

Tesis Doctoral

# Propiedades biomecánicas y ecofisiológicas de especies de árboles nativos y cultivados en la provincia de Misiones

Rodríguez, Sabrina Andrea

2015-05-29

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Rodríguez, Sabrina Andrea. (2015-05-29). Propiedades biomecánicas y ecofisiológicas de especies de árboles nativos y cultivados en la provincia de Misiones. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Rodríguez, Sabrina Andrea. "Propiedades biomecánicas y ecofisiológicas de especies de árboles nativos y cultivados en la provincia de Misiones". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-05-29.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

***Propiedades biomecánicas y ecofisiológicas de  
especies de árboles nativos y cultivados en la  
provincia de Misiones***

Tesis presentada para optar al Título de

Doctor de la Universidad de Buenos Aires Área Ciencias Biológicas

***Sabrina Andrea Rodríguez***

Director de tesis: Dr. Guillermo Hernán Goldstein.

Directora Asistente: Dra. Paula Inés Campanello.

Consejero de Estudios: Dra. Irina Izaguirre.

Lugar de trabajo: Instituto de Biología Subtropical nodo Iguazú. Puerto Iguazú, Misiones

**Buenos Aires, 29 de Mayo de 2015**

# ***Propiedades biomecánicas y ecofisiológicas de especies de árboles nativos y cultivados en la provincia de Misiones***

## ***Resumen***

El objetivo general de este estudio fue el de analizar propiedades biomecánicas y ecofisiológicas de 10 especies nativas del bosque subtropical y 5 especies cultivadas en plantaciones forestales para comprender aspectos importantes de la estructura, funcionamiento y dinámica de bosques nativos subtropicales y plantaciones forestales en la Provincia de Misiones. Se hizo énfasis en mecanismos de regulación del flujo de agua a dos escalas: individuo y ecosistema así como características biomecánicas de especies del bosque nativo y su relación con modos de mortalidad. Una hipótesis general de este estudio es que las características biomecánicas y de la estructura hidráulica de los árboles, como por ejemplo la densidad de madera, esta funcionalmente relacionada con aspectos fisiológicos y ecológicos de especies de árboles: tasas de crecimiento, estabilidad mecánica, tasas y modos de mortalidad, eficiencia en el transporte de agua y la vulnerabilidad a la cavitación de los árboles tanto de especies nativas como cultivadas. Los objetivos específicos fueron: 1. Establecer la relación entre densidad de madera y tasas de crecimiento, analizar la relación entre la densidad y otras propiedades biomecánicas de la madera (resistencia a la deformación, ruptura, penetración) y; establecer la relación entre propiedades biomecánicas, tasas de crecimiento y modo de mortalidad (desarraigado, quebrado, muerto en pie, otros); 2. Determinar si la densidad de madera es un buen

predictor de la eficiencia del transporte de agua y la vulnerabilidad a la cavitación; y establecer si hay compromisos entre la eficiencia de transporte del agua y vulnerabilidad a la cavitación, es decir si propiedades del sistema de transporte que confieren menor vulnerabilidad tienen un costo que resulta en xilemas con menor capacidad para transportar agua desde el suelo hasta las hojas; 3. Cuantificar el consumo de agua, su variación diaria y estacional; y analizar la relación entre el consumo de agua, la densidad de madera, tasas de crecimiento y condiciones climáticas a diferentes escalas espacio temporales desde individuo a ecosistema. Se estudió la densidad de madera en tallo principal y ramas, área de xilema activo, consumo de agua, tasas de crecimiento, características arquitecturales, modo de mortalidad de los árboles adultos, eficiencia de transporte de agua, vulnerabilidad a la cavitación y propiedades biomecánicas. La densidad de madera estuvo fuertemente relacionada con las tasas de crecimiento (una menor densidad, y por lo tanto, un menor costo de construcción por unidad de volumen del xilema estuvo asociado a una mayor tasa de crecimiento, tal como lo sugieren modelos derivados de teorías fractales), las propiedades biomecánicas y en menor medida con el modo de mortalidad de los árboles. El modo de mortalidad en los árboles estuvo relacionado con la resistencia a la rotura y la dureza y con la posición en el dosel que ocupaban los árboles. Esto último se debe a la combinación de elevadas precipitaciones y vientos fuertes en el sitio de estudio en donde el grado de protección al viento de un árbol por sus vecinos tiene gran importancia en la protección de los árboles a condiciones ambientales extremas. La densidad de madera estuvo relacionada con la eficiencia de transporte de agua en las especies nativas, pero no se relacionó con la vulnerabilidad a la

cavitación. Las especies cultivadas fueron menos eficientes en el transporte de agua, pero menos vulnerables a la cavitación comparadas con las especies nativas. Esto es consistente con la baja eficiencia en el transporte de agua de las gimnospermas y sus pequeños márgenes de seguridad. El consumo de agua no estuvo relacionado con la densidad de madera a nivel individuo, pero sí con el tamaño de los árboles (DAP) cuando se incluyeron a todas las especies en los análisis de relaciones funcionales. A nivel de ecosistema, la evapotranspiración en las plantaciones forestales estudiadas fue similar a la del bosque nativo.

**Palabras clave:** *bosque atlántico, bosque subtropical, tasa de crecimiento, mortalidad en árboles, módulo de rotura, módulo de elasticidad, eficiencia de transporte de agua, consumo de agua, resistencia al estrés hídrico, vulnerabilidad a la cavitación.*

# ***Ecophysiological and biomechanical properties of native and cultivated tree species in the province of Misiones***

## ***Summary***

The overall objective of this study was to analyze biomechanical and ecophysiological properties of 10 native species of subtropical forests and five cultivated species in forest plantations with the aim of understanding important aspects of the structure, function and dynamics of subtropical native forests and plantations in the Province of Misiones. A general hypothesis of this study is: wood density is functionally related to physiological and ecological aspects of tree species such as growth rates, mechanical stability, mortality rates, and efficiency and safety in the water transport system of trees. The specific objectives were: 1. To establish the relationship between wood density and growth rates, analyze the relationship between density and other biomechanical properties of wood (resistance to deformation, rupture, penetration) and establish the relationship between biomechanical properties, growth rates and mode of death (uprooted, broken, dead standing, others) 2. Determine if the density of wood is a good predictor of the water transport efficiency and vulnerability to cavitation, and establish whether there is trade offs between water transport efficiency and vulnerability to cavitation, ie if transport system properties that confer reduced vulnerability to xylem results in a lower capacity to transport water from the soil to the leaves; 3. Quantify the daily water consumption and its seasonal variation, and analyze the relationship between water consumption, wood density, growth rates and climate at different spatial and

temporal scales from individual to ecosystem. Wood density of the main stem and branches, area of active xylem, water consumption, growth rates, architectural characteristics, death of adult trees, water transport efficiency, vulnerability to cavitation and biomechanical properties were studied. The wood density was strongly correlated with growth rates (lower density, and therefore, lower construction cost per unit volume of xylem was associated with high growth rates), biomechanical properties and modes of tree mortality. Tree mortality was related to the breaking strength and hardness, and the position occupied by the trees in the canopy. This was the results of high rainfall and high winds and thus the degree of wind protection from a tree by its neighbors is important. The wood density was related to the water transport efficiency in the native species, but was not associated with the vulnerability to cavitation. Cultivated species were less efficient in water transport, but more resistant to water stress compared to native species. Water consumption was not related to wood density at individual level, but it was functionally related to tree size (DBH) when all species were included in the analysis. At the ecosystem level, water consumption in forest plantations was similar to that of the native forests.

**Keywords:** Atlantic forest, subtropical forest, growth rate, tree mortality, modulus of rupture, modulus of elasticity, water transport efficiency, water consumption, resistance to water stress, vulnerability to cavitation.

# Agradecimientos

Son muchas las personas por las que siento gratitud en este momento y que colaboraron para que esta tesis se pueda realizar. Agradezco;

A mi director, Guillermo Goldstein, por haber confiado en mí para realizar esta tesis, darme la oportunidad de iniciarme en el complejo y fascinante mundo de la investigación, y por estar presente y acompañarme en momentos claves del doctorado. A mi codirectora Paula Campanello, por acompañarme y apoyarme en este proceso en Iguazú, en donde tengo el lugar de trabajo y realicé el trabajo de campo de esta tesis, y por aportar con su conocimiento y experiencia en el área de estudio al diseño de la metodología, el análisis de datos y el escrito final. A mi consejera de estudios Irina Izaguirre, por sus consejos. A los Jurados Sara Maldonado, Juan Goya y Tomas Schlitchter por haber aceptado revisar y corregir esta tesis. A CONICET, por otorgarme las becas de posgrado que me permitieron doctorarme. Al Aglomerado Productivo Forestal y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, por haber financiado este proyecto de investigación. A las empresas forestales PINDÓ S.A y LIPSIA S.A., por permitirme realizar el trabajo de investigación dentro de sus plantaciones con total libertad y predisposición. A la Delegación Técnica NEA de Parques Nacionales, por permitirme realizar el trabajo de investigación dentro del Parque Nacional Iguazú. A los trabajadores del CIES, principalmente a Fabián Gatti, por su genialidad y locura y por, junto a Justo Herrera enseñarme a reconocer especies. A mosquito, por ser cómo es, una



buena persona. A Juan Garibaldi, con quién comencé el trabajo de campo, por enseñarme con su experiencia. A los compañeros del Laboratorio de Ecología Funcional (FCEN-UBA) y del Laboratorio de Ecología Forestal y Ecofisiología, a Mariana Villagra por todo su apoyo y acompañamiento en la etapa final de la tesis, por corregir los capítulos y por escucharme pacientemente, a Oscar Lezcano –pilar fundamental- por su bondad, compromiso con el trabajo, empatía y por confiar en mí y acompañarme siempre ante cualquier circunstancia, a Carolina Trentini y Laureano Oliva Carrasco, por la buena onda, los consejos y los buenos tiempos vividos, a Débora Di Francescantonio, por compartir datos que se complementan con la información generada en esta tesis, a Lía Monttí, por su empatía y buena energía desde el minuto cero, a Analía Bardelás por su apoyo incondicional, a Piedad Cristiano y Nora Madanes por su apoyo en el análisis de datos y la revisión final de los capítulos, a Adela y Ana Eleuterio por la buena onda y a Marcelo Kostlin, porque en los buenos tiempos su compromiso fue total. A Sandra Bucci, Fabián Schloz y Patricia Iogna, por enseñarme a armar los sensores, enseñarme e instalar el sistema de medición de flujo en el campo la primera vez y por atender todas las consultas técnicas y conceptuales posteriores. A todos los miembros del IBS nodo Iguazú y del CEIBA, desde Mario Di Bitetti, su director, hasta el último voluntario, por los momentos vividos, los consejos, por todo lo que pude aprender de cada uno y de sus interesantes trabajos de investigación, especialmente con los que compartimos el día a día. Ya nos estamos haciendo muchos para nombrar a cada uno y no quiero dejar de nombrar a ninguno, así que confío en que se sientan identificados.

A la Facultad de Ciencias Forestales de la UNaM, por permitirme realizar los ensayos de propiedades biomecánicas en el Laboratorio de Tecnología de la Madera, la identificación de especies en el Laboratorio de Dendrología y por el préstamo de equipos para el trabajo de campo. A su Decana, Alicia Bohren, por la buena energía y predisposición para ayudarme a determinar las muestras de madera, por su interés en mi trabajo, las charlas compartidas y su ayuda desinteresada. A LuisGrance y Angelica, por colaborar en la determinación de especies. A Teresa Suirez, por estar presente en toda la etapa de los ensayos biomecánicos, por transmitirme sus conocimientos con simpleza y humildad. A Eyi y Mariano en las largas horas pasadas en el laboratorio, por su asistencia técnica. A Alejandro Friedl, por haber atendido con buen humor y voluntad, cada uno de mis requerimientos. Al resto de los profesores, todos me hicieron sentir como en mi casa. A los miembros Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA, especialmente a Mabel y Graciela, que siempre me trataron muy amablemente. A la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de La Plata, a los profesores Gabriel Keil, Stella Rivera, Corina Graciano, Juan Manuel Cellinique atendieron mis consultas con interés, me contactaron con otros investigadores y me dieron sus valiosos puntos de vista. A Malena Srur y el equipo de trabajo que realizó el mapeo de ambientes del PNI, por brindarme datos de la estructura del bosque, que pude contrastar con los propios. Al gendarme que me secuestró las ramas en la Ruta 12, porque me atrasó dos o tres meses el trabajo, pero me dejó una buena anécdota y alguna reflexión sobre mi comportamiento y la coordinación entre organismos.

A los compañeros forestales biólogos y agrónomos que me dieron sus puntos de vista en charlas informales, especialmente a Laura Faustino, Diego Ramilo, Marina Stocco, Elena Gangenova, Violeta Furlan, Lucía Cariola y Paula Tujague. A mi gran amiga Mariela Amaya, por bancarme incondicionalmente, en toda la etapa final de esta tesis. A mis amigas platenses, Florencia Balasini, Tere, Trini, Vanesa Buldain, Marina Stocco, Gime, Clau Trabe y a todos los amigos y compañeros. A mis viejos, por su apoyo incondicional, por ser buenos padres, por su crianza, por su ejemplo. A mi hermana, y mis hermosos sobrinos. Al resto de mi familia, abuela, Rodo, tí@s, prim@s y a cada persona y circunstancia de la vida que me hizo feliz, reír o crecer.

***A mis viejos***

*Que me apoyaron siempre*

***Al pueblo argentino***

*Que pagando sus impuestos financió toda mi educación,*

*desde el jardín de infantes hasta hoy*

# Tabla de contenidos

<b>Capítulo 1: Introducción general</b> .....	1
1.1 Presiones selectivas y respuestas adaptativas en especies de bosques con alta diversidad y plantaciones forestales.....	2
1.2 Características del área de estudio.....	8
1.2.1 Bosque nativo.....	8
1.2.2 Plantaciones forestales.....	10
1.3 Justificación del problema.....	11
1.4 Objetivos del estudio y estructura de la tesis.....	12
1.5 Referencias bibliográficas.....	15
<b>Capítulo 2: Impacto de las propiedades biomecánicas y las características arquitecturales sobre la mortalidad y el crecimiento de árboles del Bosque Atlántico semidecíduo</b> .....	19
2.1 Introducción.....	20
2.1.1 Densidad de madera, tasas de crecimiento, características arquitecturales y mortalidad en árboles adultos.....	20
2.1.2 Propiedades biomecánicas y su importancia en ecología forestal.....	21
2.1.3 Densidad de madera, propiedades biomecánicas y modos de mortalidad.....	24
2.2 Objetivos e hipótesis.....	26
2.2.1 Objetivos específicos.....	26
2.2.2 Hipótesis y predicciones asociadas.....	27
2.3 Materiales y Métodos.....	28
2.3.1 Diseño experimental.....	28
2.3.1.1 Sitio de estudio, selección de especies e individuos.....	28
2.3.1.2 Densidad de madera del tallo principal.....	32
2.3.1.3 Registro de crecimiento y características arquitecturales.....	33
2.3.1.4 Propiedades biomecánicas.....	36

<i>Ensayo de flexión estática</i> .....	37
<i>Ensayo de flexión dinámica</i> .....	38
<i>Ensayo de dureza Yanka</i> .....	39
2.3.1.5 <i>Mortalidad</i> .....	39
2.3.2 <i>Análisis de datos</i> .....	42
2.4 <i>Resultados</i> .....	44
2.4.1 <i>Densidad de madera, tasas de crecimiento y características arquitecturales</i> .....	44
2.4.2 <i>Propiedades biomecánicas</i> .....	46
2.4.3 <i>Mortalidad</i> .....	48
2.5 <i>Discusión</i> .....	65
2.5.1 <i>Densidad de madera, tasas de crecimiento y características arquitecturales</i> .....	65
2.5.2 <i>Propiedades biomecánicas</i> .....	69
2.5.3 <i>Mortalidad</i> .....	72
2.6 <i>Conclusiones</i> .....	77
2.7 <i>Referencias bibliográficas</i> .....	80
<b>Capítulo 3: <i>Arquitectura hidráulica, tasa de crecimiento y atributos morfofuncionales en especies nativas y cultivadas en la provincia de Misiones</i></b> .....	<b>86</b>
3.1 <i>Introducción</i> .....	87
3.1.1 <i>Densidad de madera, características arquitecturales y tasas de crecimiento en especies nativas y cultivadas</i> .....	87
3.1.2 <i>Arquitectura hidráulica en especies nativas y cultivadas, angiospermas y gimnospermas</i> .....	89
3.2 <i>Objetivos</i> .....	93
3.2.1 <i>Objetivos específicos</i> .....	94
3.2.2 <i>Hipótesis y predicciones asociadas</i> .....	94
3.3 <i>Materiales y métodos</i> .....	96
3.3.1 <i>Diseño experimental</i> .....	96

3.3.1.1 Sitio de estudio, selección de especies e individuos.....	96
Especies nativas.....	96
Sitios de estudio especies cultivadas.....	98
3.3.1.2 Densidad de madera tallo principal.....	99
3.3.1.3 Registro de crecimiento y características arquitecturales.....	99
3.3.1.4 Conductividad hidráulica y área foliar específica.....	102
3.3.1.5 Densidad de la madera en ramas terminales.....	105
3.3.2 Análisis estadísticos.....	105
3.4 Resultados.....	106
3.4.1 Densidad de madera, características arquitecturales y tasas de crecimiento en especies nativas y cultivadas.....	106
3.4.2 Arquitectura hidráulica y área foliar específica.....	108
3.5 Discusión.....	123
3.5.1 Densidad de madera, características arquitecturales y tasas de crecimiento en especies nativas y cultivadas.....	123
3.5.2 Arquitectura hidráulica en especies nativas y cultivadas, angiospermas y gimnospermas.....	126
3.6 Conclusiones.....	132
3.7 Referencias bibliográficas.....	135
<b>Capítulo 4: Consumo de agua en bosques subtropicales semidecíduos y en plantaciones forestales: un enfoque a dos escalas.....</b>	<b>144</b>
4.1 Introducción.....	145
4.2 Objetivos e hipótesis.....	148
4.2.1 Objetivos específicos.....	148
4.2.2 Hipótesis y predicciones asociadas.....	149
4.3 Materiales y métodos.....	150
4.3.1 Diseño experimental.....	150

4.3.1.1 Sitio de estudio, selección de especies e individuos, densidad de madera, tasas de crecimiento y características arquitecturales de los árboles.....	150
<i>Sitios de estudio.....</i>	<i>151</i>
4.3.1.2 Densidad de madera del tallo principal, registro de crecimiento y características arquitecturales.....	153
4.3.1.3 Área de xilema activo.....	154
4.3.1.4 Flujo de agua a nivel individuo.....	156
4.3.1.5 Evapotranspiración a nivel de ecosistema.....	159
<i>Plantaciones.....</i>	<i>159</i>
<i>Bosque nativo.....</i>	<i>160</i>
4.3.1.6 Variables climáticas.....	162
4.3.2 Análisis de datos.....	162
4.4 Resultados.....	163
4.4.1 Área de xilema activo, DAP y flujo.....	163
4.4.2 Consumo de agua y variables climáticas.....	165
4.4.3 Relación entre Flujo, DAP, posición en el dosel y carga de lianas.....	168
4.4.4 Evapotranspiración a nivel de ecosistema.....	169
4.4.5 Consumo de agua en relación con densidad de madera, tasas de crecimiento, arquitectura de los árboles y fenología foliar.....	170
4.5 Discusión.....	200
4.5.1 Área de xilema activo, DAP y flujo diario.....	200
4.5.2 Consumo de agua y variables climáticas.....	202
4.5.3 Consumo de agua a nivel individuo.....	206
4.5.4 Evapotranspiración a nivel de ecosistema.....	208
4.5.5 Consumo de agua en relación con densidad de madera, tasas de crecimiento, arquitectura de los árboles y fenología foliar.....	209
4.6 Conclusiones.....	211
4.7 Referencias bibliográficas.....	214



<b>Capítulo 5: Conclusiones generales...</b>	<b>219</b>
<b>ANEXO I: Fotografías.....</b>	<b>227</b>
<b>ANEXO II: Material complementario capítulo 2.....</b>	<b>232</b>
<b>ANEXO III: Material complementario capítulo 4.....</b>	<b>234</b>

## **Lista de tablas**

<b>Tabla 2.1.</b> Lista de especies, nombre común más utilizado, familia, abreviatura, utilizada en los gráficos y fenología foliar.....	29
<b>Tabla 2.2.</b> Valores promedio por especie ( $\pm$ ES) de densidad de madera; tasa de crecimiento y tasa de crecimiento relativo.....	51
<b>Tabla 2.3.</b> Valores promedio por especie de DAP, altura total, altura de inicio de copa, relación de copa viva, el volumen sólido de copa, el volumen del tallo principal, la relación $H DAP^{-1}$ , y la clasificación de cada especie según el índice de estabilidad del fuste.....	52
<b>Tabla 2.4.</b> Modelo propuesto en una regresión lineal múltiple por el método de pasos sucesivos para tasa de crecimiento anual.....	53
<b>Tabla 2.5.</b> Valores promedio por especie ( $\pm$ ES) de densidad seca y saturada de ramas, módulo de ruptura, módulo de elasticidad, resiliencia total, y dureza con corteza y sin corteza.....	53
<b>Tabla 2.6.</b> Modelo propuesto en una regresión lineal múltiple por el método de pasos sucesivos para MOR, MOE y RT.....	54
<b>Tabla 2.7.</b> Número de individuos muertos de las 10 especies estudiadas hallados en el relevamiento de modo de mortalidad.....	55
<b>Tabla 3.1.</b> Lista de especies, nombre común más utilizado, familia, abreviatura, utilizada en los gráficos y fenología foliar.....	98
<b>Tabla 3.2.</b> Características de las plantaciones usadas como sitio de muestreo.....	99
<b>Tabla 3.3.</b> Valores promedio por especie ( $\pm$ ES) de densidad de madera; tasa de crecimiento y tasa de crecimiento relativo.....	110

<b>Tabla 3.4.</b> Valores promedio por especie (+EE) de las 15 especies estudiadas, DAP, altura total, altura de inicio de copa, relación de copa viva, volumen sólido de copa, volumen del tallo principal, relación $H DAP^{-1}$ y la clasificación de cada especie según el índice de estabilidad del fuste.....	111
<b>Tabla 3.5.</b> Densidad de madera de ramas terminales, P50, Ks, Kl, AF:AX y AFE de las 15 especies estudiadas.....	112
<b>Tabla 3.6.</b> Análisis de correlación de Pearson para especies nativas y cultivadas entre: altura total del árbol, relación de copa viva, volumen sólido de copa, relación $H DAP^{-1}$ , CPI, Ks, Kl, AF:AX, AFE, P50, tasa de crecimiento relativo y densidad de madera.....	113
<b>Tabla 4.1.</b> Lista de especies estudiadas, nombre común más utilizado, familia, abreviatura utilizada en los gráficos de este capítulo y fenología foliar.....	152
<b>Tabla 4.2.</b> Características de las plantaciones usadas como sitios de muestreo.....	153
<b>Tabla 4.3.</b> Valores promedio por especie ( $\pm ES$ ) de densidad de madera; tasa de crecimiento y tasa de crecimiento relativo.....	172
<b>Tabla 4.4.</b> Valores promedio por especie (+EE) de las 15 especies estudiadas. DAP, altura total, altura de inicio de copa, relación de copa viva, volumen sólido de copa, volumen del tallo principal, relación entre $H DAP^{-1}$ y la clasificación de cada especie según el índice de estabilidad del fuste.....	173
<b>Tabla 4.5.</b> Consumo de agua y evapotranspiración en plantaciones forestales.....	174
<b>Tabla 4.6</b> Consumo de agua y evapotranspiración en bosque nativo.....	175
<b>Tabla 4.7.</b> Modelo propuesto en una regresión lineal múltiple por el método de pasos sucesivos para Flujo diario.....	176

## **Lista de figuras**

- Figura 1.1.** Efectos de los rasgos arquitecturales y del xilema en las propiedades hidráulicas y mecánicas, y sus efectos en el rendimiento hidráulico y mecánico de una unidad de la planta.....4
- Figura 1.2.** La densidad y el volumen vacío afectan las propiedades principalmente a través de su correlación con los rasgos .....5
- Figura 1.3.** El papel de la madera en las funciones ecológicas importantes de plantas (capacidad competitiva, la resistencia al estrés y perturbación).....7
- Figura 1.4.** Distribución original y actual del Bosque Atlántico.....10
- Figura 2.1.** Abundancia relativa de las especies estudiadas en el sitio de muestreo para individuos > 10 cm de DAP.....30
- Figura 2.2.** Distribución de frecuencias de velocidades de viento ( $Km^*h^{-1}$ ) expresada en porcentaje.....32
- Figura 2.3.** Distribución de frecuencias expresada en porcentaje para cada especie de: posición que ocupan los individuos en el dosel; porcentaje de la copa colonizado por lianas e CPI.....56
- Figura 2.4.** Relación entre tasa de crecimiento y densidad de madera del tallo principal para las especies estudiadas.....57
- Figura 2.5.** Relación entre densidad de madera de ramas entre 2 y 8 cm de diámetro; y densidad de madera del tallo principal para las especies estudiadas.....58
- Figura 2.6.** Relación entre: MOR; MOE; RT y densidad de madera en seco y saturada...59
- Figura 2.7.** Relación entre: dureza con corteza incluida; dureza sin corteza y densidad en seco y saturada.....60
- Figura 2.8.** Relación entre MOE y MOR.....61

