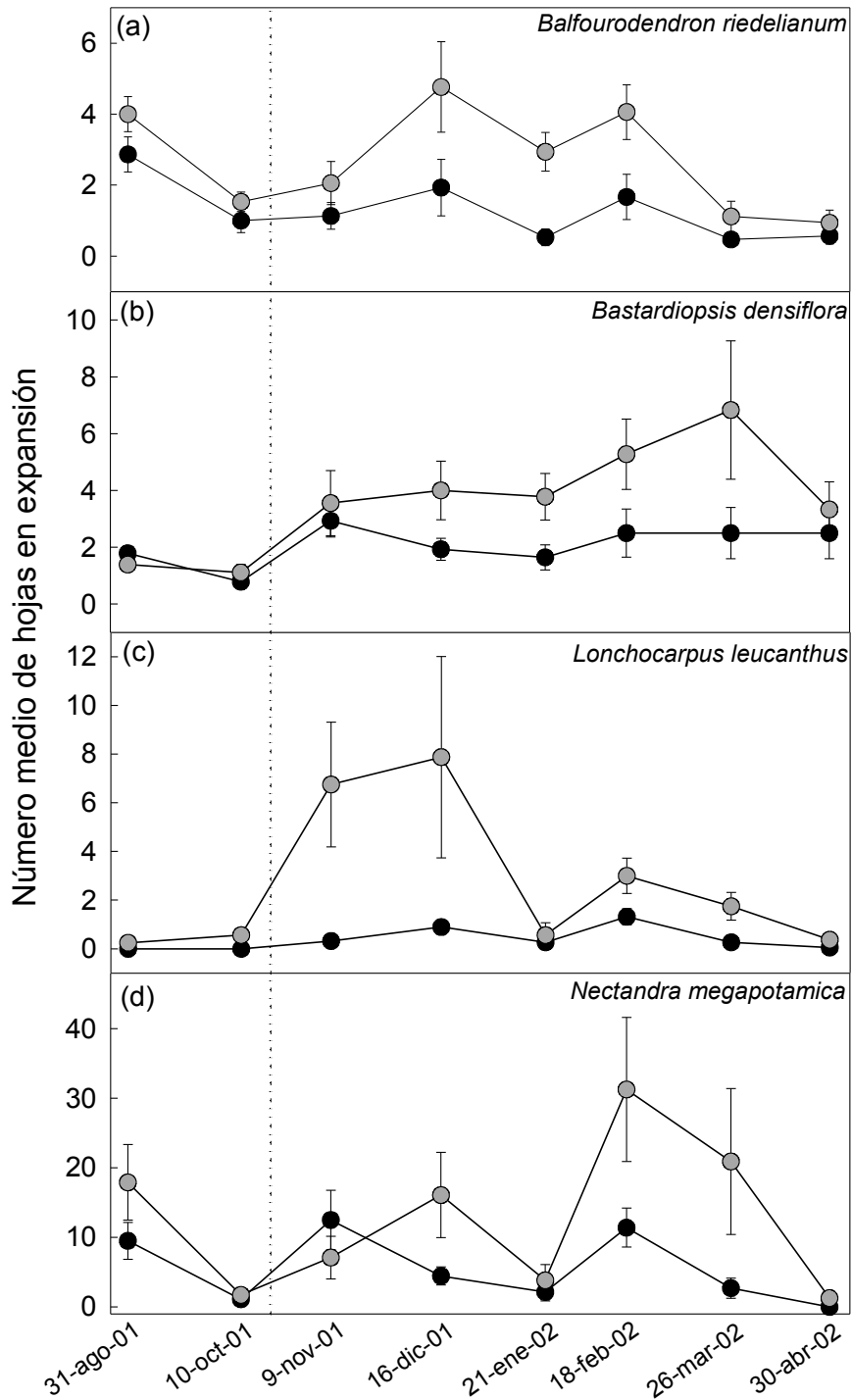


Figura 3.17. Patrón temporal de producción foliar desde agosto de 2001 hasta mayo de 2002 para renovales de cuatro especies de árboles creciendo en parcelas control (negro) y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas (gris). La línea de puntos indica el momento en que se aplicó el tratamiento. Los valores corresponden a las medias \pm error estándar (n=14 a 20 individuos dependiendo de la especie y tratamiento). Test t para muestras dependientes (6 g.l.): *B. riedelianum*, $t=-4,00$, $p=0,007$; *B. densiflora*, $t=-3,53$, $p=0,001$; *L. leucanthus*, $t=-2,26$, $p=0,065$; *N. megapotamica*, $t=-2,32$, $p=0,059$.

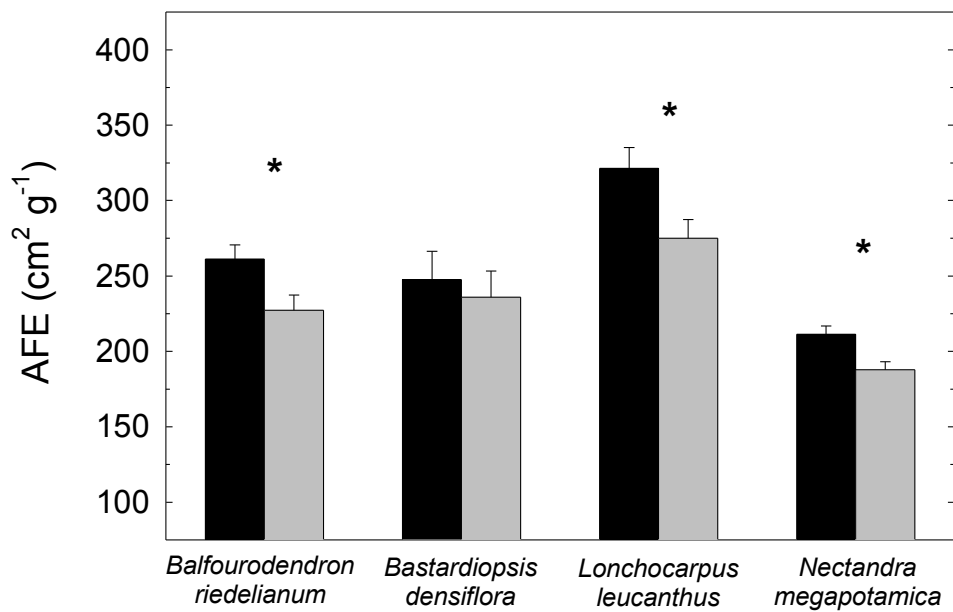


Figura 3.18. Area foliar específica en renovales de cuatro especies de árboles en parcelas control (barras negras) y con tratamiento de corte de bambúseas y lianas (barras grises). Los valores corresponden a las medias \pm error estándar (n=10 a 30 dependiendo de la especie y tratamiento). *Indica diferencias significativas ($p < 0,05$): *B. riedelianum* (t = 2,36, g.l. 22), *L. leucanthus* (t = 2,31, g.l. 27), *N. megapotamica* (t = 2,91, g.l. 44).

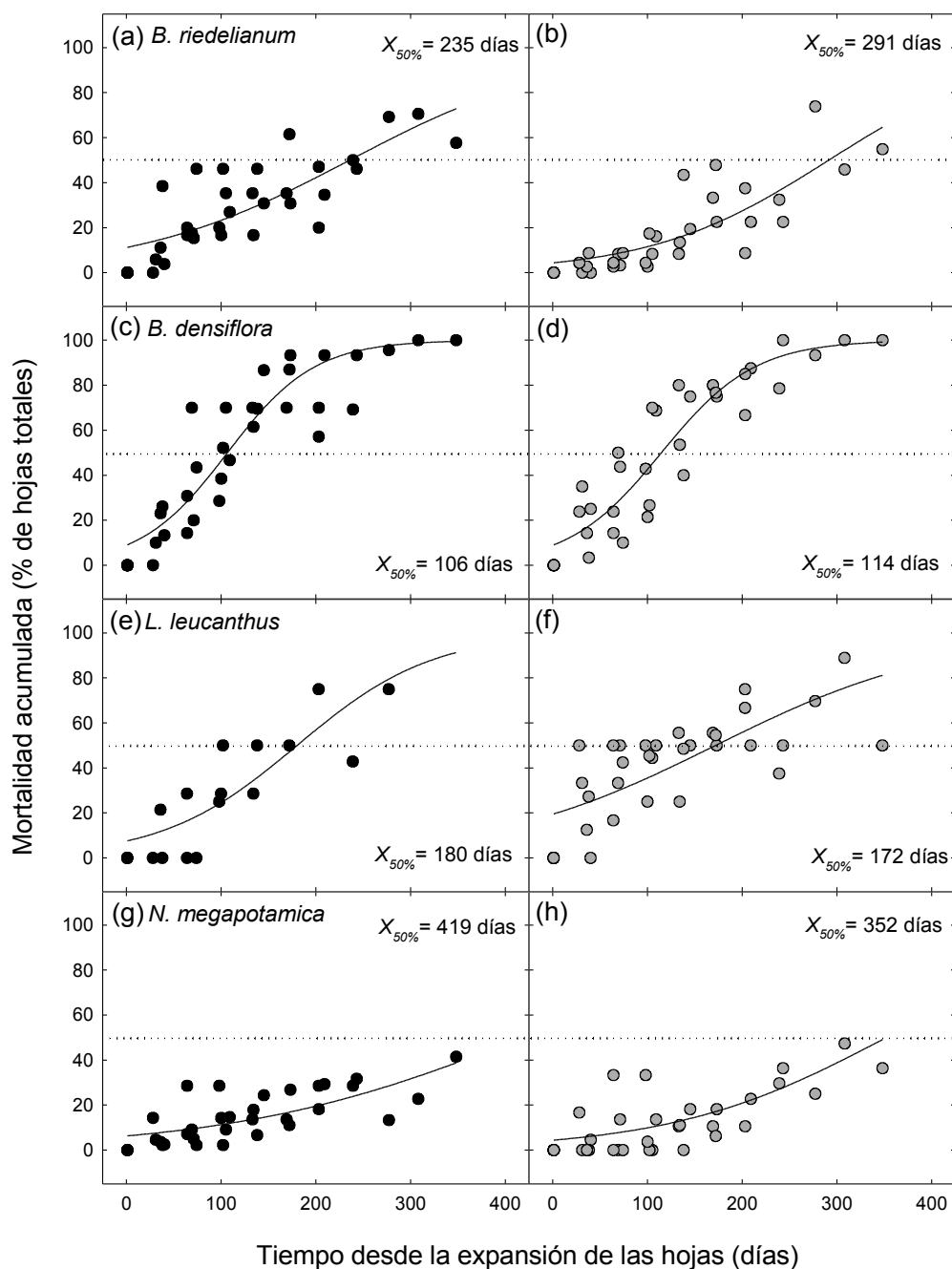


Figura 3.19. Tiempo de vida medio de las hojas ($X_{50\%}$) estimado a partir de la mortalidad acumulada de hojas marcadas en el momento de su expansión en función de su tiempo de vida para renovales de 4 especies en parcelas control (negro) y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas (gris). Los puntos corresponden a los porcentajes de mortalidad de 5 cohortes de hojas. Para cada especie y tratamiento se indica $X_{50\%}$. En todos los casos $p < 0.001$. Número total de hojas marcadas: (a) $n=79$, (b) $n=138$, (c) $n=68$, (d) $n=115$, (e) $n=22$, (f) $n=72$, (g) $n=143$, (h) $n=90$.

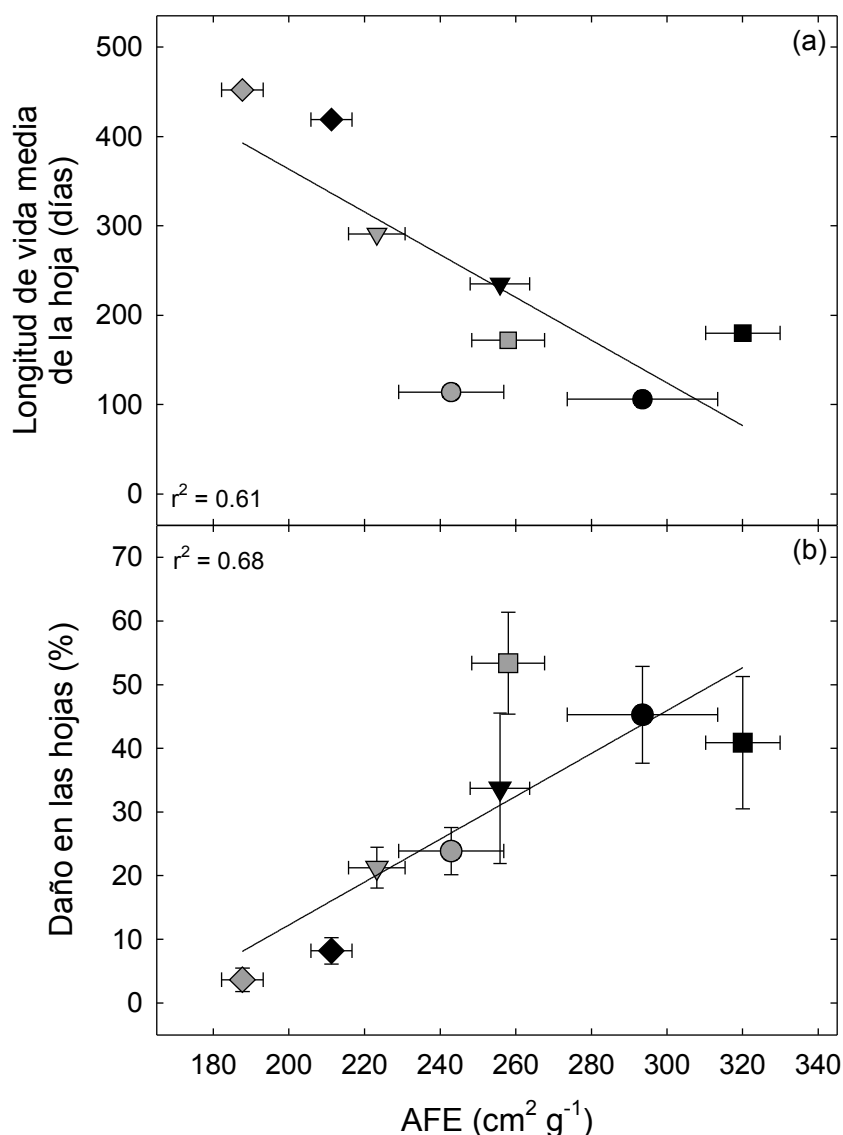


Figura 3.20. Tiempo de vida medio de las hojas (a) y porcentaje de daño por insectos herbívoros (b) en función del área foliar específica (AFE) para renovales de 4 especies de árboles en parcelas control (negro) y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas (gris). Los símbolos representan valores medios \pm error estándar (AFE, $n=20$ a 30 ; Daño en hojas, $n=10$ a 20). La longitud de vida de las hojas es el valor $X_{50\%}$ calculado a partir de las curvas de la Figura 3.19. Las especies son: *B. riedelianum* (triángulo), *B. densiflora* (círculo), *L. leucanthus* (cuadrado), y *N. megapotamica* (rombo). Las ecuaciones de las funciones son: (a) $y = -2,39 \cdot x + 841$, $p < 0,05$; (b) $y = 0,34 \cdot x - 55,06$, $p < 0,05$.

3.5 Discusión

El corte de lianas y la remoción de bambúseas tuvo un efecto sustancial en las tasas de crecimiento y en las características morfológicas y fisiológicas de los renovales para las cuatro especies estudiadas. Esto se puede explicar en parte por un aumento en la radiación solar. Para dos de las especies (*B. riedelianum* y *N. megapotamica*) la radiación difusa explicó mejor que la radiación directa el aumento de crecimiento en las parcelas tratadas. La luz directa e indirecta muestran una correlación muy fuerte a bajos niveles de radiación en el sotobosque, pero a medida que aumenta la luz (por ejemplo en los claros) dicha correlación se hace más débil. Estos resultados son consistentes con los de otros trabajos (Clark *et al.* 1993). En un estudio de crecimiento de renovales en claros (Sipe & Bazzaz 1995) se observó que la radiación difusa predecía mejor la tasa de crecimiento, debido posiblemente a que niveles de radiación por encima del punto de saturación de luz producen efectos de fotoinhibición, por lo cual no se corresponden con un aumento en la tasa de fotosíntesis de las plantas.

La única especie que no tuvo diferencias significativas en su tasa de crecimiento fue *B. densiflora*, para la cual tampoco se observaron diferencias significativas en la radiación incidente en los renovales creciendo en parcelas control y tratadas. Esto podría deberse a que esta especie se establece casi exclusivamente en vías de extracción producidas durante la tala selectiva (Campanello *et al.* 2001), las cuales se caracterizan por tener una alta disponibilidad de luz y una menor abundancia de especies invasoras, como *Chusquea ramosissima*, que son removidas por la maquinaria utilizada en el aprovechamiento forestal durante el arrastre de madera.

La mayor tasa de crecimiento en las parcelas tratadas se correspondió además con la mayor cantidad de hojas expandidas por los renovales. Algunas de las especies en las parcelas tratadas duplicaron e incluso triplicaron el número de hojas expandidas durante la estación de crecimiento debido al aumento en la radiación solar. Las hojas tenían un

área foliar similar o mayor (en el caso de *B. riedelianum*), por lo cual al final de la estación de crecimiento los renovales en las parcelas tratadas tenían un área foliar superior a los individuos en las parcelas control. La mayor producción foliar durante noviembre y diciembre no se tradujo en un incremento en el porcentaje de daño por herbivoría en las hojas en las parcelas tratadas. *Bastardiopsis densiflora*, por ejemplo, mostró una disminución significativa en el porcentaje de daño por herbivoría en las parcelas con tratamiento. La superficie foliar total dañada, sin embargo, fue similar en ambos casos, lo cual indicaría que el mayor número de hojas expandidas pudo haber diluido el efecto de la herbivoría en las hojas de los individuos que se encontraban en las parcelas tratadas.

Los porcentajes de hojas dañados por insectos herbívoros en las parcelas control fueron similares a los porcentajes medios de defoliación observados en otros estudios en bosques tropicales (Barone & Coley 2002), en donde el área foliar promedio dañada es de 48 y 11,1% para especies pioneras y tolerantes a la sombra respectivamente. En las parcelas control la especie pionera *B. densiflora* tuvo un 42,4% de daño. De las otras tres especies, *N. megapotamica* y *B. riedelianum* tuvieron valores porcentuales de daño similares a los de plantas tolerantes a la sombra (15,13 y 16,1% respectivamente), mientras que *L. leucanthus* mostró porcentajes intermedios (37%). El daño observado fue muy variable entre individuos de la misma especie en un mismo tratamiento. Algunos herbívoros tienen una respuesta densodependiente (Jansen 1970, Angulo-Sandoval & Aide 2000), por lo cual la variabilidad observada podría deberse en parte a una diferencia en la densidad de renovales y árboles de la misma y de diferentes especies alrededor de los individuos estudiados, lo cual no fue analizado en este estudio.

Tal como se observó en otros trabajos (Poorter 2001, ver además Capítulo 4), el aumento en la disponibilidad de luz, en particular de la radiación directa, produjo un aumento en el AFE en las parcelas tratadas. La única especie que no respondió al tratamiento fue *B. densiflora*. Sin embargo, esta especie tiene una plasticidad alta en

esta característica de las hojas: en un experimento en condiciones controladas de luz el AFE varió entre 216 y 391 cm² g⁻¹ bajo tratamientos de 65% y 10% de la radiación solar total (datos no publicados), siendo la especie que más modificó el AFE en este experimento. La ausencia de respuesta de en *B. densiflora* podría deberse a que no hubo diferencias significativas en la radiación recibida por los renovales de esta especie en las parcelas control y con corte de lianas y bambúseas. De hecho, de las cuatro especies estudiadas, *B. densiflora* es la especie que mostró la mayor variación intraespecífica en el AFE, tal como lo demuestra la pendiente alta de la correlación entre esta característica y la radiación total recibida por los renovales.

El AFE se considera una característica importante de las plantas, ya que junto con la concentración de nitrógeno de las hojas es un buen predictor de la tasa de fotosíntesis por unidad de peso foliar. A pesar de que no se hicieron análisis de contenido de nitrógeno en las hojas, se observó que la disponibilidad de este nutriente en las parcelas tratadas fue significativamente mayor, debido a la descomposición de la biomasa cortada. Un año después de realizado el tratamiento se observó un promedio de $11,8 \pm 2,01$ y $17,8 \pm 2,76$ μg de NO₃⁻ por gramo de suelo en los primeros 5 cm, en las parcelas control y con tratamiento respectivamente (T. Arias, datos no publicados). Como resultado del aumento en la disponibilidad de nitrógeno y la mayor AFE, la tasa de fotosíntesis debería haber aumentado en las parcelas tratadas. La tasa de intercambio de gases debería medirse en estudios futuros para confirmar esta predicción.

Las especies de mayor longevidad foliar modificaron el tiempo de vida medio de sus hojas entre tratamientos. Se ha observado que las plantas que crecen con niveles altos de radiación tienden a tener hojas con longevidades menores a las de las plantas que se encuentran a bajos niveles de luz (Poorter 2001, Williams *et al.* 1989), y que el aumento en los nutrientes también disminuye el tiempo de vida de las hojas (Cordell *et al.* 2001, Reich *et al.* 1992, 1997). *Nectandra megapotamica* respondió de esta manera, acortando la longitud de vida de sus hojas en lugares con mayor disponibilidad de luz y nutrientes,

mientras que en *B. riedelianum* sucedió lo contrario. Es posible que la herbivoría en esta especie haya tenido efectos sobre la longevidad. A pesar de que la diferencia en el porcentaje de la superficie dañada fue muy pequeña, los valores absolutos de daño por hoja fueron cuatro veces mayor en el tratamiento (con un promedio de 84,78 cm²), comparado con tan solo 20,02 cm² en el control. Esto se podría explicar porque el tamaño de las hojas de esta especie fue significativamente superior en las parcelas tratadas con respecto a las parcelas control ($p < 0,01$) (las áreas foliares promedio fueron de 68,27 y 29,26 cm² respectivamente). *Bastardiopsis densiflora* y *L. leucanthus* tuvieron una longevidad menor a las otras especies, y no la modificaron en los tratamientos. El corto tiempo de vida de estas especies podría explicarse en función de su arquitectura: las hojas que al expandirse reciben un nivel alto de radiación progresivamente van siendo sombreadas por nuevas hojas. La disminución de la radiación incidente en las hojas con el tiempo debido al crecimiento propio de la planta, así como de potenciales competidores, reduciría la ventaja de tener hojas más longevas (Westoby *et al.* 2000).

Una misma función matemática que se ajustó a todas las especies y tratamientos pudo describir la relación entre el tiempo de vida medio de las hojas y el AFE, tal como fue observado en otros estudios (Wright *et al.* 2004). De la misma manera, pudo ajustarse una función que relaciona el porcentaje de daño por herbivoría con el AFE. Esto coincide con observaciones puntuales de otros trabajos (Aide 1993, Kitajima 1994, Walters & Reich 1999), aunque la relación funcional no ha sido tan extensamente demostrada para un número grande de especies como en el caso del AFE y la longevidad foliar.

El AFE es una característica de las hojas que sintetiza información sobre la tasa de fotosíntesis, longevidad foliar, tasa de respiración y concentración de nitrógeno foliar (Poorter & de Jong 1999, Walters & Reich 1999), y también sobre la tasa de crecimiento de un gran número de especies (Poorter & Remkes 1990, Reich *et al.* 1993, 1992). En este trabajo, sin embargo, no se observó una relación funcional entre el AFE y la tasa de crecimiento que describiera el comportamiento de las cuatro especies estudiadas. Según

Wright *et al.* (2004) las relaciones funcionales encontradas para un gran número de especies entre el AFE y las características mencionadas, no necesariamente se repiten en grupos de pocas especies que presentan diferencias pequeñas en estas características. Asimismo, la relación entre la tasa de crecimiento y el AFE debería analizarse para individuos creciendo en los mismos niveles de radiación (Reich *et al.* 1992). Esto no ocurrió en este trabajo ya que los renovales se encontraban creciendo en un gradiente de intensidades de luz dentro del bosque. En este caso la radiación puede confundir el análisis porque la respuesta de las plantas, en general, ocurre en sentido inverso al de la relación funcional: un aumento de la radiación produce una disminución del AFE a la vez que incrementa la tasa de crecimiento de una misma especie, mientras que las especies con menor AFE tienen una tasa de crecimiento menor que las de mayor AFE.

3.6 Conclusiones

La invasión de bambúseas y lianas reduce los niveles de radiación incidentes en el sotobosque y produce una cascada de efectos en las plantas que se expresarían a nivel de procesos y características de todo el ecosistema. Como respuesta al aumento de radiación producido por el corte de lianas y la remoción de bambúseas, los renovales incrementaron su área foliar total produciendo más hojas que a su vez tenían un AFE menor. Estos cambios sugieren que los renovales de las cuatro especies estudiadas tuvieron un incremento importante en la asimilación total de carbono, lo cual se estaría reflejando en su mayor tasa de crecimiento en las parcelas con tratamiento. Este aumento significativo de la tasa de crecimiento de renovales de especies con diferentes historias de vida permite suponer que la velocidad de recuperación de la cobertura arbórea en las parcelas tratadas sería mayor.

Se observaron diferencias en las características de las hojas y en el crecimiento entre las especies relacionadas con sus historias de vida. En los extremos de respuesta puede caracterizarse a *B. densiflora* como especie pionera, y a *N. megapotamica* como especie

tolerante a la sombra. *Bastardiopsis densiflora* tuvo la mayor tasa de crecimiento de las cuatro especies estudiadas, una longitud de vida media de las hojas baja, y un daño por herbivoría y AFE alto. *Nectandra megapotamica*, por el contrario, mostró los valores más bajos de AFE y daño por herbivoría, y los más altos en cuanto al tiempo de vida medio de las hojas, mientras que la tasa de crecimiento fue similar a las otras dos especies (*L. leucanthus* y *B. riedelianum*).

Las especies que poseen una alta plasticidad para el AFE, *B. densiflora* y *L. leucanthus*, fueron a su vez las especies que modificaron en menor medida la longitud de vida media de las hojas. Se pudo ajustar una misma relación funcional que describe adecuadamente las variaciones conjuntas de estas dos características foliares, así como entre el AFE y el daño por herbivoría que recibieron las hojas. Las especies con hojas de mayor AFE tuvieron un porcentaje de daño mayor y perdieron sus hojas más rápidamente que las especies con menor AFE.

Capítulo 4 Coordinación entre la eficiencia en el transporte de agua y la capacidad fotosintética en especies de árboles creciendo a diferentes niveles de radiación

4.1 Introducción

La eficiencia del sistema de transporte de agua, una de las características principales de la arquitectura hidráulica de las plantas, está asociada con la conductancia estomática máxima, y en última instancia la tasa de transpiración. (Andrade *et al.* 1998; Meinzer & Grantz 1991; Meinzer *et al.* 1995, Sperry 2000). La eficiencia en el transporte de agua no depende solamente de las características intrínsecas del sistema vascular que determinan la resistencia al flujo de agua (como el tamaño y número de vasos), sino también de la superficie foliar que soportan los tallos. Un sistema de transporte puede ser eficiente cuando tiene troncos y tallos con baja resistencia hidráulica (muchos vasos de diámetro grande y paredes terminales completamente perforadas) y una superficie foliar relativamente pequeña. Cuanto menor es el área foliar hay más agua disponible por unidad de superficie foliar. La razón entre el área foliar y el área transversal de tejido xilemático activo (AF/AX) es un índice morfológico que refleja la relación que existe entre la demanda potencial de agua representada por la cantidad de tejido foliar, y la capacidad real de transporte de agua de la planta (Goldstein *et al.* 2002).

La apertura y cierre de estomas regula parcialmente el flujo de agua a través de las plantas durante el día. La respuesta de los mismos a la variabilidad en las condiciones

ambientales, y los efectos sobre la tasa de fotosíntesis han sido ampliamente estudiados (Meinzer & Grantz 1991; Meinzer *et al.* 1995, Sperry 2000). Dado que la asimilación de CO₂ por las hojas sigue la misma vía que la pérdida de agua por evaporación, debería existir una relación entre la eficiencia en el transporte de agua y la capacidad fotosintética. Investigaciones recientes en diferentes especies de plantas tropicales y subtropicales sugieren que existe una buena correlación entre la tasa de fotosíntesis máxima y la capacidad de transporte de agua a las hojas (Brodribb & Feild 2000, Brodribb *et al.* 2002, Santiago *et al.* 2004). Incluso, algunos estudios han demostrado que existen diferencias en el suministro de agua a hojas de sol y sombra de un mismo individuo, y para individuos de la misma especie que crecen en ambientes con diferente disponibilidad de luz (Cochard *et al.* 1997, Maherali *et al.* 1997; Schultz & Matthews 1993, Shumway *et al.* 1993). Además de esta evidencia empírica, Katul *et al.* (2003) desarrollaron un modelo que provee una base teórica para explicar la coordinación entre la tasa de fotosíntesis y la eficiencia en el transporte de agua a las hojas.

Las condiciones de luz durante el crecimiento podrían modificar la capacidad de las plantas de transportar agua a las hojas, a través de un aumento del flujo de agua por unidad de área foliar y/o una disminución del área foliar, dando como resultado un valor más bajo de la razón AF/AX. Tanto la intensidad de luz como la demanda evaporativa pueden inducir cambios en la eficiencia con que las plantas transportan agua a las hojas (conductividad hidráulica por unidad de área foliar; K_L) (Bond & Kavanagh 1999). En cambio, hay poca evidencia acerca de que la disponibilidad de luz durante el crecimiento de las plantas tenga un efecto sobre la eficiencia intrínseca del sistema de transporte de agua (conductividad hidráulica por área de xilema; K_S) (Gartner 1995; Maherali *et al.* 1997). Otros estudios han explorado los efectos de la disponibilidad de agua y nutrientes durante el crecimiento de las plantas sobre la relación entre la arquitectura hidráulica y la capacidad fotosintética. Brodribb *et al.* (2002) encontró que algunas especies de árboles de un bosque tropical mostraban una respuesta coordinada para estos atributos tanto en la época húmeda como en la seca, mientras que Meinzer & Clearwater (2001) no

encontraron cambios en la arquitectura hidráulica que acompañaran un aumento de la capacidad fotosintética en renovales de *Eucalyptus grandis* que habían sido fertilizados.

La habilidad de las especies para asignar sus recursos de manera coordinada podría ser un factor importante para el crecimiento y supervivencia en bosques tropicales, donde se producen cambios drásticos e impredecibles en las condiciones ambientales como consecuencia de la formación de claros. Una eficiencia alta en el transporte de agua constituiría una ventaja en ambientes de alta demanda evaporativa y radiación solar, al permitir mantener niveles altos de potencial hídrico foliares, una mayor conductancia estomática y, consecuentemente, una mayor tasa de asimilación y crecimiento. Cuando una planta se ve sometida a déficits hídricos, esta puede responder reduciendo el área foliar total (una superficie transpiratoria más pequeña reduce la resistencia hidráulica al aumentar el agua disponible para las hojas que permanecen en la planta), o modificando propiedades intrínsecas del sistema de transporte.

Las especies de árboles en bosques tropicales pueden dividirse en dos grandes grupos en términos de su comportamiento ecofisiológico: especies que requieren luz y especies tolerantes a la sombra (Whitmore 1996). Las especies pioneras o que requieren luz para su regeneración, germinan en claros, crecen rápido, tienen tasas altas de mortalidad, y no toleran niveles bajos de radiación. Las especies tolerantes a la sombra, en cambio, germinan, crecen y tienen una alta supervivencia en condiciones de baja disponibilidad de luz. En relación a sus historias de vida, las especies pioneras tienen tasas altas de fotosíntesis, y valores de K_s y/o K_L superiores a los de especies tolerantes a la sombra (Tyree *et al.* 1998). Estas características les permitirían mantener potenciales hídricos foliares menos negativos a una misma tasa de transpiración y, en consecuencia, mayores tasas de crecimiento y asimilación, aumentando su competitividad en sitios con alta radiación y demanda evaporativa. Sin embargo, se ha comprobado que la mayor parte de las especies en bosques tropicales muestran cierta tolerancia a niveles bajos de radiación (Welden *et al.* 1991, Lieberman *et al.* 1995), y que la mayoría de los renovales

que crecen en los claros que se abren en el dosel pertenecen a especies tolerantes a la sombra que sobrevivieron la formación del claro (Denslow 1987, Chazdon & Pearcy 1991). La capacidad de las plantas para coordinar la eficiencia en el transporte de agua y la capacidad fotosintética en ambientes con diferente régimen de luz no ha sido prácticamente estudiada, y podría ayudar a comprender la alta diversidad de especies presente en bosques tropicales.

4.2 Objetivos e Hipótesis

La capacidad y la velocidad de aclimatación son factores importantes para la supervivencia y crecimiento de las plantas en bosques tropicales, donde pueden experimentar cambios drásticos en las condiciones ambientales. El objetivo general de este Capítulo consistió en estudiar la plasticidad de algunos atributos fisiológicos y morfológicos, y la tasa de crecimiento en renovales de especies con diferente grado de tolerancia a la sombra. Los objetivos específicos fueron:

1. evaluar el grado de aclimatación en aspectos de la arquitectura hidráulica (conductividad hidráulica específica y foliar, y la razón entre la superficie foliar y el área de xilema) a diferentes niveles de radiación,
2. estudiar si existe coordinación entre la arquitectura hidráulica y la capacidad fotosintética bajo diferentes condiciones de luz,
3. analizar la capacidad de aclimatación de las especies en relación a sus tasas de crecimiento bajo diferentes niveles de radiación, y
4. establecer si hay compromisos entre la eficiencia en el uso y el transporte de agua en plantas creciendo a diferentes niveles de luz.

Se formuló como hipótesis de trabajo que las especies difieren en su capacidad de aclimatación en función de su grado de tolerancia a bajos niveles de radiación, y que las especies menos tolerantes tienen un sistema más eficiente para transportar agua a las hojas en concordancia con una mayor capacidad fotosintética por unidad de área foliar. A bajas intensidades de luz se esperaba que las especies tuvieran una menor conductividad hidráulica por unidad de área foliar y tasas de fotosíntesis más bajas en comparación con plantas que habían experimentado niveles más altos de radiación, y que la respuesta estuviera inversamente relacionada con el grado de tolerancia a la sombra de las especies.

4.3 Materiales y Métodos

4.3.1 Especies y tratamientos

Se llevó a cabo un experimento con cinco especies en condiciones controladas en un vivero situado en el norte de la Provincia de Misiones (26°25' S 54°37' W). Las especies (Tabla 4.8), que se seleccionaron tanto por su abundancia en el bosque como en base a su importancia económica, han sido clasificadas como secundarias tardías (Kageyama & Gandara 2000). Sin embargo, mediciones de la tasa de fotosíntesis realizadas en 20 especies de renovales del Bosque Atlántico (datos no publicados) permiten suponer que las especies estudiadas presentan diferencias en cuanto al grado de tolerancia a la sombra. En el Anexo 2 se resumen algunas características adicionales de las mismas.

| Especie | Familia | Nombre común |
|-----------------------------|--------------|--------------|
| <i>Cordia trichotoma</i> | Boraginaceae | Peteriví |
| <i>Cedrela fissilis</i> | Meliaceae | Cedro |
| <i>Patagonula americana</i> | Boraginaceae | Guayubira |

| | | |
|------------------------------------|----------|----------|
| <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | Fabaceae | Rabo itá |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | Rutaceae | Guatambú |

Tabla 4.8. Lista de especies en las que se llevaron a cabo estudios de arquitectura hidráulica y capacidad fotosintética en condiciones controladas en vivero. Las especies se ordenaron de mayor a menor según sus tasas de fotosíntesis medida en individuos creciendo a pleno sol.

Durante el invierno del año 2001 se colectaron entre 80 y 100 individuos de cada especie, que tenían entre 20 y 40 cm de altura, en cuatro sitios diferentes del norte de la provincia de Misiones. Los renovales se transplantaron rápidamente a macetas de 20 litros rellenas con un sustrato de corteza de pino suplementado con un fertilizante completo de liberación lenta. Las plantas se colocaron en condiciones de baja intensidad de luz donde permanecieron durante 3 meses hasta que comenzaron a producir hojas. Después de este período, en diciembre del mismo año, se transfirieron entre 10 y 15 plantas de cada especie a cuatro condiciones diferentes de luz logradas con filtros neutros: 10, 30, 40 y 65 % de la radiación total. Los tratamientos se seleccionaron de manera de reproducir el rango microclimático de situaciones encontradas en bosques de Misiones sometidos a manejo forestal (Capítulo 2). Durante el experimento las plantas fueron fertilizadas cada 15 días y se controló el ataque de hongos e insectos mediante el uso de fungicidas e insecticidas. Se evitó que las plantas recibieran agua de lluvia colocando un plástico transparente en todos los tratamientos, y se controló el riego por aspersión con un sistema automatizado para evitar déficits hídricos. La frecuencia de riego se ajustó de manera tal que el contenido de agua del sustrato se mantuviera por encima del 80%, lo cual equivale a potenciales hídricos por encima de $-0,3$ MPa de acuerdo a la curva de retención de agua de la corteza de pino utilizada.

Para caracterizar las condiciones de crecimiento bajo los tratamientos de luz se realizó un monitoreo continuo de variables microclimáticas. La radiación fotosintéticamente activa (RFA) se midió en los cuatro tratamientos y a pleno sol mediante fotodiodos calibrados con un sensor cuántico (LI-COR, Lincoln, USA). Mediante el uso de un sistema automático de adquisición de datos (CR10X, Campbell Scientific, Logan, Utah, USA) se

registraron los valores de RFA medidos cada 10 segundos y promediados cada 2 minutos. La temperatura del aire y la humedad relativa se midieron con un sensor Vaisala (HMP35C, Helsinki, Finland) en 4 días despejados en períodos de 50 minutos desde las 9 a las 17 horas durante el verano (diciembre a abril). Estos datos se utilizaron para calcular el déficit de saturación del aire (DSA). Adicionalmente, en todos los tratamientos se registró la temperatura del aire cada 5 minutos durante febrero y marzo de 2002 con sensores HOBO Type T Thermocouple (Onset Computer Corporation, MA, USA).

4.3.2 Conductividad hidráulica

Durante los meses de abril y junio del 2002 se realizaron mediciones de conductividad hidráulica en tallos o pecíolos (en el caso de *C. fissilis*) que se habían desarrollado completamente bajo los tratamientos. Las ramas se cortaron bajo agua antes del amanecer y se transfirieron inmediatamente a un laboratorio en donde se recortaron nuevamente bajo agua. Las mediciones se hicieron en segmentos de tallos de entre 7 y 10 cm de longitud. Se utilizó agua desgasificada y filtrada ($0,1\mu\text{m}$) bajo presión hidrostática, y se midió el volumen de agua liberado a través de tallos y pecíolos por unidad de tiempo utilizando pipetas graduadas cada 0,1 ml. La temperatura del laboratorio se ajustó para realizar las mediciones a una temperatura constante de 25°C . Se registró la altura de la cabeza hidráulica y el largo exacto del segmento para calcular la conductividad hidráulica (K_H ; $\text{kg m MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$). Una vez finalizada la medición, se tiñó el xilema con azul de toluidina y se midió su área para calcular la conductividad hidráulica específica (K_S ; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$).

Las hojas situadas en la parte distal de los segmentos se escanearon para medir su superficie, lo cual permitió calcular la conductividad hidráulica por unidad de área foliar (K_L ; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), y la relación entre la superficie foliar y el área de xilema (AF/AX). Algunas hojas completamente expandidas se secaron a 65°C hasta peso constante, y se pesaron para determinar el área foliar específica (AFE; $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$).

Los segmentos de tallos y pecíolos se conservaron en alcohol 70% para realizar estudios anatómicos. Para tres especies (*B. riedelianum*, *C. fissilis* y *C. trichotoma*) en dos tratamientos se obtuvieron imágenes digitales de secciones transversales y se realizó un muestreo del área de los vasos y de su densidad utilizando el programa Scion Image software (National Institute of Health, Bethesda, MD, USA). A partir de estos datos se calculó el diámetro de cada vaso suponiendo una sección circular, y se obtuvo la distribución de diámetros de los vasos.

4.3.3 Fotosíntesis

Se seleccionaron tres individuos por especie y tratamiento en los cuales se midió la tasa de fotosíntesis con un equipo de cinética de fluorescencia modulada (Mini-PAM, Waltz, Effeltrich, Germany). En cada planta se realizaron curvas de luz en estado estacionario, usando la fuente halógena externa del Mini-PAM. Se aplicaron pulsos saturantes de luz de $3500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de intensidad y 0,8 segundos de duración. Antes de aplicar un pulso se aclimataron las hojas durante 10 minutos a cada una de 5 intensidades crecientes de iluminación. Los puntos iniciales de las curvas se midieron en oscuridad antes del amanecer. La tasa de transporte de electrones (ETR) a través del fotosistema II (FSII) se obtuvieron a partir del rendimiento cuántico $(F_m' - F)/F_m'$ (Schreiber & Bilger 1993) mediante la ecuación

$$\text{ETR} = (\Delta F/F_m') I \alpha 0,5,$$

en donde I es la luz incidente entre los 400-700 nm de longitud de onda, y α es la absorbancia de la hoja. El factor de 0,5 asume que la distribución de la luz absorbida entre los fotosistemas es la misma y que, por lo tanto, se requieren dos fotones por cada electrón que pasa a través del FSII. El factor de corrección α tiene en cuenta el hecho de que sólo una fracción de la luz incidente es realmente absorbida por los fotosistemas, en este caso se utilizó un valor de 0,84 para los cálculos (Ehleringer 1981, Björkman & Demmig 1987).

La capacidad fotosintética expresada como la tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max} ; $\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se calculó a partir de las curvas de luz de acuerdo a Rascher *et al.* (2000) utilizando la ecuación exponencial

$$y = a (1 - e^{-bx}),$$

en donde a es el parámetro que representa dicha tasa. La densidad de flujo fotónico saturante (DFFS) se calculó como la intensidad de radiación a la que se alcanzaba el 90% de la tasa máxima de transporte de electrones.

4.3.4 Composición isotópica

Las hojas en las que se realizaron las mediciones de fotosíntesis se secaron en estufa a 60°C hasta peso constante. Las hojas se molieron y se pesó una cantidad equivalente de material por cada individuo que se utilizó para formar una muestra compuesta por especie y tratamiento. A partir del CO_2 producido por la combustión de las muestras compuestas se determinó la abundancia de ^{13}C y ^{12}C en el tejido foliar en el espectrómetro de masa de la Universidad de Miami (USA). La composición isotópica se expresó como el cociente $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) relativo al estándar (PeeDee belemnita), y se utilizó como una medida de la eficiencia en el uso del agua (Farquhar & Richards 1984).

4.3.5 Crecimiento

Las mediciones se realizaron a principios (diciembre de 2001) y al final (abril de 2002) de la época más favorable para el crecimiento. Se midió la altura del tallo desde la base hasta la yema apical, y el diámetro del mismo en la base con un calibre digital. Se hizo una marca con pintura sintética en el tallo para que las mediciones posteriores se hicieran en el mismo lugar. Se contó el número total de hojas por planta y se estimó el área foliar a partir de un área foliar promedio por hoja calculada para cada individuo en las dos mediciones. Para calcular el área foliar promedio se dibujó el contorno de algunas

hojas por individuo sobre un papel. Las superficies se escanearon y sus áreas se determinaron mediante el programa Scion Image (National Institute of Health, Bethesda, MD, USA). La tasa de crecimiento relativo se expresó como el incremento en cada parámetro dividido el valor inicial del mismo.

4.3.6 Análisis de los datos

Uno de los principales problemas al comparar características morfológicas y fisiológicas de las especies es que muchas veces no puede diferenciarse entre la respuesta de las plantas a las condiciones ambientales y variaciones de carácter ontogénico producidos por diferencias de tamaño entre individuos (Poorter 2001). Por esta razón se correlacionó los atributos morfológicos y fisiológicos con el tamaño de las plantas al final de período de crecimiento. Dado que no se encontró correlación en ningún caso, el tamaño de las plantas no fue tenido en cuenta en el análisis.