<b>Figura 2.9.</b> <i>Porcentaje de árboles muertos hallados en el sitio de estudio de las especies de baja densidad de madera y las de alta densidad.....</i>	<i>62</i>
<b>Figura 2.10.</b> <i>Distribución de frecuencias del modo de mortalidad por especie expresado en porcentaje.....</i>	<i>62</i>
<b>Figura 2.11.</b> <i>Distribución de frecuencias del modo de mortalidad según; posición en el dosel, número de árboles a un radio de 10 m alrededor de la base del árbol muerto y clase diamétrica.....</i>	<i>63</i>
<b>Figura 3.1.</b> <i>Distribución de frecuencias expresada en porcentaje para especies nativas y cultivadas del CPI.....</i>	<i>114</i>
<b>Figura 3.2.</b> <i>Relación entre altura total del árbol y DAP para especies cultivadas y nativas.....</i>	<i>115</i>
<b>Figura 3.3.</b> <i>Relación entre DAP y volumen sólido de copa para especies nativas y cultivadas.....</i>	<i>116</i>
<b>Figura 3.4.</b> <i>Relación entre tasa de crecimiento relativo y densidad de madera del tallo principal para las especies estudiadas.....</i>	<i>117</i>
<b>Figura 3.5.</b> <i>Relación entre <math>K_s</math> y; densidad de la madera del tallo principal en las especies nativas y cultivadas estudiadas.....</i>	<i>118</i>
<b>Figura 3.6.</b> <i>Curvas de vulnerabilidad a la cavitación de ramas terminales de árboles adultos en las especies nativas.....</i>	<i>119</i>
<b>Figura 3.7.</b> <i>Curvas de vulnerabilidad a la cavitación en ramas terminales de árboles adultos en las especies cultivadas estudiadas.....</i>	<i>120</i>
<b>Figura 3.8.</b> <i>P50 en función de la densidad de madera y la tasa de crecimiento relativo en especies nativas y cultivadas.....</i>	<i>121</i>
<b>Figura 3.9.</b> <i>Relación entre AFE y; P50 y la tasa de crecimiento relativo de las especies nativas y cultivadas.....</i>	<i>122</i>

<b>Figura 4.1.</b> Relación entre DAP y; a) AX por grupo de especies, b) AX : AT por grupo y c) flujo diario por grupo.....	177-178
<b>Figura 4.2.</b> Relación entre el AX y el flujo de agua diario para todas las especies estudiadas (inclusive lianas y palmitos).....	179
<b>Figura 4.3.</b> Relación entre flujo diario y el déficit de saturación de aire máximo diario (DSA máximo diario) en especies cultivadas, <u>P. taeda</u> y <u>E. grandis</u> .....	180
<b>Figura 4.4.</b> Relación entre el flujo diario y el DSA máximo diario en especies nativas, <u>Q. dyospyrifolia</u> , <u>C. fissilis</u> y <u>B riedelianum</u> .....	181
<b>Figura 4.5.</b> Relación entre el flujo diario y el DSA máximo diario en: <u>E. Edulis</u> y especies de lianas: <u>P. aculeata</u> y <u>Amphilophium. sp</u> .....	182
<b>Figura 4.6.</b> Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 6 individuos de <u>P.taeda</u> , en 4 fechas distintas.....	183
<b>Figura 4.7.</b> Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 6 individuos de <u>E. grandis</u> en 4 fechas distintas.....	184
<b>Figura 4.8.</b> Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 2 individuos de <u>Q. diospyrifolia</u> .....	185-186
<b>Figura 4.9.</b> Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 3 individuos de <u>C. fissilis</u> .....	187-188
<b>Figura 4.10.</b> Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 3 individuos de <u>B. riedelianum</u> .....	189-190
<b>Figura 4.11.</b> Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 3 individuos de <u>E. edulis</u> .....	191-192
<b>Figura 4.12.</b> Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 1 individuo de <u>P. aculeata</u> y de un individuo de <u>Amphilophiumsp</u> .....	193-194

<b>Figura 4.13.</b> <i>Relación entre el promedio mensual del flujo diario y; T media y T máxima mensual.....</i>	<i>195</i>
<b>Figura 4.14.</b> <i>Relación entre el promedio mensual del flujo diario y las precipitaciones mensuales acumuladas.....</i>	<i>196</i>
<b>Figura 4.15.</b> <i>Relación entre el promedio mensual del flujo de agua diario y RG.....</i>	<i>197</i>
<b>Figura 4.16.</b> <i>Relación entre el flujo diario y la densidad de madera.....</i>	<i>198</i>
<b>Figura 4.17.</b> <i>Relación entre el flujo diario: AB y la densidad de madera.....</i>	<i>199</i>

# **Capítulo 1**

## **Introducción general**

*“Tengo tiempo para saber  
si lo que sueño concluye en algo”  
L. A. Spinetta*



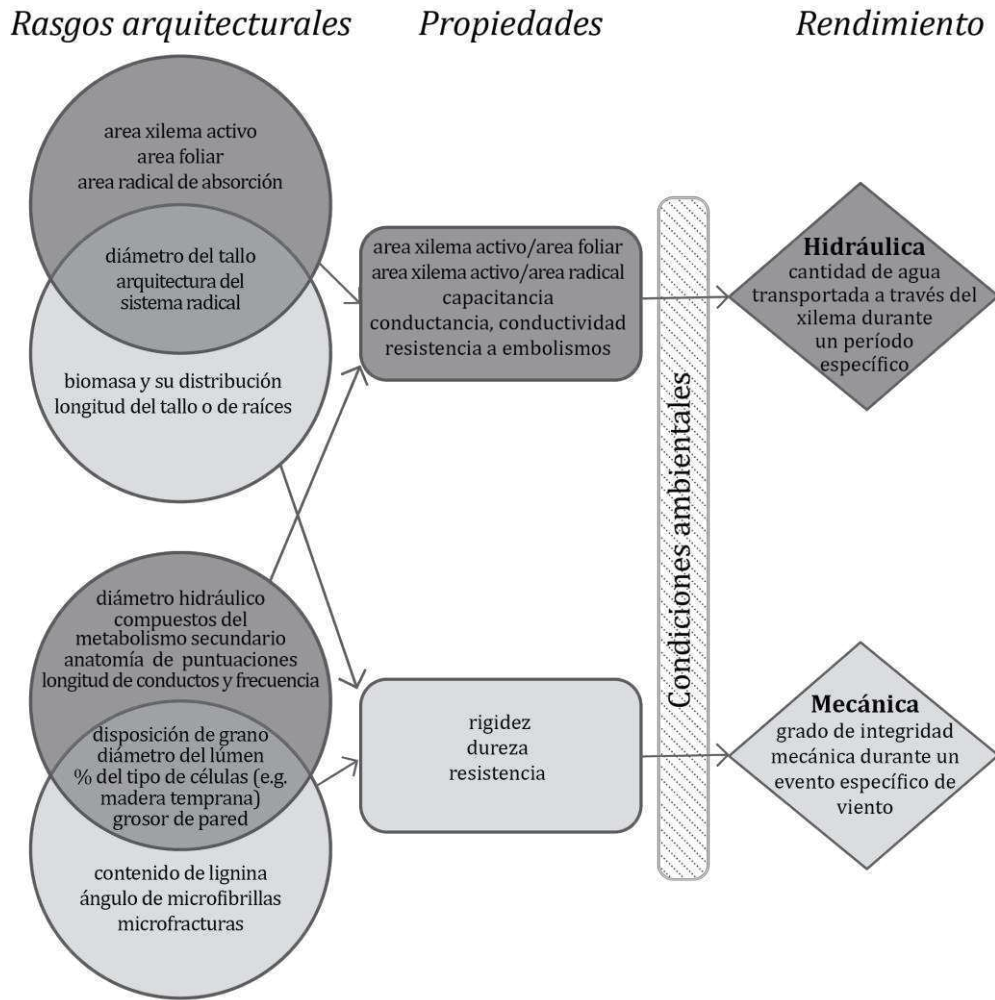
## **1.1 Presiones selectivas y respuestas adaptativas en especies de bosques con alta diversidad y en plantaciones forestales**

Los bosques tropicales y subtropicales están compuestos de un gran número de especies arbóreas, las cuales difieren en atributos estructurales y funcionales tales como las tasas de crecimiento, la densidad de madera y los niveles de tolerancia a la radiación solar. Estos sistemas requieren de un abordaje que tenga en cuenta esta complejidad para comprender cuales son las presiones selectivas que genera la alta diversidad funcional. De acuerdo a Lachenbruch & McCulloh (2014), la selección natural actúa sobre atributos y propiedades relacionados con el funcionamiento de las plantas como la cantidad de agua transportada por el tallo en un período determinado, o la integridad mecánica luego de un evento de estrés (Figura 1). La estructura y funcionamiento de los ecosistemas forestales son susceptibles de ser modificados por eventos ambientales extremos, por lo que es importante entender cómo las variaciones en los rasgos o atributos y propiedades emergentes afectan el funcionamiento mecánico e hidráulico de los árboles en situaciones de estrés. En el diagrama funcional de la Figura 1, las condiciones ambientales operan como filtro de los rasgos y propiedades de los árboles, que tendrían un valor adaptativo para las características hidráulicas y mecánicas de los mismos (propiedades que son seleccionadas y que les confieren a los individuos un funcionamiento eficiente, tasas de

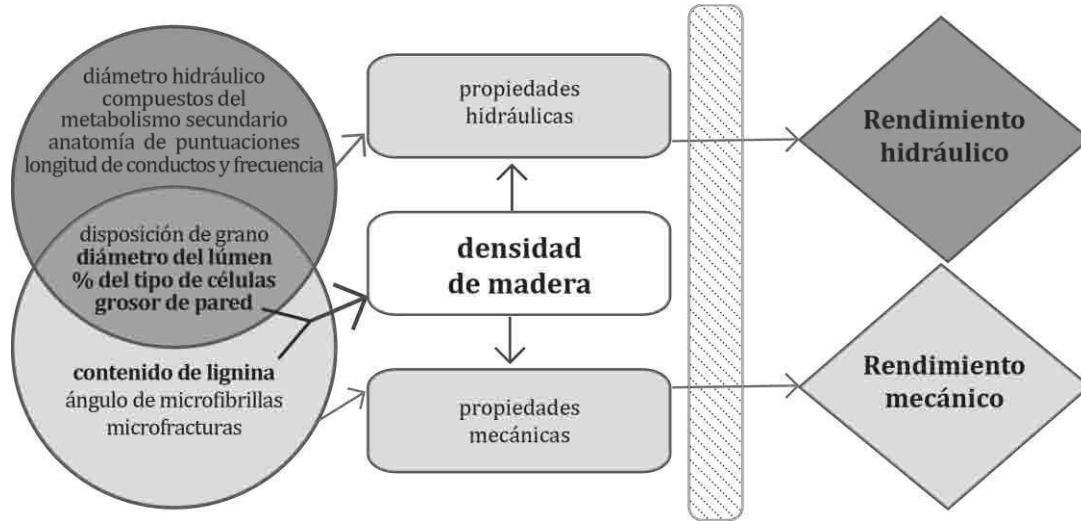
crecimiento y esfuerzos reproductivos altos y por lo tanto una alta adaptabilidad o *fitness*).

El xilema es un tejido fundamental en las plantas leñosas y en los árboles en particular, ya que realiza múltiples funciones como ser el sostén mecánico de la copa de los árboles y el almacenamiento y transporte de agua desde la raíz al resto de la planta. En este contexto, la densidad de la madera puede ser considerada como un rasgo funcional muy importante en ecología y fisiología forestal (Poorter et al., 2008; Chave et al., 2009; Wright et al., 2010; Lachenbruch & McCulloh, 2014). La densidad de madera puede tener efectos directos sobre la función hidráulica o mecánica, dado que existen relaciones funcionales que muestran que algunos de los rasgos que modifican la densidad de madera también afectan a las propiedades hidráulicas y / o mecánicas (Figura 2).

La densidad de madera está negativamente correlacionada con las tasas de crecimiento; de manera tal que cuando la densidad de madera aumenta, disminuye el crecimiento (Muller-Landau, 2004; Poorter et al., 2008; Chave et al., 2009). Con respecto a las propiedades mecánicas, la densidad de madera tiene una relación positiva con la resistencia a la rotura, la rigidez, la resistencia ante impactos dinámicos y la resistencia a la penetración (Cannel & Morgan, 1987; Asner & Goldstein, 1997; van Gelder et al., 2006; Niklas & Spatz, 2010). Además se correlaciona con las tasas y modos de mortalidad (Putz et al., 1983; King et al., 2006; Chao et al., 2008; Poorter et al., 2008).



**Figura 1.** Efectos de los rasgos arquitecturales y del xilema en las propiedades hidrúlicas y mecánicas, y sus efectos en el rendimiento hidrúlico y mecánico de una unidad de la planta (célula, tejido u órgano / toda la planta) que se enfrentan a un conjunto dado de condiciones ambientales). Se pueden producir cambios compensatorios entre las medidas de manera que no haya cambios en una propiedad y cambios compensatorios entre propiedades y por lo tanto pueden resultar en el mismo nivel de rendimiento. Los círculos muestran ejemplos de medidas que influyen sobre rasgos hidrúlicos (gris oscuro) y mecánicos (gris claro), propiedades y rendimiento. Las flechas indican la dirección del efecto de los respectivos atributos. Adaptado de Lachenbruch & McCulloh, 2014.



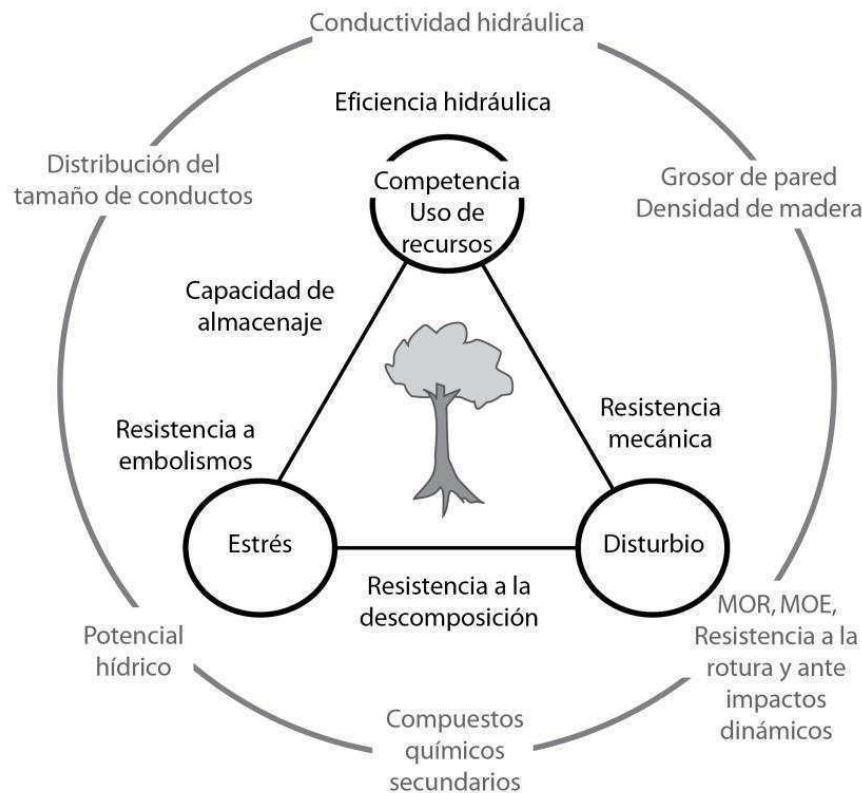
### *Rasgos xilemáticos*

**Figura 2.** Los atributos que afectan a la arquitectura hidráulica se muestran en círculo gris oscuro y aquellos que afectan a la mecánica se muestran en círculo gris claro. Rasgos que contribuyen a la densidad de xilema y están indicados por flechas negras entre los rasgos y la densidad de madera. A su vez la densidad de madera afecta las propiedades mecánicas e hidráulicas de las planta leñosas las cuales tienen un impacto substancial sobre el rendimiento hidráulico y mecánico. Adaptado de Lachenbruch & McCulloh (2014).

densidad de la madera se relaciona positivamente con la resistencia a la formación de embolismos causados por déficit hídricos (Hacke et al., 2001; Pratt et al., 2007). Por último, la densidad y el color de la madera se relacionan con los mecanismos de defensa de los árboles (Chave et al., 2009). En su trabajo, Chave et al. (2009) presentan a la

densidad de madera como un rasgo importante dentro de un conjunto de características como la resistencia a la rotura de la madera, la conductividad hidráulica, y el potencial hídrico, entre otras. Además, señalan la existencia de una relación de compromiso (i) entre la resistencia a la cavitación y la eficiencia en el transporte de agua, y (ii) entre la eficiencia en el transporte de agua y la resistencia mecánica pero (iii) una relación positiva entre la resistencia a la cavitación y los daños mecánicos. Por último, Chave et al. (2009) resaltan que deben tenerse en cuenta otras propiedades de la madera (por ejemplo, el almacenamiento de agua y carbono y propiedades de defensa) para comprender la economía de la estructura y la función del tallo tal como está indicado en el diagrama de flujo de la Figura 3.

Los bosques nativos subtropicales que se estudian en esta tesis son de alta diversidad y las presiones de selección que actúan sobre cada una de las especies determinan los mecanismos de regulación de su estructura y funcionamiento y son el resultado de la alta complejidad de estos ecosistemas. En el caso de las plantaciones forestales, por otro lado, las especies utilizadas son el resultado de varios procesos de selección artificial de especies nativas en su lugar de origen para conseguir altos rendimientos y maderas con ciertas propiedades para la industria maderable o pasta de papel. Se espera que estas especies tengan altas tasas de crecimiento y que la asignación de recursos se realice principalmente para la producción de madera en el tallo principal, por lo cual algunas propiedades de estas especies se van a ajustar a la misma relación



**Figura 3.** El rol de la madera en las funciones ecológicas importantes de las plantas (capacidad competitiva, resistencia al estrés y perturbación). Las propiedades de la madera se muestran alrededor del triángulo: transporte y almacenamiento de agua, propiedades mecánicas y propiedades de defensa (resistencia a la descomposición y cavitación). El círculo exterior relaciona los principales rasgos de la madera asociados con dichas propiedades. Adaptado de Chave et al. (2009). MOR: módulo de rotura, MOE: módulo de elasticidad.

funcional que especies nativas sin mejoramiento pero otras propiedades no podrían ser descritas por el mismo algoritmo matemático.

## **1.2 Características del área de estudio**

### **1.2.1 Bosque nativo**

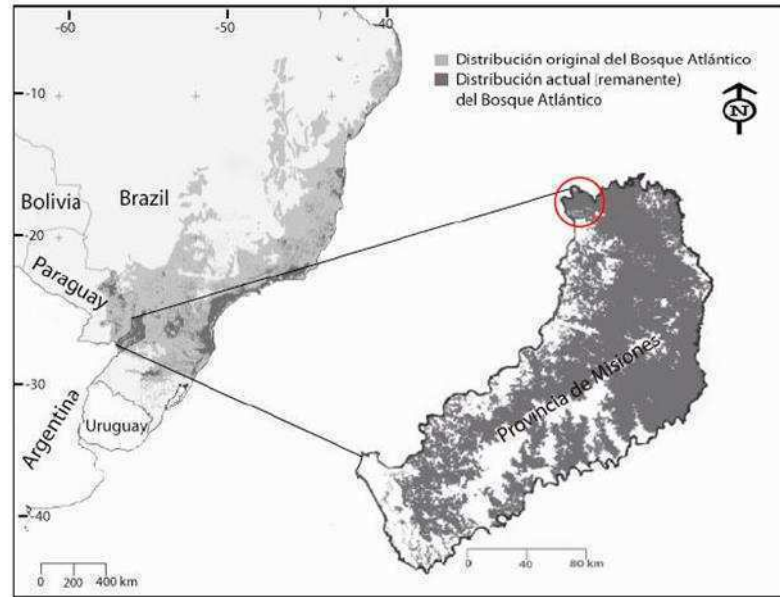
Luego de la Amazonia, el Bosque Atlántico (BA) es el área boscosa con mayor superficie original de Sudamérica (Galindo-Leal & Gusmão Câmara, 2003). El BA presenta una extensión de 1.3 millones de km<sup>2</sup> que se distribuyen a lo largo de 3300 km abarcando la costa Atlántica de Brasil, sudeste de Paraguay y noreste de Argentina (Figura 4). Más del 93% de la cobertura original del BA ha sido afectada desde principios del siglo XVI con la colonización europea, debido a la sobreexplotación maderera y la expansión de la agricultura (Galindo-Leal & Gusmão Câmara, 2003; Campanello et al., 2009). Este ecosistema ha sido catalogado mundialmente como un área prioritaria para la conservación por su alta diversidad biológica y numerosas especies endémicas (Myers et al., 2000; Di Bitetti et al., 2003). El BA es altamente heterogéneo en cuanto a climas, tipos de suelo y geomorfología debido a su gran extensión latitudinal (desde 6° hasta 32° S) y gradiente altitudinal (desde 0 m.s.n.m hasta 2900 m.s.n.m), lo cual ocasiona cambios en la composición florística (Oliveira Filho & Fontes, 2000). A partir de estas diferencias florísticas y ambientales, el BA se ha dividido en 2 grandes sub-unidades: el BA lluvioso localizado a lo largo de la costa de Brasil y el BA semideciduo (BAs) localizado hacia el interior del continente incluyendo la provincia de Misiones (Oliveira Filho & Fontes, 2000).

El BAs incluye el nordeste de Argentina, sudeste de Paraguay y sur de Brasil ocupando originalmente alrededor de 470.200 km<sup>2</sup> (Di Bitetti et al., 2003). Sin embargo, esta sub-unidad ha sido altamente degradada y es en nuestro país donde aún se conserva el 44% de su cobertura original (Figura 4). Dentro de Argentina, esta formación es comúnmente llamada Selva Misionera o Selva Paranaense (Cabrera, 1976). Actualmente en Brasil y Paraguay sólo persiste menos del 7% de la superficie original. La deforestación ha sido más intensa en Brasil, mientras que Paraguay cuenta con una superficie extensa de bosque aunque en los últimos años se ha convertido en el país latinoamericano con mayor tasa de deforestación y fragmentación (Holz & Placci, 2003). El sitio de muestreo de bosque nativo utilizado en este estudio se encuentra dentro del Parque Nacional Iguazú, uno de los remanentes más importantes del BAs. La región recibe una precipitación media anual de 2000 mm, distribuida uniformemente a lo largo del año. La temperatura media anual es de 21°C. Se producen temperaturas de congelación (heladas) dentro de un rango de 2 a 9 días al año durante el invierno, dependiendo de la proximidad a los ríos y la altitud del sitio (Ligier et al., 1990). Los suelos son Ultisoles profundos con alta concentración de Fe, Al y Si (Ligier et al., 1990).

A pesar de no tener estacionalidad en las precipitaciones, el BAs comparte muchas especies comunes con bosques estacionales de América Central y de Sudamérica, por lo que algunos autores clasifican al BAs dentro de los bosques estacionalmente secos tropicales (Pennington et al. 2009, Werneck et al. 2011). El BAs tiene especies arbóreas



siempreverdes, brevideciduas y deciduas; estas últimas representan el 25-50% de las especies de árboles (Leite y Klein 1990).



**Figura 4.** Distribución original y actual del Bosque Atlántico. La distribución del BA en Misiones es indicada en la derecha de la figura. El círculo rojo señala el área de estudio de esta tesis. Montti, 2010.

### 1.2.2 Plantaciones forestales

En la provincia de Misiones, durante las últimas tres décadas la superficie dedicada a la forestación se incrementó de 80.000 a 370.000 ha (Izquierdo et al., 2008), ocupando actualmente un 12% de su superficie. Es la segunda provincia con más superficie de hectáreas plantadas con forestaciones, representando el 31% del total del país.

Actualmente sigue siendo la provincia con mayor producción de madera (MCTeIP, 2013). Las principales especies utilizadas son tres especies de *Pinus* sp., *Eucalyptus grandis* y la especie nativa *Araucaria angustifolia*.

### **1.3 Justificación del problema**

La provincia de Misiones se encuentra dentro del área con alta frecuencia de tornados de Argentina (de Oliveira et al., 2011). En los últimos 10 años se registraron ráfagas de viento de hasta  $88 \text{ km h}^{-1}$  (estación meteorológica Iguazú-Aéreo del Servicio Meteorológico Nacional). Debido a las altas velocidades de viento, los árboles están sometidos frecuentemente a situaciones de estrés mecánico. Hasta el momento, no existen estudios sobre propiedades biomecánicas de la madera y los modos de mortalidad para el BAs.