Se llevaron a cabo análisis de varianza de un factor para estudiar las diferencias entre los tratamientos de luz por especie en la arquitectura hidráulica, el área foliar específica y la tasa de crecimiento (se empleó el Test de Scheffé para realizar comparaciones entre medias). Además de verificarse los supuestos del análisis, se correlacionó estas características morfológicas y fisiológicas con el tamaño de los individuos (altura y diámetro del tallo principal) para determinar si existía un efecto alométrico y, en consecuencia, la necesidad de realizar un análisis de covarianza. Se ajustaron curvas de regresión entre K_S , K_L , ETR_{max} y AFE, entre K_L y el $\delta^{13}C$ de las hojas, y entre estas características morfológicas y fisiológicas y la tasa de crecimiento para cada especie y para el conjunto de especies en todos los tratamientos. Para cada especie se calculó además un índice de plasticidad (IP) que varió entre 0 y 1 para K_S , K_L , AF/AX, ETR_{max} y AFE. El IP para cada atributo se obtuvo de la diferencia entre los valores mínimo y máximo promedio encontrados en los tratamientos de luz, dividido el valor máximo promedio (Valladares *et al.* 2000).

4.4 Resultados

No se observaron diferencias entre los tratamientos de luz para la temperatura máxima, humedad relativa mínima y el déficit máximo de saturación del aire (Tabla 4.2). La temperatura máxima (40,4°C) se registró en el tratamiento de 65%. Los valores máximos de déficit de saturación del aire fueron muy elevados superando los 4 KPa en todos los tratamientos. Las condiciones microclimáticas simuladas en los invernáculos fueron consistentes con mediciones realizadas en el campo, en bosques donde crecen los renovales de estas especies (Capítulo 2). Las temperaturas máximas durante el verano en bosques primarios pueden variar entre 37 y 42°C, dependiendo de la cobertura arbórea, y frecuentemente superan los 45°C en estadios tempranos de bosques secundarios (datos no publicados).

En la Tabla 4.3 se muestran los resultados de K_s , K_L y AF/AX para las cinco especies en los cuatro tratamientos de luz. La conductividad hidráulica específica tendió a aumentar con los niveles de luz para *C. fissilis* y *C. trichotoma* (en este último caso se registró una disminución en el tratamiento de 65%), aunque las diferencias sólo fueron significativas para *C. fissilis*. Estas especies mostraron los valores más altos de conductividad hidráulica: K_s varió entre 3,04 y 8,82 kg m⁻¹ MPa⁻¹ s⁻¹ en el caso de *C. fissilis*, y entre 1,77 y 3,41 kg m⁻¹ MPa⁻¹ s⁻¹ para *C. trichotoma*. Las otras especies no modificaron su K_s en función de la radiación. K_L , en cambio, tendió a aumentar también en *P. americana* y *L. leucanthus*. El índice AF/AX tendió a disminuir al aumentar el porcentaje de radiación en todas las especies, excepto en *C. trichotoma*. Se observó una relación positiva entre K_L y K_s , y se ajustó una función exponencial para todas las especies y tratamientos (Figura 4.21). Aparentemente K_L tiende a hacerse asintótica a valores altos de K_s , sin embargo sería necesario un rango mayor de valores para describir apropiadamente la relación funcional entre ambas variables.

La conductividad hidráulica específica (K_s) presentó una correlación positiva con el diámetro medio de los vasos para los individuos estudiados (Figura 4.22). Para los mismos individuos se ajustó una función exponencial decreciente entre el diámetro medio de los vasos y el número de vasos por área de xilema (Figura 4.23). En el caso de *C. fissilis*, no se encontraron diferencias significativas ni en la densidad de vasos ni en el diámetro de los mismos entre los distintos tratamientos, aunque se observó una tendencia a un menor número de vasos más grandes en el tratamiento de 40% de radiación y vasos más pequeños en mayor densidad en el tratamiento de 65%. Tampoco se encontraron diferencias en el tamaño de los vasos de *C. trichotoma* en los mismos tratamientos, ni de *B. riedelianum* en los tratamientos de 30 y 40%. En estos casos, en cambio, el diámetro de los vasos fue prácticamente el mismo pero la densidad fue mayor para valores más altos de K_s . Aunque no se encontraron diferencias en la distribución de vasos por tamaño entre diferentes tratamientos para la misma especie, se observaron diferencias entre las mismas (Figura 4.24). El 80% de los vasos de *C. fissilis* tenían entre 20 y 60 μm , entre 15 y 40 μm los de *C. trichotoma* y entre 10 y 30 μm los de *B. riedelianum*.

La capacidad fotosintética y el punto de saturación de luz o densidad de flujo fotónico saturante (DFFs) varió entre las especies y para una misma especie en los diferentes tratamientos de luz (Tabla 4.4). ETR_{max} tendió a aumentar en los niveles más altos de radiación para *C. fissilis* y *C. trichotoma*, mientras que fue superior a niveles bajos de luz en el caso de *B. riedelianum*, o intermedios para *P. americana* y *L. leucanthus*. En estas últimas tres especies los valores de DFFs disminuyeron en los tratamientos de mayor radiación. El rendimiento cuántico potencial fue alto para todas las especies y tratamientos (variando entre 0,799 y 0,826), excepto para *C. trichotoma* y *L. leucanthus* en el tratamiento del 65% de radiación donde F_v/F_m estuvo por debajo de esos valores (0,777 y 0,764 respectivamente). Se consideró que estas plantas presentaban fotoinhibición permanente (Björkman & Demmig 1987), razón por la cual los valores de ETR_{max} correspondientes se eliminaron de los análisis. Se observó una correlación positiva

entre ETR_{max} y la conductividad hidráulica, tanto con K_S como con K_L (Figura 4.25). Las especies con mayor K_S o K_L (*C. fissilis* y *C. trichotoma*) presentaron a su vez mayor capacidad fotosintética. La composición isotópica de carbono en las hojas varió entre especies y tratamientos. La abundancia del isótopo pesado tendió a ser mayor ($\delta^{13}C$ menos negativos) a valores altos de K_L (Figura 4.26).

Las especies mostraron diferencias en el área foliar específica (AFE) entre tratamientos (Tabla 4.5). No se encontró una relación funcional entre el AFE y las características fisiológicas medidas para todas las especies y tratamientos. La relación con la capacidad fotosintética no mejoró luego de transformar los valores de ETR_{max} para expresarlos por unidad de peso seco en lugar de área foliar, como sugieren algunos trabajos (Walters *et al.* 1993). Sin embargo, se ajustó una función exponencial decreciente para cada especie entre el AFE y la conductividad hidráulica (K_S y K_L), que resultó significativa para *C. fissilis* y *P. americana* (Tabla 4.6). El ajuste entre K_L y AFE fue significativo también para *L. leucanthus*, aunque en este caso el r^2 fue bajo. En la misma tabla puede observarse que para todas las especies el ajuste entre K_S y K_L fue significativo. En el caso de ETR_{max} , la regresión con K_S y K_L sólo fue significativa para tres especies: *C. fissilis*, *C. trichotoma* y *P. americana*.

La respuesta de la tasa de crecimiento a los tratamientos de luz fue similar para todas las especies, alcanzando valores máximos a niveles intermedios de radiación (30 y 40%). Se encontraron diferencias significativas en cuanto al incremento en diámetro, y en el caso de *L. leucanthus* también para el área foliar (Tabla 4.7). El incremento en diámetro estuvo correlacionado significativamente con la conductividad hidráulica y con la capacidad fotosintética (Figura 4.27) para todas las especies y tratamientos. Sin embargo, dentro de cada especie, estas relaciones sólo se mantuvieron para *P. americana* (Tabla 4.8). En el caso de *L. leucanthus*, el incremento relativo en diámetro se correlacionó con el cociente AF/AX y con el AFE, y para *C. fissilis* solamente la razón AF/AX presentó una correlación significativa con el crecimiento. Para las otras dos

especies no se encontró una relación entre los cambios en las características fisiológicas y morfológicas estudiadas con un aumento en el crecimiento.

La plasticidad fenotípica en respuesta a la luz estimada por el índice de plasticidad (IP) varió entre las especies (Tabla 4.9). Las especies de mayor tasa de crecimiento (*C. fissilis*, *P. americana* y *C. trichotoma*) tuvieron un IP mayor para la capacidad de transporte de agua y el AFE, mientras que las especies de crecimiento más lento (*L. leucanthus* y *B. riedelianum*) presentaron mayor plasticidad para la capacidad fotosintética. Los IP promedio variaron entre 0,30 y 0,42, el valor máximo fue el de *C. fissilis* y el mínimo *B. riedelianum*. La diferencia máxima entre los IP de las especies varió para los distintos atributos. El valor máximo se encontró para K_s (0,52) y el mínimo para el AFE (0,25).

| Variable | 100% luz (Pleno sol) | 65% luz | 40% luz | 30% luz | 10% luz |
|---|-------------------------|------------|------------|------------|------------|
| DFFF ($\text{mol m}^{-2}\text{day}^{-1}$) | 26,0 ± 3,5 | 16,4 ± 2,6 | 10,9 ± 1,7 | 8,1 ± 1,5 | 2,6 ± 0,4 |
| T_{MAX} °C | 37,5 ± 1,4 | 37,6 ± 1,7 | 38,2 ± 1,2 | 37,5 ± 1,4 | 36,9 ± 1,2 |
| RH_{MIN} % | 38,8 ± 5,7 | 39,8 ± 6,6 | 34,6 ± 5,8 | 36,5 ± 6,6 | 37,9 ± 6,8 |
| DSA_{MAX} KPa | 4,3 ± 0,8 | 4,3 ± 0,8 | 4,5 ± 0,6 | 4,3 ± 0,7 | 4,0 ± 0,6 |

Tabla 4.9. Densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), temperatura máxima, humedad relativa mínima y déficit máximo de saturación del aire (DSA) durante el día en cuatro tratamientos de luz y a pleno sol. Se indican los valores medios ± el error estándar de mediciones en 4 días de verano despejados entre diciembre del 2001 y abril del 2002.

| | | <i>Balfourodendron riedelianum</i> | <i>Cedrela fissilis</i> | <i>Cordia trichotoma</i> | <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | <i>Patagonula americana</i> |
|----------------|-----|--|-----------------------------|------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|
| K _S | 10% | 1,31±0,41 a | 3,04±0,41 a | 2,67±0,45 a | 1,05±0,30 a | 0,77±0,11 a |
| | 30% | 0,90±0,08 a | 5,06±0,76 ab | 2,92±0,59 a | 1,05±0,27 a | 1,24±0,15 a |
| | 40% | 1,09±0,34 a | 6,06±1,66 ab | 3,41±0,65 a | 0,91±0,17 a | 0,99±0,08 a |
| | 65% | 0,85±0,22 a | 8,82±1,46 b | 1,77±0,37 a | 0,94±0,22 a | 1,20±0,15 a |
| K _L | 10% | 0,38±0,14 a | 1,61±0,17 a | 1,62±0,15 a | 0,51±0,09 a | 0,53±0,06 a |
| | 30% | 0,34±0,08 a | 2,66±0,30 ab | 1,76±0,18 a | 0,80±0,18 a | 1,13±0,11 b |
| | 40% | 0,42±0,15 a | 3,33±0,33 b | 2,14±0,16 a | 0,81±0,23 a | 1,03±0,16 ab |
| | 65% | 0,31±0,08 a | 3,12±0,41 b | 1,75±0,18 a | 0,86±0,12 a | 1,23±0,16 b |
| AF/AX | 10% | 3,64±0,47 a | 1,86±0,21 a | 1,42±0,15 a | 2,04±0,40 a | 1,28±0,14 a |
| | 30% | 3,30±0,78 a | 1,69±0,16 a | 1,51±0,16 a | 1,41±0,22 ab | 1,10±0,08 a |
| | 40% | 3,41±0,98 a | 1,66±0,20 a | 1,64±0,30 a | 1,26±0,22 ab | 1,04±0,13 a |

| | | | | | |
|-----|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| 65% | 2,78±0,05 a | 1,69±0,25 a | 1,09±0,13 a | 1,05±0,18 b | 1,03±0,13 a |
|-----|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|

Tabla 4.10. Conductividad hidráulica específica (K_s ; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), conductividad hidráulica foliar específica (K_L ; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1} 10^{-4}$), y razón entre la superficie foliar y el área de xilema (AF/AX , 10^8), en 4 tratamientos de luz: 10, 30, 40 y 65 % de la radiación total. Se indican los valores medios (\pm error estándar). ANOVA de un factor (luz) por especie ($n = 5$ a 10). Las letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$, Scheffe test) entre medias por tratamiento para cada especie.

| | | <i>Balfourodendron riedelianum</i> | <i>Cedrela fissilis</i> | <i>Cordia trichotoma</i> | <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | <i>Patagonula americana</i> |
|--------------------------------|-----|------------------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------------|-----------------------------|
| ETR _{max} | 10% | 61,2±13,1 | 92,2±8,1 | 85,6±7,1 | 31,6±2,3 | 49,0±,6 |
| | 30% | 69,3±19,3 | 109,1±8,9 | 90,5±9,9 | 57,7±2,8 | 86,7±8,9 |
| | 40% | 39,0±2,3 | 107,5±18,6 | 96,7±6,0 | 45,1±16,2 | 62,8±,5 |
| | 65% | 40,9±9,4 | 137,3±4,4 | 71,8±9,0 | 18,6±3,8 | 76,1±7,7 |
| DFFs | 10% | 459±66 | 684±40 | 591±44 | 532±200 | 954±91 |
| | 30% | 451±91 | 856±150 | 1763±605 | 489±133 | 942±129 |
| | 40% | 331±57 | 800±168 | 518±105 | 516±105 | 672±208 |
| | 65% | 303±62 | 1091±187 | 784±292 | 221±40 | 683±107 |
| F _v /F _m | 10% | 0,816±0,005 | 0,821±0,002 | 0,801±0,007 | 0,790±0,003 | 0,820±0,006 |
| | 30% | 0,799±0,004 | 0,791±0,009 | 0,800±0,008 | 0,811±0,010 | 0,826±0,003 |
| | 40% | 0,795±0,004 | 0,809±0,008 | 0,800±0,006 | 0,797±0,006 | 0,820±0,004 |
| | 65% | 0,799±0,006 | 0,801±0,008 | 0,777±0,008 | 0,764±0,006 | 0,817±0,010 |

Tabla 4.11. Capacidad fotosintética estimada como la tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max}, $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$), densidad de flujo fotónico saturante o punto de saturación de luz (DFFs, $\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) y rendimiento cuántico potencial (F_v/F_m) medido al amanecer en individuos de 5 especies creciendo bajo 4 tratamientos de luz: 10, 30, 40 y 65 % de la radiación total. Los valores representan las medias \pm ES por tratamiento y especie ($n=3$).

| | <i>Balfourodendron riedelianum</i> | <i>Cedrela fissilis</i> | <i>Cordia trichotoma</i> | <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | <i>Patagonula americana</i> |
|-----|------------------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------------|-----------------------------|
| 10% | 312,8±20,4 a | 439,3±21,9 a | 292,8±20,0 a | 356,6±16,3 a | 314,4±9,9 a |
| 30% | 241,0±9,49 b | 253,6±22,7 b | 213,8±8,8 b | 266,1±14,5 b | 241,7±10,5 b |
| 40% | 240,7±7,8 b | 244,2±11,3 b | 228,2±18,2 b | 261,4±9,8 b | 198,5±8,0 c |
| 65% | 243,3±22,2 b | 228,2±13,8 b | 225,2±14,0 b | 238,3±15,4 b | 200,5±7,7 c |

Tabla 4.12. Area foliar específica (AFE, cm² g⁻¹) para 5 especies creciendo en 4 tratamientos de luz: 10, 30, 40 y 65 % de la radiación total. Resultados de los ANOVA de un factor (luz) por especie (n = 5 a 10). Se indican los valores medios (± error estándar). Las letras indican diferencias significativas (p<0,05, Scheffe test) entre medias por tratamiento para cada especie.

| Especies | K _S | | | K _L | | AFE |
|------------------------------------|----------------|--------------------|--------------|--------------------|--------------|--------------------|
| | KL | ETR _{max} | AFE | ETR _{max} | AFE | ETR _{max} |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | 0,77 n=20 | - | - | - | - | - |
| <i>Cedrela fissilis</i> | 0,84 n=23 | 0,52 n=12 | 0,56 n=23 | 0,44 n=12 | 0,51 n=33 | - |
| <i>Cordia trichotoma</i> | 0,27 n=24 | 0,40 n=12 | - | 0,56 n=12 | - | - |
| <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | 0,29 n=27 | - | - | - | 0,17 n=27 | - |
| <i>Patagonula americana</i> | 0,46 n=28 | 0,54 n=12 | 0,54 n=28 | 0,39 n=12 | 0,44 n=28 | - |

Tabla 4.13. Relación entre la conductividad hidráulica específica (K_S; kg m⁻¹ MPa⁻¹ s⁻¹), la conductividad hidráulica foliar específica (K_L; kg m⁻¹ MPa⁻¹ s⁻¹ 10⁻⁴), la tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max}; μmol s⁻¹ m⁻²) y el área foliar específica (AFE; cm² g⁻¹). En todos los casos se ajustaron rectas con pendiente positiva, excepto para las regresiones entre K_S y K_L con AFE, donde se ajustó una función exponencial decreciente. En los casos en que las regresiones fueron significativas (p<0,05) se indica el r² y el n.

| | | <i>Balfourodendron riedelianum</i> | <i>Cedrela fissilis</i> | <i>Cordia trichotoma</i> | <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | <i>Patagonula americana</i> |
|-------------|-----|--|-----------------------------|------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|
| Altura | 10% | 0,50±0,07 a | 0,46±0,10 a | 0,50±0,08 a | 0,50±0,07 a | 0,62±0,09 a |
| | 30% | 0,56±0,15 a | 0,64±0,14 a | 0,53±0,12 a | 0,43±0,13 a | 0,93±0,16 a |
| | 40% | 0,52±0,10 a | 0,56±0,12 a | 0,50±0,08 a | 0,38±0,07 a | 0,60±0,09 a |
| | 65% | 0,35±0,04 a | 0,38±0,07 a | 0,52±0,20 a | 0,39±0,10 a | 1,04±0,19 a |
| Diámetro | 10% | 0,18±0,02 a | 0,43±0,03 a | 0,20±0,04 a | 0,12±0,02 a | 0,20±0,05 a |
| | 30% | 0,24±0,04 a | 0,68±0,05 ab | 0,36±0,06 ab | 0,20±0,05 ab | 0,58±0,04 b |
| | 40% | 0,20±0,04 a | 0,76±0,10 b | 0,46±0,05 b | 0,24±0,04 ab | 0,41±0,05 b |
| | 65% | 0,18±0,03 a | 0,62±0,06 ab | 0,38±0,07 ab | 0,27±0,04 b | 0,59±0,04 b |
| Area foliar | 10% | 10,53±6,20 a | 3,393±0,51 a | 4,14±0,91 a | 2,14±0,22 ac | 1,12±0,21 a |
| | 30% | 8,08±2,95 a | 3,563±0,46 a | 3,10±1,5 a | 7,88±1,16 b | 3,63±0,84 a |
| | 40% | 12,50±7,75 a | 6,864±1,86 a | 1,84±,79 a | 5,73±1,31 abc | 3,32±0,71 a |
| | 65% | 8,67±4,60 a | 5,540±2,31 a | 2,90±1,5 a | 3,80±1,15 ac | 6,45±1,10 b |

Tabla 4.14. Crecimiento relativo en altura, diámetro y área foliar alcanzado en 5 meses para 5 especies creciendo en 4 tratamientos de luz: 10, 30, 40 y 65 % de la radiación total (diciembre 2001 a abril 2002). Resultados de los ANOVA de un factor (luz) por especie (n = 9 a 17). Se indican los valores medios (\pm error estándar). Las letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Scheffe test) entre medias por tratamiento para cada especie.

| Especies | Incremento relativo en diámetro | | | | |
|------------------------------------|---------------------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|
| | K_S | K_L | AF/AX | ETR_{max} | AFE |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | - | - | - | - | - |
| <i>Cedrela fissilis</i> | - | - | -1,458 (0,92) | - | - |
| <i>Cordia trichotoma</i> | - | - | - | - | - |
| <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | - | - | -0,150 (0,99) | - | -0,001 (0,94) |
| <i>Patagonula americana</i> | 0,832 (0,99) | 0,563 (0,94) | - | 0,011 (0,89) | - |

Tabla 4.15. Relación entre el crecimiento medido como el incremento relativo en diámetro y atributos fisiológicos y morfológicos por especie en cuatro tratamientos de radiación (10, 30, 40 y 65%; n=4): conductividad hidráulica específica (K_S ; $kg\ m^{-1}\ MPa^{-1}\ s^{-1}$), conductividad hidráulica foliar específica (K_L ; $kg\ m^{-1}\ MPa^{-1}\ s^{-1}\ 10^{-4}$), tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max} ; $\mu mol\ s^{-1}\ m^{-2}$) y área foliar específica (AFE; $cm^2\ g^{-1}$). Se indica la pendiente γ , entre paréntesis, el r^2 de las rectas ajustadas en los casos en que las regresiones fueron significativas ($p < 0,05$).

| Especies | Indice de Plasticidad (IP) |
|----------|----------------------------|
|----------|----------------------------|

| | K_S | K_L | AF/AX | ETR_{max} | AFE | IP medio |
|------------------------------------|-------|-------|-------|-------------|------|----------|
| <i>Cedrela fissilis</i> | 0,65 | 0,52 | 0,11 | 0,33 | 0,48 | 0,42 |
| <i>Patagonula americana</i> | 0,38 | 0,57 | 0,20 | 0,43 | 0,37 | 0,39 |
| <i>Cordia trichotoma</i> | 0,48 | 0,24 | 0,33 | 0,26 | 0,27 | 0,32 |
| <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | 0,13 | 0,41 | 0,48 | 0,68 | 0,33 | 0,41 |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | 0,35 | 0,27 | 0,23 | 0,44 | 0,23 | 0,30 |
| Diferencia ($IP_{max}-IP_{min}$) | 0,52 | 0,33 | 0,37 | 0,42 | 0,25 | |

Tabla 4.16. Índice de plasticidad (IP) en respuesta a la luz de 5 especies para 5 características fisiológicas y morfológicas: conductividad hidráulica específica (K_S ; $kg\ m^{-1}\ MPa^{-1}\ s^{-1}$), conductividad hidráulica foliar específica (K_L ; $kg\ m^{-1}\ MPa^{-1}\ s^{-1}\ 10^{-4}$), tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max} ; $\mu mol\ s^{-1}\ m^{-2}$) y área foliar específica (AFE; $cm^2\ g^{-1}$). Las especies se ordenaron de mayor a menor tasa de crecimiento (incremento relativo en diámetro del tallo principal). Se indica además la diferencia máxima entre los IP de las especies para cada atributo.

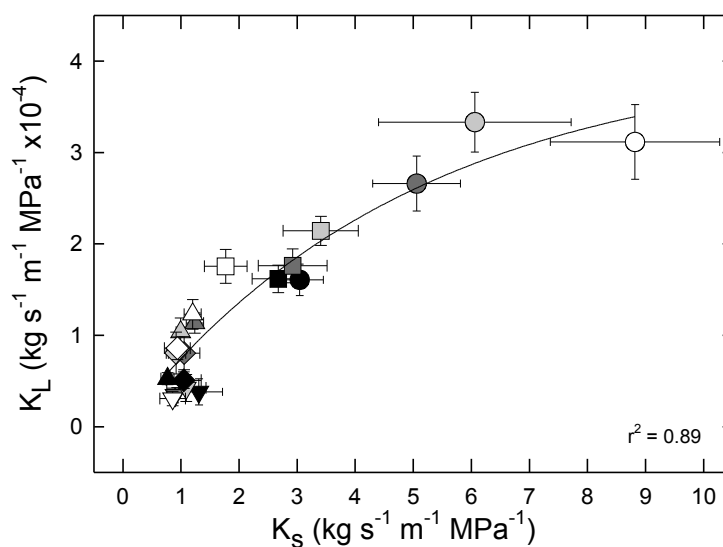


Figura 4.21. Conductividad hidráulica foliar específica (K_L) en función de la conductividad hidráulica específica (K_S) por área de xilema. Se ajustó una curva exponencial creciente de dos parámetros ($y=4,1*(1-exp(-0,2*x))$, $p<0,0001$). Los símbolos son medias \pm ES (K_S , $n=5$ a 8 ; K_L , $n=5$ a 10). Los tratamientos de luz de 10, 30, 40 y 65% están indicados por símbolos negros, gris oscuro, gris claro y blanco respectivamente. Las especies son *Balfourodendron riedelianum* (triángulo hacia abajo), *Cedrela fissilis* (círculo), *Cordia trichotoma* (cuadrado), *Lonchocarpus leucanthus* (rombo) y *Patagonula americana* (triángulo hacia arriba).

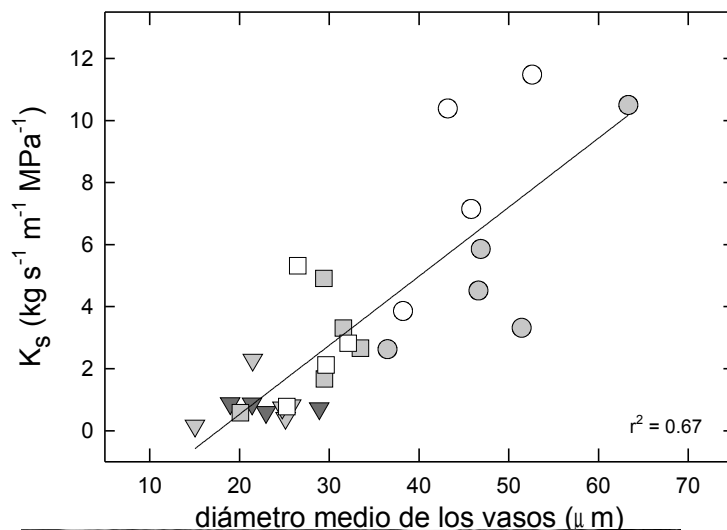


Figura 4.22. Conductividades hidráulicas de tres especies en dos tratamientos de radiación por individuo (n=44 a 294 individuos por especie y tratamiento). Los círculos blancos son valores medios por individuo para *Cedrela fissilis* (círculo), y *Cordia* (triángulo). Los grises claro y oscuro corresponden a los tratamientos de 65% y 85% de radiación, respectivamente.

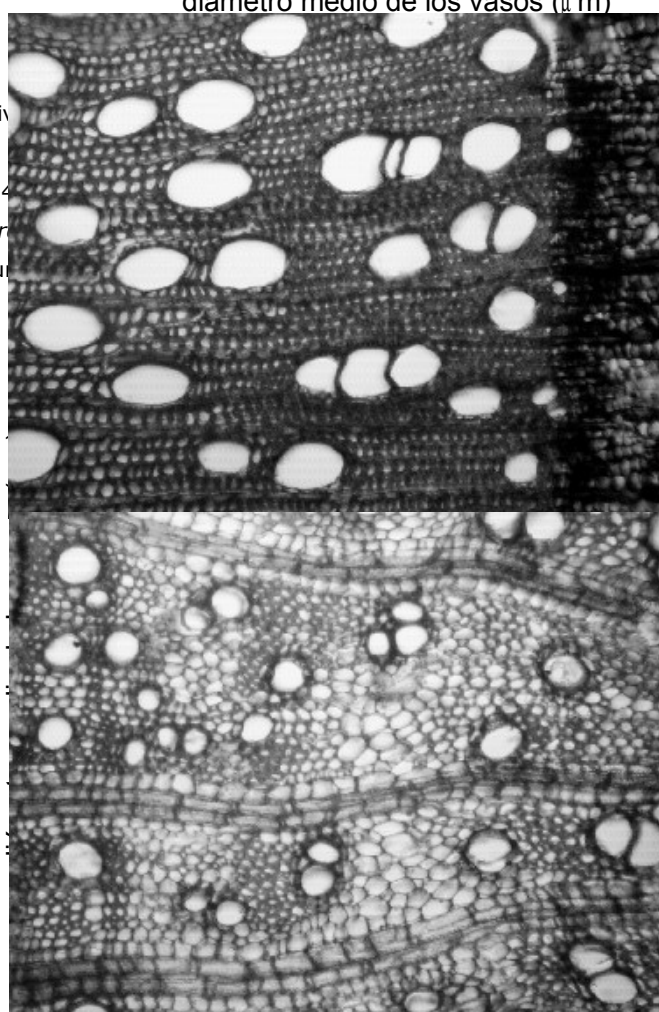
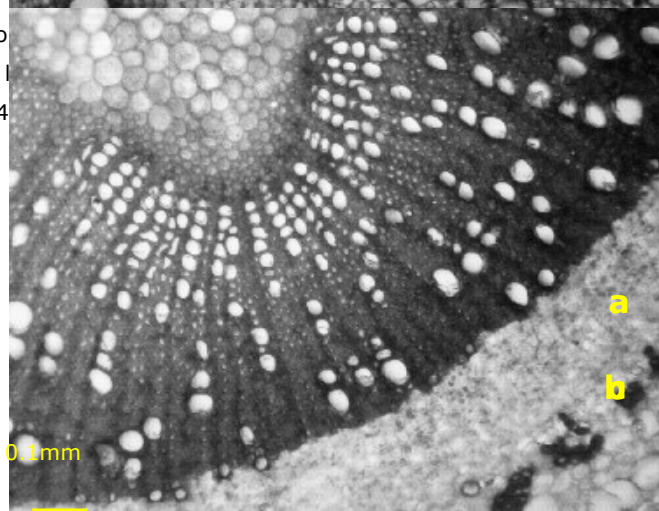


Figura 4.23. Diámetros de los vasos del xilema de tres especies en dos tratamientos de radiación por individuo (n=44 a 294 individuos por especie y tratamiento). Los círculos blancos indican valores medios por individuo para *Cedrela fissilis* (círculo), y *Cordia* (triángulo). Los grises claro y oscuro corresponden a los tratamientos de 65% y 85% de radiación, respectivamente.



Los círculos blancos indican valores medios por individuo para *Cedrela fissilis* (círculo), y *Cordia* (triángulo). Los grises claro y oscuro corresponden a los tratamientos de 65% y 85% de radiación, respectivamente.

Los círculos blancos indican valores medios por individuo para *Cedrela fissilis* (círculo), y *Cordia* (triángulo). Los grises claro y oscuro corresponden a los tratamientos de 65% y 85% de radiación, respectivamente.

Figura 4.24. Cortes transversales de segmentos de tallos. Se observan las diferencias en el diámetro de los vasos para 3 especies de árboles: *C. fissilis* (a), *C. trichotoma* (b), *B. riedelianum* (c). La escala es la misma en los tres casos.

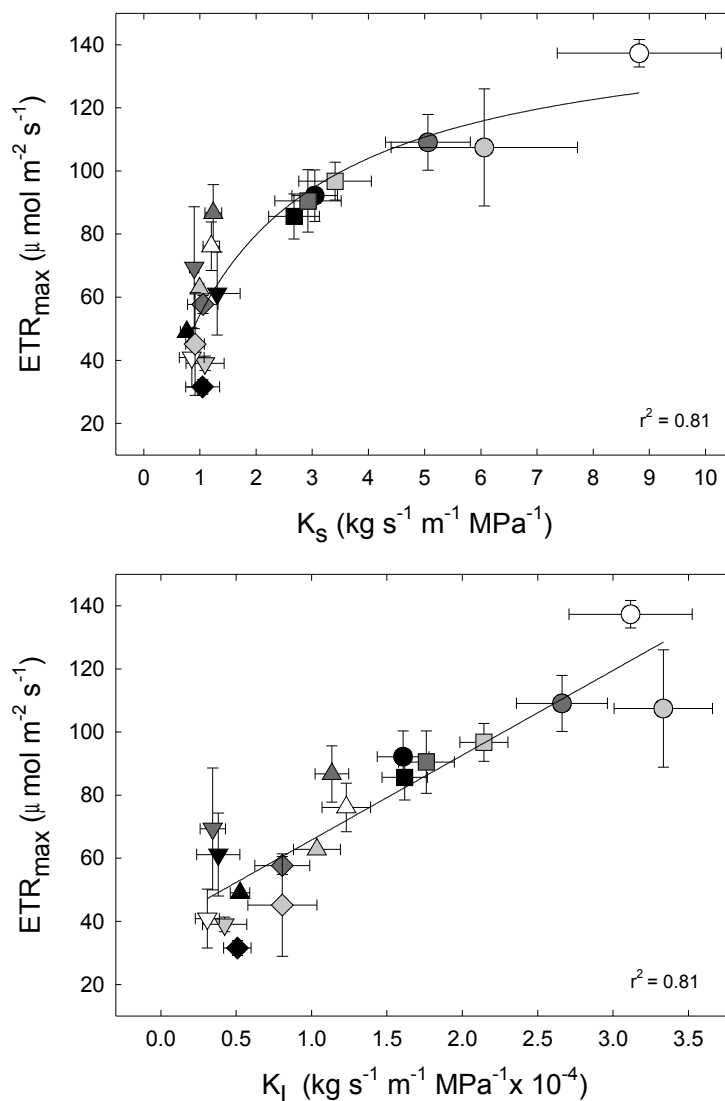


Figura 4.25. Tasa máxima de transporte de electrones del FSII (ETR_{max} ; $\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en función de la conductividad hidráulica específica, panel superior; y de la conductividad foliar específica K_L , $n=5$ a 10), panel inferior. Se ajustó una hipérbola ($y=149,4*x/(1,75+x)$, $p<0,0001$) y una recta ($y=26,9x+38,9$, $p<0,0001$) respectivamente. Los símbolos indican valores promedio \pm ES (K_s , $n= 5$ a 8 ; ETR_{max} , $n=3$). Símbolos como en la Figura 4.21.

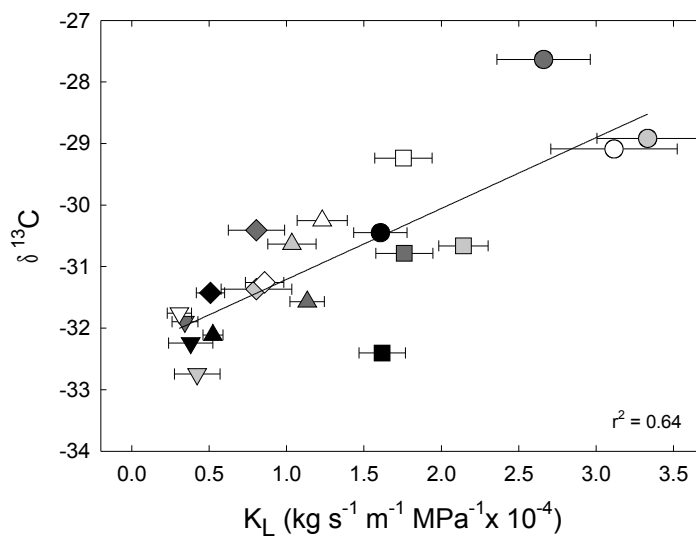


Figura 4.26. Relación entre la composición isotópica de carbono ($^{13}\text{C}\delta$) y la conductividad hidráulica foliar específica. Se ajustó una recta al conjunto de datos de 5 especies y 4 tratamientos de luz ($y=1,1x-32,36$, $P<0,001$). En el caso de K_L , los símbolos indican valores promedio \pm ES (K_L , $n=5$ a 10). En el caso de la composición isotópica, se obtuvo un único valor por tratamiento y especie mediante el análisis de una muestra compuesta de tejido foliar. Símbolos como en la Figura 4.21.

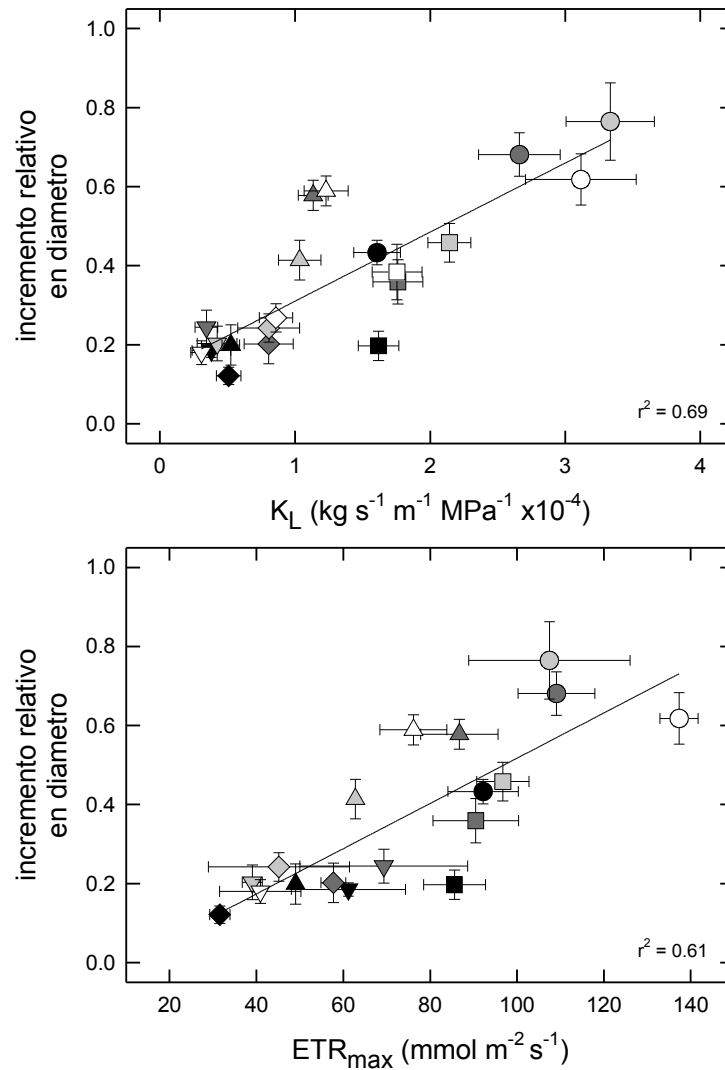


Figura 4.27. Relación entre el incremento relativo en diámetro y la conductividad hidráulica foliar específica (K_L , $n= 5$ a 10), panel superior ($y=0,17x+0,13$, $p<0,001$); y la tasa máxima de transporte de electrones del FSII, panel inferior ($y=0,005x+0,005$, $p<0,001$). Los símbolos representan los valores medios \pm ES (K_L , $n=5$ a 10 ; ETR_{max} , $n=3$). Símbolos como en la Figura 4.21.

4.5 Discusión

Las 5 especies estudiadas mostraron diferencias en cuanto a la capacidad de modificar su arquitectura hidráulica para aclimatarse a diferentes niveles de radiación. En el caso de

C. fissilis la eficiencia intrínseca en el transporte de agua (K_s) aumentó en más del 100% entre los tratamientos de 10 y 65% de radiación. Un aumento de esta magnitud tiene que haber implicado un aumento en el diámetro y/o densidad de los vasos en el xilema. El área de xilema estuvo correlacionado positivamente con el diámetro de los segmentos de tallos en todas las especies ($y=1,78*x-2,48$; $r^2=0,92$; $p<0,001$). En el caso de *C. fissilis* se observó que los pecíolos de plantas que habían crecido en el tratamiento de 65% de luz tenían un diámetro mayor y, por ende, un área de xilema proporcionalmente mayor. Se sabe que el diámetro máximo de los vasos es muy dependiente del área del xilema (Gartner 1995). Aparentemente un aumento en el diámetro de los pecíolos le permitió a esta especie aumentar la eficiencia intrínseca en el transporte de agua a altos niveles de radiación, y mantener tasas elevadas de transpiración sin modificar la relación AF/AX. Para esta especie se observaron también pequeños cambios en la anatomía del xilema para los tratamientos de 40 y 65%, sin embargo dichos cambios no explicaron el valor más alto de K_s en el tratamiento de mayor radiación. Pudo determinarse además que existen diferencias anatómicas entre las especies asociadas a su diferente capacidad de transportar agua, y que una misma relación funcional puede describir el comportamiento de las mismas. También se observó que hay un diámetro mínimo para el tamaño de los vasos, que abarcan todo el rango de valores de K_s de las 5 especies estudiadas.

En todos los casos, excepto en *B. riedelianum*, las plantas tendieron a aumentar su capacidad de transportar agua por unidad de área foliar (K_L) al aumentar los niveles de luz. La relación AF/AX, en cambio, tendió a disminuir al aumentar el nivel de radiación. *B. riedelianum* es la especie que presentó menor capacidad de transporte de agua, y una mayor área foliar en relación al área de xilema. En las especies estudiadas, la mayor capacidad de transporte de agua estuvo correlacionada con una mayor abundancia de ^{13}C en los tejidos foliares, es decir que las especies con mayor eficiencia en el transporte de agua fueron también más eficientes en el uso de la misma. Estos resultados no coinciden con los de otros estudios. Panek (1996) encontró una relación inversa en la especie

Pseudotsuga menziesii a lo largo de un gradiente de precipitación, mientras que en otro estudio (Santiago *et al.* 2004) no se encontró una relación entre la capacidad de transporte y el uso del agua para 20 especies de árboles tropicales en Panamá. La eficiencia en el uso del agua, por otro lado, tendió a ser mayor en los niveles más altos de radiación. Los valores más negativos de $^{13}\text{C}\delta$ para cada especie en el tratamiento de 10% podrían estar indicando que, a pesar de la baja disponibilidad de luz, las especies mantuvieron una alta conductancia estomática. Una disminución de la tasa de fotosíntesis, manteniendo constante la tasa de transpiración, explicaría la menor eficiencia en el uso del agua a largo plazo en los tratamientos de menor radiación. Estos resultados son consistentes con observaciones de $^{13}\text{C}\delta$ en plantas creciendo a bajas intensidades de luz en bosques tropicales (Goldstein *et al.* 1996).

Para todas las especies y tratamientos de luz se comprobó que existe una misma curva capaz de describir la relación funcional entre K_s y K_L , y entre estos atributos y otras características fisiológicas y morfológicas como el tamaño de los vasos, la eficiencia en el uso del agua, y también la capacidad fotosintética. Cada una de las especies se localizó en una posición más o menos definida a lo largo de las funciones que relacionan estas características. La coordinación entre la capacidad fotosintética y K_L ha sido evaluada para distintos grupos de especies (Brodribb & Feild 2000, Brodribb *et al.* 2002, Santiago *et al.* 2004), sin embargo este es el primer estudio en el que se comparan individuos de varias especies creciendo en diferentes intensidades de luz. Al analizar cada una de las especies por separado se observa, en cambio, que no todas mostraron una coordinación entre la capacidad fotosintética y la capacidad hidráulica en individuos creciendo a diferentes intensidades de radiación. En particular, *B. riedelianum* y *L. leucanthus* no tuvieron cambios en K_s o K_L a pesar de que ETR_{max} varió entre 39,6 y 68,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y entre 9,4 y 68,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente, dependiendo de las condiciones de crecimiento.

Por otra parte, todas las especies presentaron diferencias en el AFE entre los distintos tratamientos de luz. Las plantas en los tratamientos de mayor radiación produjeron hojas más gruesas (menor AFE), lo cual le permitiría a estas plantas disminuir las pérdidas de agua por transpiración a niveles altos de radiación (Givnish 1988). El AFE presentó la menor diferencia en el IP entre especies, lo cual indicaría que es una característica que todas las especies pueden modificar para aclimatarse a diferentes condiciones de luz. No se encontró una función única que describiera la relación entre el AFE y los otros atributos estudiados, aunque para *C. fissilis* y *P. americana* el AFE y la capacidad de transporte de agua (K_s o K_L) variaron de manera coordinada entre los tratamientos de luz. Según Wright *et al.* (2004) las relaciones funcionales entre el AFE y características fisiológicas como la tasa de fotosíntesis, encontradas para un gran número de especies correspondientes a diferentes formas de vida, no necesariamente se cumplen en grupos de pocas especies que tienen un rango de variación pequeño para estas características.

Tanto la capacidad de transporte de agua como la capacidad fotosintética fueron buenos predictores de la tasa de crecimiento para las especies estudiadas en diferentes tratamientos. Al igual que en otros bosques tropicales, las mayores tasas de crecimiento se alcanzaron a niveles intermedios de radiación (Poorter 1999), los cuales coinciden con la proporción de luz que se encuentra en estos bosques con mayor frecuencia (Capítulo 2, pág. 13), y con el hecho de que la mayoría de las especies de árboles en bosques tropicales toleran bajos niveles de radiación (Welden *et al.* 1991, Lieberman *et al.* 1995). Para una misma especie no se encontró un único atributo morfológico y/o fisiológico que pudiera predecir la tasa de crecimiento en todas las especies. En el caso de *L. leucanthus* una reducción en el área foliar en relación al área de xilema y la producción de hojas más gruesas le permitirían alcanzar tasas de crecimiento mayores a niveles de radiación altos. Para *C. fissilis*, en cambio, el aumento en la capacidad de transportar agua a las hojas parece ser un factor importante para mantener tasas de crecimiento altas a niveles de radiación saturantes, mientras que en *P. americana* tanto el aumento en la capacidad de

transporte de agua como en la tasa de fotosíntesis pudieron explicar un aumento en el crecimiento.