En cuanto al estrés hídrico, todos los ecosistemas forestales son vulnerables a sufrir disfunciones hidráulicas (Choat et al., 2012). El agua puede ser un recurso limitante en el BAs de Misiones ya que, durante eventos de sequía, se han registrado potenciales hídricos en el suelo de hasta  $-2 \text{ MPa}$  en estos bosques (Campanello et al., 2009). La capacidad de las plantas leñosas de sobrevivir y recuperarse de períodos de sequía sostenida está fuertemente relacionada con su resistencia a la cavitación (Brodrigg & Cochard, 2009). Estudiar la arquitectura hidráulica de árboles adultos de especies nativas y cultivadas con distintas densidades de madera junto con sus características

biomecánicas, puede ayudar a comprender la diversidad de historias de vida en árboles y la respuesta de los árboles a cambios climáticos globales.

La información acerca de los efectos de las plantaciones forestales sobre el ciclo hidrológico constituye un aspecto clave para poder evaluar el impacto de los cambios de uso del suelo y para desarrollar estrategias relacionadas con el manejo sostenible de los recursos hídricos. Los cambios en el uso del suelo, en particular la sustitución de bosques nativos por plantaciones forestales con altas tasas de crecimiento pueden tener un impacto no sólo en el balance hídrico, sino también en el balance de carbono a nivel regional. El impacto que las plantaciones forestales tienen sobre el ciclo hidrológico es un tema sensible y de creciente interés por aspectos relacionados al manejo forestal sustentable.

## ***1.4 Objetivos del estudio y estructura de la tesis***

Los objetivos generales de este estudio fueron:

1. Analizar las relaciones funcionales entre las propiedades biomecánicas de la madera, las características arquitecturales de los árboles, sus tasas de crecimiento y modos de mortalidad en 10 especies arbóreas nativas del BAs.

2. Evaluar la eficiencia en el transporte de agua y la vulnerabilidad a la cavitación de tallos y su relación con la densidad de madera, tasas de crecimiento y características arquitecturales en 10 especies nativas (Angiospermas) y cinco especies cultivadas (Angiospermas y Gimnospermas).

3. Evaluar la relación del consumo de agua (o flujo diario) -a nivel de ecosistema e individuo- con la densidad de madera, las características arquitecturales y variables climáticas para el bosque nativo y plantaciones forestales.

Los resultados de este estudio están presentados en tres capítulos. En el Capítulo 2 se analiza la relación entre la densidad de madera y tasas de crecimiento, propiedades biomecánicas, características arquitecturales y modo de mortalidad en árboles adultos de especies nativas del BAs. En el Capítulo 3 se estudia la relación entre la densidad de madera y las tasas de crecimiento con: la eficiencia de transporte de agua, la vulnerabilidad a la cavitación y las relaciones de compromiso entre estas dos variables para árboles adultos de especies nativas del BAs y de las especies forestales más cultivadas en la provincia de Misiones. Además se analizaron características foliares y de la arquitectura de los árboles de estas especies. En el Capítulo 4 se estimó el consumo de agua a nivel individuo y ecosistema o stand en un bosque nativo bien conservado y en cinco plantaciones forestales de árboles adultos. Se analizó la relación entre el consumo de agua y variables climáticas. También se estudió la relación entre el consumo de agua y la densidad de madera y otras características arquitecturales de los árboles. En algunos

casos pueden existir reiteraciones, principalmente en los materiales y métodos, pero esto  
facilitaría al lector la comprensión del estudio sin tener que recurrir a los capítulos  
anteriores. En el capítulo final (Capítulo 5) se presentan las conclusiones generales del  
trabajo.

## 1.5 Referencias bibliográficas

- Arnold, S.J. (1983). Morphology, fitness, and performance. *American Zoologist* 23: 347–361.
- Asner, G.P. & Goldstein, G. (1997). Correlating stem biomechanical properties of hawaiian canopy trees with hurricane wind damage. *Biotropica* 29(2): 145-150.
- Brodribb, T.J. & Cochard, H. (2009). Hydraulic Failure Defines the Recovery and Point of Death in Water-Stressed Conifers. *Plant Physiology* 149: 575-584.
- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Scholz, F.G., Franco, A.C. & Bustamante, M. (2004). Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891–899.
- Cabrera, A.L. (1976). Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, Tomo II, Fascículo 1, Ed. Acme, Buenos Aires, 85 p.
- Campanello, P. (2004). 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. Tesis Doctoral. UBA.
- Campanello, P.I., Montti, L., Goldstein, G. & Mac Donagh, P. (2009). Reduced impact logging and post- harvesting forest management in the Atlantic Forest: alternative approaches to enhance canopy tree growth and regeneration and to reduce the impact of invasive species. Pp 39-59 En: *Forest Management* (S.P. Grossberg ed.), Nova Science.
- Cannell, M.G.R. & Morgan, J. (1987). Young's modulus of sections of living branches and tree trunks. *Tree Physiology* 3: 355-364.
- Chao, K.J., Phillips, O.L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., & Martínez, R.V. (2008). Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* 96(2): 281–292.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R. Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J. & Zanne, A. E.

- (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491(7426): 752–5.
- de Oliveira, M.M.F., Ebecken, N.F.F. de Oliveira, J.L.F. & Gilleland, E. (2011). Generalized extreme wind speed distributions in South America over the Atlantic Ocean region. *Theoretical and Applied Climatology* 104(3–4): 377–385.
- Di Bitetti, M.S; Placci, G. & Dietz, L.A. (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 Fund.
- Galindo-Leal C. & de Gusmão Câmara, I. (2003) The Atlantic Forest of South America. Center for Applied Biodiversity Science, Island Press, Washington, D.C., U.S.A.
- Hacke, U.W. & Sperry, J.S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4(2): 97-115.
- Holz S.C. & Placci L.G. (2003). Socioeconomic Roots of Biodiversity Loss in Misiones. En: Galindo-Leal y Gusmao Camara (Eds.), *State of Hotspots. The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International. Island Press. Washington D.C. Pp. 207-227.
- Izquierdo, A.E., De Angelo, C.D. & Aide, T.M. (2008). Thirty years of human demography and land-use change in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina: an evaluation of the forest transition model. *Ecology and Society* 13(2): 3.
- King, D.A., Davies, S.J., Tan, S. & Noor, N.S.M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94(3): 670–680.
- Lachenbruch, B. & McCulloh, K.A. (2014). Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytologist* 204(4): 747-764.
- Leite PF, Klein RM (1990) Vegetação. In: IBGE (eds) *Geografia do Brasil: Região Sul*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, pp 113–150.
- Ligier, H.D., Matteio, H.R., Polo, H.L. & Rosso, J.R. (1990). Provincia de Misiones. In: *Atlas de suelos de la República Argentina, Tomo II*. Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD Arg. 85/019. INTA, Centro de Investigaciones de Recursos Naturales, pp. 111–154.

- MCTeIP (2013). Plan nacional de ciencia, tecnología e innovación productiva. Secretaria de Planeamientos en Ciencia, tecnología e Innovación Productiva. Mesa de Implementación “Producción y Procesamiento de Recursos Forestales”. Documento de Referencia.
- Montti, L.F. (2010). Ecología y fisiología de *Chusquea ramosissima*, una especie de bambú monocárpico y los efectos de su floración sobre la dinámica y funcionamiento del Bosque Atlántico semideciduo. Tesis Doctoral. UBA.
- Muller-Landau, H.C. (2004). Interspecific and Inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36: 20–32.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Niklas, K.J. & Spatz, H.C. (2010). Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density. *American Journal of Botany* 97: 1587–1594.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000). Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32(4b): 793-810.
- Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A (2009) Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:437–457.
- Poorter, L., Wright, S., Paz, H. & Ackerly, D. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* 89: 1908–1920.
- Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., Ewers, F.W. & Davis, S.D. (2007). Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine *Rhamnaceae* species of the California chaparral. *New Phytol.*, 174, 787–798.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A. & Alello, A. (1983). Snapping and uprooting of trees: structural determinants and ecological characteristics. *Canadian Journal of Forest Research* 13:1011–1020.
- Stratton, L., Goldstein, G. & Meinzer, F.C. (2000). Stem water storage and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant Cell and Environment* 23: 99-106.



- van Gelder, H.A., Poorter, L. & Sterk, F.J. (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171: 367-378. 18
- Villagra, M., Campanello, P.I., Montti, L. & Goldstein, G. (2013). Removal of nutrient limitations in forest gaps enhances growth rate and resistance to cavitation in subtropical canopy tree species differing in shade tolerance. *Tree Physiology* 33(3): 285–296.
- Werneck FP, Costa GC, Prado DE , Sites JW (2011) Revisiting the historical seasonally dry tropical insights based on palaeodistribution modelling and palynological. *Glob Ecol Biogeogr* 20:272–288.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Díaz, S., Engelbrecht, B.M.J., Harms, K.E., Hubbell, S.P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M.C., Salvador, C.M. & Zanne A.E. (2010). Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91: 3664–3674.

---

# Capítulo 2

19

***Impacto de las propiedades biomecánicas  
y las características arquitecturales  
sobre la mortalidad y el crecimiento de árboles  
del Bosque Atlántico semidecidual***

"The answer, my friend, is blowing' in the wind,  
The answer is blowing' in the *wind*"  
Bob Dyla

## **2.1 Introducción**

La densidad de madera y otras propiedades biomecánicas de los árboles tales como la resistencia a la rotura, elasticidad y resistencia ante un impacto, tienen una fuerte relación funcional con patrones demográficos y variables ecológicas muy importantes tales como las tasas de crecimiento y mortalidad, la dinámica de cambios en la forma de las copas, la estabilidad mecánica, la carga de lianas de los árboles y los modos de mortalidad (Putz et al., 1983; King et al., 2006; Chao et al., 2008; Poorter et al., 2008). A medida que los árboles crecen, aumenta la importancia relativa de los riesgos por daños físicos por sobre los factores bióticos (Clark & Clark, 1991), y es por esta razón que las características biomecánicas de una especie son, en árboles adultos, determinantes para comprender su historia de vida (Poorter et al., 2008; Chave et al., 2009).

### *2.1.1 Densidad de madera, tasas de crecimiento, características arquitecturales y mortalidad en árboles adultos*

La densidad de la madera representa la biomasa invertida por unidad de volumen de madera, es decir que el costo de construcción de un mismo volumen de tallo es mayor para especies con mayor densidad de madera. La variación de la densidad de la madera se

relaciona con la variación en las tasas de crecimiento de los árboles (Muller-Landau, 2004). Numerosos trabajos muestran una relación inversa entre estas variables; especies de rápido crecimiento tienen densidad de madera bajas y especies de lento crecimiento presentan maderas de alta densidad (Enquist et al. 1999; Muller-Landau, 2004; King et al., 2006; Campanello et al., 2008; Chao et al., 2008). Las tasas de crecimiento a su vez están asociadas con los requerimientos de luz de las especies ya que las especies menos tolerantes a la sombra tienen una tasa de crecimiento mayor que especies más tolerantes (Condit et al., 1996). La tolerancia a la sombra se relaciona además con la arquitectura de árbol (Poorter et al., 2003); en general, las especies que requieren luz privilegian el crecimiento en altura por sobre el crecimiento en diámetro hasta que alcanzan el dosel, lo que puede generar árboles más inestables mecánicamente. En este estudio se plantea además que, debido a que los árboles altos tienen una mayor vulnerabilidad a daños mecánicos, sus copas tienden a ser relativamente pequeñas.

### *2.1.2 Propiedades biomecánicas y su importancia en ecología forestal*

Existe una larga tradición en el estudio de las propiedades mecánicas de la madera (comportamientos y resistencias que presentan las maderas cuando sobre ellas actúan cargas externas, Coronel, 1995) para aplicaciones en ingeniería industrial, sin embargo, existen pocos estudios sobre propiedades biomecánicas de la madera con un enfoque ecológico (Chave et al., 2009; Niklas & Spatz, 2010). Los datos brindados por la industria

forestal no pueden utilizarse directamente para estudios ecológicos porque en los estudios para ingeniería se utilizan muestras de madera de los troncos secadas a un 12% de contenido de humedad. Para entender la estabilidad mecánica de árboles vivos es relevante determinar las propiedades mecánicas de la madera con el contenido de agua que tiene *in situ* bajo condiciones naturales o con las paredes celulares saturadas con agua (van Gelder et al., 2006; Larjavaara & Muller-Landau, 2010 y 2012; Niklas & Spatz, 2010). Las maderas varían sus resistencias considerablemente con el contenido de humedad cuando éste es inferior al punto de saturación de las fibras (PSF) (Coronel, 1995; Niklas & Spatz, 2010). El PSF es el contenido de humedad en el cual las paredes celulares están saturadas de agua, el PSF promedio es del 30% del contenido de humedad saturado. Para valores superiores al PSF las propiedades mecánicas permanecen constantes, salvo en la flexión dinámica o resistencia al choque, ya que si bien la resistencia disminuye con el aumento del contenido de humedad, la madera húmeda absorbe mayores cargas instantáneas o tiene mayor capacidad de deformación que la madera seca (Coronel, 1995; Suirez, Teresa, com. pers.).

Existen otras fuentes de variación de las propiedades biomecánicas intrínsecas de la muestra además del contenido de humedad (Coronel, 1995; Speck & Burgert, 2011); entre ellas: la posición de la muestra en el árbol ya que varía con la altura y la profundidad en el tallo principal (Cannel & Morgan, 1987; Parolín, 2002), el estadio ontogenético (Brüchert & Gardiner, 2006; Speck & Burgert, 2011), la estructura de la pared celular (Salmén, 2004; Eder et al. 2013), los nudos (éstos producen una disminución de los valores

medios de resistencia, su influencia depende de la localización y el área que ocupan en la sección transversal de la pieza), las rajaduras radiales y anulares, la inclinación de las fibras y también el estado sanitario, ya que maderas colonizadas por hongos o atacadas por insectos modifican sus propiedades mecánicas (Coronel, 1995; Speck & Burgert, 2011 ). También influyen en las propiedades biomecánicas las condiciones en las que se realiza el ensayo (Coronel, 1995; van Gelder et al., 2006). Existen normas nacionales (IRAM) e internacionales que estandarizan y especifican las condiciones en que se deben realizar los ensayos.

Son propiedades biomecánicas relevantes en ecología: el módulo de elasticidad –MOE– (un valor indicativo de la rigidez del material); el módulo de rotura –MOR– (la resistencia a la rotura de un material); la flexión dinámica; la resistencia al choque o resiliencia total –RT– (mediante esta propiedad puede determinarse la fragilidad o capacidad de una madera para absorber cargas instantáneas, por intermedio del trabajo necesario para producir la rotura de una muestra de un solo impacto) y la dureza (determina la resistencia a la penetración de cuerpos de mayor solidez y consistencia). La densidad de la madera está, en general, positivamente correlacionada con el MOR y el MOE (Cannel & Morgan, 1987; van Gelder et al. 2006; Niklas & Spatz, 2010). Un mayor MOE y MOR indican que un árbol puede mantener su integridad estructural sin riesgo de fallas mecánicas pero a expensas de una reducción en las tasas de crecimiento, debido a los altos costos de construcción de la madera de alta densidad. Por otra parte, la rigidez a la flexión afecta la altura crítica de los árboles (es la altura máxima a la que un árbol puede

permanecer vertical sin caer por su propio peso, es decir, su capacidad de autoapoyo).

24

Maderas con MOR y MOE alto tienen una alta resistencia a la rotura, lo cual reduce el riesgo de pandeo, es decir oscilaciones alrededor de un plano vertical. Esto es crítico para la integridad mecánica de los tallos bajo diversas cargas, como la caída de ramas, árboles, la carga de lianas o la resistencia al viento (Asner & Goldstein, 1997; King et al., 2006). Existen pocos trabajos sobre la arquitectura de los árboles y la función que esta cumple en relación a impactos dinámicos que no causan la rotura del tallo (Speck & Burgert, 2011). Los experimentos de cargas dinámicas pueden dar una mayor precisión en la cantidad máxima de energía que puede ser disipada por un árbol durante los impactos y la amortiguación de cargas dinámicas ejercidas por cambios en la velocidad del viento. El estudio de las relaciones de amortiguación de cargas dinámicas entre especies, puede ser analizado mediante la RT.

### *2.1.3 Densidad de madera, propiedades biomecánicas y modos de mortalidad*

La densidad de madera junto con otras propiedades biomecánicas y arquitecturales, como el MOR, MOE, el diámetro a 1.30 m de altura (diámetro a la altura del pecho, DAP), la altura (H), las relaciones  $H \text{ DAP}^{-1}$  y  $H \text{ Hcrit}^{-1}$  (Hcrit; altura crítica de pandeo) influyen en el modo en que mueren los árboles (Putz et al., 1983). Estos pueden morir quebrados (muerte por quiebre del tallo principal), desarraigados (cuando el árbol cae y queda con las raíces expuestas) o en pie (sin causas físicas aparentes). Especies con

baja densidad de madera tienen una baja resistencia a la rotura y son más susceptibles a morir quebradas que especies de alta densidad y resistencia a la rotura (Putz et al., 1983).

25

La distribución de frecuencias de los modos de mortalidad en un bosque depende también de las condiciones climáticas (velocidades de viento, presencia de huracanes y tornados, régimen de precipitaciones), de la pendiente del terreno y las condiciones del suelo, del sistema radical, del tamaño y forma de la copa de las especies, entre otras características (Putz et al., 1983; de Toledo et. al, 2012).

Para un árbol en particular, la posición que ocupa ese árbol en la estructura del bosque también tiene un efecto sobre el modo de mortalidad. D'Angelo et al. (2004) encontraron que la mortalidad por desarraigo era mayor en los bordes de claros que en el interior de un bosque Amazónico. La densidad de árboles tiene un efecto sobre la amortiguación del viento. Con altas densidades además de un efecto de resguardo del viento se produce una amortiguación adicional debido a la fricción entre plantas vecinas (Speck & Spatz, 2004; Mitchell, 2012). Por ejemplo, en árboles de coníferas que crecen en masas forestales de alta densidad, el efecto de amortiguación interna (de un individuo en particular, en base a sus características biomecánicas) representa sólo el 1-10% de la amortiguación general, mientras que la amortiguación externa (amortiguación dinámica y aeroespacial de colisión entre copas de los árboles vecinos) constituye más del 90% de la misma (Moore & Maguire, 2004).

La provincia de Misiones se encuentra dentro del área de influencia de tornados de Argentina según el Servicio Meteorológico Nacional (SMN). En el sitio de estudio se



registraron ráfagas de viento muy fuertes de hasta  $88 \text{ km h}^{-1}$  en los últimos 10 años. Es muy frecuente observar numerosos árboles muertos después de una tormenta de lluvia y vientos intensos. Sin embargo, hasta el momento, no se han realizado estudios sobre propiedades biomecánicas de la madera y modos de mortalidad para el Bosque Atlántico semideciduo (BAs).

## **2.2 Objetivos e hipótesis**

El objetivo general de este capítulo es analizar las relaciones funcionales entre las propiedades mecánicas de la madera, las características arquitecturales de los árboles, sus tasas de crecimiento y modos de mortalidad en especies arbóreas nativas del BAs con diferentes historias de vida.

### **2.2.1 Objetivos específicos**

1. Establecer la relación entre densidad de madera y tasas de crecimiento en especies nativas del BAs.
2. Analizar la relación entre la densidad y otras propiedades biomecánicas de la madera como la elasticidad, la resistencia a la ruptura, la resiliencia total y la dureza.
3. Establecer la relación entre la densidad de la madera y otras propiedades biomecánicas con las tasas de crecimiento y modo de mortalidad.

4. Evaluar la ubicación de los árboles dentro del dosel (expuestos, emergentes, dentro del sotobosque, etc.) y la vulnerabilidad de los mismos a ser afectados por vientos de alta intensidad.

### 2.2.2 Hipótesis y predicciones asociadas

H1. La densidad de la madera representa la biomasa invertida por unidad de volumen de madera, es decir que el costo de construcción de un mismo volumen de tallo es mayor para especies con mayor densidad de madera.

P1. Las especies de alta densidad de madera tendrán tasas de incremento en diámetro menores que las especies de baja densidad.

H2. Para un tronco de un mismo diámetro, una especie de baja densidad de madera tiene menor cantidad de tejido de sostén en comparación con una especie de alta densidad de madera. Esto afecta las propiedades biomecánicas de los individuos.

P2. Las propiedades biomecánicas como el módulo de ruptura, el módulo de elasticidad y la dureza aumentarán con el aumento de la densidad de madera.

H3. La densidad de madera y otras propiedades biomecánicas son indicadoras de la resistencia mecánica de los árboles y predicen el modo de mortalidad de los árboles.

P3. Las especies de baja densidad de madera morirán principalmente quebradas y las de alta densidad, desarraigadas.

H4. El grado de exposición del árbol dentro del dosel afecta su modo de mortalidad independientemente de sus propiedades biomecánicas.

P4. Árboles situados en los claros o en el borde de los claros tendrán más probabilidad de morir desarraigados.

## **2.3 Materiales y Métodos**

### *2.3.1 Diseño experimental*

#### *2.3.1.1 Sitio de estudio, selección de especies e individuos*

Este estudio se desarrolló en el norte de la provincia de Misiones, dentro del Parque Nacional Iguazú, en un bosque denominado “palmital” (Srur et al., 2007). El sitio (S25 41.336 W54 28.777) se seleccionó por el tipo de suelo (complejo 9, Ligier et al., 1990), su riqueza específica y su alto grado de conservación, reflejado en la densidad de individuos adultos ( $1040 \text{ ind ha}^{-1} > 10 \text{ cm DAP}$ , incluyendo árboles, lianas y palmitos; y  $470 \text{ árboles ha}^{-1} > 10 \text{ cm DAP}$ ) y el área basal ( $36.8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1} > 10 \text{ cm DAP}$  y  $30.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1} > 10 \text{ cm DAP}$ , respectivamente). La densidad de individuos, el área basal y la abundancia relativa de las especies estudiadas se obtuvo a partir de un relevamiento de todos los individuos  $> 10 \text{ cm DAP}$  realizado en cuatro transectas de  $1000 \text{ m}^2$  en el sitio de estudio (Oliva Carrasco, datos no publicados). Estos datos se compararon con los obtenidos para “palmitales” en un mapeo de ambientes del Parque Nacional Iguazú por Srur y

colaboradores. En el ANEXO I: Fotografías, se muestran imágenes del sitio y de los equipos y técnicas utilizados en este capítulo.

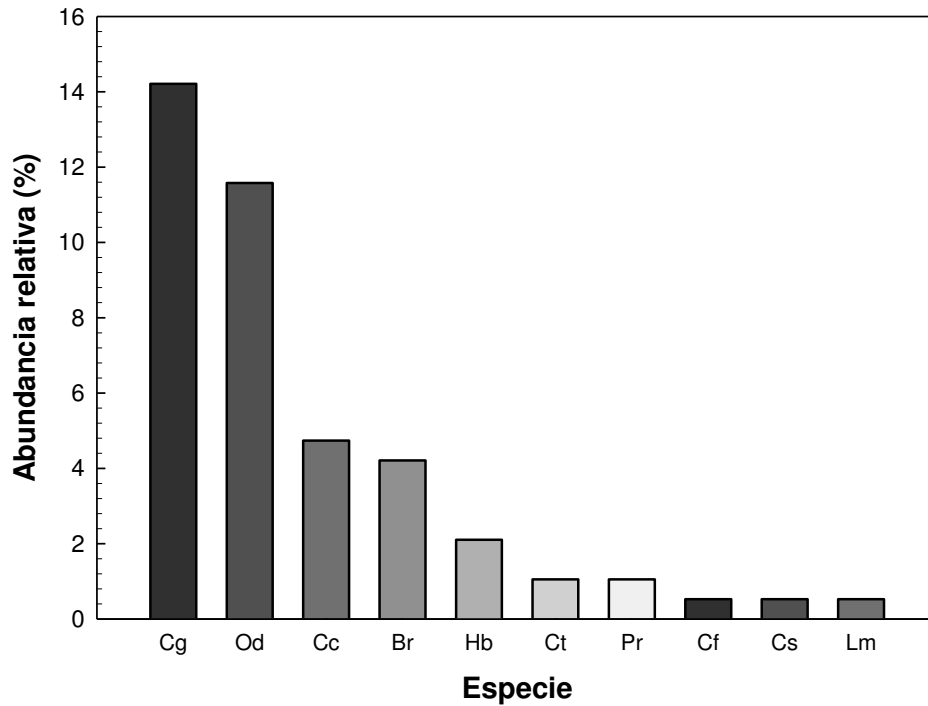
En el estudio se incluyeron 10 especies nativas de árboles (Tabla 2.1) representativas de la región y que abarcan un amplio gradiente de densidades de madera, desde  $0.26 \text{ g cm}^{-3}$  para *Ceiba speciosa* hasta  $0.98 \text{ g cm}^{-3}$  para *Holocalyx balansae* según la bibliografía consultada (López et al., 1987; Manieri & Chimelo 1989; Lorenzi, 2002;

**Tabla 2.1.** Lista de especies estudiadas, nombre común más utilizado, familia, abreviatura utilizada en los gráficos y fenología foliar.