4.6 Conclusiones

Se observó una alta correlación entre la capacidad fotosintética y la capacidad de transporte de agua para cinco especies creciendo en cuatro tratamientos de luz, lo cual indica que existe una relación funcional única capaz de describir el comportamiento de estas especies en términos de dichas características fisiológicas bajo diferentes condiciones de radiación. Estos atributos fueron los mejores predictores de la tasa de crecimiento para todas las especies, que en todos los casos fue superior a niveles intermedios de radiación.

Algunas especies mostraron una capacidad de aclimatación relativamente alta para características de la arquitectura hidráulica, como la eficiencia intrínseca en el transporte de agua, que en la literatura han sido consideradas poco plásticas. Las especies que crecieron más en los tratamientos (*Cedrela fissilis*, *Patagonula americana* y *Cordia trichotoma*) mostraron una mayor plasticidad en su capacidad de transporte de agua, mientras que las especies de menor crecimiento (*Lonchocarpus leucanthus* y *Balfourodendron riedelianum*) modificaron su capacidad fotosintética en mayor proporción.

Las especies estudiadas no solo mostraron diferencias en cuanto a la plasticidad en caracteres morfológicos y fisiológicos, sino también en su capacidad de coordinar cambios en todos o en algunos de ellos en respuesta a los niveles de luz. Los resultados encontrados deben analizarse teniendo en cuenta la existencia de compromisos entre las características estudiadas y otros atributos no evaluados en este trabajo (i.e., resistencia a la herbivoría), y cómo estos se relacionan con características de historias de vida de las especies.

Históricamente se ha intentado clasificar a las especies de árboles de bosques tropicales dentro de dos grandes grupos: especies que requieren luz (o pioneras), y especies tolerantes a la sombra. Dichos grupos han sido asociados con características particulares de historia de vida relacionadas con la germinación, supervivencia, y crecimiento, y con diferencias marcadas en cuanto a atributos morfológicos y fisiológicos (tasa de fotosíntesis, tasa de respiración, y área foliar específica). Sin embargo, en los últimos años se ha sugerido que la mayoría de las especies en bosques tropicales y subtropicales toleran niveles bajos de radiación, y que los dos grupos de especies representan en realidad los puntos extremos de un gradiente continuo de comportamientos ecológicos y fisiológicos. Las diferencias en la capacidad de aclimatación para un conjunto amplio de características fisiológicas y morfológicas en diversas condiciones ambientales, ayudarían en parte a explicar la alta diversidad de especies arbóreas tolerantes a la sombra presentes en este tipo de ecosistemas.

Capítulo 5 Vulnerabilidad a la cavitación y densidad de madera en renovales de especies arbóreas creciendo bajo dos niveles diferentes de radiación

5.1 Introducción

De acuerdo a la teoría coheso-tenso-transpiratoria durante el proceso de transpiración el agua en los tejidos vasculares está sujeta a presiones negativas (tensión). Cuando dicha tensión excede un valor crítico, el agua pasa de un estado líquido metaestable a vapor de agua. Este cambio abrupto de fase dentro de los vasos del xilema provoca la ruptura en la columna de agua o cavitación. La formación de burbujas de aire o embolismos se origina en aberturas presentes en la "membrana" o laminilla de cierre (formada por la laminilla media y la pared primaria) de las puntuaciones que conectan los elementos de conducción, las cuales permiten a su vez que las burbujas de aire se extiendan y expandan entre los mismos (Hacke & Sperry 2001, Sperry *et al.* 2002).

La resistencia a la cavitación se ha asociado a una mayor densidad de la madera (Hacke *et al.* 2001). Se ha observado que tanto la capacidad de almacenar agua en el xilema como la eficiencia en el transporte de agua son características que se correlacionan negativamente con la densidad de la madera, por lo cual podría suponerse que las especies con mayor densidad de madera experimentan fluctuaciones mayores en el estado hídrico de las hojas (Bucci 2001, Gartner and Meinzer 2004). Varios estudios realizados en los últimos años no encontraron relación entre la eficiencia en el transporte de agua y la resistencia a la cavitación (Alder *et al.* 1996; Cochard *et al.* 1999, Sperry &

Saliendra 1994; Sperry *et al.* 1994, Tyree *et al.* 1994). Se ha sugerido que la vulnerabilidad a la cavitación producida por estrés hídrico, a diferencia de la generada por congelamiento, no está relacionada con el diámetro de los elementos conductores (Alder *et al.* 1996; Sperry & Ikeda 1997) sino con las propiedades estructurales de sus puntuaciones (Hacke & Sperry 2001, Tyree *et al.* 1994). Un incremento en la porosidad de las laminillas de cierre de las puntuaciones, así como un aumento en la cantidad de puntuaciones o en su tamaño, podría producir un aumento en la conductividad hidráulica. Sin embargo, la mayor porosidad de las laminillas de cierre podría acrecentar la susceptibilidad a la siembra y diseminación de burbujas de aire, y debilitaría mecánicamente las paredes de los elementos de conducción (Hacke & Sperry 2001). Se piensa que una mayor densidad de puntuaciones, o un aumento en su tamaño, debería estar acompañado a su vez por un engrosamiento de las paredes secundarias (Hacke *et al.* 2001).

A diferencia de la gran cantidad de estudios sobre vulnerabilidad a la cavitación en diferentes especies, existe poca información sobre la capacidad de aclimatación de la vulnerabilidad en una misma especie en respuesta a diferentes condiciones ambientales durante el crecimiento, lo cual implicaría cambios anatómicos y fisiológicos en las plantas. Estudios realizados en *Fagus sylvatica* demostraron que esta especie presenta plasticidad en cuanto a la susceptibilidad a la cavitación en diferentes condiciones de luz (Cochard *et al.* 1999). Dado que los vasos embolizados no conducen agua, la consecuencia fisiológica inmediata de la cavitación es la disminución de la conductividad hidráulica (Sperry *et al.* 1988) y el flujo en el sistema de transporte de agua, lo cual induciría a su vez el cierre parcial de los estomas a través de una disminución en el potencial hídrico de las hojas (Brodribb *et al.* 2003). El cierre estomático tendría efectos negativos sobre la tasa de fotosíntesis al reducir la difusión de CO₂ a los espacios intercelulares del mesófilo en las hojas, limitando la fijación de carbono en sitios con alta intensidad de radiación. Sin embargo, esto también podría resultar en un aumento en la eficiencia de uso del agua (la razón entre las tasas de asimilación y transpiración), por lo

que la cavitación podría ser también considerada parte de un sistema de señales internas para la regulación estomática y las pérdidas de agua por transpiración.

5.2 Objetivos e Hipótesis

En los bosques tropicales, las plantas que crecen bajo el dosel arbóreo pueden recibir altas intensidades de luz en forma de pulsos de duración variable (destellos de luz), o como radiación directa cuando se crea un claro por la caída de un árbol. Una respuesta plástica para atributos tales como la vulnerabilidad a la cavitación, permitiría a las plantas mantener tasas de fotosíntesis elevadas en condiciones de alta disponibilidad de luz. Los objetivos de este Capítulo fueron:

1. evaluar la respuesta de renovales de cinco especies de árboles creciendo a dos intensidades de luz en cuanto a la vulnerabilidad a la cavitación, y
2. estudiar la relación entre la vulnerabilidad a la formación de embolismos, la densidad de madera, la eficiencia en el transporte de agua, y los potenciales hídricos foliares mínimos diarios alcanzados por los renovales.

Bajo el supuesto de que las plantas pueden modificar aspectos de su anatomía, morfología y fisiología a mediano plazo en respuesta a diversas condiciones de luz, se esperaba que las plantas aclimatadas a niveles altos de radiación tuvieran mayor resistencia a la formación de embolismos por déficits hídricos inducidos por altas tasas de transpiración.

5.3 Materiales y Métodos

5.3.1 Especies y tratamientos

Se llevó a cabo un experimento con cinco especies en un vivero situado en el norte de la Provincia de Misiones (26°25' S 54°37' W). Las especies (Tabla 5.17) se seleccionaron tanto por su abundancia en el bosque como en base a su importancia económica. Las mismas tienen diversos requerimientos de regeneración y grado de tolerancia a la sombra, estableciéndose diferencialmente bajo el dosel y en claros pequeños de bosques primarios, en vías de extracción, o en áreas desmontadas y de bosques secundarios. Si bien existe información ecológica sobre estas especies, los estudios fisiológicos son escasos. En el Anexo 2 se resumen algunas características de las mismas. Los estudios se hicieron en plantas que habían crecido durante un año en tratamientos de 10 y 65% de radiación total. Información detallada sobre las condiciones de crecimiento de las especies puede encontrarse en el 4.

| Especie | Familia | Nombre común |
|------------------------------------|--------------|--------------|
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | Rutaceae | Guatambú |
| <i>Bastardiopsis densiflora</i> | Malvaceae | Loro blanco |
| <i>Cordia tricotoma</i> | Boraginaceae | Peteriví |
| <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | Fabaceae | Rabo itá |
| <i>Patagonula americana</i> | Boraginaceae | Guayubira |

Tabla 5.17. Especies seleccionadas para realizar estudios de vulnerabilidad a la cavitación en condiciones semicontroladas en el norte de Misiones.

5.3.2 Curvas de Vulnerabilidad

Las curvas de vulnerabilidad describen la relación entre el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica y el potencial hídrico del xilema que induce ese porcentaje de embolismo. Se realizaron curvas de vulnerabilidad en ramas de al menos 20 cm de longitud, en 3 individuos por especie y tratamiento mediante el método de inyección de aire (Cochard *et al.* 1992, Salleo *et al.* 1992) utilizando una cámara de presión (PMS, Corvallis, OR, USA). Las ramas se cortaron bajo agua, y se trasladaron a un laboratorio en donde se hicieron las mediciones después de eliminar los embolismos aplicando agua filtrada (0,1 μ m) con una presión de 0,1MPa durante 15 minutos. Se midió el volumen de agua liberada bajo presión hidrostática por unidad de tiempo a través de los segmentos de tallo utilizando pipetas graduadas cada 0,1 ml. El gradiente de presión para generar el flujo se obtuvo con una cabeza hidráulica (reservorio de agua filtrada y desgasificada) de 40 cm de alto. La temperatura del laboratorio se ajustó para realizar las mediciones a una temperatura constante de 25°C. Se midió la conductividad hidráulica (K_H ; kg m MPa⁻¹ s⁻¹) máxima (K_{Hmax}), y después de inyectar aire en el xilema (K_H') a presiones crecientes de 0,25 a 0,5 MPa dependiendo de la especie, hasta llegar a un valor constante de K_H . El porcentaje de pérdida de la conductividad se calculó mediante la ecuación

$$\%PC = 100 (1 - K_H' / K_{Hmax}).$$

A los datos obtenidos a partir de tres individuos por especie y tratamiento se les ajustó una curva sigmoidea

$$\%PC = 100 / (1 + \exp[a(\Psi - \Psi_{50\%})]),$$

en donde el coeficiente " $\Psi_{50\%}$ " describe la posición de la curva en el eje de las abcisas y representa el potencial hídrico del xilema en el cual se pierde el 50% de la conductividad, y el coeficiente " a " caracteriza la forma de la curva indicando la pendiente de pérdida de conductividad (Pammenter & Vander Willigen 1998). Para comparar los coeficientes $\Psi_{50\%}$

entre tratamientos se utilizó un Test de t. Se calculó t dividiendo la diferencia de los valores de $\Psi_{50\%}$ entre tratamientos por la raíz cuadrada de la suma del cuadrado de los errores estándar de la regresiones. Una vez finalizadas las mediciones para el cálculo de las curvas de vulnerabilidad, se midió el área de xilema lo cual permitió calcular la conductividad hidráulica específica (K_s ; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$).

5.3.2 Densidad de madera

La densidad del xilema de las plantas se midió a partir de los tallos utilizados en las mediciones de vulnerabilidad. Se cortó un segmento de 2 cm al que se le eliminó la corteza y el parénquima de reserva. Los segmentos se colocaron en una pequeña probeta graduada para determinar el volumen de agua (destilada) desplazado por los mismos. Luego se secaron en estufa a 65°C hasta peso constante y se obtuvo su peso seco. La densidad de madera (g cm^{-3}) se determinó dividiendo el peso seco por el volumen de la muestra.

5.3.4 Potencial hídrico

Antes de cortar las ramas para determinar la vulnerabilidad a la cavitación se midió el potencial hídrico foliar (Ψ_f) con una cámara de presión (PMS, Corvallis, OR, USA) en una hoja de cada uno de cuatro individuos por especie y tratamiento. Las hojas se colectaron y colocaron inmediatamente en bolsas de polietileno que se sellaron, y se mantuvieron refrigeradas para evitar pérdidas de agua hasta el momento de realizar las mediciones. Las colectas de hojas se realizaron al mediodía para obtener los potenciales hídricos mínimos en dos días despejados durante abril de 2003.

5.4 Resultados

Las especies mostraron diferencias en cuanto a la vulnerabilidad a la cavitación (Figura 5.28). Las especies más vulnerables fueron *L. leucanthus* y *B. densiflora* con valores de $\Psi_{50\%PC}$ de -1,13 y -0,94 MPa, y -1,07 y -1,06 MPa en los tratamientos de 10 y 65% de radiación respectivamente. Mientras que en los casos de *B. riedelianum* y *P. americana* las presiones necesarias para alcanzar un 50% de pérdida de conductividad fueron de -2,35 y -2,26, y de -2,28 y -2,43 MPa para los mismos tratamientos. Sólo en el caso de *C. trichotoma* se observó una diferencia significativa en cuanto a la vulnerabilidad a la cavitación, siendo menor en el tratamiento de 65% de radiación ($t=4,97$, 53 g.l., $p<0,001$).

No se observó correlación entre la vulnerabilidad a la cavitación y la densidad de madera para las cinco especies en los dos tratamientos de radiación (Figura 5.29). La especie con mayor vulnerabilidad a la cavitación (*L. leucanthus*) fue a la vez la que tuvo mayor densidad de madera. Los valores medios de densidad para esta especie fueron de 0,77 y 0,68 g cm⁻³ en los tratamientos de 10% y 65% de luz respectivamente. Esta especie y *P. americana* mostraron la diferencia más alta de densidad de la madera entre tratamientos, aunque en este último caso el mayor valor se observó en el tratamiento de 65% de radiación y no en el de 10% como en el caso anterior (los valores fueron de 0,62 y 0,56 g cm⁻³ respectivamente). A pesar de las diferencias significativas en la vulnerabilidad a la cavitación, *C. trichotoma* no presentó valores diferentes de densidad de madera en los dos tratamientos de radiación.

Se observó una muy buena correlación entre la densidad de la madera y la conductividad hidráulica específica (K_s) (Figura 5.30). Las especies con menor densidad de madera presentaron además una menor conductividad hidráulica por área de xilema. Se observó también una relación lineal, aunque más débil, entre la densidad de la madera y potencial hídrico foliar mínimo durante el día (Figura 5.31). Las especies con mayor

densidad de madera tuvieron los potenciales hídricos foliares más negativos. El potencial hídrico de las hojas de individuos que se encontraban en el tratamiento de 65% de radiación tendió a ser más negativo o fue similar al del tratamiento de 10% en todas las especies.

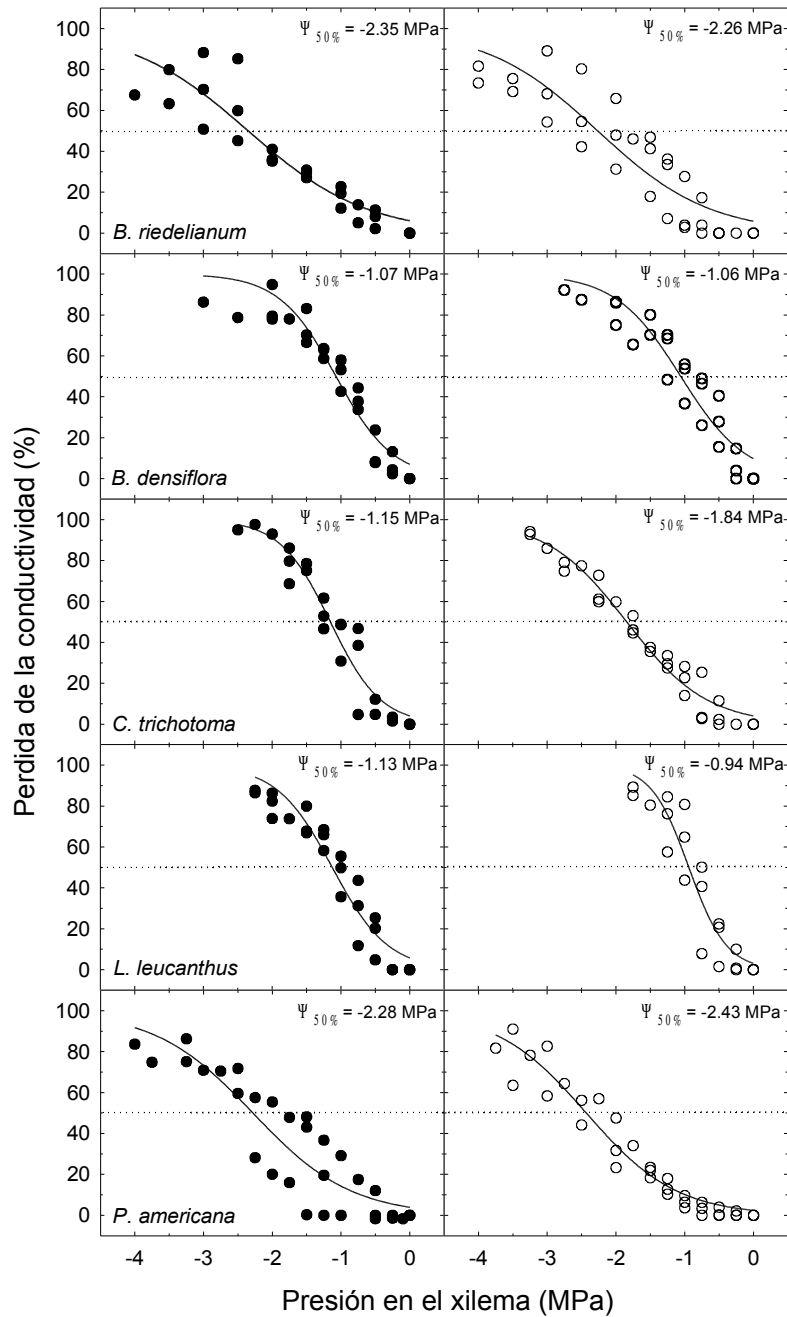


Figura 5.28. Curvas de vulnerabilidad a la cavitación en renovales de cinco especies de árboles que crecieron durante un año en dos condiciones de luz: 10 y 65% de la radiación total (símbolos oscuros y claros respectivamente). Curvas realizadas por el método de inyección de aire en 3 individuos por especie y tratamiento. Se indica en cada caso la presión necesaria en el xilema para alcanzar un 50% de pérdida en la conductividad ($\Psi_{50\%}$).

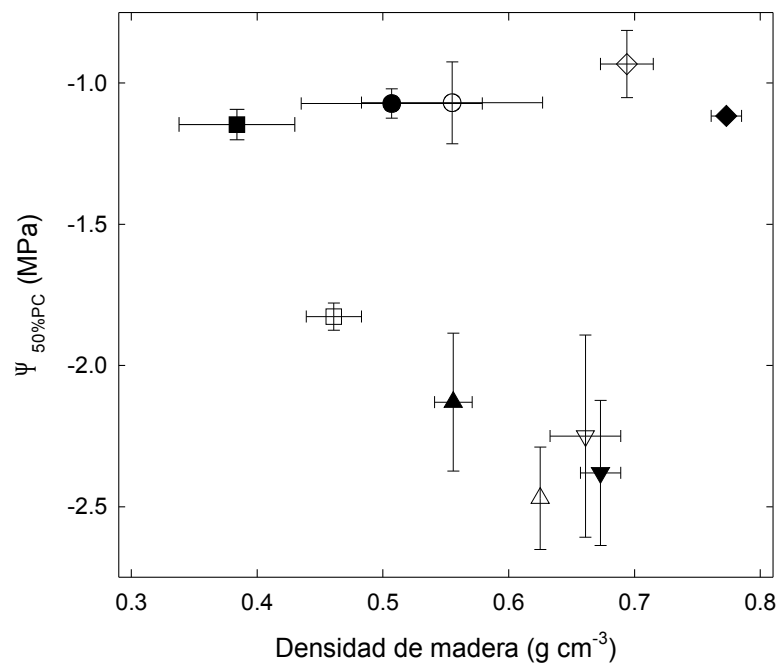


Figura 5.29. Potencial hídrico (MPa) al que se pierde el 50% de la conductividad hidráulica en función de la densidad de madera. Los símbolos claros y oscuros indican tratamientos de luz de 65 y 10% respectivamente. Las especies son *Balfourodendron riedelianum* (triángulo hacia abajo), *Bastardiopsis densiflora* (círculo), *Cordia trichotoma* (cuadrado), *Lonchocarpus leucanthus* (rombo) y *Patagonula americana* (triángulo hacia arriba). Los símbolos indican valores medios \pm ES.