Especie	Nombre común	Familia	Abreviatura	Fenología foliar
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Guatambú	Rutaceae	Br	Brevidecidua
<i>Cabralea canjearana</i> subsp. <i>canjearana</i> (Vell.) Mart.	Cancharana	Meliaceae	Cc	Siempreverde
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Cedro	Meliaceae	Cf	Decidua
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil., A.Juss. & Cambess.) Ravenna	Palo borracho	Bombacaceae	Cs	Decidua
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Peteribí	Borraginaceae	Ct	Decidua
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Alecrín	Fabaceae	Hb	Siempreverde
<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez.	Ayuí	Lauraceae	Od	Siempreverde
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.	Rabo molle	Fabaceae	Lm	Brevidecidua
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Anchico colorado	Fabaceae	Pr	Brevidecidua
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	Aguái	Sapotaceae	Cg	Siempreverde

Tortorelli, 2009). Estas especies pertenecen a distintos estratos arbóreos (López et al., 1987; Manieri & Chimelo 1989; Lorenzi, 2002; Tortorelli, 2009; Srur et al., 2007) y tienen distinta fenología de hojas (Cristiano et al., 2014). También se tuvo en cuenta la importancia comercial actual y potencial de las especies elegidas. Estas especies en

conjunto representan el 40% de la abundancia de árboles en el sitio de estudio (Figura 2.1) (Oliva Carrasco, datos no publicados, ver Capítulo 4).

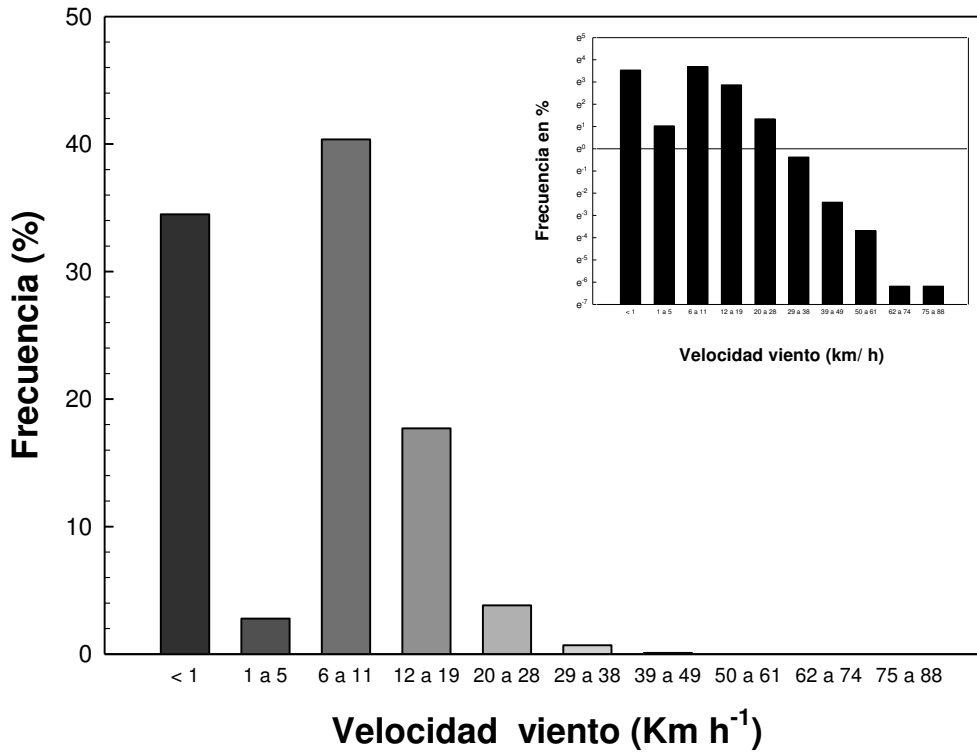


**Figura 2.1.** Abundancia relativa de las especies estudiadas en el sitio de muestreo para individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayores a 10 cm. La abreviatura de cada especie se detalla en la Tabla 2.1.

Se seleccionaron 10 individuos adultos por especie, salvo en el caso de *P. rigida* en donde sólo se encontraron seis árboles DAP adecuados para el estudio, en el área relevada inicialmente (aproximadamente 10 ha). Previamente a la selección se hizo un relevamiento en el que se midieron todos los individuos adultos de las especies estudiadas

entre 20 y 90 cm de DAP. Fueron en promedio 20 individuos por especie, a partir de los cuales se obtuvo el DAP promedio de adulto de la especie. El rango de diámetros de cada especie estuvo acorde con el diámetro promedio de adultos de la especie y fue lo más acotado posible. Los individuos seleccionados alcanzaron la madurez reproductiva. Los individuos seleccionados de la misma especie estuvieron separados al menos 30 m entre sí para disminuir el grado de relaciones genéticas entre individuos. Inicialmente se seleccionaron 12 a 13 individuos por especie, previendo posibles muertes, enfermedades o daños físicos importantes durante el período de estudio. Al finalizar el estudio se descartaron los individuos muertos o dañados, analizando los datos de 10 individuos por especie.

Debido a la gran influencia de la velocidad del viento en los daños físicos y mortalidad de los árboles (Mitchell, 2012), se analizaron datos horarios de velocidad de viento de los años 2003 a 2013, correspondientes a la estación meteorológica Iguazú-Aéreo del SMN, ubicada a 8 km del sitio de muestreo. Con estos datos se obtuvo la distribución de frecuencias de velocidades de viento según la escala de Beaufort (Mitchell, 2012; [www.smn.gov.ar](http://www.smn.gov.ar)) de los 10 años previos al relevamiento de mortalidad (Figura 2.2). En el sitio predominan los vientos calmos ( $>1 \text{ Km h}^{-1}$ ) y las brisas suaves y leves (6 a 11 y 12 a 19  $\text{Km h}^{-1}$ ) pero se llegaron a registrar vientos correspondientes a un temporal fuerte (de hasta 88  $\text{Km h}^{-1}$ ) en los últimos 10 años.



**Figura 2.2.** Distribución de frecuencias de velocidades de viento (Km h<sup>-1</sup>) expresada en porcentaje. Cada rango de valores se corresponde con la Escala Beaufort. Base de datos tomada de la estación agrometeorológica Puerto Iguazú, cita a 8 km del sitio de estudio. Datos horarios correspondientes al período 2003-2013. Se muestra en detalle la función con el eje Y transformado a logaritmos. Fuente: Servicio Meteorológico Nacional.

### 2.3.1.2 Densidad de madera del tallo principal

Se tomaron muestras de madera de todos los individuos seleccionados con un barreno de Pressler, desde el xilema más superficial hasta una profundidad de 10.5 cm.

Estas muestras de madera se saturaron con agua destilada durante 3 días y se determinó el peso y volumen saturado según la metodología descrita en Scholz et al. (2007). Luego se pusieron a secar en estufa a 70°C hasta peso constante y se determinó el peso seco. En el momento de extracción, las muestra obtenida de cada individuo se dividió en tres (de 0 a 3.5 cm; de 3.5 a 7 cm y de 7 a 10.5 cm de profundidad), se determinó la densidad de madera de estas muestras por separado y luego se promediaron para obtener el valor medio por individuo.

### *2.3.1.3 Registro de crecimiento y características arquitecturales*

En agosto de 2011 se colocaron dendrómetros de banda en todos los individuos seleccionados. Los dendrómetros de banda brindan una medida más precisa del crecimiento en diámetro que los métodos forestales tradicionales para medir crecimiento (Cattelino et al., 1986). Los dendrómetros se dejaron estabilizar y -una vez ajustados-en noviembre de 2011 se hizo una marca inicial, a partir de la cual se midió el crecimiento acumulado con un calibre de 1 mm de precisión, mensualmente hasta septiembre de 2014. Se dividió el crecimiento acumulado por el período de tiempo en que fue tomado para obtener una tasa de crecimiento periódica anual para cada individuo (tasa de crecimiento diamétrico, mm año<sup>-1</sup>).



Durante el período de toma de datos, en algunos árboles aumentó la colonización de lianas, y otros perdieron parte de su copa o en algunos casos las mismas no estaban totalmente expuestas a la radiación; estos individuos representaron un 20% del total. Por esta razón se calcularon dos tasas de crecimiento, una incluyendo al total de los individuos y otra descartando estos individuos. Además se calculó la tasa de crecimiento periódica anual relativa al DAP del árbol (tasa de crecimiento relativo).

En todos los individuos seleccionados se tomaron las siguientes medidas:

- Altura (H) y altura de inicio de copa (Hf) con hipsómetro Vertex. Se consideró altura de inicio de copa a la altura de la primera ramificación importante del árbol.

- Diámetro de copas (Dc), tomando el valor de la proyección de copas (m) en dos orientaciones, Norte-Sur y Este-Oeste, y luego promediándolas (Poorter et al., 2003).

- Posición en el dosel, según las categorías: emergente, dominante, codominante y juvenil o suprimido (Donoso, 1993).

- Forma del tallo principal, según las categorías: cilíndrico, cónico, paraboloides y neiloide (Wabo, 2006).

- Índice de posición o iluminación de la copa (CPI), para esta clasificación se consideró la competencia por luz de la copa de un árbol únicamente con respecto a otros árboles y no se consideró la competencia con lianas (Clark & Clark, 1992; Poorter et al., 2003; King et al., 2006).

- Porcentaje de la copa colonizada por lianas, según el método de clasificación de Fournier (Fournier, 1974).

A partir de estos datos se calculó:

- La altura de copa-Hc- (H-Hf)

- La relación de copa viva (razón altura total: altura de copa,  $Ht Hc^{-1}$ )

- La estabilidad de fuste de acuerdo a la relación  $H DAP^{-1}$  (Poorter et al., 2003; Niklas & Spatz, 2010). Se clasificó a cada individuo en estable (árboles con una relación  $H DAP^{-1} < 80$ ) e inestable (árboles con una relación  $H DAP^{-1} > 80$ ).

- El volumen del tallo principal según la fórmula:

$$\text{Volumen tallo} = \pi * (DAP/2)^2 * H * f$$

Donde H es la altura total del árbol y f es el factor de forma del tallo. Todos los tallos fueron considerados cilíndricos, con un  $f=0.85$  (Wabo, 2006).

- El volumen sólido de copa según la fórmula:

$$\text{Volumen sólido de copa} = (Dc)^2 * Hc * f$$

Donde Dc es el diámetro de la copa, Hc es la altura de la copa y f es el factor de forma del tallo. Dado que la mayoría de los árboles no tenían una proyección de copa circular sino más bien elíptica se multiplicó el  $Dc1 * Dc2$ , donde Dc1 y Dc2 representan los dos diámetros de la elipse, todas las copas fueron consideradas esferoides, con un  $f=0.5236$  (Coder, 2000).

### 2.3.1.4 Propiedades biomecánicas

Las propiedades biomecánicas se determinaron en ramas. Por tratarse de estudios destructivos dentro de un área de conservación, se priorizó afectar la menor cantidad de material posible. Para este estudio se seleccionaron cinco individuos adultos (con un DAP  $\geq$  20-25 cm y copa desarrollada) por especie, los individuos de la misma especie estuvieron separados al menos 30 m entre sí. Se cortó una rama por individuo de entre 5 y 10 cm de diámetro y luego se seleccionaron las ramas laterales de ésta que cumplieran los requisitos de los ensayos a realizar. El criterio de selección de las ramas fue que cumplieran con las medidas de diámetro y largo requeridas por los ensayos, que no tuvieran signos de una lesión mecánica y que estuvieran completamente vivas. Una vez seleccionadas las ramas se envolvieron en papel film para realizar los estudios con el contenido de humedad de campo. Los ensayos se realizaron al día siguiente de colectadas las muestras.

Previo a realizar los ensayos se registraron y categorizaron los siguientes datos; diámetro medio con corteza, estado sanitario (categorías: sana - enferma - atacada), forma (recta - algo tortuosa - muy tortuosa), número de nudos y de ramas laterales y presencia de nudos cerca del punto de aplicación de la carga (se considera presencia de nudos hasta 5 cm del punto de aplicación). Una vez realizado el ensayo, se tomó una parte de la muestra cercana a la zona de rotura para determinar la densidad en seco, la densidad saturada y el contenido de humedad según la Norma IRAM n° 9544 y 9532,

respectivamente. Se utilizó una balanza de precisión ( $\pm 0.1$  g) para pesar las muestras.

37

También se midió el diámetro medio sin corteza y el diámetro medio de la médula. En todos los casos se utilizó un calibre con el cual se tomaron 2 medidas y se promediaron. A partir de estos datos se calculó el espesor de la corteza (Dcc-Dsc) y el porcentaje de área de xilema respecto al área total.

Se hicieron ensayos de flexión estática (MOR y MOE), flexión dinámica y dureza. Los ensayos de flexión estática y dureza se realizaron con una máquina universal de ensayos de electromecánica modelo 10407030 de procedencia Italiana (fabricante DIDACTA) con capacidad de 300 kN y precisión de 3 kN. El equipo para ensayos de flexión dinámica consta de un bastidor o una estructura principal con un péndulo o mazo de acero de 10 kg, con un borde de impacto circular, un sistema de medición que indica la posición angular máxima del péndulo después del impacto y un contador electrónico, según lo requerido en la Norma IRAM N° 9546. Todos los ensayos se realizaron en el Laboratorio de Tecnología de la Madera de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Misiones (UNaM).

### *Ensayo de flexión estática*

Se estudiaron 5 individuos por especie tomando dos muestras por individuo. Los ensayos se realizaron teniendo como guía la Norma IRAM N° 9542. Se ensayaron ramas con corteza de un diámetro central promedio de 3 cm ( $\pm$  ES 0.71). Se realizó el ensayo de carga puntual, con dos puntos de apoyo. Las muestras tienen una relación largo/diámetro

entre  $\leq 18$  y  $\geq 15$  entre puntos de apoyo, para reducir el error. La velocidad de aplicación de la carga fue de 6 mm/min (Coronel, 1995; van Gelder et al., 2006). La máquina universal de ensayos cuenta con un programa que realiza los cálculos y entrega los valores de MOR y MOE. Se chequearon estos valores aplicando la fórmula para MOR ( $\text{N mm}^{-2}$ ) para una muestra de sección circular con dos puntos de apoyo:

$$\text{MOR} = (\frac{1}{4} F \text{ máx.} * L * R) / (\frac{1}{4} \pi R^4)$$

donde F máx. es la carga máxima expresada en N; L, la distancia entre apoyos o luz de la muestra, en mm y R, radio de la muestra, en mm.

Y la fórmula de MOE ( $\text{N mm}^{-2}$ ):

$$\text{MOE} = (F * L^3) / (48 * \delta * \frac{1}{4} \pi R^4)$$

donde F es la carga máxima aplicada en el límite elástico, en N; L, distancia entre apoyos o luz de la probeta, en mm;  $\delta$ : deformación en el límite elástico y R, radio de la muestra, en mm. La determinación del límite elástico (tensión máxima que un material puede soportar sin sufrir deformaciones permanentes) se hizo graficando los datos, ampliando la imagen en un %400, trazando una recta y determinando el punto visualmente o ajustando una línea de tendencia.

### *Ensayo de flexión dinámica*

Se estudiaron 5 individuos por especie tomando dos muestras por individuo. Los ensayos se realizaron teniendo como guía la Norma IRAM N° 9546. Se ensayaron ramas

con corteza de un diámetro central promedio de 2 cm ( $\pm$  ES 0.31). La fórmula utilizada para el cálculo de RT (Kgm) fue:

$$RT = G \cdot l \cdot (\cos \alpha_2 - \alpha_1)$$

donde RT es la resiliencia total, o el trabajo absorbido por la rotura dinámica de la probeta, en kilográmetros; G es el peso del péndulo en Kg;  $l$  es la longitud pendular en m;  $\alpha_1$  es el ángulo inicial de oscilación y  $\alpha_2$  es el ángulo final de oscilación, ambos en grados sexagesimales.

### *Ensayo de dureza Yanka*

Este ensayo se realizó según la Norma IRAM N° 9550. Se trabajó con cinco individuos, con una muestra por individuo y tres repeticiones en una zona con corteza y tres en una zona sin corteza. Se obtuvo un valor promedio. La máquina universal de ensayos de electromecánica arroja la carga necesaria para la penetración de la semiesfera de acero de 1 cm de diámetro, en N.

### *2.3.1.5 Mortalidad*

Para este estudio se realizaron 20 transectas de 100 m de largo por 10 m de ancho, en las que se relevaron todos los árboles muertos  $\geq$  10 cm de DAP. Las transectas estuvieron dispuestas de manera paralela y a una distanciada entre sí de 20-25 m. Se

registró la especie y el modo de mortalidad de cada árbol según las categorías: tronco desarraigado, tronco quebrado, muerto en pie -sin causas físicas- y otros (D'Angelo et al., 2004). En las 10 especies estudiadas, se registró además el DAP y la distancia a los tres árboles vecinos más cercanos en un radio de 10 m desde la base del árbol muerto. Se estimó la posición en el dosel que ocuparía el árbol si estuviera vivo clasificándolo en: emergente, dominante, codominante y juvenil o suprimido, de acuerdo al DAP del árbol muerto y el DAP de los árboles vecinos. Esto sólo se registró cuando la situación previa a la muerte del árbol era clara.

Al inicio del relevamiento se observó que había grupos de árboles muertos, en algunos casos por la caída de un árbol grande y en otros, aparentemente, por un evento climático. Por eso las categorías desarraigado y quebrado se subdividieron en: a) por caída de otros árboles (cuando un árbol había sido tirado por otro); b) sin árboles caídos cerca (cuando a un radio de 10 a 20 m, dependiendo del tamaño del árbol relevado, no había otro árbol muerto) y c) por motivos desconocidos (cuando el árbol muerto tenía uno o más árboles muertos cerca, pero no se podía determinar la causa, por ejemplo en árboles que tienen diámetros similares, o si habían muerto en el mismo evento) (Korning & Balslev, 1994; de Toledo et al., 2012). La determinación de las especies se realizó en el campo y en caso de duda, se tomó una muestra (aproximadamente un 40% sobre el total del muestreo) que luego fue acondicionada y determinada macroscópicamente en el Laboratorio de Dendrología de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (UNaM).

Se calculó la altura crítica de pandeo de un árbol muerto ( $H_{crit}$ , cm) a partir de la fórmula de Euler-Greenhill (van Gelder et al., 2006; Niklas & Spatz, 2010):

$$H_{crit} = 0.792 * (MOE \rho_{sat}^{-1})^{1/3} * DAP^{2/3}$$

donde MOE es el Módulo de elasticidad ( $N \text{ cm}^{-2}$ ) promedio de la especie,  $\rho_{sat}$  es la densidad saturada ( $g \text{ cm}^{-3}$ ) promedio de la especie y DAP (cm) el diámetro a la altura del pecho del árbol muerto. La fórmula asume la forma de un cilindro con su peso distribuido uniformemente a lo largo de la altura de la columna.

Las especies estudiadas se clasificaron según el color de su duramen (xilema fisiológicamente inactivo) y a la durabilidad natural de la madera, de acuerdo a la bibliografía (López et al., 1989; Manieri & Chimelo 1989; Tortorelli, 2009) y las muestras obtenidas de los árboles estudiados, en especies de madera clara (durámenes blancos o blancos amarillentos) y de madera oscura (durámenes pardos o castaños o rojizos). Esta clasificación está directamente relacionada con la calidad y concentración de sustancias extractivas orgánicas. Las sustancias extractivas son compuestos no-estructurales (compuestos del metabolismo secundario de bajo peso molecular, solventes en compuestos orgánicos como éter, etanol, acetona o en agua, e.g. compuestos fenólicos, flavonoides, terpenoides, quinonas, estilbenos y alcaloides) (Taylor et al., 2002; Nascimento et al., 2013).



### 2.3.2 Análisis de datos

Para estudiar la relación entre densidad de madera y tasas de crecimiento en el tallo principal se realizó una regresión lineal simple con los valores promedio de la densidad de la madera por especie en el tallo principal y los valores promedio por especie de las tasas de crecimiento anuales. Como segundo paso se realizó una regresión lineal múltiple, por el método de selección paso a paso (stepwise) con la tasa de crecimiento de cada individuo como variable dependiente, y las características arquitecturales como variables independientes. Se utilizó el software estadístico Statistica 6.0 para Windows (StatSoft Inc., 2001).

Las relaciones entre la densidad de la madera y las demás propiedades biomecánicas se estudiaron usando regresiones lineales con MOR, MOE, RT, Dureza con y sin corteza como factores dependientes y densidad en seco y saturada como factores independientes. Se realizó una regresión lineal con los valores promedio de densidad de madera por especie del tallo principal y de densidad de madera en ramas. También se realizó una regresión lineal entre el MOR y el MOE para analizar la asociación entre estas dos propiedades. Se realizó una regresión lineal múltiple, por el método de selección paso a paso para MOR, MOE y RT como variables dependientes y densidad en seco, % de área de xilema, diámetro con corteza, diámetro sin corteza, diámetro de médula, estado sanitario, número de nudos, número de ramas laterales, presencia de nudo central y forma, medidas en cada muestra, como variables independientes. Se usó el software

estadístico SPSS 11.0.1 para Windows (SPSS Inc., 2001). En todos los casos se probaron los supuestos de independencia y aleatoriedad; normalidad; homocedasticidad y no-colinealidad.

Las 5 especies de densidad de madera más baja y las 5 de densidad más alta se agruparon para realizar una prueba de chi-cuadrado y probar la independencia en la distribución de frecuencias de los árboles muertos y la abundancia relativa de cada grupo. El efecto de las propiedades biomecánicas y otras características de los árboles sobre el modo de mortalidad fue determinado mediante un análisis de la varianza (ANOVA) de 1 factor en diseño completamente aleatorizado. Las variables clasificatorias (o independientes) fueron el promedio por especie de árboles vivos de: densidad de madera, MOR, RT, MOE, dureza con y sin corteza, altura total, razón  $H DAP^{-1}$ , la razón  $H Hcrit^{-1}$ , tasa de crecimiento, relación de copa viva y % de árboles con al menos 25 % de su copa colonizada por lianas (datos no mostrados, ver Figura 2.3). La variable dependiente fue el modo de mortalidad (se incluyeron las categorías quebrado y desarraigado; juntas representan un 88% del total y son las que interesa analizar). Se verificó normalidad con Shapiro-Wilks modificado y homogeneidad de varianza con la prueba de Levene, no encontrándose evidencias para rechazar las hipótesis de normalidad y homogeneidad de varianzas ( $p > 0.05$ ). Cuando no se cumplieron estos supuestos se realizó la prueba de ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis. Se realizó una prueba de chi-cuadrado para analizar la independencia en la distribución de frecuencias entre modo de mortalidad y la especie, la posición en el dosel, el número de árboles a un radio de 10 m de la base del

árbol muerto y la clase diamétrica del árbol muerto. Se utilizó el software estadístico Infostat 2013 para Windows (Di Rienzo et al., 2013).

## 2.4 Resultados

### 2.4.1 Densidad de madera, tasas de crecimiento y características

#### *arquitecturales*

Los valores promedio de densidad de madera seca fueron desde  $0.38 \text{ g cm}^{-3}$  para *C. speciosa* hasta  $0.82 \text{ g cm}^{-3}$  para *H. balansae* (Tabla 2.2). Las tasas de crecimiento diamétrico por especie fueron desde  $0.93 \text{ mm año}^{-1}$  para *H. balansae* hasta  $7.80 \text{ mm año}^{-1}$  para *P. rigida*. En cuanto a las características arquitecturales (Tabla 2.3), las especies presentaron un DAP promedio de 48.4 cm, la altura promedio fue de 22.5 m., siendo *P. rigida* y *B. riedelianum* los árboles más altos de las 10 especies, con 26.9 y 26.1 m, respectivamente. La relación de copa viva promedio para todas las especies fue 0.52. El volumen sólido de copa promedio fue de  $72.6 \text{ m}^3$ , teniendo *P. rigida* un tamaño muy superior al resto de las especies,  $1953 \text{ m}^3$ . El volumen del tallo principal promedio fue de  $0.42 \text{ m}^3$ , la relación  $H \text{ DAP}^{-1}$  promedio de 0.47. Todas las especies tuvieron valores promedio por debajo de 0.80, valor límite a partir del cual se clasifican como inestables.

En cuanto a la posición en el dosel, la mayoría de los árboles muestreados fue dominante, con un 55.8 % (53 individuos de un total de 95), seguido de los codominantes, con un 33.7 % y por último juveniles o suprimidos y emergentes, con 5.3 y 4.2, respectivamente. La distribución de frecuencias de la posición en el dosel (Figura 2.3 a) varió entre especies, sólo *P. rigida* y *B. riedelianum* tuvieron árboles emergentes. La carga de lianas disminuyó linealmente con la altura promedio por especie de los árboles (regresión lineal, datos no mostrados, ver Figura 2.3 b). En general, los individuos seleccionados tuvieron una alta iluminación (Figura 2.3 c), todas las especies contaron con individuos con más del 90 % de la copa iluminada y ninguna de las especies presentó individuos con menos del 10% de la copa iluminada.

Se halló una relación lineal negativa fuertemente significativa entre la densidad de la madera y la tasa de crecimiento diamétrico anual (Figura 2.4), considerando todos los individuos y descartando los individuos dañados. Las especies *P. rigida* y *B. riedelianum* se omitieron del análisis de regresión dado que se diferencian del resto de las especies por la combinación de sus características arquitecturales y la densidad de su madera. Esta decisión se amplía y justifica en la discusión de este capítulo. Considerando las 10 especies en la regresión lineal entre la densidad de la madera y la tasa de crecimiento diamétrico anual el coeficiente de determinación fue  $R^2= 0.31$  y la significancia de  $P=0.09$ . En esta regresión *P. rigida* fue un dato extremo estadísticamente. Descartando a la especie *P. rigida* de la regresión, se obtuvo un  $R^2=0.71$  y un  $P=0.004$ . Los árboles de las especies de baja densidad fueron más afectados por pérdidas de ramas importantes (Figura 2.4). Las

especies que tuvieron mayores tasas de crecimiento anual fueron las que presentaron mayor variabilidad (mayor error estándar en los promedios, Figura 2.4) y a su vez, las más afectadas por daños físicos o condiciones de crecimiento desfavorables tal como se observa en los resultados de las regresiones de la Figura 2.4.

46

Las características de los árboles que mejor explicaron las tasas de crecimiento (Tabla 2.4), independientemente de la especie, fueron el índice de posición de la copa y la densidad de madera. Así, la tasa de crecimiento de los individuos fue mayor cuanto mayor fue la cantidad de radiación solar que recibía la copa y menor la densidad de madera.

#### 2.4.2 Propiedades biomecánicas

La densidad de madera del tallo principal estuvo positivamente relacionada con la densidad de madera de las ramas (Figura 2.5). El valor de densidad de madera de las ramas fue menor que el del tallo principal para todas las especies, salvo para *C. fissilis* donde fue ligeramente superior. El MOR, el MOE, la RT, la dureza con y sin corteza se incrementaron con la densidad de la madera (Figura 2.6 y 2.7). Los valores de MOR fueron de 15.7 N mm<sup>-2</sup> para *C. speciosa*, la especie de menor densidad de madera, a 57.9 N mm<sup>-2</sup> para *H. balansae*, la especie de mayor densidad de madera (Tabla 2.5). Los valores de MOE fueron de 3467 a 9601 N mm<sup>-2</sup>, los de RT de -1.8 a -5.5 Kgm, los de Dureza con corteza de 614 a 4365 N y los de Dureza sin corteza de 1625 a 5655 N (Tabla 2.5). La

resistencia a la rotura, la capacidad de absorber cargas ante un impacto dinámico, y la resistencia a la penetración estuvieron alta y positivamente relacionadas con la densidad de madera (Figura 2.6 y 2.7). Los datos cuali y cuantitativos de las ramas utilizadas en los ensayos se presentan en el ANEXOII: Material complementario del capítulo 2.

La densidad de madera seca fue mejor predictor para MOR, RT y dureza sin corteza, mientras que la densidad saturada fue un mejor predictor para MOE y dureza con corteza (Figura 2.6 y 2.7). *Lonchocarpus muehlbergianus* fue descartado en este análisis (Figura 2.6 y 2.7), esta especie combina una alta densidad de madera con características anatómicas frecuentes en especies de baja densidad (médula grande, corteza gruesa), tiene ramas más tortuosas y con mayor cantidad de nudos que otras especies (ANEXOII: Material complementario del capítulo 2). Esta combinación de características disminuyó considerablemente sus resistencias con respecto a lo esperado y obtenido para las otras especies. Esto último se convalidó en los análisis de regresión múltiple, en los que se incluyeron las características arquitecturales de las ramas (Tabla 2.6): el MOR aumentó con la densidad de madera y el porcentaje de área de xilema con respecto al área total de la rama, y disminuyó si la forma de la rama era algo tortuosa o muy tortuosa y aumenta el diámetro sin corteza.

El MOE disminuyó con el aumento del diámetro de corteza y con la forma no recta (Tabla 2.6). La RT aumentó con la densidad de madera, el porcentaje de área de xilema con respecto al total, y el número de ramas laterales y disminuyó con la forma tortuosa

(Tabla 2.6). El MOR y el MOE estuvieron fuerte y positivamente relacionados entre sí (Figura 2.8).

### 2.4.3 Mortalidad

En las 2 ha relevadas (20 transectas de 1000 m<sup>2</sup>), se registraron en total 188 árboles muertos ( $\geq 10$  cm de DAP) de los cuales 86 (45.5%) murieron desarraigados, 80 (42.3%) quebrados, 18 (9.5%), muertos en pie y 4 (2.1%) por otros motivos, muchos de ellos parasitados por hemiepífitas del género *Ficus*. De los 86 árboles desarraigados; 6 (7 %) fueron desarraigados por caída de otros árboles, 35 (40.7 %) no tenían otros árboles caídos cerca y en 45 (52.3%) no se pudo determinar si se desarraigaron por caída de otros árboles. De los 80 árboles quebrados, 11 (13.7 %) fueron quebrados por caída de otros árboles, 29 (36.2%) no tenían otros árboles cerca y 40 (50%) no se pudo establecer si se quebraron por la caída de otros árboles. Del total de árboles muertos relevados, 117 pertenecieron a las especies estudiadas, siendo 56 (47.9 %) desarraigados; 50 (51.3) quebrados; 10 (8.5 %) muertos en pie y 1 (0.8 %) otros.

El porcentaje de individuos muertos por especie con respecto al total, no tuvo relación con la abundancia relativa de la especie en el sitio de estudio (Figura 2.1 y Tabla 2.7). Se observó que las especies clasificadas como de madera clara tuvieron menores valores absolutos y relativos de mortalidad que las clasificadas como especies de madera oscura (Tabla 2.7). Agrupando las cinco especies de más baja densidad de madera (0 a 0.59 gcm<sup>-3</sup>) y las cinco de densidad más alta ( $\geq 0.6$  gcm<sup>-3</sup>), se observó un mayor porcentaje

de árboles muertos de baja densidad (Figura 2.9), mientras que la abundancia relativa de árboles vivos de las mismas especies es mayor para los árboles de alta densidad ( $\chi^2 = 1.78$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.18$ ).

Las especies no tuvieron diferencias en cuanto al modo de mortalidad, es decir la frecuencia relativa del modo de mortalidad entre las diferentes especies fue similar ( $\chi^2 = 31.52$ ,  $df = 27$ ,  $p < 0.25$ , Figura 2.10). El MOR ( $F = 4.03$ ,  $gl=1$ ,  $p < 0.04$ ), la dureza sin corteza ( $F = 6.16$ ,  $gl=1$ ,  $p < 0.01$ ) y la altura promedio de la especie ( $F = 4.56$ ,  $gl=1$ ,  $p < 0.03$ ) fueron significativamente más altos para los árboles desarraigados y se observó una tendencia semejante para la densidad de la madera ( $F = 2.77$ ,  $gl=1$ ,  $p < 0.09$ ). El porcentaje de árboles vivos por especie con  $< 25\%$  de la copa colonizada por lianas fue significativamente mayor para los árboles quebrados (KW,  $H = 5.41$ ,  $p < 0.02$ ). No fueron significativas para el modo de mortalidad RT, MOE, dureza con corteza, tasa de crecimiento promedio, relación  $H \text{ DAP}^{-1}$ , la relación  $H \text{ Hcrit}^{-1}$ , el volumen del tallo y la relación de copa viva. En este análisis no se incluyó *P. rigida*.

El modo de mortalidad dependió de la posición que ocupaban los árboles muertos en el dosel, del número de árboles en un radio de 10 m del árbol muerto y de la clase diamétrica de los árboles muertos (Figura 2.11). Los árboles que murieron desarraigados eran emergentes y dominantes, y los árboles que murieron quebrados eran juveniles o suprimidos. Los árboles codominantes murieron por desarraigo ( $\chi^2 = 59.28$ ,  $df = 9$ ,  $p < 1.84E-09$ ). Los árboles que murieron desarraigados, tuvieron hasta 1 árbol a un radio de



10 m y los árboles que murieron quebrados tuvieron en general tres o más árboles cerca (50  $\chi^2 = 46.33$ ,  $df = 9$ ,  $p < 5.22E-07$ ). Los árboles que murieron desarraigados se asociaron a la clase diamétrica 25-39.9 cm, los árboles quebrados a las clases diamétricas de 10-24.9 cm y 40-54.9 cm, y los árboles muertos en pie se asociaron con diámetros iguales o mayores a 55 ( $\chi^2 = 18.44$ ,  $df = 9$ ,  $p < 0.03$ ).

**Tabla 2.2.** Valores promedio por especie ( $\pm$ ES) de densidad de madera seca del tallo principal; tasa de crecimiento diamétrico y tasa de crecimiento relativo.

Especies nativas	Densidad del tallo principal ( $\text{g cm}^{-3}$ )	Tasa de crecimiento anual ( $\text{mm año}^{-1}$ )	Tasa de crecimiento relativo
<i>C. speciosa</i>	0.38 (0.02)	7.4 (1.0)	0.14 (0.03)
<i>C. fissilis</i>	0.46 (0.01)	6.9 (1.5)	0.15 (0.05)
<i>C. trichotoma</i>	0.54 (0.02)	5.9 (0.8)	0.13 (0.03)
<i>C. canjearana subsp. canjearana</i>	0.56 (0.02)	6.9 (0.7)	0.12 (0.02)
<i>O. diospyrifolia</i>	0.57 (0.01)	5.7 (0.8)	0.11 (0.02)
<i>C. gonocarpum</i>	0.64 (0.02)	4.1 (0.6)	0.12 (0.03)
<i>L. muehlbergianus</i>	0.71 (0.02)	2.8 (0.5)	0.07 (0.02)
<i>B. riedelianum</i>	0.71 (0.02)	6.0 (0.9)	0.15 (0.03)
<i>P. rigida</i>	0.78 (0.01)	7.8 (1.1)	0.01 (0.01)
<i>H. balansae</i>	0.82 (0.01)	0.9 (0.3)	0.15 (0.05)

**Tabla 2.3.** Valores promedio por especie (+EE) de las 10 especies nativas estudiadas (n=10). Se muestra el diámetro inicial, la altura total, la altura de inicio de copa o altura de la primera rama importante del árbol, la relación de copa viva, el volumen sólido de copa, el volumen del tallo principal, la relación entre la altura y el DAP, y la clasificación de cada especie según el índice de estabilidad del fuste.

Especie	Diámetro inicial	Altura	Altura inicio de copa (m)	Relación copa viva	Volumen de copa (m <sup>3</sup> )	Volumen de tallo (m <sup>3</sup> )	Relación HDAP-1	Índice de estabilidad del fuste
<i>C. speciosa</i>	41.3 (4.2)	20.0 (1.3)	13.0 (0.6)	0.34 (0.03)	268 (89)	0.24 (0.63)	0.52 (0.05)	Estable
<i>C. fissilis</i>	43.9 (3.4)	21.2 (1.0)	10.4 (0.6)	0.50 (0.03)	557 (111.)	0.27 (0.60)	0.49 (0.04)	Estable Muy estable
<i>O. diospyrifolia</i>	58.6 (3.9)	22.4 (1.0)	8.2 (1.2)	0.63 (0.05)	766. (137)	0.43 (0.91)	0.36 (0.05)	estable
<i>C. trichotoma</i>	44.8 (3.7)	24.8 (0.9)	14.7 (0.5)	0.40 (0.02)	505 (112)	0.38 (0.68)	0.56 (0.03)	Estable
<i>C. canjearana</i>	47.6 (2.1)	19.9 (1.4)	8.4 (0.8)	0.57 (0.05)	660 (140)	0.30 (0.61)	0.41 (0.02)	Estable
<i>C. gonocarpum</i>	34.3 (2.8)	17.7 (1.0)	6.3 (0.5)	0.64 (0.03)	562 (86)	0.18 (0.48)	0.51 (0.03)	Estable
<i>L. muehlenbergianus</i>	34.3 (4.3)	22.9 (1.0)	13.8 (1.0)	0.40 (0.03)	277 (31)	0.39 (1.66)	0.56 (0.05)	Estable
<i>B. riedelianum</i>	46.1 (2.3)	26.1 (1.1)	13.8 (0.8)	0.48 (0.03)	583 (128)	0.37 (0.68)	0.55 (0.02)	Estable
<i>P. rigida</i>	65.5 (7.4)	26.9 (1.4)	10.5 (1.5)	0.62 (0.04)	1952 (378)	0.95 (1.85)	0.43 (0.03)	Estable
<i>H. balansae</i>	67.8 (2.6)	22.9 (1.0)	8.2 (0.6)	0.63 (0.03)	1129 (229)	0.66 (1.05)	0.34 (0.01)	Muy estable

**Tabla 2.4.** Modelo propuesto en una regresión lineal múltiple por el método de pasos sucesivos para tasa de crecimiento diamétrico anual. Se agrega el grado de ajuste del modelo, los coeficientes estandarizados ( $\beta$ ) y el nivel de significancia de cada variable

53

Modelo Crecimiento	R2 ajustado	Variables significativas	$\beta$ (estandarizado)	Sig.
	0.14	Densidad en seco	-0.25	0.014
		Índice de iluminación de la copa	0.34	0.003

**Tabla 2.5.** Valores promedio por especie ( $\pm$ ES) de densidad seca y saturada de las ramas ensayadas, módulo de ruptura (MOR), módulo de elasticidad (MOE), resiliencia total (RT), y dureza con corteza (Dureza CC) y sin corteza (Dureza SC).

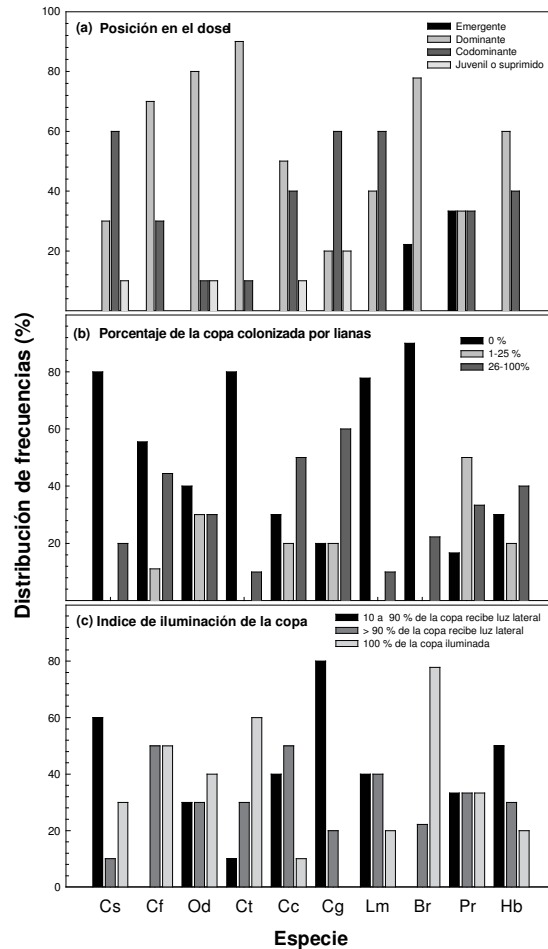
Especie	Densidad Seca (g cm <sup>-3</sup> )	Densidad Saturada (g cm <sup>-3</sup> )	MOR (N mm <sup>-2</sup> )	MOE (N mm <sup>-2</sup> )	RT (Kg m)	Dureza CC (N)	Dureza SC (N)
<i>C. speciosa</i>	0.36 (0.03)	0.95 (0.06)	15.7 (1.8)	3467 (508)	-4.6 (0.3)	1012 (123)	2005 (218)
<i>C. fissilis</i>	0.49 (0.06)	1.03 (0.03)	20.8 (6.1)	5289 (1802)	-5.5 (0.6)	777 (32)	1625 (199)
<i>C. tricotoma</i>	0.46 (0.04)	0.97 (0.01)	25.3 (2.4)	3537 (970)	-3.2 (0.2)	1482 (363)	3326 (392)
<i>C. canjearana</i>	0.38 (0.03)	0.99 (0.01)	16.8 (0.9)	4460 (913)	-5.2 (0.5)	615 (111)	1738 (115)
<i>O. diospyrifolia</i>	0.45 (0.02)	1.00 (0.01)	36.2 (3.2)	9406 (1007)	-4.4 (0.3)	2863 (455)	3676 (702)
<i>B. riedellianum</i>	0.68 (0.07)	1.13 (0.02)	45.0 (2.8)	7298 (1934)	-2.5 (0.2)	1525 (164)	4317 (1049)
<i>H. balansae</i>	0.73 (0.02)	1.22 (0.01)	43.2 (2.4)	6928 (393)	-2.9 (0.4)	4365 (153)	4601 (337)
<i>P. rigida</i>	0.73 (0.02)	1.18 (0.01)	57.9 (5.1)	8697 (1313)	-1.8 (0.6)	3931 (1075)	5655 (656)
<i>C. gonocarpum</i>	0.54 (0.05)	1.10 (0.01)	41.9 (2.3)	9602 (1363)	-2.1 (0.5)	2439 (232)	4088 (371)
<i>L. muehlbergianus</i>	0.64 (0.05)	1.14 (0.02)	24.0 (3.7)	4602 (1504)	-4.9 (0.5)	1951 (190)	3738 (146)

**Tabla 2.6.** Modelo propuesto en una regresión lineal múltiple por el método de pasos sucesivos para MOR, MOE y RT. Se agrega el grado de ajuste de cada modelo, los coeficientes estandarizados ( $\beta$ ) y el nivel de significancia de cada variable significativa. Forma 1, corresponde a ramas algo tortuosas y forma 2 a ramas muy tortuosas.

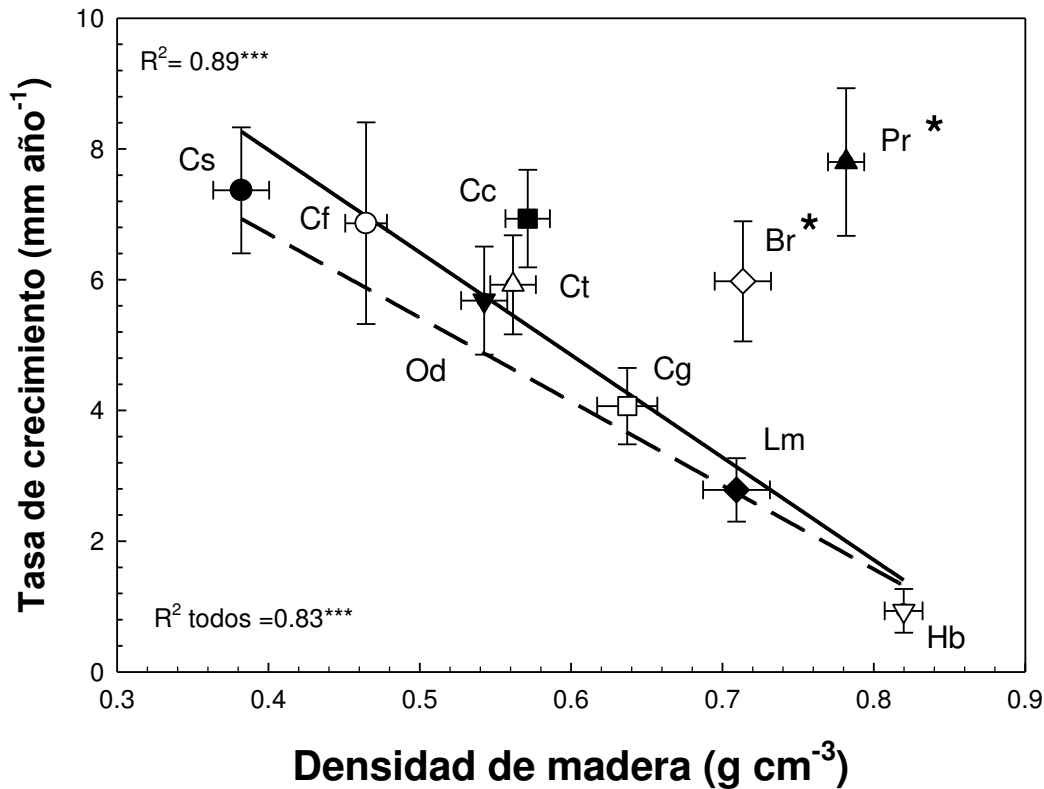
Modelo MOR	R2 ajustado	Variables significativas	$\beta$ (estandarizado)	Sig.
	0.55	Densidad en seco	0.47	0
		Forma 1	-0.37	0.001
		Forma 2	-0.27	0.015
		% área xilema	0.33	0.003
		Diámetro sin corteza	-0.29	0.005
Modelo MOE	R2 ajustado	Variables significativas	$\beta$ (estandarizado)	Sig.
	0.38	Diámetro corteza	-0.48	0
		Forma 1	-0.34	0.012
		Forma 2	-0.24	0.027
Modelo RT	R2 ajustado	Variables significativas	$\beta$ (estandarizado)	Sig.
	0.52	Forma 1	-0.47	0.006
		% área xilema	0.36	0.004
		Densidad en seco	0.36	0.006
		Número nudos vivos	0.27	0.022

**Tabla 2.7.** Número de individuos muertos de las 10 especies estudiadas hallados en el relevamiento de modo de mortalidad (2 ha), el porcentaje de muertos de cada especie con respecto al total de árboles muertos relevados y a la relación entre: árboles muertos  $ha^{-1}$  y árboles vivos  $Ha^{-1}$  de cada especie. Se agrega a cada especie la clasificación según el tipo de madera (clara u oscura).

Especie	Clasificación	N° individuos muertos	% muertos de la especie	Relación % muertos/abundancia relativa
<i>B. riedelianum</i>	clara	6	3.2	0.15
<i>C. canjearana</i>	oscura	8	5.3	0.22
<i>C. fissilis</i>	oscura	17	9.0	3.40
<i>C. speciosa</i>	clara	0	0.0	0.00
<i>C. trichotoma</i>	oscura	10	4.2	0.80
<i>C. gonocarpum</i>	clara	5	2.7	0.04
<i>H. balansae</i>	No clasificada	17	9.0	0.85
<i>L.muehlbergianus</i>	clara	4	2.1	0.80
<i>O. diospyrifolia</i>	oscura	36	19.1	0.33
<i>P. rigida</i>	clara	14	7.4	1.40

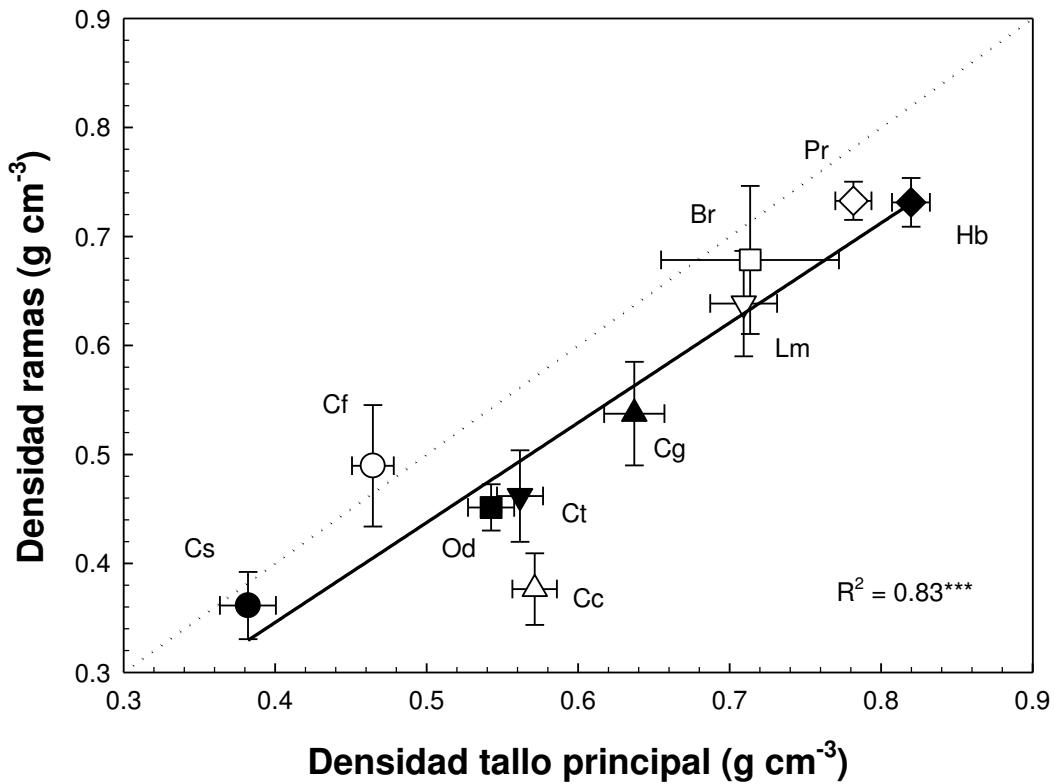


**Figura 2.3.** Distribución de frecuencias expresada en porcentaje para cada especie de: a) posición que ocupan los individuos en el dosel según las categorías emergente, dominante, codominante y juvenil o suprimido; b) porcentaje de la copa colonizada por lianas clasificados según el Método de Fournier (% de la presencia del carácter, en donde 0= ausencia, 1= 1-25%, 2= 26-50%, 3=51-75%, 4= 76-100% y r=raro, menor a 1%), en el gráfico se agruparon las categorías 2, 3 y 4 y se excluyó la categoría raro y; c) índice de posición de la copa según Clark & Clark (1992), no se registraron individuos en la categoría 1 (sólo recibe luz vertical) y 2 (hasta 10% de luz lateral), por lo que se graficaron las categorías 3 a 5. Se agrega abreviatura del nombre científico, consultar nombre completo en la Tabla 2.1.