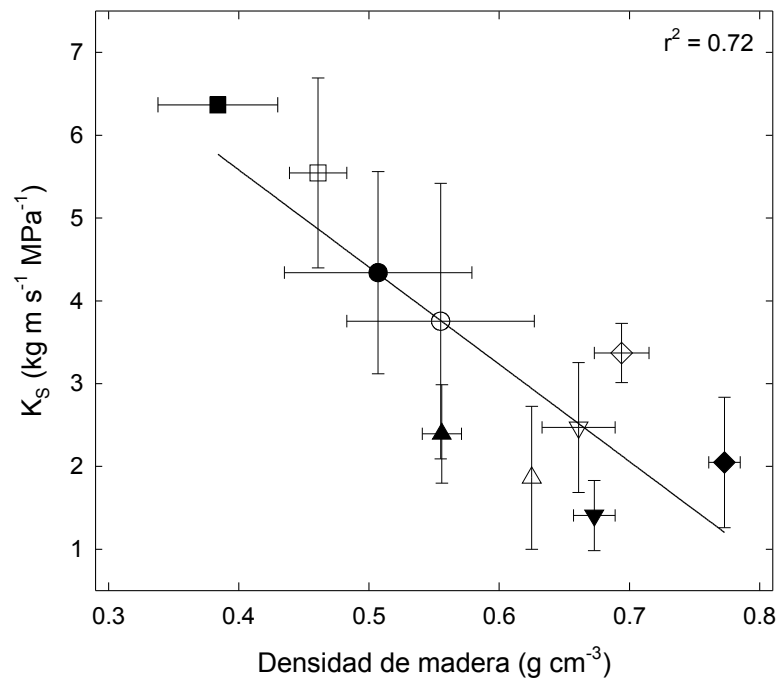


Figura 5.30. Relación entre la eficiencia intrínseca en el transporte de agua (conductividad hidráulica específica, K_s) y la densidad de madera. Se ajustó una función lineal ($y = -11,7 * x + 10,3$, $p < 0,005$). Símbolos como en la Figura 5.29, indican valores medios \pm ES.

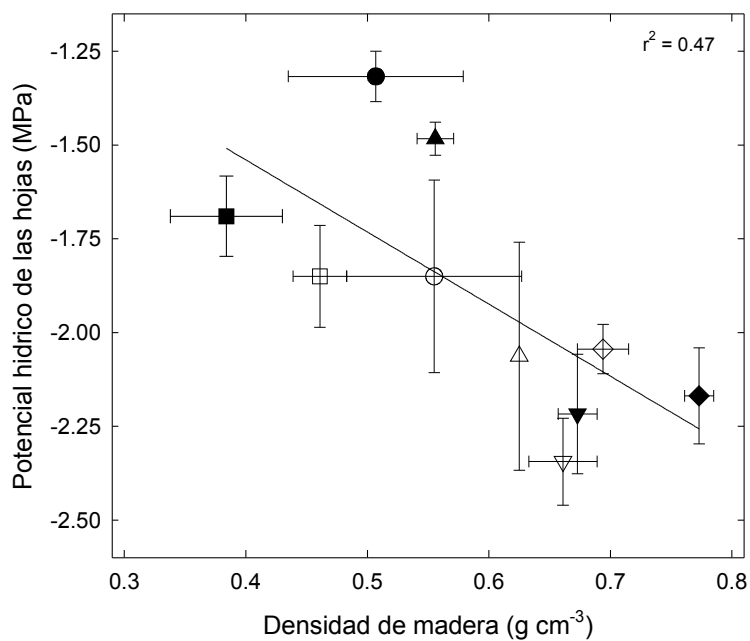


Figura 5.31. Relación entre el potencial hídrico de las hojas medido al mediodía y la densidad de madera. Se ajustó una función lineal ($y=-1,9*x-0,77$, $p<0,05$). Símbolos como en la Figura 5.29, indican valores medios \pm ES.

5.5 Discusión

De las cinco especies estudiadas *C. trichotoma* presentó diferencias en cuanto a la vulnerabilidad del xilema a la cavitación por déficits hídricos. Si bien el número de

muestras fue bajo, el ajuste de las curvas fue muy bueno lo cual permitió calcular los valores de $\psi_{50\%PC}$ con un error bajo para casi todas las especies y tratamientos. Los resultados obtenidos en este estudio parecen indicar que la capacidad de modificar esta característica del sistema de transporte de agua en respuesta a una variación en los niveles de radiación es baja para la mayoría de las especies. La vulnerabilidad a la cavitación, sin embargo, puede variar en plantas que crecen en condiciones diferentes de disponibilidad de agua (Alder *et al.* 1996). La información existente sobre la capacidad de aclimatación de la vulnerabilidad del xilema a la formación de embolismos como respuesta a una diferente disponibilidad de luz es muy escasa (ver por ejemplo, Cochard *et al.* 1999). Las plantas que experimentan cambios en los niveles de radiación (cuando se forma un claro en el bosque) deberían tener mecanismos en el corto plazo para evitar la formación de embolismos en los vasos del xilema (por ejemplo, a través de la apertura y cierre de estomas). A largo plazo, las plantas podrían adaptar otros aspectos de su arquitectura hidráulica, como la razón entre el área foliar y el área de xilema activo, para disminuir la demanda de agua.

Al igual que en otros estudios (Tyree *et al.* 1994), no se observó una relación entre la vulnerabilidad a la cavitación y la densidad de la madera (ni con la eficiencia intrínseca en el transporte de agua). Esto podría explicarse por el mecanismo de formación de embolismos, que aparentemente está directamente relacionado con el tamaño de las puntuaciones de membrana, y no con el tamaño de los vasos. El estudio de las diferencias anatómicas entre las especies relacionadas con mediciones de vulnerabilidad, y de los mecanismos que inducen la formación de las puntuaciones durante la maduración de los elementos conductores del xilema podría ayudar a explicar las diferencias observadas y comprender la respuesta de las especies a condiciones ambientales variables.

En cambio, se observó una relación funcional inversa entre la densidad de la madera y la eficiencia intrínseca en el transporte de agua, y el potencial hídrico foliar mínimo durante

el día. La eficiencia intrínseca en el transporte de agua (K_s) depende directamente del tamaño de los vasos del xilema (ver Capítulo 4), lo cual explicaría la relación inversa de K_s con la densidad de la madera. Una mayor capacidad de transporte de agua (o densidad de madera baja) permitiría a las especies mantener potenciales hídricos foliares más elevados durante el día, tasas de transpiración mayores y, consecuentemente, tasas de asimilación de carbono y crecimiento más elevadas que las de las especies con mayor densidad de madera.

5.6 Conclusiones

Los resultados obtenidos para renovales de cinco especies de árboles parecen indicar que la aclimatación de las especies en respuesta a la luz es limitada en cuanto a características de la arquitectura hidráulica relacionadas con la vulnerabilidad a la cavitación. La única especie que presentó diferencias en la vulnerabilidad en respuesta a la luz fue *C. trichotoma*. Sin embargo, este tipo de estudios son escasos en la literatura, y deberían repetirse en un número mayor de especies.

Se observó que existe una relación funcional entre la densidad de madera y la eficiencia intrínseca en el transporte de agua, y los potenciales hídricos mínimos que alcanzan las hojas durante el día. La densidad de madera es una característica clave, ya que podría utilizarse como estimador de la capacidad de transporte de agua, y de la tasa de crecimiento potencial de las especies.

Capítulo 6 Síntesis y Conclusiones

Las bambúseas leñosas y las lianas son indicadoras de disturbio, tanto natural como de carácter antrópico en la Selva Misionera. La apertura de claros por mortalidad de árboles del dosel o por extracción forestal selectiva, generan condiciones adecuadas para el crecimiento y proliferación de estas especies invasoras nativas, las cuales ocupan rápidamente los claros abiertos en el bosque. Estas especies invasoras producen cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema, inhibiendo la regeneración natural de árboles del dosel. Los procesos de inhibición por especies invasoras nativas son muy comunes en los bosques de Misiones, mientras que están casi ausentes en bosques tropicales más ecuatoriales, en particular en el caso de las bambúseas.

Los objetivos de este estudio fueron: 1) evaluar cómo cambia la estructura y las condiciones microclimáticas del bosque, en particular la radiación solar, cuando los bosques son invadidos por lianas y bambúseas, y cómo afectan estos cambios a la diversidad, abundancia, y crecimiento de renovales de especies arbóreas; 2) estudiar la respuesta a diferentes niveles de radiación de características morfológicas y fisiológicas de especies de árboles con diferentes historias de vida (por ejemplo, especies de crecimiento rápido y crecimiento lento); y 3) establecer si existen compromisos y relaciones funcionales convergentes en características ecofisiológicas que describan el comportamiento de las especies arbóreas. El estudio combinó experimentos de manipulación en el campo, observaciones en condiciones naturales en el bosque, y también bajo condiciones controladas de luz. El experimento de manipulación que se utilizó para evaluar el objetivo 1) consistió en la remoción de las especies invasoras (lianas y bambúseas) dentro de algunas parcelas permanentes instaladas en un bosque

del norte de Misiones (el control consistió del mismo número y tamaño de parcelas sin tratamiento).

6.1 Cambios en el microclima y estructura del bosque

El corte de lianas y la remoción de bambúseas y especies herbáceas invasoras produjo un aumento en los niveles de radiación incidente en el sotobosque, y un aumento en las temperaturas máximas diarias del aire y del suelo. La remoción de estos grupos de especies, en particular de las lianas, generó un aumento en la disponibilidad de agua en el suelo al disminuir la superficie foliar y por lo tanto la evapotranspiración en los sitios donde el dosel arbóreo era continuo.

Al remover las especies invasoras de lianas y bambúseas no se observaron cambios significativos en la abundancia media por m² de renovales entre las parcelas tratadas y las parcelas control. Esto se podría explicar por la gran heterogeneidad espacial en la densidad de renovales dentro del bosque, asociada mayormente al grado de cobertura arbórea (dosel continuo y claros) y a la abundancia de *Chusquea ramosissima*. Sin embargo, considerando los renovales totales, se observó una mayor abundancia en todas las clases de tamaño en las parcelas con remoción de lianas y bambúseas, lo cual podría deberse a que el establecimiento de plántulas fue mayor en las parcelas tratadas, y/o que hubo una mayor mortalidad en las parcelas control, y/o que los renovales crecieron más en las parcelas con tratamiento. Se observó que las bambúseas y lianas retardan el crecimiento de los renovales, ya que el aumento en la disponibilidad de luz generado por su eliminación produjo un aumento en el crecimiento de renovales pertenecientes a especies con diferentes historias de vida. Este aumento de la tasa de crecimiento significa que la velocidad de recuperación de la cobertura arbórea en las parcelas tratadas sería mayor.

La remoción de bambúseas en los claros no produjo un aumento en la abundancia de especies pioneras en las parcelas tratadas. Como consecuencia de los tratamientos no se produjeron cambios en la composición específica de los renovales ni de las plántulas. Podría suponerse que la remoción de estos grupos funcionales de plantas no tendría un efecto a largo plazo ni en la riqueza ni en la identidad de las especies presentes en el bosque. Sin embargo, sería necesario continuar los estudios por un período de tiempo mayor, ya que algunos efectos, particularmente los relacionados con las interacciones planta-animal (herbivoría, dispersión de semillas, granivoría, polinización) podrían manifestarse mucho tiempo después de producidos los cambios en el bosque. Incluso, un período de 3 años podría no ser suficiente para evaluar el establecimiento de las plántulas si las tasas de crecimiento en el sotobosque son muy bajas, o si la mortalidad es muy alta.

Las bambúseas son en general plantas monocárpicas que se reproducen sexualmente a intervalos largos de tiempo, y mueren después de la floración y producción de semillas. Se pensaba que la floración de las bambúseas y su muerte consiguiente generaría espacios para el establecimiento de especies del dosel. Este fenómeno, sin embargo, requiere una evaluación detallada, y el paradigma de que la floración podría dar lugar a la recuperación del bosque permitiendo la regeneración de árboles debería ser cuidadosamente estudiado.

6.2 Características morfológicas y fisiológicas de las especies, y respuesta a diferentes niveles de radiación

Históricamente se ha clasificado a las especies de árboles de bosques tropicales dentro de dos grandes grupos extremos: especies que requieren luz (o pioneras), y especies tolerantes a la sombra. Dichos grupos han sido asociados con características particulares de historia de vida relacionadas con la germinación, supervivencia, y crecimiento, y con diferencias marcadas en cuanto a atributos morfológicos y fisiológicos (tasa de

fotosíntesis, tasa de respiración, y área foliar específica). Sin embargo, a pesar de que hay ciertas diferencias entre las especies, la mayor parte de ellas pueden tolerar niveles relativamente bajos de radiación. Una de las observaciones realizadas en este estudio, que avala esta afirmación, fue que la mayor riqueza y densidad de renovales se encontró a intensidades de luz bajas o intermedias. Los dos grandes grupos de especies representarían en realidad los puntos extremos de un gradiente continuo de comportamientos ecológicos y fisiológicos, lo cual también pudo observarse en este estudio.

Se evaluó la respuesta a distintos niveles de radiación en especies de este gradiente que poseen diferentes características de historias de vida en términos de un número grande de atributos morfológicos y fisiológicos. Los estudios se hicieron a diferentes niveles de resolución o escalas desde anatomía del xilema hasta el crecimiento de los individuos. Se estudió el área foliar específica (AFE), longevidad de las hojas, resistencia a la herbivoría (estimada a través del % de daño en las hojas), tasa de fotosíntesis (medida a través de la tasa máxima de transporte de electrones; ETR_{max}), capacidad de transporte de agua (conductividad hidráulica específica, K_S ; y conductividad hidráulica foliar específica, K_L), razón entre el área foliar y el área de xilema activo, eficiencia en el uso del agua (estimada a través de la abundancia de ^{13}C en las hojas), vulnerabilidad a la cavitación por déficits hídricos, densidad de la madera, y potencial hídrico foliar mínimo. Para todas las especies se encontraron diferencias en la capacidad de aclimatación para un conjunto o subconjunto de estas características, aunque en términos generales la plasticidad de los atributos medidos en respuesta a la luz fue mayor para las especies menos tolerantes a la sombra (i.e., *Cedrela fissilis*, *Bastardiopsis densiflora*, *Patagonula americana*).

6.3 Relaciones funcionales y compromisos entre características morfológicas y fisiológicas

Se observó la existencia de relaciones funcionales convergentes y compromisos entre varias características morfológicas y fisiológicas para distintas especies creciendo en diferentes condiciones de radiación. Convergencia funcional implica que el mismo algoritmo matemático puede describir adecuadamente a todas las especies independientemente de las condiciones ambientales en que crecen. Hay diferencias especie específicas pero estas se determinan por la posición que tienen las especies en la relación funcional que se utiliza. Algunos de estos compromisos o convergencias funcionales se resumen a continuación:

- A) Area foliar específica (AFE) y longevidad de las hojas: las hojas cuyo costo de producción es bajo (AFE alta) tienen un menor tiempo de vida medio (Capítulo 3).
- B) Area foliar específica y porcentaje de daño en las hojas (como medida de la resistencia a la herbivoría): las plantas cuyas hojas tienen un costo alto de producción (AFE baja) reciben menos daño por herbivoría (Capítulo 3).
- C) Eficiencia intrínseca en el transporte de agua y capacidad de transportar de agua a las hojas: las plantas cuyo sistema de transporte de agua es muy eficiente (por la presencia de vasos grandes en el xilema) tienen a su vez una capacidad alta en el suministro de agua a las hojas (Capítulo 4).
- D) Capacidad de transporte de agua y capacidad fotosintética: las plantas más eficientes en el transporte de agua tienen a su vez una mayor capacidad fotosintética que las especies menos eficientes (Capítulo 4).

- E) Densidad de madera y eficiencia en el transporte de agua: las especies con densidad de madera alta tienen una eficiencia intrínseca baja en el transporte de agua (Capítulo 5).
- F) Densidad de madera y potencial hídrico foliar mínimo: en las especies con mayor densidad de madera los potenciales hídricos mínimos de las hojas son más negativos (Capítulo 5).

De acuerdo a las relaciones encontradas, sería posible describir el comportamiento ecofisiológico de las especies en los extremos del gradiente de tolerancia a bajos niveles de radiación. Las especies extremas (pioneras y tolerantes a la sombra) se encontrarían en los extremos opuestos de las funciones que describen las relaciones entre las características descritas. De esta manera, las especies pioneras tendrían, por un lado, hojas de bajo costo (AFE alto), con tiempo de vida medio bajo, que recibirían un daño por herbivoría alto, y, por otro, una eficiencia alta en el transporte de agua, una capacidad fotosintética alta, una densidad de madera baja y potenciales hídricos mínimos elevados. Lo contrario se observaría para las especies más tolerantes a la sombra.

6.4 Relevancia de los estudios para el manejo del bosque nativo

En Misiones existe aún un porcentaje relativamente alto de bosque nativo primario, aunque en diferente estado de conservación. Prácticamente todos los bosques en la provincia, incluso dentro de las áreas naturales protegidas, fueron sometidos a extracción selectiva. La respuesta de las especies de plantas a los cambios en los medios abiótico y biótico producidos por la extracción selectiva dependerá de sus características ecofisiológicas, y de su capacidad de aclimatación a dichos cambios. Las diferencias en las respuestas de las especies afectan la estructura y diversidad del bosque a largo plazo. Los bosques que han sido sometidos a extracción selectiva tienen en general un deterioro alto en cuanto a su estructura y funcionamiento, ya que han sido invadidos por

bambúseas y lianas. Estas especies aprovechan rápidamente el aumento en la disponibilidad de recursos, particularmente el aumento en los niveles de radiación solar. Si bien en algunos casos los disturbios de origen natural (mayormente caídas de árboles por vientos fuertes y tornados) pueden ser altos, la abundancia de bambúseas y lianas en los bosques de Misiones parece depender en gran medida de la intensidad de extracción a la que fueron sometidos.

La disminución de la abundancia de las especies forestales de mayor valor comercial debido a la extracción, y a su regeneración limitada en sitios invadidos por bambúseas y lianas después de la tala selectiva, disminuye el valor de los bosques restándole importancia como alternativa económica para las poblaciones locales. Aun si las condiciones socio-políticas fueran las adecuadas para el mantenimiento de los remanentes boscosos fuera de las áreas naturales protegidas, sin un conocimiento de los factores y mecanismos que impiden la regeneración de las especies forestales más importantes no es posible generar técnicas de manejo que provean alternativas de desarrollo válidas a la tendencia actual del uso de la tierra, la cual consiste en un reemplazo total de la cobertura boscosa.

La remoción de bambúseas y el corte de lianas en algunos árboles de alto valor comercial, sumado a otras técnicas (i.e., extracción de mínimo impacto, enriquecimiento con especies arbóreas que se aclimaten rápidamente a un incremento en la disponibilidad de luz y con especies de importancia comercial, escarificación o remoción superficial del suelo) podría convertirse en una alternativa de manejo efectiva tanto para restaurar bosques degradados dentro de áreas naturales protegidas, como para realizar un aprovechamiento forestal que garantice la estructura, funcionamiento y productividad maderera de los bosques de Misiones a largo plazo.

Anexo 1 Características del bosque

El área de estudio se localiza al norte de la Pcia. de Misiones, en el extremo noreste de Argentina (25°58'S 54°13'W) a aproximadamente 250 msnm. El bosque en el área de estudio se encuentra invadido por lianas y bambúseas, principalmente *Chusquea ramosissima*, aunque también es muy abundante *Merostachys clausenii*. El mismo estuvo sujeto a extracción selectiva intensa, habiéndose explotado por última vez a fines de la década del '60. Los suelos en el área de estudio pertenecen al "Complejo 6a": son suelos pedregosos, poco evolucionados, jóvenes, derivados del basalto alterado y fracturado, con pendientes menores al 20% (Ligier *et al.* 1990), y corresponden a alfisoles, molisoles poco evolucionados e inceptisoles (Soil Survey Staff 1992). Estos suelos tienen un contenido relativamente alto de nitrógeno inorgánico (11,2 y 9,7 µg/g de suelo de NH₄⁺ y NO₃⁻ respectivamente) y bajas concentraciones de fósforo disponible (menos de 2 µg/gramo de suelo seco en los primeros 5 cm del perfil) (Goldstein *et al.* 2001).

Se delimitaron 12 parcelas de 140x140 m, con un área central 100x100m y un área de amortiguamiento de 20 m de ancho a su alrededor. En el área central se realizó un inventario de los árboles mayores a 10 cm de DAP: se enumeraron, identificaron y marcaron 3704 árboles en total. En septiembre de 2000 se realizó una extracción selectiva de árboles. En la Tabla 1 se resumen las principales características estructurales del bosque y el número de individuos y área basal de las especies más abundantes antes de realizarse la extracción.

En noviembre de 2000 y en octubre de 2001 se llevaron a cabo los siguientes tratamientos de remoción de especies nativas invasoras:

1. eliminación de bambúseas, principalmente *Chusquea ramosissima*, y otras especies invasoras herbáceas y arbustivas,
2. corte de enredaderas leñosas (lianas),
3. eliminación de bambúseas y corte de lianas, y
4. control (sin eliminación de bambúseas ni corte de lianas).

La remoción de las especies incluyó también 10 m el área de amortiguamiento alrededor de cada parcela. La biomasa se dejó descomponer *in situ*. En la Tabla 2 se da la lista de especies y su abundancia absoluta en las parcelas control y con remoción de lianas y bambúseas antes de la extracción. Tanto el área basal como el número de individuos por hectárea se redujeron luego de la extracción selectiva: el área basal promedio cuando se aplicaron por primera vez los tratamientos de corte de lianas y bambúseas era de 17,67 m² con una media de 271 individuos/ha en las parcelas control, y de 18,62 m² y 302 individuos/ha en las parcelas tratadas. Al final del Anexo se muestran fotos de dos parcelas.