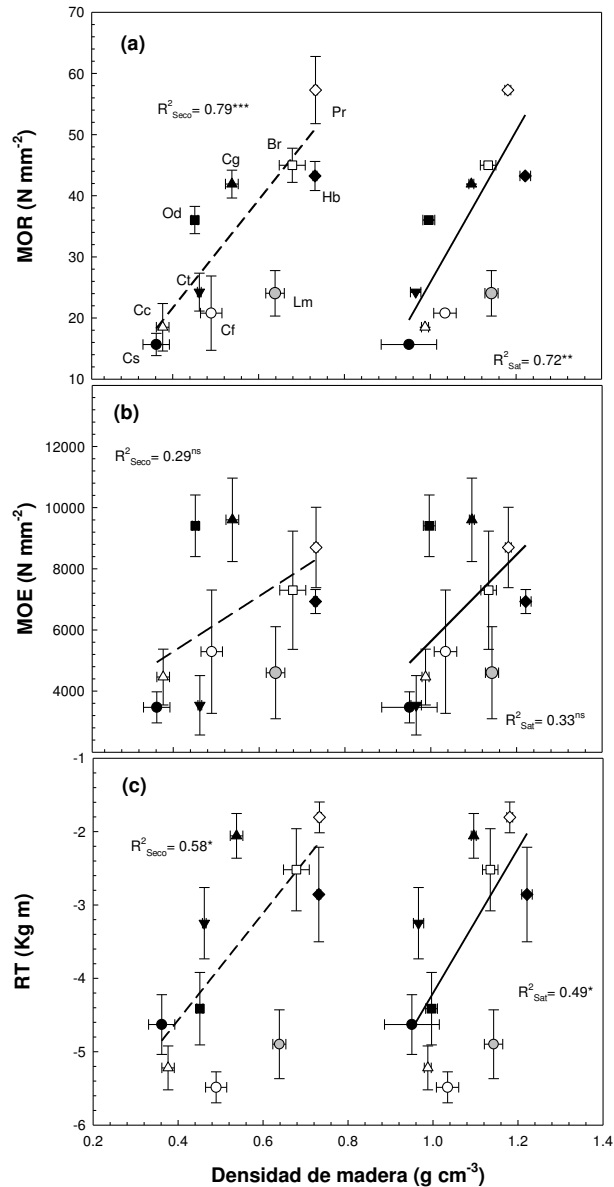


**Figura 2.4.** Relación entre la tasa de crecimiento diamétrico y la densidad de madera del tallo principal para las especies estudiadas. Cada símbolo corresponde al promedio de la especie ( $\pm$ ES), se agrega abreviatura del nombre científico, consultar nombre completo en la Tabla 2.1. La línea punteada indica la regresión lineal ajustada a los datos para todos los individuos,  $Y= 11.8287-12.8226 X$ ; y la sólida a la regresión con los individuos que no sufrieron daños (un 80% del total),  $Y=14,2568-15,6787 X$ . Se indican coeficientes de determinación ( $R^2$ ) para las dos regresiones y los niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*, 0.001). Las especies *P. rigida* y *B. riedelianum* no fueron incluidas en los análisis.

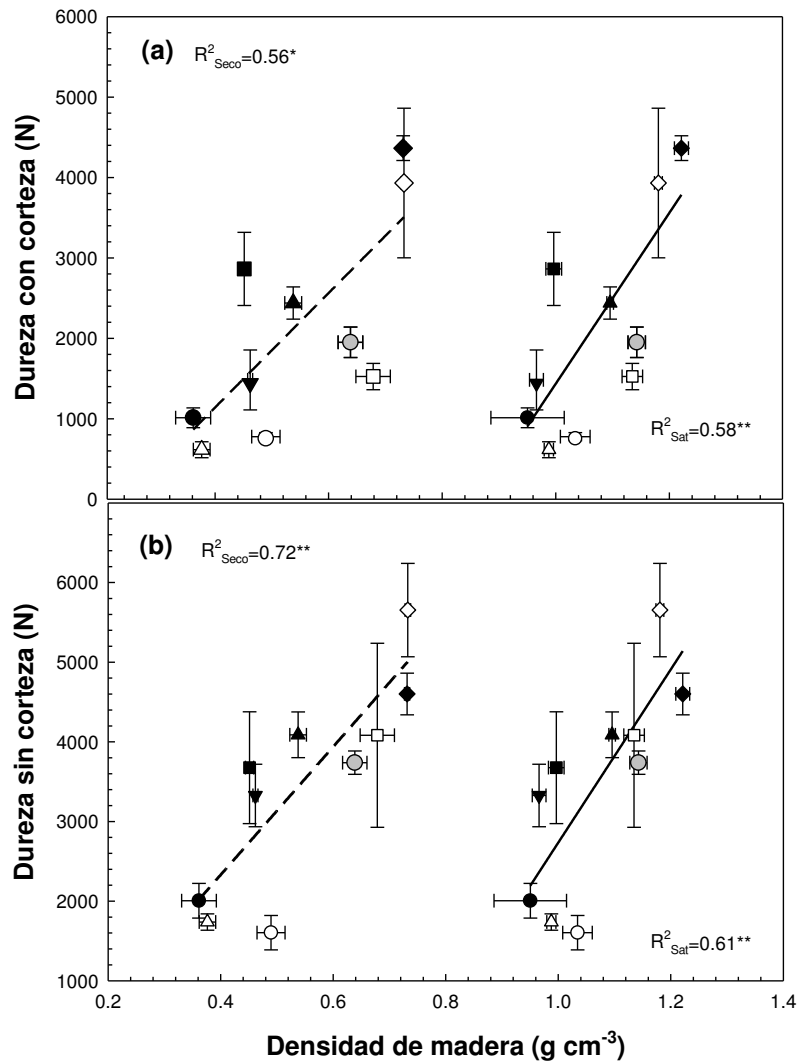




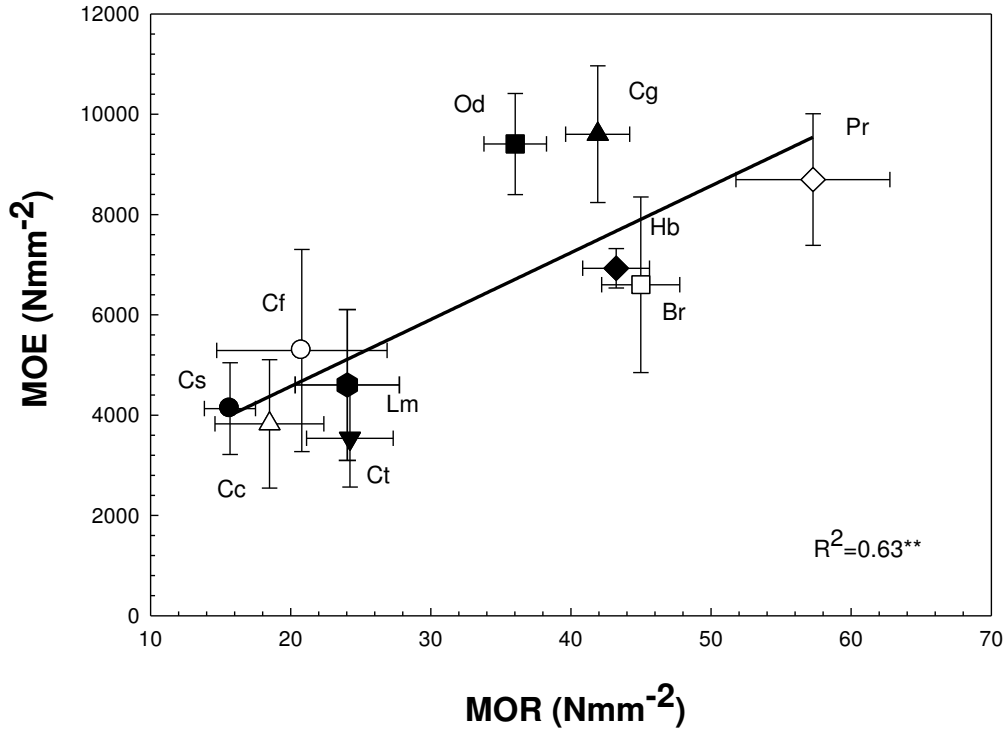
**Figura 2.5.** Relación entre la densidad de madera de ramas entre 2 y 8 cm de diámetro; y la densidad de madera del tallo principal para las especies estudiadas. Cada símbolo corresponde al promedio de la especie ( $\pm ES$ ), se agrega abreviatura del nombre científico, consultar nombre completo en la Tabla 2.1. La línea sólida indica la regresión lineal ajustada a los datos, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*, 0.001). La línea de puntos indica la relación 1:1.



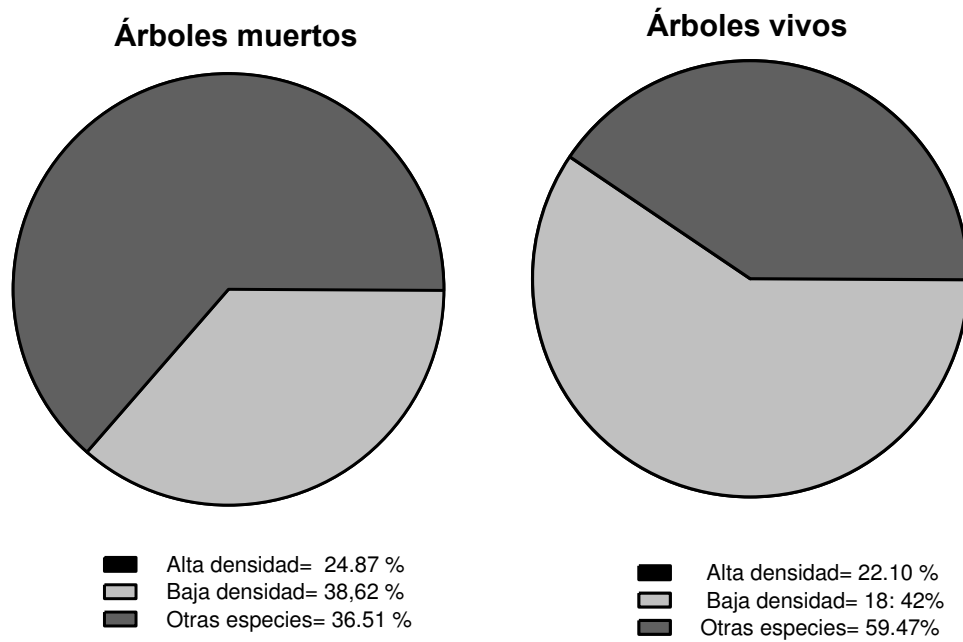
**Figura 2.6.** Relación entre (a) módulo de Rotura; (b) módulo de elasticidad; (c) resiliencia total y densidad de madera en seco (izquierda) y saturada (derecha). Cada símbolo corresponde al promedio de la especie ( $\pm$ ES). Regresión lineal ajustada a los datos, coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*, 0.001). La especie *L. muehlbergianus* fue excluida de estos análisis. En a) se indican las abreviaturas de cada especie, los símbolos de cada especie se mantienen en el gráfico. En Tabla 2.1 puede consultarse el nombre completo.



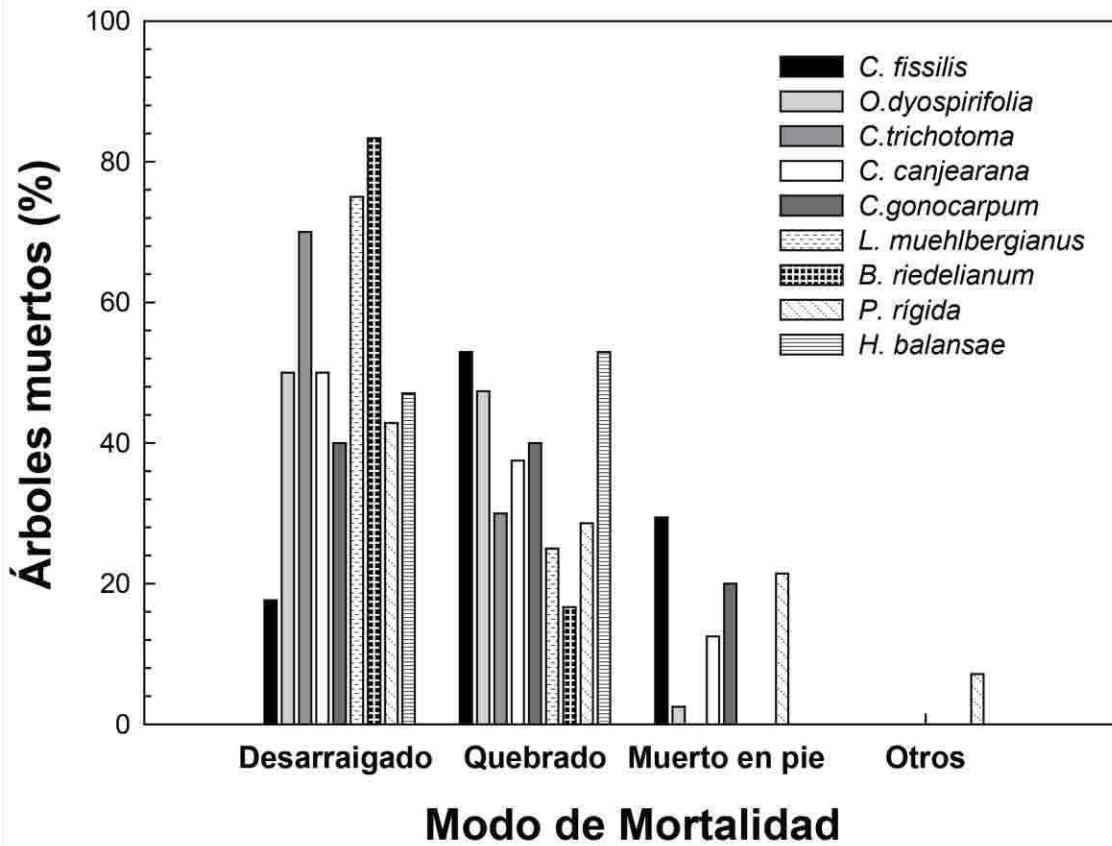
**Figura 2.7.** Relación entre (a) la dureza con corteza incluida; (b) la dureza sin corteza y la densidad en seco (izquierda) y saturada (derecha). Cada símbolo corresponde al promedio de la especie ( $\pm$ ES) se indican las abreviaturas de cada especie, en Tabla 2.1 puede consultarse el nombre completo. Regresión lineal ajustada a los datos, coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*,  $0.001$ ). La especie *L. muehlbergianus* fue excluida de estos análisis.



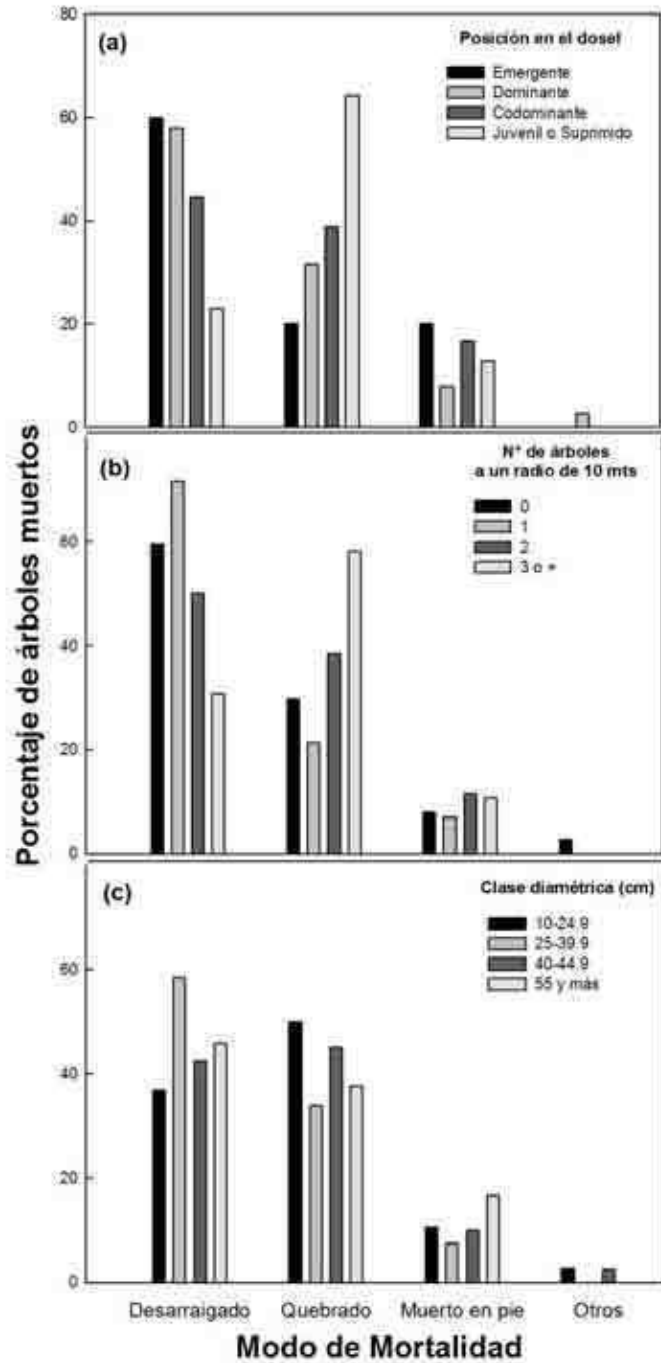
**Figura 2.8.** Relación entre el módulo de elasticidad y el módulo de rotura. Cada símbolo corresponde al promedio de la especie ( $\pm ES$ ). Regresión lineal ajustada a los datos, coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*,  $0.001$ ).



**Figura 2.9.** Porcentaje de árboles muertos hallados en el sitio de estudio de las especies de baja densidad de madera (5 especies, de 0 a  $0.59 \text{ gcm}^{-3}$ ) y las de alta densidad (5 especies,  $\geq 0.6 \text{ gcm}^{-3}$ ), y la abundancia relativa de árboles vivos de esos mismos grupo de especies.



**Figura 2.10.** Distribución de frecuencias del modo de mortalidad por especie expresado en porcentaje. Las especies están en orden creciente según el valor de su densidad de madera de izquierda a derecha.



**Figura 2.11.** Distribución de frecuencias del modo de mortalidad según; a) posición en el dosel, b) número de árboles a un radio de 10 m alrededor de la base del árbol muerto, c) clase diamétrica. Las frecuencias están expresadas en porcentaje en función de cada categoría.

## 2.5 *Discusión*

### 2.5.1 *Densidad de madera, tasas de crecimiento y características arquitecturales*

La tasa de crecimiento diamétrico promedio por especie estuvo fuerte y negativamente relacionada con la densidad de madera consistente con la primera predicción de este estudio. En los bosques tropicales, las tasas de crecimiento y la longitud de vida de las especies pueden diferir sustancialmente aún en árboles dominantes del dosel de tamaños similares (Chambers et al., 1998). Los patrones de asignación de recursos entre crecimiento y reproducción se ven reflejados en las diferentes historias de vida de las especies (Charnov, 1993). La densidad de madera se ha citado como el determinante principal de la variación de la historia de vida de las plantas leñosas (Whittaker & Woodwell, 1968). La coexistencia de una diversidad de especies y sus distintas historias de vida, se debe en parte a las relaciones de compromiso involucradas en la asignación de recursos. En su estudio sobre relaciones alométricas, Enquist y colaboradores (1999) muestran que existe una relación de compromiso entre la tasa de crecimiento (o el aumento en diámetro) y la asignación de recursos a la densidad del tejido xilemático para un amplio número de especies tropicales. Este mismo patrón ha sido confirmado con las especies arbóreas subtropicales de este estudio. La longitud de vida de las especies estudiadas no ha sido determinada y puede ser que todos los individuos no se encuentren en la misma fase de las curvas de crecimiento en función de la ontogenia o de la edad. El efecto de la etapa en que se encuentra un individuo sobre el crecimiento no fue controlado y puede haber influido en el resultado. Determinar la longitud de vida y el diámetro medio de adulto de cada especie hubiera



requerido un esfuerzo de muestreo muy superior al realizado. Sin embargo, todos los individuos seleccionados alcanzaron la madurez reproductiva y pertenecen al rango más acotado de la media por especie obtenida a partir de todos los individuos relevados (ver Materiales y Métodos).

Desde que comenzó a estudiarse la densidad de madera como rasgo funcional, muchos estudios hallaron una relación de compromiso entre las tasas de crecimiento y la densidad de madera (Muller-Landau, 2004; King et al., 2006; Chao et al., 2008; Poorter et al., 2008; Wright et al., 2010). Poorter y colaboradores (2008), en su estudio observaron que la densidad de madera era el mejor predictor de las tasas de crecimiento, además de otros rasgos funcionales como la altura máxima de los árboles, o el área foliar específica. Los autores sugieren que la densidad de madera es el mejor predictor de las tasas de crecimiento debido a que está directamente relacionada con los costos de construcción de la madera. Las bajas tasas de crecimiento de las especies de alta densidad de madera en comparación con las de baja densidad también puede relacionarse con la arquitectura hidráulica de estas especies (ver Capítulo 3). Las especies de madera densa son menos eficientes en el transporte de agua (Campanello, 2004; Chave et al., 2009; Villagra et al., 2013), lo que podría resultar en una menor tasa de transpiración, fotosíntesis y crecimiento.

En las selvas tropicales, la radiación es un recurso muy importante relacionado con las tasas de crecimiento (Poorter et al., 2008). Las características de los árboles estudiados que mejor explicaron las tasas de crecimiento, independientemente de la especie, fueron el índice de posición de la copa (cuánto más iluminadas, es decir las copas interceptaban mayor cantidad de radiación solar, mayor fue el crecimiento de los árboles) y la densidad de madera (cuánto mayor la densidad, menor la tasa de crecimiento).

*Parapiptadenia rigida* y *B. riedelianum* son especies de alta densidad de madera y altas tasas de crecimiento pero tienen características distintas. Son las dos especies con mayor altura de las 10 especies nativas estudiadas y son las únicas con individuos clasificados como emergentes. *Balfourodendron riedelianum* tiene una relación  $H \text{ DAP}^{-1}$  mayor y un tamaño de copa menor que *P. rigida*. Esta última tiene la copa más voluminosa de todas las especies. Las especies más altas pueden, en promedio, interceptar una cantidad mayor de radiación en comparación con las especies más pequeñas (Poorter et al., 2005). Esto, combinado con un área de copa grande (Poorter et al., 2006) puede determinar que individuos de especies más expuestos tengan tasas de crecimiento mayores que individuos de especies en posiciones comparativamente más bajas pero con diámetros similares. Además estas dos especies estudiadas son brevidecíduas y tienen hojas la mayor parte del año mientras que las de menor densidad de madera son decíduas y tienen hojas durante menos meses (Cristiano et al., 2014). Las características climáticas favorables durante la mayor parte del año les confiere a estas especies ventajas por sobre otras que, o bien pierden las hojas, o no se encuentran en posición emergente. Además, *B. riedelianum* es una especie con un muy bajo porcentaje de colonización por lianas (Campanello et al., 2007). La colonización por lianas en *P. rigida* es relativamente baja. La carga de lianas en los árboles está asociada a su arquitectura y a las características de la corteza. Campanello et al., (2007) encontraron que los árboles altos y de corteza lisa como *B. riedelianum* son menos colonizados por lianas que los árboles bajos y de corteza rugosas. Los árboles que se mantienen libres de lianas tienen, en algunos casos, tasas de crecimiento mayores que árboles colonizados por lianas (Campanello et al., 2007), por lo cual *B. riedelianum* podría presentar tasas de crecimiento relativamente mayores que otras especies. Otra posible explicación

relacionada con la arquitectura hidráulica podría ser que las fibras y vasos de paredes gruesas que se encuentran en la madera de alta densidad protegen los vasos de implosión cuando la escasez de agua crea potenciales xilemáticos muy negativos (Hacke et al., 2001). Por lo tanto, las especies de alta densidad de madera en climas estacionalmente secos o en situaciones de sequía (como las que suelen darse en Misiones de forma no predecible), podrían seguir creciendo en momentos en que las especies de baja densidad no lo hacen. Teniendo en cuenta la vulnerabilidad a la cavitación de las especies estudiadas (Capítulo 3) y las tasas de crecimiento diamétrico mensuales (Débora di Francescantonio, datos no publicados), la estrategia de crecimiento de *B. riedelianum* estaría asociada a la arquitectura hidráulica (tiene una baja vulnerabilidad a la cavitación) y la de *P. rigida* al tamaño de su copa. Un caso similar al de *P. rigida* se observó en la especie tropical *Lithocarpus rassa* (King et al., 2006), una especie de alta densidad de madera ( $0.66 \text{ g cm}^{-3}$ ) y tasa de crecimiento ( $6.07 \text{ mm año}^{-1}$ ). Esta especie tuvo un área media de copa del doble del valor promedio para las otras especies de dicho estudio.