Tabla 1. Resumen de la composición y abundancia de especies arbóreas en las parcelas experimentales. Para las 21 especies más abundantes se indica el número de individuos y área basal total y promedio por hectárea \pm el error estándar.

| Especie Nombre común | Nombre científico | Número de individuos | | | Área basal | | |
|-------------------------|------------------------------------|----------------------|---------------|-------------|---------------|--------------|-------------|
| | | Total | Media | ES | Total | Media | ES |
| Aguay | <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | 354 | 29,50 | 2,76 | 13,15 | 1,10 | 0,13 |
| Loro blanco | <i>Bastardiopsis densiflora</i> | 277 | 23,08 | 3,92 | 23,37 | 1,95 | 0,32 |
| Guatambu | <i>Balfourodendron riedelianum</i> | 263 | 21,92 | 2,69 | 12,90 | 1,08 | 0,15 |
| Laurel negro | <i>Nectandra megapotamica</i> | 228 | 19,00 | 2,80 | 19,36 | 1,61 | 0,28 |
| Vasourinha | <i>Chrysophyllum marginatum</i> | 148 | 12,33 | 1,46 | 5,85 | 0,49 | 0,08 |
| Rabo itá | <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | 122 | 10,17 | 1,76 | 12,39 | 1,03 | 0,19 |
| Guayubira | <i>Patagonula americana</i> | 116 | 9,67 | 1,03 | 27,57 | 2,30 | 0,30 |
| Alecrin | <i>Holocalyx balansae</i> | 112 | 9,33 | 1,66 | 16,27 | 1,36 | 0,26 |
| Rabo mole | <i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> | 98 | 8,17 | 0,90 | 6,47 | 0,54 | 0,08 |
| Cedro | <i>Cedrela fissilis</i> | 80 | 6,67 | 0,82 | 3,51 | 0,29 | 0,06 |
| Maria preta | <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> | 72 | 6,00 | 1,09 | 9,18 | 0,76 | 0,12 |
| Laurel ayui | <i>Ocotea diospyrifolia</i> | 68 | 6,18 | 0,79 | 5,71 | 0,52 | 0,13 |
| Peteriví | <i>Cordia trichotoma</i> | 67 | 5,58 | 0,70 | 3,11 | 0,26 | 0,04 |
| Incienso | <i>Myrocarpus frondosus</i> | 50 | 4,17 | 0,64 | 4,74 | 0,40 | 0,07 |
| Cancharana | <i>Cabrlea canjerana</i> | 47 | 4,70 | 0,51 | 1,73 | 0,17 | 0,03 |
| Koku | <i>Allophylus edulis</i> | 34 | 2,83 | 0,53 | 1,01 | 0,08 | 0,02 |
| Laurel guaica | <i>Ocotea puberula</i> | 30 | 3,33 | 0,60 | 1,90 | 0,21 | 0,04 |
| Marmelero | <i>Ruprechtia laxiflora</i> | 28 | 2,55 | 0,42 | 6,14 | 0,56 | 0,11 |
| Grapia | <i>Apuleia leiocarpa</i> | 25 | 2,50 | 0,64 | 1,65 | 0,16 | 0,04 |
| Anchico colorado | <i>Parapiptadenia rigida</i> | 19 | 3,17 | 0,69 | 3,03 | 0,51 | 0,12 |
| Persiguero | <i>Prunus subcoriacea</i> | 18 | 2,25 | 0,30 | 0,85 | 0,11 | 0,02 |
| Otros | | 1448 | | | 44,40 | | |
| Total general | | 3704 | 308,67 | 8,09 | 233,84 | 19,49 | 0,62 |

Tabla 2. Identificación taxonómica y abundancia de árboles en las parcelas control y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas.

| | Especie | Abrev. | Número de individuos | | |
|----|--------------------------------------|---------|----------------------|-------------|-------|
| | | | Control | Tratamiento | Total |
| 1 | <i>Achatocarpus praecox</i> | Ach pra | 32 | 42 | 74 |
| 2 | <i>Actinostemon concolor</i> | Act con | 1 | | 1 |
| 3 | <i>Aegiphylla sp.</i> | Aeg sp. | | 2 | 2 |
| 4 | <i>Agonandra sp.</i> | Ago sp. | | 1 | 1 |
| 5 | <i>Albizia hassleri</i> | Alb has | 4 | 3 | 7 |
| 6 | <i>Allophylus edulis</i> | All edu | 5 | 11 | 16 |
| 7 | <i>Aloysia virgata</i> | Alo vir | 1 | | 1 |
| 8 | <i>Apuleia leiocarpa</i> | Apu lei | 9 | 2 | 11 |
| 9 | <i>Arecastrum romanzoffianum</i> | Are rom | 38 | 52 | 90 |
| 10 | <i>Aspidosperma australe</i> | Asp aus | 1 | 4 | 5 |
| 11 | <i>Balfourodendron riedelianum</i> | Bal rie | 50 | 90 | 140 |
| 12 | <i>Banara tomentosa</i> | Ban tom | 5 | 1 | 6 |
| 13 | <i>Bastardiopsis densiflora</i> | Bas den | 66 | 45 | 111 |
| 14 | <i>Bauhinia forficata</i> | Bau for | 2 | 2 | 4 |
| 15 | <i>Bumelia obtusifolia</i> | Bum obt | 1 | | 1 |
| 16 | <i>Cabrlea canjerana</i> | Cab can | 18 | 6 | 24 |
| 17 | <i>Campomanesia guazumifolia</i> | Cam gua | 3 | 4 | 7 |
| 18 | <i>Campomanesia xanthocarpa</i> | Cam xan | 9 | 5 | 14 |
| 19 | <i>Casearia decandra</i> | Cas dec | 6 | 2 | 8 |
| 20 | <i>Casearia sylvestris</i> | Cas syl | | 1 | 1 |
| 21 | <i>Cecropia pachystachya</i> | Cec pac | 1 | | 1 |
| 22 | <i>Cedrela fissilis</i> | Ced fis | 26 | 10 | 36 |
| 23 | <i>Cestrum laevigatum</i> | Ces lae | 3 | | 3 |
| 24 | <i>Chorisia speciosa</i> | Cho spe | | 1 | 1 |
| 25 | <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | Chr gon | 71 | 94 | 165 |
| 26 | <i>Chrysophyllum marginatum</i> | Chr mar | 36 | 45 | 81 |
| 27 | <i>Citronella paniculata</i> | Cit pan | | 2 | 2 |
| 28 | <i>Cordia ecalyculata</i> | Cor eca | 10 | 11 | 21 |
| 29 | <i>Cordia trichotoma</i> | Cor tri | 12 | 27 | 39 |
| 30 | <i>Cupania vernalis</i> | Cup ver | | 1 | 1 |
| 31 | <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> | Dia sor | 12 | 14 | 26 |
| 32 | <i>Enterolobium contortisiliquum</i> | Ent con | 1 | 1 | 2 |
| 33 | <i>Erythrina falcata</i> | Ery fal | 3 | | 3 |
| 34 | <i>Eugenia involucrata</i> | Eug inv | | 2 | 2 |
| 35 | <i>Fagara hyemalis</i> | Fag hye | 3 | | 3 |
| 36 | <i>Fagara naranjillo</i> | Fag nar | 5 | 4 | 9 |
| 37 | <i>Fagara rhoifolia</i> | Fag rho | 1 | 1 | 2 |
| 38 | <i>Ficus sp.</i> | Fic sp. | 1 | | 1 |
| 39 | <i>Gleditsia amorphoides</i> | Gle amo | 2 | | 2 |
| 40 | <i>Helietta apiculata</i> | Hel api | 13 | 9 | 22 |
| 41 | <i>Hennecartia omphalandra</i> | Hen omp | 2 | 4 | 6 |
| 42 | <i>Hexaclamys edulis</i> | Hex edu | 2 | 3 | 5 |
| 43 | <i>Holocalyx balansae</i> | Hol bal | 25 | 38 | 63 |
| 44 | <i>Inga marginata</i> | Ing mar | 1 | 2 | 3 |
| 45 | <i>Inga uruguensis</i> | Ing uru | 1 | 1 | 2 |
| 46 | <i>Jacaranda micrantha</i> | Jac mic | 4 | 7 | 11 |

Tabla 2 (Cont.) Identificación taxonómica y abundancia de árboles en las parcelas control y con tratamiento de remoción de lianas y bambúseas.

| Especie | Abrev. | Número de individuos | | | |
|---------|------------------------------------|----------------------|-------------|-------|------|
| | | Control | Tratamiento | Total | |
| 47 | <i>Jacaratia spinosa</i> | Jac spi | 4 | 7 | 11 |
| 48 | <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | Lon leu | 19 | 35 | 54 |
| 49 | <i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> | Lon mue | 19 | 33 | 52 |
| 50 | <i>Luehea divaricata</i> | Lue div | 6 | | 6 |
| 51 | <i>Machaerium minutiflorum</i> | Mac min | 48 | 44 | 92 |
| 52 | <i>Machaerium paraguariensis</i> | Mac par | 2 | 14 | 16 |
| 53 | <i>Manihot flavelifolia</i> | Man fla | | 1 | 1 |
| 54 | <i>Matayba eleagnoides</i> | Mat ele | 1 | 6 | 7 |
| 55 | <i>Maytenus ilicifolia</i> | May ili | | 1 | 1 |
| 56 | <i>Myrocarpus frondosus</i> | Myr fro | 11 | 17 | 28 |
| 57 | <i>Nectandra lanceolata</i> | Nec lan | 4 | 1 | 5 |
| 58 | <i>Nectandra megapotamica</i> | Nec meg | 67 | 56 | 123 |
| 59 | <i>Ocotea diospyrifolia</i> | Oco dio | 17 | 11 | 28 |
| 60 | <i>Ocotea puberula</i> | Oco pub | 7 | 8 | 15 |
| 61 | <i>Parapiptadenia rigida</i> | Par rig | 2 | 7 | 9 |
| 62 | <i>Patagonula americana</i> | Pat ame | 24 | 36 | 60 |
| 63 | <i>Pharamea sp.</i> | Pha sp. | 2 | | 2 |
| 64 | <i>Phytolacca dioica</i> | Phy dio | 10 | 6 | 16 |
| 65 | <i>Picramnia crenata</i> | Pic cre | | 2 | 2 |
| 66 | <i>Pilocarpus pennatifolius</i> | Pil pen | 2 | 2 | 4 |
| 67 | <i>Pisonia zapallo</i> | Pis zap | 22 | 16 | 38 |
| 68 | <i>Prunus subcoriacea</i> | Pru sub | 4 | 3 | 7 |
| 69 | <i>Rhandia sp.</i> | Rha sp. | 3 | | 3 |
| 70 | <i>Rollinia emarginata</i> | Rol ema | | 5 | 5 |
| 71 | <i>Rollinia sp.</i> | Rol sp. | 10 | | 10 |
| 72 | <i>Roupala cataractarum</i> | Rou cat | 1 | 1 | 2 |
| 73 | <i>Ruprechtia laxiflora</i> | Rup lax | 7 | 8 | 15 |
| 74 | <i>Sapium haematospermum</i> | Sap hae | 1 | | 1 |
| 75 | <i>Schefflera morotoni</i> | Sch mor | | 2 | 2 |
| 76 | <i>Sebastiania brasiliensis</i> | Seb bra | 28 | 33 | 61 |
| 77 | <i>Sebastiania sp.</i> | Seb sp. | 2 | | 2 |
| 78 | <i>Solanum granulolum-leprosum</i> | Sol gra | 2 | | 2 |
| 79 | <i>Solanum inaequale</i> | Sol ina | 10 | 7 | 17 |
| 80 | <i>Solanum sanctae-catherinae</i> | Sol san | 5 | 3 | 8 |
| 81 | <i>Sorocea ilicifolia</i> | Sor ili | 4 | 9 | 13 |
| 82 | <i>Strychnos brasiliensis</i> | Str bra | 6 | 5 | 11 |
| 83 | <i>Styrax leprosus</i> | Sty lep | 19 | 7 | 26 |
| 84 | <i>Tabernaemontana australis</i> | Tab aus | 1 | 4 | 5 |
| 85 | <i>Trichilia catigua</i> | Tri cat | 2 | 2 | 4 |
| 86 | <i>Vitex megapotamica</i> | Vit meg | 2 | 4 | 6 |
| TOTAL | | | 861 | 950 | 1811 |

PARCELA CONTROL



PARCELA CON REMOCIÓN DE LIANAS Y BAMBÚSEAS



Anexo 2 Características de las especies

| Especie | | Características generales | Fenología | | Hábitat | Madera | |
|------------------------------------|--------------|--|---------------|---|---|---|---|
| Nombre común | Familia | | Vegetativa | Reproductiva | | Densidad | Usos |
| <i>Bastardiopsis densiflora</i> | Malvaceae | 15-20 m de altura, fuste 30-60 cm de diámetro. Frutos dispersados por viento. Crecimiento rápido | Siempre-verde | Flores: julio-agosto. Frutos: septiembre-octubre. | Poco frecuente en bosques primarios no degradados. | Moderadamente pesada: 0,70 gr/cm ³ | Poco utilizada. Terminaciones internas en construcción civil y mueblería. |
| "loro blanco" | | | | | | | |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | Rutaceae | 20-30m de altura, fuste 40-90 cm de diámetro. Frutos dispersados por viento. Crecimiento lento a moderado. | Brevi decidua | Flores: septiembre-noviembre. Frutos: marzo-mayo | Estrato alto del dosel. Regenera muy bien en bosques primarios poco degradados. | Moderadamente pesada: 0,75 gr/cm ³ | Muy apreciada y utilizada. Construcción civil, muebles de lujo y laminados. |
| "guatambú" | | | | | | | |
| <i>Cedrela fissilis</i> | Meliaceae | 20-35 m de altura, fuste 60-90 cm de diámetro. Semillas dispersadas por viento. Crecimiento rápido. | Decidua | Flores: agosto-septiembre. Frutos: junio-agosto. | Estrato alto del dosel. En bosques secundarios o capueras, pero frecuente en bosques primarios. | Liviana: 0,55 gr/cm ³ semi blanda | Muy apreciada y utilizada. Construcción civil, naval y aeronáutica, muebles, etc. |
| "cedro" | | | | | | | |
| <i>Cordia trichotoma</i> | Boraginaceae | 20-30m de altura, fuste 70-90 cm de diámetro. Frutos dispersados por viento. Crecimiento moderadamente rápido. | Decidua | Flores: abril-julio. Frutos: julio-septiembre | Estrato alto del dosel. Frecuente en bosques primarios abiertos y secundarios. | Moderadamente pesada: 0,65 gr/cm ³ | Muy preciada y utilizada. Muebles de lujo y laminados. |
| "peteriví" | | | | | | | |
| <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | Fabaceae | 15-25 de altura, fuste de 30-50 cm de diámetro | Decidua | Flores: octubre-enero. Frutos: junio-julio. | Estrato medio-alto del dosel. Muy común en bosques secundarios. | Pesada: 0,89 gr/cm ³ dura | Poco utilizada, leña, muebles rústicos y cabos de herramientas. |
| "rabo itá" | | | | | | | |

| Especie | | Características | Fenología | | Hábitat | Madera | |
|--------------|---------|-----------------|------------|--------------|---------|--------|------|
| Nombre común | Familia | | Vegetativa | Reproductiva | | Peso | Usos |

| generales | | | Específico | | | | |
|---|--------------|---|---------------|---|--|--|--|
| <i>Nectandra megapotamica</i> "laurel negro" | Lauraceae | 15-25 m de altura, fuste de 40-60 cm diámetro. Frutos carnosos muy consumidos por las aves. | Siempre-verde | Flores: desde junio, frutos: noviembre y diciembre | Estrato medio del dosel. Poco frecuente en bosques secundarios. | Moderada mente pesada: 0,75 gr/cm ³ | Buena para construcciones civiles, pero poco utilizada debido a su olor desagradable |
| <i>Patagonula americana</i> "guayubira" | Boraginaceae | 10-25 m de altura, fuste de 70-80 cm diámetro. Frutos dispersados por viento. Crecimiento moderado. | Siempre-verde | Flores: septiembre-noviembre, frutos: noviembre-diciembre | Estrato medio-alto del dosel. Frecuente en bosque primarios y secundarios, prefiriendo cercanías de arroyos. | Moderada mente pesada: 0,78 gr/cm ³ | Resistente a la intemperie. Utilizada en construcciones y cabos de herramientas. |

Fuente:

Ortega Torres, E., Stutz de Ortega, L. y R. Spichiger. 1989. Noventa especies forestales del Paraguay. Flora del Paraguay, Serie especial N°3. Eds: Editions des Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève y Missouri Botanical Garden. Ginebra, Suiza.

Lorenzi, H. 2002. Arvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. Vol.1. 4º ed. Instituto Plantarum. Sao Paulo, Brasil.

López, J.A., Little, E.L., Ritz, G.F., Rombold, J.S. y W.J. Hahn. 1987. Arboles comunes del Paraguay. Cuerpo de Paz. Washington D.C.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia. A mis padres, Mirta y Antonio, por brindarme siempre su apoyo, por alentarme a realizar mis sueños, por enseñarme a respetar mis principios, por haberme dado la posibilidad de estudiar, y fundamentalmente por su amor y paciencia. A mi hermano, José Luis, justamente por ser mi hermano. A mi abuela, María Elena, a quien tengo siempre presente y me ayudó a ser quien soy. A mis tías, María y Agripina, por estar siempre pendientes.

A mi director, Guillermo Goldstein, quien me asesoró y ayudó los últimos siete años de mi vida académica, por darme la posibilidad de estudiar y formarme con los mejores recursos, por brindarme su apoyo en toda momento, y por su amistad y confianza.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, quien a través del proyecto PICT98 0104461 financió estos estudios.

Al CONICET, por creer en mi proyecto y financiar mis estudios de postgrado. A la Universidad de Buenos Aires y al Estado Argentino, por 25 años de educación pública, esperando poder retribuirlo en el futuro.

A la Fundación Antorchas, que a través de un subsidio nos ayudó a comprar un vehículo de campo.

A la empresa Alto Paraná S.A., por permitirnos instalar parcelas permanentes en su terreno, y por todo el apoyo que nos brindaron para que pudiéramos realizar los estudios. A Pablo Kozak por su gran ayuda durante la instalación del experimento de campo, y fundamentalmente a mi "padrino de tesis" Horacio Delgadino, por su amistad y confianza, por su apoyo permanente, y sobre todo por su paciencia.

A la empresa D.K.M. S.A., por permitirme realizar estudios en su vivero. A Diego Allegranza, por su amistad, y por toda su ayuda, y porque "no hay problema" que no pueda solucionar.

A la Facultad de Ciencias Forestales de Eldorado (Universidad Nacional de Misiones), a Teresa Arguelles y a Beatriz Eibl por su ayuda, y por permitirme realizar parte del trabajo en sus laboratorios, a Patricio MacDonagh por su colaboración y apoyo al LEF.

A mi amiga y "compañera de doctorado", Ma. Genoveva Gatti, por su amistad, por su entereza, por apoyarme en las peores crisis y etapas de mi vida en Misiones, por los días

de campo compartidos en las parcelas de APSA, por nuestras charlas académicas, y porque sin ella gran parte de este trabajo no habría sido posible.

A la gente del Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales, a la Delegación Técnica NEA y a la Administración de Parques Nacionales, por permitirnos realizar nuestro trabajo e instalar un laboratorio dentro del Parque Nacional Iguazú. A Karina Schiaffino por su apoyo durante todos estos años.

A Jack Fisher por su ayuda en el estudio de la anatomía del xilema, y a Leonel Sternberg por enseñarme a realizar los análisis de isótopos estables.

A mis amigos Gastón Betoled y Alicia Laszlo, quienes me acompañan desde siempre, por escucharme, por su amistad y por su apoyo constante a pesar de la distancia.

A mis amigos y compañeros de laboratorio. A Sandra Bucci, por haberme ayudado a estar donde estoy, por los momentos compartidos en Brasil, por su paciencia y amistad incondicional. A Fabián Scholz y a Diego Quesada por su generosidad, y por toda la ayuda que me han brindado estos años. A Lia Montti, por su alegría contagiosa, y por ayudarme tanto en Misiones. A Randol Villalobos, por su gran amistad, presente a pesar de la distancia. A Mariana Saraceno, por su colaboración en el campo y en el vivero.

A mis compañeros de trabajo. A Teresita Arias, a Enrique Riegelhaupt, a Rodolfo Burkart, y a Amy Austin. A Juan Garibaldi y Héctor Keller, por su valiosa ayuda en el campo, y por enseñarme a reconocer las especies. A Pedro, Luis, Antonio y Valdir, por su colaboración durante la instalación del experimento de campo. A quienes me ayudaron en el campo, especialmente a Fernanda Alvarez, Liliana Rivero y Diego Larraburu.

A mis consejeros de estudio formal e informal, Gustavo Zuleta y Adrián Ares, por estar siempre presentes cuando necesité resolver un problema, y por lo que los voy a molestar en el futuro.

A todos mis amigos y compañeros de caminos misioneros, por la ayuda, por los buenos momentos compartidos y que compartiremos.... Especialmente a Celia Baldovino, Sergio Casertano, Fernando Foletto, Yamil Di Blanco, Andrés Zurita, Andrea Izquierdo, Josefina Bidart, Carlos De Angelo, Martín Morales, Javier Cerutti, Carlos Opitz, Agustín Paviolo, Andrés Johnson, Silvia Holz, Guillermo Placci, Viviana Benesovsky, Esteban Pizzio y Ben Hirsch.

BIBLIOGRAFIA

- ACKERLY D.D. & P.B. REICH. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* 86(9): 1272–1281.
- ADAMS, W.W., B. DEMMIG-ADAMS, B.A. LOGAN, D.H. BARKER & C.B. OSMOND. 1999. Rapid changes in xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and photosystem II efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an open eucalyptus forest. *Plant, Cell and Environment* 22: 125–136
- AIDE, T.M. & J. CAVELIER J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2:219–229.
- AIDE, T.M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74: 455-466.
- ALDER, N.N, M.T. SPERRY & W.T. POCKMAN. 1996. Root and stem xylem embolism, stomatal conductance and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia* 105: 293-301.
- ALLEN, M.T. & R.W. PEARCY. 2000. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia* 122: 470–478.
- ANDRADE J.L., MEINZER F.C., GOLDSTEIN G., HOLBROOK N.M., CAVELIER J., JACKSON P. & SILVERA K. 1998. Regulation of water flux through trunks, branches and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia* 115: 463–471.
- ANGULO-SANDOVAL, P., AND T.M. AIDE. 2000. Effect of plant density and light availability on leaf damage in *Manilkara bidentata* (Sapotaceae). *Journal of Tropical Ecology* 16: 447-464.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705–1712.
- BARBOSA, P., AND M.R. WAGNER. 1989. Introduction to forest and shade tree insects. Academic Press, Inc., San Diego, 639 p.

- BARKER, M.G., M.C. PRESS, N.D. BROWN. 1997. Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in three tropical rain forest light environments: a basis for niche partitioning? *Oecologia* 112:453–463.
- BARONE, K.A. & P.D. COLEY. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. En "Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales", Guariguata, M.R. & G.H. Kattan (eds.), Libro Universitario Regional, Costa Rica, 692 p.
- BJÖRKMAN O. & B. DEMMIG. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K amongst vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- BOND B.J. & K.L. KAVANAGH. 1999. Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology* 19: 503–510.
- BOOT, R.G.A. 1996. The significance of seedling size and growth rate of tropical rainforest tree seedlings for regeneration in canopy openings. En: *The ecology of tropical forest tree seedlings* (ed. Swaine, M.D.), pp. 267-284 MAB UNESCO Series, vol. 17, Parthenon, Paris.
- BRODRIBB T.J. & T.S. FEILD. 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmania rainforests. *Plant, Cell and Environment* 23: 1381-1388.
- BRODRIBB, T.J., N.M. HOLBROOK & M.V. GUTIERREZ. 2002. Hydraulic and photosynthetic coordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant, Cell and Environment* 25: 1435-1444.
- BRODRIBB, T.J., N.M. HOLBROOK, E.J. EDWARDS & M.V. GUTIERREZ. 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, cell and Environment* 26: 443-450.
- BROKAW, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- BROWN, B. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in Bornean Lowland rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 153-168.