La especie *P. rigida* presentó un alto número de individuos muertos en comparación a su abundancia relativa. En cambio, *B. riedelianum* tuvo una mortalidad baja. Esta diferencia entre las dos especies podría explicarse por el tamaño de sus copas, la copa mucho más chica de *B. riedelianum* le otorgaría mayor estabilidad mecánica y una menor resistencia al viento. En cambio, una copa de gran tamaño (y peso) como la de *P. rigida* es más inestable mecánicamente, tiene mayores costos de autoporte y una mayor resistencia al viento (Mitchell, 2012). A esto se suma que, por ser una de las especies más altas del dosel, no está protegida por árboles vecinos y tiene su copa totalmente expuesta, lo que la hace susceptible a morir por desarraigo. Además *P. rigida*, al igual que otras especies estudiadas, tiene madera oscura (López et al., 1989; Manieri & Chimelo 1989; Tortorelli,

2009). Las especies de maderas oscuras tuvieron más árboles muertos (en valores absolutos y relativos) que las especies de maderas claras, como por ejemplo *B. riedelianum* (observación personal).

Las especies de madera clara podrían tener una mayor capacidad de rebrote que las especies de madera oscura y, por consiguiente, una menor mortalidad.

### 2.5.2 Propiedades biomecánicas

En las especies estudiadas, las densidades de madera seca en ramas variaron desde 0.36 hasta 0.73 g cm<sup>-3</sup>, y las correspondientes densidades de madera de tallo principal desde 0.38 hasta 0.82 g cm<sup>-3</sup>, valores acordes con los rangos de densidad de la madera reportados para árboles adultos de selvas neotropicales (Muller-Landau 2004; van Gelder et al., 2006; Chao et al., 2008). Se debe conocer la variabilidad de la densidad de madera en la ontogenia, o dentro de un individuo, para evaluar si los valores de las propiedades biomecánicas de las ramas se pueden o no extrapolar al tallo principal (Speck & Burgert, 2011). En la mayoría de los estudios, los datos de densidad de madera se informan para madera seca y sólo del tallo principal de árboles adultos. Para las especies incluidas en este estudio, se determinaron los valores de densidad de madera del tallo principal y también de ramas de distintos diámetros de árboles adultos. La densidad de madera seca en tallo principal fue, en promedio, 0.07 g cm<sup>-3</sup> más pesada que la densidad en ramas, probablemente debido a que en las ramas se incluyó la médula, porque se determinó con un método que resulta en valores ligeramente menores que el utilizado en el tallo principal (Muller-Landau, 2004; Chave et al., 2006), y porque los cambios anatómicos entre madera juvenil y adulta se reflejan en un aumento de la densidad. De todos modos, se observó una fuerte correlación entre densidad del tallo principal y ramas, lo que indica que

en estas especies el rango de valores de densidad de la madera se mantiene en gran parte durante la ontogenia (van Gelder et al., 2006). Por lo tanto, los datos de las propiedades biomecánicas de las ramas serían extrapolables al tallo principal, aunque los valores de las propiedades biomecánicas se modifiquen un poco con los valores de densidad de madera, y con otras características como el porcentaje de xilema con respecto al área total o el grado de colonización por hongos del tallo principal y las ramas, la variación de tamaño elementos anatómicos (como el largo de fibras), de los componentes estructurales de la madera (ej. variación en los porcentajes de celulosa y lignina) o la variación de tejidos como el parénquima (Cannel & Morgan, 1987; Niklas, 1993; Coronel, 1995; Bergarder & Salmen, 2000; Salmen, 2004; van Gelder et al., 2006; Eder et al., 2013).

Las propiedades biomecánicas (MOR, MOE, RT y Dureza) aumentaron con la densidad de la madera, consistente con la hipótesis 2 de este capítulo y tal como se ha observado en otros estudios (Niklas & Spatz, 2010; van Gelder et al., 2006; Coronel, 1995). La densidad de la madera seca fue en general un mejor predictor de las propiedades biomecánicas que la densidad saturada, salvo en el caso del MOE en donde la densidad saturada tuvo un grado de ajuste ligeramente superior a la densidad seca.

El grado de relación del MOR, el MOE, la RT y la dureza con la densidad de la madera fue similar a los observados en otros estudios (van Gelder et al., 2006). El MOR y la dureza sin corteza fueron las propiedades que tuvieron mayor ajuste con la densidad de madera dentro de las estudiadas. El MOR, además, fue la propiedad que presentó menor variabilidad dentro de cada especie. La RT y la dureza con corteza tuvieron valores intermedios en el grado de ajuste. La RT es una de las propiedades con un rango de valores más amplio aún si se mantiene el contenido de humedad fijo (Coronel, 1995;

Suarez, Teresa com. pers.). Esta propiedad es afectada por el contenido de humedad aún por encima del punto de saturación de las fibras, y como en este caso se trabajó con el contenido de humedad que tienen las ramas en condiciones naturales era esperable una alta variabilidad. La relación entre el MOE y densidad de madera no fue significativa, pero el MOE sí correlacionó con el MOR, pudiendo predecirse a partir de esta variable.

Además de la densidad de madera, la forma de las ramas tuvo una influencia muy importante en los valores de MOR, MOE y RT. Las formas de las ramas algo tortuosas y muy tortuosas disminuyeron la resistencia a la rotura, la rigidez y la resistencia ante un impacto (Tabla 2.6). Algunas características, como el tamaño de la médula, el espesor de corteza, el porcentaje de xilema con respecto al total y el diámetro de la muestra, tuvieron una fuerte influencia en los valores de las propiedades biomecánicas. Grupos de especies que comparten estas características tienen resistencias más cercanas entre sí que los esperados si sólo se considerara la densidad de madera. A partir de estos datos, conociendo la densidad de madera y algunas características de las ramas y corteza de una especie podrían estimarse más precisamente los valores de MOR, MOE, RT y dureza.

Especies con valores de densidad de madera similares compartieron algunas características: las especies de maderas más livianas tuvieron las cortezas más gruesas y un menor porcentaje de área de xilema, mientras que las más densas tuvieron cortezas más finas y mayor porcentaje de área de xilema. Para el resto de las características no hubo un patrón claro en relación a la densidad de madera. En el caso de *L. muehlbergianus* que no se ajusta a las relaciones entre densidad de madera y propiedades biomecánicas descritas, posiblemente la combinación de una corteza muy gruesa y un porcentaje de

área de xilema bajo comparativamente con otras especies de equivalente densidad de madera, sumado a un mayor porcentaje de ramas tortuosas, determinó una disminución desproporcionada de las resistencias de las ramas relacionados con el MOR, el MOE y la RT.

### 2.5.3 Mortalidad

La densidad de madera de las diferentes especies tuvieron, según los resultados de este estudio, una relación significativa con la mortalidad de las mismas, siendo mayor en individuos de baja densidad de madera, consistente con la hipótesis 3, y con resultados de otros trabajos en bosques subtropicales y tropicales (Muller-Landau, 2004; Chao et al., 2008; Poorter et al., 2008). Como se expuso al inicio de esta discusión, existe una relación de compromiso entre tasas de crecimiento, longitud de vida y tasas de mortalidad de las especies. En general, las especies de alta densidad de madera tienen bajas tasas de crecimiento, pero también menores tasas de mortalidad. Las bajas tasas de mortalidad de las especies de alta densidad de madera están estrechamente relacionadas con la estabilidad y resistencia mecánica de los árboles (King et al., 2006), como se mostró en la sección anterior, lo que es crítico para la supervivencia en el sitio de estudio sometido a fuertes ráfagas de viento (Mitchell, 2012).

En cuanto al modo de mortalidad, la mayoría de los árboles murieron desarraigados (45.5%) o quebrados (42.3%). En este sitio, y en estas 10 especies en particular también, predomina fuertemente la mortalidad por causas mecánicas, por sobre causas aparentemente fisiológicas, si bien en este tipo de estudio se sobreestiman las categorías desarraigados y quebrados, y se subestiman los muertos en

pie, porque no se puede detectar si un árbol quebrado o desarraigado estuvo previamente muerto en pie (D'Angelo et al., 2004; Putz et al., 1983). Durante el relevamiento se observaron árboles muertos solitarios (sin otros árboles muertos alrededor) y grupos de árboles muertos. Fue muy difícil, en el caso de los grupos de árboles muertos, determinar si un árbol murió por la caída de otro árbol o por otra causa, esta situación es frecuente en los relevamientos de mortalidad (D'Angelo et al., 2004; de Toledo et. al, 2012; van der Meer & Bongers, 1996). Hubiera sido más adecuado marcar árboles y seguir su trayectoria durante un período largo de tiempo para poder hacer un análisis demográfico. Sin embargo este tipo de análisis estaba fuera de las posibilidades del marco temporal de una tesis de doctorado.

La distribución de frecuencias de los modos de mortalidad en general es muy variable dependiendo del sitio de estudio (D'Angelo et al., 2004; de Toledo et. al, 2012; Putz et al., 1983). En este trabajo se observó una mayor frecuencia de mortalidad por desarraigo comparado con otros estudios, lo que estaría determinado por una combinación de características del bosque, sus especies y condiciones climáticas. Por un lado, en general, un bosque de alta densidad como el estudiado en este caso ( $1040 \text{ ind ha}^{-1} > 10 \text{ cm de DAP}$ ) es más susceptible al viento que sitios más abiertos (D'Angelo et al., 2004). El bosque estudiado recibe abundantes precipitaciones todo el año sin estacionalidad marcada, lo que permite que los árboles puedan tener sistemas radiculares poco profundos y con poca extensión lateral (las raíces son en general pequeñas en relación al tamaño del árbol), a la vez que aumenta su vulnerabilidad al desarraigo en comparación con árboles creciendo en suelos con menor contenido de humedad. Una combinación de precipitaciones abundantes en días previos a fuertes ráfagas de viento potencia la vulnerabilidad de los árboles al desarraigo (Mitchell, 2012; Villalba,



Ricardo com. pers.). Misiones se encuentra dentro del área de tornados de Argentina (de Oliveira et al., 2011), y en el sitio de estudio se registraron vientos muy fuertes de hasta  $88 \text{ km h}^{-1}$ . Además de estas condiciones climáticas, las condiciones edáficas y la estructura del bosque en este sitio de estudio favorecerían la mortalidad por desarraigo, por sobre la mortalidad por quiebre del tronco.

No se encontró ningún árbol muerto de *C. speciosa* (Tabla 2.7), la especie con densidad de madera más baja. Esta relación se encontró en otros estudios (King et al., 2006), como por ejemplo con especies de *Cecropia*. Esto podría estar asociado a que los árboles jóvenes de especies pioneras no crecen bajo las copas de otros árboles y así reducen los riesgos por daños físicos causados por la caída de ramas a la que sí están expuestos los árboles jóvenes que crecen debajo de doseles cerrados. También podría estar asociado a una alta tasa de descomposición de las especies de baja densidad y de madera clara (Chave et al., 2009) o la alta frecuencia de rebrote de raíz y del tallo que tiene esta especie (Mostacedo et al., 2009).

Algunas propiedades biomecánicas (cómo el MOR y la dureza sin corteza), alométricas (altura promedio de la especie) y el grado de colonización de lianas de la copa influyeron también en el modo de mortalidad. Los árboles chicos (bajos de estatura y de clase diamétrica) con bajo MOR, baja dureza y de especies con tendencia a la colonización de la copa por lianas murieron en general quebrados. Las lianas constituyen una carga importante, que disminuirían la resistencia inicial (sin lianas) de estos árboles, haciéndolos más susceptibles a la muerte por quiebre. Los árboles grandes (altos y de clases diamétricas mayores) con alto MOR y dureza y una menor tendencia a la colonización por lianas, mueren desarraigados.

Además, la posición relativa que ocupa un árbol dentro de la estructura de la selva es de importancia ya que los árboles más expuestos (los emergentes y dominantes, o los más altos, o los que tienen pocos árboles alrededor) tienden a morir desarraigados y los árboles que están rodeados de otros árboles, tienden a morir quebrados, consistente con la predicción de la hipótesis 4. El mayor factor de riesgo de los árboles expuestos es la intensidad del viento y el de los árboles juveniles o suprimidos es la caída de ramas y árboles desde posiciones superiores del dosel. Los atributos individuales de los árboles que mueren desarraigados o quebrados, se relacionan con la posición que ocupan en la estructura de la selva.

La mortalidad es un proceso predecible aunque tiene componentes estocásticos, es además lento y por lo tanto se necesita ya sea una muestra de gran tamaño o un largo período de tiempo de evaluación para obtener estimaciones de mortalidad precisas (Poorter et al., 2008). No se encontraron en la bibliografía estudios que combinen propiedades biomecánicas con el modo de mortalidad y lo relacionen con la posición de los individuos en la estructura del bosque que ocupaban los árboles muertos, por lo que no se pueden hacer comparaciones en este caso. En este estudio se encontró que la posición que ocupa un árbol en el dosel y el grado de protección al viento que brindan los árboles vecinos tuvo un rol determinante en el modo de mortalidad.

Se encontró que las especies de maderas claras estudiadas tienen muy bajos valores de mortalidad absolutos y relativos, con respecto a las especies de maderas oscuras. La principal diferencia entre estos dos grupos de especies es la calidad y composición de las sustancias extractivas orgánicas en el duramen de cada grupo de especies. Estas sustancias están asociadas a las funciones de defensa al ataque de insectos y hongos (Schultz et al., 1995; Taylor et al., 2002; Nascimento et al.,

2013). Las maderas de color oscuro son más resistentes a la degradación fúngica y bacteriana, que las maderas de colores claros (Manieri & Chimelo 1989; Chave et al., 2009; Moya & Berrocal, 2010). Se ha probado que después de la eliminación de los compuestos extractivos la madera disminuye su durabilidad natural (Taylor et al., 2002). En consecuencia, se podría concluir que hubo un mayor número de árboles de maderas oscuras, porque tardan más tiempo en descomponerse. Sin embargo, las especies de maderas claras y oscuras incluidas en este estudio comparten otras características además del porcentaje de mortalidad. Estas diferencias observadas llevan a pensar en que la mayor durabilidad de las maderas oscuras no son la única causa por la que se observan más árboles muertos de madera oscura. Las especies de madera clara son más altas en relación al diámetro del fuste (tienen una relación  $H DAP^{-1}$  mayor que las especies de madera oscura), aunque no son necesariamente más altas, y tienen copas más chicas, con una relación área de copa: área de tallo menor que las especies de maderas oscuras (datos no mostrados). Tener tallos relativamente finos y copas pequeñas en este sitio con fuertes ráfagas de viento y abundantes precipitaciones, constituye una ventaja competitiva, porque las copas chicas oponen menor resistencia al viento y a su vez son más estables porque tienen que sostener menos peso que una copa grande (Sterck et al., 2005).

Estas especies también se diferenciaron en el área de xilema activo (albura) de sus tallos (ver Metodología y Resultados en Capítulo 4). Las especies de madera clara tuvieron una relación área de xilema activo: área de tallo mayor que las de madera oscura (0.86 y 0.44, respectivamente). Probablemente las especies de madera clara tengan una mayor capacidad de rebrote que las especies de madera oscura. En el relevamiento de mortalidad y durante el tiempo que duró el trabajo de campo

de esta tesis se observaron numerosos árboles adultos completamente descopados (quebrados por debajo de la copa) que rebrotaron y volvieron a formar su copa nuevamente (ver ANEXO I: Fotografías). Estos árboles pertenecían frecuentemente a especies de madera clara. Estas observaciones, más el alto porcentaje de tejido fisiológicamente activo aún en árboles de grandes diámetros (ver Capítulo 4), estudios previos que sugieren que la energía almacenada en el parénquima de la albura puede ser utilizada para reparar lesiones (Shain, 1995) y la alta capacidad de rebrote informada para alguna de las especies de madera clara en otros estudios (Mostacedo et al., 2009), llevaron a plantear la hipótesis de la alta capacidad de rebrote de las especies de maderas claras. El color de la madera podría ser considerado un rasgo funcional en especies Angiospermas tropicales. Características como una baja relación área de copa: área de tallo y una alta capacidad de rebrote luego del quiebre fueron relacionadas con una mayor supervivencia en bosques tropicales con alta frecuencia de huracanes (Lugo & Zimmerman; 2010). Serían necesarias investigaciones futuras, en las que se estudie la capacidad de rebrote de estos dos grupos de especies en distintas situaciones (desarraigados, descopados o quebrados desde la base) y clases diamétricas de los árboles y se analice la concentración de hormonas involucradas en el rebrote luego de un daño mecánico para poner a prueba esta hipótesis.

## **2.6 Conclusiones**

En este estudio se relacionaron propiedades biomecánicas y características arquitecturales de árboles adultos, con procesos ecológicos importantes como el crecimiento y la mortalidad. Se

seleccionaron especies coexistentes que abarcan un amplio gradiente de densidades de madera (considerando el rango de valores del sitio de estudio y de los bosques subtropicales en general) y con distintas historias de vida. El objetivo de este capítulo fue analizar las relaciones funcionales entre propiedades de la madera, tasas de crecimiento y modos de mortalidad en especies arbóreas nativas del BAs.

En este estudio, las especies de alta densidad de madera tuvieron tasas de crecimiento menores que las especies de baja densidad, consistentemente con la hipótesis de que existe una relación de compromiso entre la tasa de crecimiento y la asignación de recursos al tallo (costos de construcción). Además de la densidad de madera, los niveles de radiación que reciben las copas de los árboles es la variable que mejor predijo la tasa de crecimiento. La densidad de madera tuvo además una relación lineal positiva con la resistencia a la rotura ya sea por cargas estáticas o dinámicas, y con la dureza del tallo (resistencia a la penetración). En general, el valor de las variables relacionadas con propiedades biomecánicas especie específicas aumentaron con la mayor densidad de madera.

En este estudio, especies con maderas más densas tendieron a morir desarraigadas mientras que las especies con maderas de baja densidad tendieron a morir quebradas, Además de las características individuales de los árboles, el modo de mortalidad se relacionó con la posición de la copa de los árboles dentro de la estructura del bosque que ocupaba originalmente el árbol muerto. Así los árboles más altos del dosel y con pocos vecinos, murieron principalmente desarraigados. Los árboles juveniles o suprimidos y con árboles vecinos cerca, mueren principalmente quebrados. Los estudios sobre propiedades biomecánicas y modos de mortalidad en árboles adultos no son frecuentes

y es la primera vez que se hace un estudio de este tipo en el BAs. Las especies seleccionadas abarcaron distintas densidades de madera, historias de vida, características arquitecturales y fenología foliares, por lo que estos resultados podrían ser extrapolados a otras especies de bosques subtropicales con características similares.

## 2.7 Referencias bibliográficas

- Asner, G.P. & Goldstein, G. (1997). Correlating stem biomechanical properties of hawaiian canopy trees with hurricane wind damage. *Biotropica* 29(2): 145-150.
- Bergander, A. & L. Salmén. (2000). The transverse elastic modulus of the native wood fibre wall. *J. Pulp & Paper Sci.* 26: 234–238.
- Brüchert, F. & Gardiner, B.A. (2006). The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany* 93:1512–21.
- Campanello, P. (2004). 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. Tesis Doctoral. UBA.
- Campanello, P.I., Garibaldi, J.F., Gatti, M.G. & Goldstein, G. (2007). Lianas in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242: 250-259.
- Campanello, P.I., Gatti, M.G. & Goldstein, G. (2008). Coordination between water-transport efficiency and photosynthetic capacity in canopy tree species at different growth irradiances. *Tree Physiology* 28: 85–94.
- Cannell, M.G.R. & Morgan, J. (1987). Young's modulus of sections of living branches and tree trunks. *Tree Physiology* 3: 355-364.
- Cattelino, P.J., Becker, C.A. & Fuller, L.G. (1986). Construction and installation of homemade dendrometer bands. *Northern Journal of Applied Forestry* 3: 73–75.
- Chambers, J. Q., Higuchi, N. & Schimel, J. P. Ancient trees in Amazonia. (1998). *Nature* 391: 135–136.
- Chao, K.J., Phillips, O.L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., & Martínez, R.V. (2008). Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* 96(2): 281–292.
- Charnov, E. L. (1993). *Life History Invariants: Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology* (Oxford Univ. Press, Oxford).
- Chave, J.E., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., ter Steege, H. & Webb, C.O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356–67.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.

- Clark, D.A. & Clark, D.B. (1991). The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *The Journal of Ecology* 79(2): 447–457.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- Coder, K.D. (2000). *Crown Shape Factors & Volumes*. University of Georgia, Warnell School of Forest Resources. Extension publication for00-32: 0–5.
- Condit, R.S., Hubbell, P. & Foster, R.B. (1996). Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7: 405- 416.
- Coronel, E.O. (1995). *Fundamentos de las propiedades físicas y mecánicas de las maderas. Aspectos teóricos y prácticos para la determinación de las propiedades y sus aplicaciones*. Instituto de Tecnología de la Madera (ITM). Serie de publicaciones 9508. Santiago del Estero.
- Cristiano, P.M., Madanes, N., Campanello, P.I., di Francescantonio, D., Rodríguez, S.A., Zhang, Y.J., Oliva Carrasco, L. & Goldstein, G. (2014). High canopy photosynthesis of South American subtropical forests despite seasonal changes in leaf area index and air temperature. *Forests* 5(2): 287-308.
- D'Angelo, S., Andrade, A.C.S., Laurance, S.G., Laurance, W.F. & Mesquita, R.C.G. (2004). Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology* 20(2): 243–246.
- de Oliveira, M.M.F., Ebecken, N.F.F., de Oliveira, J.L.F. & Gilleland, E. (2011). Generalized extreme wind speed distributions in South America over the Atlantic Ocean region, *Theoretical and Applied Climatology* 104(3–4): 377–385.
- de Toledo, J.J., Magnusson, W.E., Castilho, C.V. & Nascimento, H.E.M. (2012). Tree mode of death in Central Amazonia: Effects of soil and topography on tree mortality associated with storm disturbances. *Forest Ecology and Management* 263: 253–261.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com>.
- Donoso, C. (1993). *Bosques templados de Chile y Argentina; Variación, estructura y dinámica*. Ed. Universitaria. Santiago (Chile). 483 p.



- Eder, M., Arnould, O., Dunlop, J. W. C., Hornatowska, J., & Salmén, L. (2013). Experimental micromechanical characterisation of wood cell walls. *Wood Science and Technology*, 47: 163–182.
- Enquist, B.J., West, G.B. & Brown, J.H. (1999). Quarter-power allometric scaling in vascular plants: functional basis and ecological consequences. In Brown, J.H., West, G.B. (eds.), *Scaling in Biology*, pp. 167-199. Oxford University Press, Oxford.
- Fournier, L.A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas de árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Hacke, U.W. & Sperry, J.S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4(2): 97-115.
- IRAM N° 9546. (1965). “Método de ensayo de flexión dinámica en maderas con peso específico aparente mayor de 0.5 g cm<sup>-3</sup>”. Instituto Argentino de Racionalización de Materiales. 10 pp.
- IRAM N° 9532. (1963). Método de determinación de humedad. Instituto Argentino de Racionalización de Materiales. 14 pp.
- IRAM N° 9542. (1977). “Método de ensayo de flexión estática en maderas con densidad aparente mayor de 0.5 g cm<sup>-3</sup>”. Instituto Argentino de Racionalización de Materiales. 10 pp.
- IRAM N° 9544. (1985). Método para la determinación de la densidad aparente. Instituto Argentino de Racionalización de Materiales. 10 pp.
- IRAM N° 9550. (1971). “Método de ensayo de la dureza janka”. Instituto Argentino de Racionalización de Materiales. 6 pp.
- King, D.A., Davies, S.J., Tan, S. & Noor, N.S.M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94(3): 670–680.
- Korning, J. & Balslev, H. (1994). Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science* 4: 77-86.
- Larjavaara, M. & Muller-Landau, H.C. (2010). Perspective: Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology* 24: 701–705.
- Larjavaara, M. & Muller-Landau, H.C. (2012). Still rethinking the value of high wood density. *American Journal of Botany* 99: 165–8.
- Ligier, H.D., Matteio, H.R., Polo, H.L. & Rosso, J.R. (1990). Provincia de Misiones. In: Atlas de suelos de la República Argentina, Tomo II. Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD Arg. 85/019. INTA, Centro de Investigaciones de Recursos Naturales, pp. 111–154.