BROWN, N.D. & T.C. WHITMORE. 1992. Do dipterocarp seedling really partition tropical rainforest gaps? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B335: 369-378.

BUCCI, S.J. 2001. *Arquitectura hidráulica y relaciones hídricas de árboles de sabanas neotropicales: efectos de la disponibilidad de agua y nutrientes*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

BULFE N.M.L., L.E. RIVERO, B.I. EIBL, P.M. MAC DONAGH & T. TAKESHI. 2003. Efectos del arrastre de madera en cosecha selectiva sobre la regeneración natural de un bosque neotropical en Misiones, Argentina. X Jornadas Técnicas. Facultad de Ciencias Forestales, Eldorado, Misiones.

BURKART, R. 1999. Conservación de la biodiversidad en bosques naturales productivos del subtrópico argentino. En "Biodiversidad y Uso de la Tierra. Conceptos y ejemplos de Latinoamérica", Matteucci, S.D., O.T. Solbrig, J. Morello y G. Halffter (eds.), Eudeba, Centro de Estudios Avanzados, Universidad de Buenos Aires, pp.131-173.

CABRERA, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, Tomo II, Fascículo 1, Ed. Acme, Buenos Aires, 85 p.

CALLAWAY, R.M., E.H. DELUCIA & W.H. SCHLESINGER. 1994. Biomass allocation of montane and desert ponderosa pine: an analog for reponse to climate change. *Ecology* 75: 1474-1481.

CAMPANELLO, P.I., J.F. GARIBALDI, G. GOLDSTEIN, A. ARES, T. ARIAS, H. KELLER, E. RIEGELHAUPT, A. AUSTIN & R. BURKART. 2001. Densidad relativa, regeneración y distribución espacial de *Bastardiopsis densiflora* en un bosque de la Selva Misionera. Encuentro Binacional de Ecología (XX Reunión Argentina de Ecología, X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile), Bariloche, Argentina.

CANHAM, C.D. & D.H. BURBANK. 1993. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 337-349.

CAVELIER, J. & G. VARGAS. 2002. Procesos hidrológicos. En "Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales", Guariguata, M.R. & G.H. Kattan (eds.), Libro Universitario Regional, Costa Rica, 692p.

CHAPMAN C.A., L.J. CHAPMAN. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conservation Biology* 13: 1301–1311.

CHAZDON, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.

CHAZDON, R.L. & N. FETCHER. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.

CHAZDON, R.L. & R.W. PEARCY. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants: photosynthetic machinery appears adapted to brief unpredictable periods of radiation. *Bioscience* 41: 760–766.

CHAZDON, R.L., R.W. PEARCY, D.W. LEE, AND N. FETCHER. 1996. Photosynthetic responses to contrasting light environments. In: "Tropical Plant Ecophysiology". Mulkey, S.; Chazdon, R.L.; Smith A.P. (eds.). Chapman and Hall, New York, USA.

CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–66.

CLARK, D.B., D.A CLARK, & P.M. RICH. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in Neotropical rain forest. *Biotropica* 25, 397–407.

CLARK, D.B., D.A. CLARK, P.M. RICH, S. WEISS & S.F. OBERBAUER. 1995. Landscape scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 747-757.

CLARK, D.B., M.W. PALMER & D.A. CLARK. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662–2675.

CLARK, DA., AND D.B. CLARK. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.

CLEARWATER M.J. & F.C. MEINZER. 2001. Relationships between hydraulic architecture and leaf photosynthetic capacity in nitrogen-fertilized *Eucalyptus grandis* trees. *Tree Physiology* 21: 683-690.

COCHARD H., P. CRUIZIAT AND M.T. TYREE. 1992. Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiology* 100: 205-209.

COCHARD, H., D. LEMOINE & E. DREYER. 1999. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant, Cell and Environment* 22: 101-108.

COCHARD, H., M. PEIFFER, K. LEGALL, AND A. GRANIER. 1997. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior*: impacts on water relations. *Journal of Experimental Botany* 308: 655-663.

CORDELL, S., G. GOLDSTEIN, F.C. MEINZER & P.M VITOUSEK. 2001. Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia* 127: 198-206.

DEKA R.N., M. WAIRIU, P.W. MTAKWA, C.E. MULLINS, E.M. VEENENDAAL AND J. TOWNED. 1995. Use and accuracy of the filter paper technique for measurement of soil matric potential. *European Journal of Soil Science* 46: 233-238.

DAVIES, S.J. 1998. Photosynthesis of nine pioneer *Macaranga* species from Borneo in relation to life history. *Ecology* 79: 2292-2308.

DEMMIG-ADAMS B. & W.W. ADAMS III. 1992. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. *Plant, Cell and Environment* 15: 411-419.

DEMMIG-ADAMS B. 1998. Survey of thermal energy dissipation and pigment composition in sun and shade leaves. *Plant Cell Physiology* 39: 474-482.

DENSLOW, J.S. & G.S. HARTSHORN. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. In: McDade LA (ed) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, pp 120–127.

DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among rainforest trees. *Biotropica* [suppl. Tropical Succession] 12: 47-55.

DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.

DI BITETTI M., G. PLACCI Y L. DIETZ. 2003. Una Visión de Biodiversidad para la Ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná. Diseño de un paisaje para la conservación de la biodiversidad y prioridades para las acciones de conservación. Washington, D.C., World Wildlife Found.

EHLERINGER J. 1981. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia* 49: 366-370.

FARQUHAR, G.D. & R.A. RICHARDS. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* 33: 539-552.

FETCHER, N., B.R. STRAIN, S.F. OBERBAUER. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia* 58: 314–319.

FETCHER, N.; S.F. OBERBAUER & R.L. CHAZDON. 1994. Physiological ecology of plants at La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest (eds. McDade, L.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G.), University of Chicago Press, Chicago, pp 25-55.

FRANCO, A.C. & U. LÜTTGE. 2002. Midday depresión in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.

FRAVER S., N.V.L. BROKAW & A.P. SMITH. 1998. Delimiting the gap phase in the growth cycle of a Panamanian forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 673–681.

GARTNER B.L. 1995. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. En: Gartner B.L. (ed) "Plant stems: physiology and functional morphology". Academic Press, San Diego, pp 125–149.

GARTNER B.L. & F.C. MEINZER. 2004. Structure-function relationships in sapwood water transport and storage. En: M. Zwieniecki and N.M. Holbrook (eds.). Long distance transport systems in plants: Integration and Coordination in Trees, Academic Press, San Diego.

GENTRY, A.H. & DODSON, C. 1987. Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.

GENTY, B., J.M. BRIANTAIS & N.R. BAKER. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica and Biophysica Acta* 990: 87-92.

GIVNISH, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade, a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.

GOLDSTEIN, G., F.C. MEINZER, L.D.S.L. STERNBERG, P. JACKSON, J. CAVELIER & N.M. HOLBROOK. 1996. Evaluating aspects of water economy and photosynthetic performance with stable isotopes from water and organic matter. En: "Tropical Plant Ecophysiology", S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith (eds.), Chapman and Hall, NY, USA.

GOLDSTEIN, G., A.T. AUSTIN, P. CAMPANELLO, J.F. GARIBALDI, D. QUESADA-ALLUE, A. ARES, T. ARIAS, R. BURKART & E. RIEGELHAUPT. 2001. Ciclos biogeoquímicos y manejo forestal sustentable en selvas subtropicales de Misiones. Encuentro Binacional de Ecología (XX Reunión Argentina de Ecología, X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile), Bariloche, Argentina.

GOLDSTEIN, G. F.C. MEINZER, & J.L. ANDRADE. 2002. El flujo de agua en los árboles del dosel. En "Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales", Guariguata, M.R. & G.H. Kattan (eds.), Libro Universitario Regional, Costa Rica, 692 p.

GOWER, S.T., C.C. GRIER, D.J. VOGT & K.A. VOGT. 1987. Allometric relation of deciduous (*Larix occidentalis*) and evergreen conifers (*Pinus contorta* and *Pseudotsuga menziesii*) of the Cascade Mountains in Central Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 630-634.

GRUBB, P.J. 1996. Rain forest dynamics: the need for new paradigms. En: Edwards, D., Booth, W., Choy, S. (Eds.), *Tropical rainforest research current issues*. Kluwer Dordrecht, pp. 215-233.

HACKE, U.W. & J.S. SPERRY. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4(2): 97-115.

HACKE, U.W., J.S. SPERRY, W.T. POCKMAN, S.D. DAVIS & K. MCCULLOH. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457-461.

HANBA Y.T., H. KOGAMI & I. TERASHIMA. 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment* 25: 1021-1030

HARMS, K.E., S.J. WRIGHT, O. CALDERÓN, A. HERNÁNDEZ & E.A. HERRE. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.

HARRISON, 1987. Treefall gaps versus forest understory as environments for defoliation moth on a tropical forest shrub. *Oecologia* 72: 65-68.

HOLL, K.D. & M. KAPPELLE. 1999. Tropical forest recovery and restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 14:378-379.

HOLZ, S. y G. PLACCI. 2002. Las raíces socioeconómicas de la pérdida de biodiversidad. En: *El estado de los Hotspots: el Bosque Atlántico* (Eds. Guzman Camara & Galindo-Leal) Center for Applied Biodiversity Science. Conservación Internacional. Washington. D.C.

HUBBELL, S.P. & R.B. FOSTER. 1992. Short term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters in tropical conservation and management. *Oikos* 63: 48-61.

HUBBELL, S.P., R.B. FOSTER, S.T. O'BRIEN, K.E. HARMS, R. CONDIT, B. WECHSLER, S.J. WRIGHT, S.L. DE LAO. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554–557.

INDEC (Instituto Nacional de Estadísticas y Censos). 2000. Anuario Estadístico de la República Argentina 2000. INDEC. Vol. XVI: Buenos Aires, 587 p.

JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.

JETTEN, V.G. 1994. Modelling the effects of logging on the water balance of a tropical rainforest. A study in Guyana. Ph.D. Thesis, University of Utrecht, Tropenbos, Series 6.

KAGEYAMA, P. & F. B. GANDARA. 2000. Recuperação de áreas ciliares. En: Rodrigues, R. R. & H. de F. Leitão Filho (eds.) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo, FAPESP, pp. 249-270.

KATUL, G., R. LEUNING & R. OREN. 2002. Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model. *Plant, Cell and Environment* 26: 339-350.

KITAJIMA K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98, 419–428.

KOBE, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187–201.

KÖNIGER M., G.C. HARRIS, A. VIRGO & K. WINTER. 1995. Xanthophyll cycle pigments and photosynthetic capacity in tropical forest species: a comparative field study on canopy gap and understory plants. *Oecologia* 104: 280-290.

KOZAKI A. & G. TAKEBA. 1996. Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. *Nature* 384: 557-560.

LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D., PERALTA, R. 1989. Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70(3): 550-552.

LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D., PERALTA, R. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11: 161-178.

LIGIER, H.D.; MATTEIO, H.R.; POLO, H.L.; ROSSO, J.R. 1990. Provincia de Misiones. En "Atlas de suelos de la República Argentina", Tomo II. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD ARG.85/019. INTA, Centro de Investigaciones de Recursos Naturales, págs.111-154.

LOIK, M.E. & K.D. HOLL. 2001. Photosynthetic responses of tree seedlings in grass and under shrubs in early-successional tropical old fields, Costa Rica. *Oecologia* 127: 40-50.

MAHERALI, H., E.H. DELUCIA & T.W. SIPE. 1997. Hydraulic adjustment of maple saplings to canopy gap formation. *Oecologia* 112: 472-480.

MEINZER F.C., D.A. GRANTZ. 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant, Cell and Environment* 13: 383-388.

MEINZER F.C., G. GOLDSTEIN, P. JACKSON, N.M. HOLBROOK, M.V. GUTIÉRREZ, J. CAVELIER. 1995. Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic conductance properties. *Oecologia* 101:514-522

MENCUCCINI M. J. GRACE. 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology* 15: 1-10.

MONTAGNINI, F., B. FINEGAN, D. DELGADO, B. EIBL, L. SZCAIPANSKI, AND N. ZAMORA. 2001. Can timber production be compatible with conservation of forest biodiversity? - Two case studies of plant biodiversity in managed neotropical forests. *Journal of Sustainable Forestry* 12: 37-60.

MYERS G.P., A.C. NEWTON & O. MELGAREJO. 2000. The influence of canopy gap size on natural regeneration of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 127: 119-128.

NEPSTAD, D.C., C. UHL, E.A.S. SERRAO. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248–255.

NEPSTAD, D.S., A. VERISSIMO, A. ALENCAR, C. NOBRE, E. LIMA, P. LEFEVRE, P. SCHLESINGER, C. POTTER, P. MOUTINHO, E. MENDOZA, M. COCHRANE & M. BROOKS. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398: 505-508.

NICOTRA A.B., R.L. CHAZDON & S.V.B. IRIARTE. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.

PAMMENTER, N.W. & C. VANDER WILLIGEN. 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology* 18: 589-593.

PANEK, J.A. 1996. Correlations between stable carbon-isotope abundance and hydraulic conductivity in Douglas-fir across a climate gradient in Oregon, USA. *Tree Physiology* 16: 747-755.

PEARCY, R.W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understorey micro-environments. *Functional Ecology* 1: 169–178.

PEREIRA, R. JR., J. ZWEEDE, G.P. ASNER & M. KELLER. 2002. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Para, Brazil. *Forest Ecology and Management* 168: 77-89.

PLACCI, G. 2000. En: *Situación Ambiental Argentina* (Eds. BERTONATTI C y J. CORCUERA). 2000. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, pp. 349-354.

POORTER, H., C. REMKES & H. LAMBERS. 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology* 94: 621-627.

POORTER, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.

POORTER, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15, 113–123

POORTER, H. & C. REMKES. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.

POORTER H. & R. DE JONG. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143: 163-176.

PUTZ, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1734.

RASCHER U., M. LIEBIG & U. LÜTTGE. 2000. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameter obtained with portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, cell and Environment* 23: 1397-1405.

REICH P.B., M.B. WALTERS & D.S ELLSWORTH. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365-392.

REICH P.B., M.B. WALTERS & D.S. ELLSWORTH. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 94:13730-13734.

REICH, P.B., D.S. ELLSWORTH & M.B. WALTERS. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12: 948-958.

RESTOM T.G. 1996. Contribuição dos cipós a evapotranspiração de floresta secundária na Amazônia Oriental. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidade Federal de Para, Brasil.

RICH, P.M., D.B. CLARK, D.A. CLARK & S.F. OBERBAUER. 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agriculture and Forest Meteorology* 65: 107-127.

RODRIGUES, R.R., S.V. MARTINS, L.C. DE BARROS. 2004. Tropical Rain Forest regeneration in an area degraded by mining in Mato Grosso State, Brazil. *Forest Ecology and Management* 190: 323-333.

SALLEO S. T.M. HINCKLEY, S.B. KIKUTA, M.A. LOGULLO, M.A. WEILOGNY, P. YOON, AND T.M. RICHTER. 1992. A method for inducing xylem emboli: in situ experiments with a field grown tree. *Plant Cell and Environment* 15: 491-497.

SANFORD, R.L.; H.E. BRAKER; & G.S. HARTSHORN. 1986. Canopy openings in a primary neotropical lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*, 2:227-282.

SANTIAGO, L.S., G. GOLDSTEIN, F.C. MEINZER, J.B. FISHER, K. MACHADO, D. WOODRUFF & T. JONES. 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* 140: 543-550.

SCHREIBER, U. & W. BILGER. 1993. Progress in chlorophyll fluorescence research: major developments during the past years in retrospect. *Progress in Botany* 54: 151-173.

SCHNITZER, S.A. & W.P. CARSON. 2000. Have we forgotten the forest because of the trees? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 375-376.

SCHNITZER, S.A. & W.P. CARSON. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82(4): 913-919.

SCHNITZER, S.A., J.W. DALLING & W.P. CARSON. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88: 655-666.

SCHULTZ, H.R. AND M.A. MATTHEWS. 1993. Xylem development and hydraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine *Vitis vinifera* L.: evidence that low light uncouples water transport capacity from leaf area. *Planta* 190: 393-406.

SHUMWAY, D.L., K.C. STEINER AND T.E. KOLB. 1993. Variation in seedling hydraulic architecture as a function of species and environment. *Tree Physiology* 12: 41-54.

SIPE, T.W. & F.A. BAZZAZ. 1995. Gap partitioning among maples (*Acer.*) in central New England: survival and growth. *Ecology* 76, 1587-1602.

SOIL SURVEY STAFF. 1992. Keys to soil taxonomy, 5th edition. SMSS Technical Monograph n° 19. Blacksburg, Virginia, Pocahontas Press Inc., 556 pp.

SPERRY J.S. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agric. For. Meteorol.* 104:13–23

SPERRY, J.S. & N.Z. SALIENDRA. 1994. Intra and inter-plant variation in xylem in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Planta* 196, 357-366.

SPERRY, J.S. & T. IKEDA. 1997. Xylem cavitation in roots and stems of Douglas-fir and white-fir. *Tree physiology* 17: 275-280.

SPERRY, J.S., J.R. DONNELLY & M.T. TYREE. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11: 35-40.

SPERRY, J.S., K.L. NICHOLS, J.E.M. SULLIVAN & S.E. EASTLACK. 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75: 1736-1752.

SPERRY, J.S., U.G. HACKE, R. OREN & J.P. COMSTOCK. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment* 25: 251-263.

THIELE, A. & G.H. KRAUSE. 1994. Xanthophyll cycle and thermal energy dissipation in photosystem II: relationship between zeaxanthin formation, energy-dependent fluorescence quenching and photoinhibition. *Journal of Plant Physiology* 144: 324-332.

TUOMELA, K., J. KUUSIPALO, L. VESA, K. NURYANTO, A.P.S. SAGALA, G. ÅDJERS. 1996. Growth of dipterocarp seedlings in artificial gaps: an experiment in a logged-over rainforest in south Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management* 81: 95-100.

TYREE M.T. & F.W. EWERS. 1991. Tansley review No. 34 The Hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119: 345-360.

TYREE, M.T., S.D. DAVIS & H. COCHARD. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *International Association of Wood Anatomist Journal* 15: 335-360.

TYREE, M.T., V. VELEZ & J.W. DALLING. 1998. Growth dynamics of root and shoot hydraulic conductance in seedlings of five neotropical tree species: scaling to show possible adaptation to differing light regimes. *Oecologia* 114: 293-298.

UHL, C., K. CLARK, N. DEZZEO, & P. MAQUINO. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69:751-763.

UNESCO. 1978. *Tropical Forest Ecosystems*. UNESCO/UNEP/FAO, Paris, France.

VALIO, I.F.M. & F.M. SCARPA. 2001. Germination of seeds of tropical pioneer species under controlled and natural conditions. *Revista Brasileira de Botânica* 24(1): 79-84.

VALLADARES, F., M.T. ALLEN, & R.W. PEARCY. 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.

VALLADARES, F., E. MARTINEZ-FERRI, L. BALAGUER, E. PEREZ CORONA & E. MANRIQUE. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in a Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148: 79-91.

VAN DAM, O. 2001. Forest filled with gaps. The effect of gap size on microclimate, water and nutrient cycling. A study in Guyana. Ph.D. Thesis, Utrecht University.

VASCONCELOS, H.L., J.M.S. VILHENA, AND G.J.A. CALIRI. 2000. Responses of ants to selective logging of a central Amazonian forest. *Journal of Applied Ecology* 37: 508-514.

VENEKLAAS, E.J. & L. POORTER. 1998. Carbon partitioning strategies of tropical tree seedlings in contrasting light environment. En: *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences* (eds. H. lambers, H. poorter & M.M.P. Van Vuuren), pp. 337-361, Backhulys Publ., Leiden.

WALTERS, M.B. & P.B. REICH. 1989. Response of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status. I. photosynthesis and growth. *Tree Physiology* 2: 159-172.

WALTERS, M.B. & P.B. REICH. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143: 143-154.

WARING, R.H., AND S.W. RUNNING. 1998. *Forest Ecosystems. Analysis at multiple scales*. 2nd edition, Academic Press Inc., San Diego, 370 p.

WELDEN, C.W., S.W. HEWETT, S.P. HUBELL & R.B. FOSTER. 1991. Sapling survival, growth and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72: 35-50.

WESTOBY, M., D. WARTON & P.B. REICH. 2000. The time value of leaf area. *The American Naturalist* 155: 649-656.

WILLIAMS K., C.B. FIELD & H.A. MOONEY. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *The American Naturalist* 133:198-211.

WHITMORE, T.C. 1990. *An introduction to tropical rainforests*. Clarendon Press, Oxford.

WHITMORE, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical forest seedling ecology with suggestion for further enquiry. En: *The ecology of tropical forest tree seedlings* (ed. Swaine, M.D.), pp. 3-39 MAB UNESCO Series, vol. 17, Parthenon, Paris.

WHITMORE, T.C., N.D. BROWN, M.D. SWAINE, D. KENNEDY, C.I. GOODWIN-BAILEY & W.K. GONG. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 131-151.

WILLIAMS K, C.B. FIELD & H.A. MOONEY. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *The American Naturalist* 133:198-211.

WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

WRIGHT, I.J., P.K. GROOM, B.B. LAMONT, P. POOT, L.D. PRIOR, P.B. REICH, E.D. SCHULZE, E.J. VENEKLAAS & M. WESTOBY. 2004. Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology* 31: 551-558.

ZAGT, R.J. & M.J.A. WERGER. 1998. Community structure and demography of primary species in tropical rainforest. En: *Population and Community dynamics in the tropics* (eds. D.M. Newbery N. Brown & H.H.T Prins), pp. 193-220, Blackwell Scientific Publisher, Oxford.

ZIMMERMANN M.H. AND A.A. JEJE (1981) Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. *Canadian Journal of Botany* 59: 1882-1892.

ZIMMERMANN, M.H. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.