- López, J.A., Little, E.L., Ritz, G.F., Rombold, J.S. y W.J. Hahn. (1987). Árboles comunes del Paraguay. Cuerpo de Paz. Washington D C.
- Lorenzi, H. (2002). Arvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. Vol.1. 4ª ed. Instituto Plantarum. Sao Paulo, Brasil.
- Lugo, A. & Zimermann, J. (2010). Manual de Semillas de Árboles Tropicales. Ecología de las historias de vida. Capítulo 7, 199-224. Costa Rica.
- Manieri, C. Chimelo, J. P. (1989). Fichas de características das madeiras brasileiras. Instituto do pesquisas tecnológicas do Sao Paulo.
- Mitchell, S.J. (2012). Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis. *Forestry* 86: 147–157.
- Moore, J.R. & Maguire, A.D. (2004). Natural sway frequencies and damping ratios of trees: concepts, review and synthesis of previous studies. *Trees* 18: 195–203.
- Mostacedo, B., Putz, F.E., Fredericksen, T.S., Villca, A. & Palacios, T. (2009). Contributions of root and stump sprouts to natural regeneration of a logged tropical dry forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 258(6): 978–985.
- Moya, R., & Berrocal, A. (2010). Wood colour variation in sapwood and heartwood of young trees of *Tectona grandis* and its relationship with plantation characteristics, site, and decay resistance. *Annals of Forest Science* 67: 109–109.
- Muller-Landau, H.C. (2004). Interspecific and Inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36: 20–32.
- Nascimento, M., Santana, A. L. B. D., Maranhão, C. A, Oliveira, L. S., & Bieber, L. (2013). Phenolic Extractives and Natural Resistance of Wood. *Biodegradation - Life of Science*: 349–370.
- Niklas, K.J. (1993). Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. *Annals of Botany* 72: 173–179.
- Niklas, K.J. & Spatz, H.C. (2010). Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density. *American Journal of Botany* 97: 1587–1594.
- Parolin, P. (2002). Radial gradients in wood specific gravity in trees of central amazonian floodplains. *IAWA Journal*, vol. 23(4): 449–457.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F.J. & Wöll, H. (2003). Architecture of 53 Rain Forest Tree Species Differing in Adult Stature and Shade Tolerance. *Ecology* 84(3): 602–608.

- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J., & Wöll, H. (2005). Beyond the regeneration phase: differentiation of height – light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93(2): 256–267. 84
- Poorter, L.O.P., Bongers, L. & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species : traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87(5): 1289–1301.
- Poorter, L., Wright, S., Paz, H. & Ackerly, D. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* 89: 1908–1920.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A. & Alello, A. (1983). Snapping and uprooting of trees: structural determinants and ecological characteristics. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 1011–1020.
- Salmén, L. (2004). Micromechanical understanding of the cell-wall structure. *Comptes Rendus - Biologies* 327: 873–880.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2007). Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in neo-tropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment* 30: 236-248.
- Shain, L. 1995. Stem defense against pathogens. In *Plant stems: physiology and functional morphology*. Edited by B.L. Gartner. Academic Press, San Diego, Calif.
- Shultz, T. P., Harms, Fisher, T. H., MCMurtrey, K. D., Minn, J. & Nicholas, D. D. (1995) Durability of angiosperm heartwood: the importance of extractives. *Holzforschung* 49 : 29-34.
- SMN. Servicio Meteorológico Nacional. [www.smn.gov.ar](http://www.smn.gov.ar)
- Speck, O. & Spatz, H.C. (2004). Damped oscillations of the giant reed *Arundo donax* (Poaceae). *American Journal of Botany* 91: 789–96.
- Speck, T. & Burgert, I. (2011). *Plant Stems: Functional Design and Mechanics*. *Annual Review of Materials Research* 41: 169–193.
- SPSS Inc. Released 2001. SPSS for Windows, Version 11.0.1 Chicago, SPSS Inc.
- Srur, M., Gatti, F., Benesovsky, V., Herrera, J., Melzew, R. & Camposano, M. (2007). Identificación, caracterización y mapeo de los ambientes del Parque Nacional Iguazú. Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales, Delegación Técnica Regional NEA, A.P.N.
- StatSoft, Inc. 1984-2002. Statistica 6.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)

- Sterck, F.J., Schieving, F., Lemmens, A. & Pons, T. L. (2005). Performance of trees in forest canopies: explorations with a bottom-up functional-structural plant growth model. *New Phytologist* 166(3): 827–843.
- Taylor, A.M., Gartner, B.L. & Morrell, J.J. (2002). Heartwood formation and natural durability—a review. *Wood FiberSci.* 34: 587–611.
- Tortorelli, L. A. (2009). *Maderas y bosques argentinos-2da ed. Tomo I y II.* Buenos Aires. 1112 p.
- van der Meer, P.J. & Bongers, F. (1996). Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology* 84: 19–29.
- van Gelder, H.A., Poorter, L. & Sterk, F.J. (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171: 367–378.
- Villagra, M., Campanello, P.I., Montti, L. & Goldstein, G. (2013). Removal of nutrient limitations in forest gaps enhances growth rate and resistance to cavitation in subtropical canopy tree species differing in shade tolerance. *Tree Physiology* 33(3): 285–296.
- Wabo, E. (2006). Determinación del volumen de madera en pie, en bosques y rodales. *SAGPyA forestal* 38: 8-11.
- Whittaker, R. H. & Woodwell, G. M. (1968). Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York. *Ecology* 56: 1–25.
- Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J. B., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Díaz, S., Engelbrecht, B.M.J., Harms, K.E., Hubbell, S.P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M.C., Salvador, C.M. & Zanne, A. E. (2010). Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91(12): 3664–3674.

# Capítulo 3<sup>86</sup>

## ***Arquitectura hidráulica y características arquitecturales en especies nativas y cultivadas en el norte de la provincia de Misiones***

*“La rebelión consiste en mirar una rosa  
hasta pulverizarse los ojos”  
A. Pizarnik*

## 3.1 Introducción

### 3.1.1 Densidad de madera, características arquitecturales y tasas de crecimiento en especies nativas y cultivadas

Uno de los objetivos centrales de la ecología es entender cómo los rasgos funcionales varían entre las especies y en qué medida esta variación tiene un valor adaptativo. Existe un consenso creciente en que la densidad de la madera, la altura máxima del árbol adulto ( $H_{\max}$ ), el área foliar específica (una medida de la superficie producida para interceptar la radiación solar por unidad de peso seco invertido en la construcción de las hojas, AFE) y el volumen de la semilla (tamaño de la semilla) son rasgos claves para explicar atributos demográficos como las tasas de crecimiento y mortalidad de los árboles (King et al., 2006; Chao et al., 2008; Poorter et al., 2008), y pueden relacionarse además con su arquitectura hidráulica (Bucci et al., 2004; Nicklas & Spatz, 2004; Campanello et al., 2008; Chave et al., 2009). Poorter y colaboradores (2008) estudiaron estos rasgos (densidad de madera,  $H_{\max}$ , AFE y volumen de semilla) en especies de cinco bosques subtropicales y señalan que los rasgos morfológicos explicaron el 41% de la variación en la tasa de crecimiento y el 54% de la variación en la tasa de mortalidad, con la densidad de la madera como el mejor predictor de crecimiento y mortalidad.

Existe una relación negativa entre la densidad de madera y tasas de crecimiento en especies nativas (Muller-Landau, 2004; King et al., 2006; Chao et al., 2008; Campanello et al., 2011; Poorter et al., 2008). Las relaciones alométricas entre productividad y densidad

de madera han sido analizadas últimamente con modelos fractales lo que determinó el comienzo de una intensa discusión sobre el significado funcional de esta relación (West et al., 1999; Enquist et al., 1999). En las plantaciones forestales, distintos ensayos de mejoramiento genético revelan que las correlaciones intraespecíficas entre el crecimiento y la densidad suelen ser débiles o inexistentes, lo que lleva a que se seleccionen los genotipos de rápido crecimiento manteniendo una misma densidad de madera (Raiskila et al., 2006; Weber & Sotelo Montes, 2008).

Los atributos morfo-funcionales, como la relación altura-diámetro y el tamaño y forma de la copa, se relacionan con distintas estrategias de crecimiento y supervivencia de los árboles (King, 1996; Porter et al., 2003; Sumida et al., 2013). En las especies que requieren luz y que se regeneran en claros, un rápido crecimiento en altura les permite competir con sus vecinos y mantener una posición dominante en el dosel una vez que el claro se ha cerrado. Estas especies tienden a tener tallos delgados y copas angostas. Otra estrategia de los árboles dominantes del dosel es desarrollar copas muy extendidas horizontalmente y voluminosas pero en compensación tienen que invertir fuertemente en el crecimiento del diámetro del tallo para soportar esas grandes copas, reemplazar los vasos funcionalmente inactivos y resistir el aumento de la fuerza del viento, lo que daría lugar a una relación asintótica altura-diámetro (Sterck et al., 2005). Las especies tolerantes a la sombra que se regeneran en el sotobosque también pueden tener una copa amplia para mejorar la intercepción de luz (King, 1996; Poorter et al., 2003). La variación

ontogenética del área y profundidad de copa está fuertemente relacionada con la especie (Poorter et al., 2006).

### 3.1.2 Arquitectura hidráulica en especies nativas y cultivadas, Angiospermas y Gimnospermas

La capacidad de transportar agua está asociada al tamaño y distribución de los elementos de conducción en las plantas (vasos o traqueidas). Las Angiospermas y Gimnospermas difieren en sus sistemas de conducción dentro del xilema y utilizan un conjunto de estrategias hidráulicas distintas. Las Gimnospermas transportan agua en las traqueidas, éstas se comunican entre sí a través de puntuaciones (Esau, 1982). En cambio, las Angiospermas transportan agua por elementos de vaso que se comunican entre sí por paredes terminales perforadas (placas de perforación), además de las puntuaciones, formando los vasos (Esau, 1982). A nivel de conducto (vaso o traqueida), la conductividad hidráulica teórica depende del diámetro del lumen, según la ecuación de Hagen-Poiseuille, que relaciona la conductividad hidráulica potencial de un conducto ( $K_{teórica}$ ) suponiendo un flujo laminar con el radio del conducto elevado a la cuarta potencia (Tyree & Ewers, 1991). Cuanto más largo y ancho es el conducto, mayor es la conductividad potencial, es decir, menor es su resistencia al flujo de agua. La eficiencia en el transporte de agua (conductividad hidráulica por área de xilema;  $KS$ ) se correlaciona positivamente con el tamaño de los vasos y negativamente con la densidad de la madera (Stratton et al., 2000; Bucci et al., 2004; Campanello, 2004; Villagra et al., 2013), aunque en algunos estudios no



se encontró relación entre la conductividad hidráulica y la densidad de madera (Poorter et al., 2010). El área de los vasos, en general, disminuye con el aumento de la densidad de la madera (Preston et al., 2006; Martínez-Cabrera et al., 2011). Por la relación que existe entre la densidad de la madera y las características anatómicas del xilema como el área individual de vasos, el área de vasos por unidad de superficie (o fracción de lumen) (Preston et al., 2006; Jacobsen et al., 2007; Ziemińska et al., 2013); la densidad de madera se puede relacionar con la conductividad hidráulica (Martínez-Cabrera et al., 2011; Villagra et al., 2013). Aunque diferentes estructuras anatómicas pueden tener valores de densidad de madera similares (Ziemińska et al., 2013).

Durante el proceso de transpiración, el agua en los tejidos vasculares está sujeta a presiones negativas o tensiones según la teoría coheso-tenso-transpiratoria. Cuando la 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 las aberturas presentes en las membranas 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). La capacidad de las plantas leñosas de sobrevivir y recuperarse de períodos de sequía sostenida está fuertemente relacionada con su resistencia a la cavitación (Brodrribb & Cochard, 2009). La vulnerabilidad de los conductos del xilema a la cavitación puede estudiarse

empíricamente a través de diferentes métodos que estiman la tensión del xilema en la que se pierde el 50% de la conductividad (P50, Tyree & Zimmermann, 2002).

El P50 varía mucho entre las especies (de 0.18 MPa a 14 MPa), con mayores valores absolutos en las coníferas que en las Angiospermas (Maherali et al., 2004; Brodribb et al., 2012; Choat et al., 2012 Johnson et al., 2012), siendo las Gimnospermas menos vulnerables a la cavitación en forma absoluta. Sin embargo, las coníferas tienden a experimentar cavitación más frecuentemente en hojas y raíces que las Angiospermas en comparación con los tallos (Johnson et al., 2012). Se ha sugerido que en los ambientes tropicales de tierras bajas, las Angiospermas han ganado la competencia con las coníferas debido a sus innovaciones en el sistema de transporte hidráulico (Bond, 1989). La capacidad de las Angiospermas para producir un mayor volumen de madera gracias a un mayor diámetro de sus elementos de conducción, en lugar de las traqueidas estrechas que se encuentran en Gimnospermas y otros grupos de plantas, se considera una gran ventaja adaptativa que ha contribuido al éxito de Angiospermas (Brodribb, 2009).

Algunos estudios encontraron una relación negativa entre la conductividad hidráulica y la resistencia a la cavitación (Hacke et al., 2010; Fichot et al., 2011; Markesteijn et al., 2011), apoyando la hipótesis que existe un compromiso entre la eficiencia en el transporte de agua y la seguridad del sistema de transporte (Zimmermann, 1983). La resistencia a la cavitación se asociaría en estos casos a una mayor densidad de la madera (Hacke & Sperry, 2001; Hacke et al., 2001; Sperry et al., 2006). Sin embargo, otros

estudios no concuerdan con esta hipótesis (Sperry et al., 1994; Tyree et al., 1994; Alder et al., 1996; Cochard et al., 1999; Pratt et al., 2007, Campanello et al., 2011).

Los márgenes de seguridad hidráulica se definen como las diferencias entre el potencial hídrico del xilema que experimentan las plantas en sus ambientes y las tensiones en el xilema que podrían causar disfunción hidráulica, estimadas mediante curvas de vulnerabilidad (Johnson et al., 2012). Estos márgenes de seguridad tienden a ser mucho mayores en las coníferas que en las Angiospermas (Choat et al., 2012; Johnson et al., 2012) y son independientes de la precipitación media anual, sugiriendo que todos los ecosistemas forestales son potencialmente vulnerables a disfunciones hidráulicas (Choat et al., 2012).

En el nivel individuo, aún no se ha determinado si las especies de árboles se comportan siguiendo una única estrategia en relación a la asignación de recursos al tallo y las hojas. Podría esperarse que especies que tienen hojas con altos costos de construcción (con bajos valores de AFE) tengan tallos resistentes (con alta densidad de madera). Sin embargo, no hay evidencias definitivas de que esta correlación se pueda generalizar. En algunos estudios, se encontraron relaciones negativas entre el AFE y la densidad de madera (Bucci et al., 2004; Ishida et al., 2008) mientras que en otros no se encontró una correlación significativa (Wright et al., 2007), e incluso que las características relacionadas con los costos de construcción de los tallos (e.g., densidad de madera, grosor de corteza,

contenido de humedad de la madera) y de las hojas eran ortogonales (Baraloto et al., 2010).

El agua puede ser un recurso limitante en el BAs de Misiones. Aunque la distribución de las lluvias es relativamente uniforme en el año, hay períodos cortos sin lluvias que pueden ocasionar déficits hídricos. Se han registrado potenciales hídricos en el suelo de hasta -2 MPa en estos bosques (Campanello et al., 2009). Durante estos eventos de sequía, se pueden producir embolismos en los vasos del xilema.

### **3.2 Objetivos**

El objetivo general de este capítulo fue establecer la relación entre la densidad de madera, tasas de crecimiento, aspectos de la arquitectura hidráulica (eficiencia de transporte de agua, vulnerabilidad a la cavitación) y atributos morfo-funcionales en especies nativas (las especies nativas seleccionadas pertenecen a Angiospermas) y cultivadas (las especies cultivadas seleccionadas pertenecen a Angiospermas y Gimnospermas) en la provincia de Misiones.

### 3.2.1 *Objetivos específicos*

1. Analizar la relación entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y otros atributos morfo-funcionales (altura, volumen de copa) en las especies estudiadas.

2. Determinar si la densidad de madera es un buen predictor de la eficiencia del transporte de agua y la vulnerabilidad a la cavitación para el grupo de especies nativas y cultivadas estudiadas; y para las especies Angiospermas y Gimnospermas estudiadas.

3. Establecer si hay compromisos entre la eficiencia en el transporte de agua y la vulnerabilidad a la cavitación para los grupos de especies estudiadas.

### 3.2.2 *Hipótesis y predicciones asociadas*

H1. Existe una relación de compensación entre el tamaño de copa de un árbol y la energía invertida en el crecimiento del tallo en las especies estudiadas.

P1. El DAP promedio de una especie aumentará con el aumento del volumen de copa promedio en las especies estudiadas.

H2. La densidad de madera disminuye con el aumento del área individual de los elementos de conducción (vasos o traqueidas) y el aumento del área de estos vasos o lumen de traqueidas por unidad de superficie. La conductividad hidráulica potencial aumenta con el aumento del diámetro del lumen de los vasos o traqueidas. Cómo el área

de los elementos de conducción disminuye con el aumento de la densidad de madera, la conductividad hidráulica disminuirá con el aumento de la densidad de madera.

P2. En las especies estudiadas, las Gimnospermas tendrán menor conductividad hidráulica específica que las Angiospermas.

P2'. En las especies Angiospermas estudiadas, cuanto más alta es la densidad de la madera, menor será la conductividad hidráulica específica.

H3. Las especies de alta densidad de la madera son menos vulnerables a la cavitación que las especies de baja densidad de madera dentro de un mismo grupo de especies (Angiospermas y Gimnospermas). Existe una relación de compromiso entre la conductividad hidráulica y la vulnerabilidad a la cavitación.

P3. Especies de baja densidad de madera tendrán conductividad hidráulica y vulnerabilidad a la cavitación más altas que especies de alta densidad de madera dentro de un mismo grupo de especies (Angiospermas y Gimnospermas).

P3'. Las Gimnospermas serán menos vulnerables a la cavitación que las Angiospermas.

## 3.3 Materiales y métodos

### 3.3.1 Diseño experimental

#### 3.3.1.1 Sitio de estudio, selección de especies e individuos

##### *Especies nativas*

Este estudio se desarrolló en el norte de la provincia de Misiones, dentro del Parque Nacional Iguazú, en un bosque denominado “palmital” (Srur et al., 2007). El sitio (S25 41.336, W54 28.777) se seleccionó por el tipo de suelo (complejo 9, Ligier et al., 1990), su riqueza específica y su alto grado de conservación, reflejado en la densidad de individuos adultos ( $1040 \text{ ind ha}^{-1} > 10 \text{ cm DAP}$ , incluyendo árboles, lianas y palmitos; y  $470 \text{ árboles ha}^{-1} > 10 \text{ cm DAP}$ ) y el área basal ( $36.86 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1} > 10 \text{ cm DAP}$  y  $30.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1} > 10 \text{ cm DAP}$ , respectivamente). La densidad de individuos, el área basal y la abundancia relativa de las especies estudiadas se obtuvo a partir de un relevamiento de todos los individuos  $> 10 \text{ cm DAP}$  realizado en cuatro transectas de  $1000 \text{ m}^2$  en el sitio de estudio (Oliva Carrasco, datos no publicados). Estos datos se compararon con los obtenidos para “palmitales” en un mapeo de ambientes del Parque Nacional Iguazú por Srur y colaboradores.

En el estudio se incluyeron 10 especies nativas de árboles (Tabla 3.1) representativas de la región y que abarcan un amplio gradiente de densidades de madera, de  $0.26 \text{ g cm}^{-3}$  para *Ceiba speciosa* a  $0.98 \text{ g cm}^{-3}$  para *Holocalix balansae* (López et al.,

1987; Manieri & Chimelo 1989; Lorenzi, 2002; Tortorelli, 2009), pertenecen a distintos estratos arbóreos (López et al., 1987; Lorenzi, 2002; Tortorelli, 2009; Srur et al., 2007) y tienen distinta fenología foliar (Cristiano et al., 2014). También se tuvo en cuenta la importancia comercial actual y potencial de las especies elegidas. Estas especies en conjunto representan el 40% de la abundancia de árboles en el sitio de estudio.

Se seleccionaron 10 individuos adultos por especie, salvo en el caso de *P. rigida* en donde sólo se encontraron seis árboles con DAP adecuados para el estudio en el área relevada (aproximadamente 10 ha). Previamente a la selección se hizo un relevamiento en el que se midieron todos los individuos adultos de las especies estudiadas entre 20 y 90 cm de DAP. Fueron en promedio 20 individuos por especie, a partir de los cuales se obtuvo el DAP promedio de adulto de la especie. El rango de diámetros de cada especie estuvo acorde con el diámetro promedio de adultos en cada caso, y fue lo más acotado posible. Los individuos seleccionados alcanzaron la madurez reproductiva. Los individuos seleccionados de la misma especie estuvieron separados al menos 30 m entre sí para disminuir el parentesco entre individuos. Inicialmente se seleccionaron 12 a 13 individuos por especie, previendo posibles muertes, enfermedades o daños físicos importantes durante el período de estudio. Al finalizar el estudio se descartaron los individuos muertos o dañados, analizando los datos de 10 individuos por especie. Para ampliar la información consultar la introducción de la tesis y el capítulo 2.



**Tabla 3.1.** Lista de especies estudiadas, nombre común más utilizado, familia, abreviatura utilizada en los gráficos de este capítulo y fenología foliar.

Especies nativas	Nombre común	Familia	Abreviatura	Fenología foliar
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Guatambú	Rutaceae	Br	Brevidecidua
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart. subsp. <i>canjearana</i>	Cancharana	Meliaceae	Cc	Siempreverde
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Cedro	Meliaceae	Cf	Decidua
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil., A.Juss. & Cambess.) Ravenna	Palo borracho	Bombacaceae	Cs	Decidua
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Peteribí	Borraginaceae	Ct	Decidua
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Alecrín	Fabaceae	Hb	Siempreverde
<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez.	Ayuí	Lauraceae	Od	Siempreverde
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.	Rabo molle	Fabaceae	Lm	Brevidecidua
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Anchico colorado	Fabaceae	Pr	Brevidecidua
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	Aguái	Sapotaceae	Cg	Siempreverde
Especies cultivadas				
<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze	Araucaria	Araucariaceae	Aa	Siempreverde
<i>Eucalyptus grandis</i> W Hill. ex Maiden	Eucalipto	Myrtaceae	Eg	Siempreverde
<i>Pinus caribaea</i> var. <i>caribaea</i>	Pino caribaea	Pinaceae	Pc	Siempreverde
<i>Pinus elliotti</i> var. <i>elliotti</i> x <i>Pinus caribaea</i> var. <i>hondurensis</i>	Pino híbrido	Pinaceae	Ph	Siempreverde
<i>Pinus taeda</i> L.	Pino taeda	Pinaceae	Pt	Siempreverde

### Sitios de estudio de las especies cultivadas

Se eligieron las cinco especies forestales más cultivadas en la provincia de Misiones (Tabla 3.1). Para la selección de los sitios de muestreo se consideró que todos los rodales fueran de árboles adultos, en plantaciones próximas al turno de corta. Los suelos de los cinco sitios de muestreo son profundos corresponden, al igual que en el caso del bosque nativo, a ultisoles (Ligier et al., 1990). Los sitios de muestreo de *Pinus taeda* (S26 00.479, W54 23.825), *P. caribaea* var. *caribaea* (S26 00.198, W54 23.390) y *P. elliotti* var. *elliotti* x *P. caribaea* var. *hondurensis* (S25 58.777, W54 23.794) pertenecen a la empresa LIPSIA S.A. y están ubicados en la localidad de Wanda. Los sitios de muestreo de *Araucaria angustifolia* (S26 04.366, W54 34.933) y *Eucalyptus grandis* (S26 03.091, W54 33.932)

pertenecen a la empresa PINDÓ S.A. y están situados en Puerto Esperanza, ambas localidades en el norte de la provincia de Misiones. En la Tabla 3.2 se presentan las características de las plantaciones. Se seleccionaron 10 individuos adultos al azar por especie, descartando únicamente árboles fuertemente suprimidos.

**Tabla 3.2.** Características de las plantaciones usadas como sitios de muestreo.

Especie	Año de plantación	Turno de corta (años)	Densidad final de plantación (Ind ha <sup>-1</sup> )	Densidad inicial de plantación (Ind ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Último raleo
<i>A. angustifolia</i>	1984	27	210	Desconocido	26.8	2006
<i>E. grandis</i>	2001	14	260	1111	17.4	jul-11
<i>Pee x Pch</i>	1996	20	320	1700	32.0	2010
<i>P. taeda</i>	1995	20	180	1700	20.7	2010
<i>P. Caribaea var. caribaea</i>	1992	20	140	1700	20.4	2010

### 3.3.1.2 Densidad de madera tallo principal

Se tomaron muestras de madera de todos los individuos seleccionados de cada especie con un barreno de incremento, desde el xilema más superficial hasta una profundidad de 10.5 cm. La densidad de madera se determinó según Scholz et al. (2007) (ver Capítulo 2).

### 3.3.1.3 Crecimiento y características arquitecturales

En agosto y septiembre de 2011 se colocaron dendrómetros de banda en todos los individuos seleccionados de las 15 especies de árboles. En noviembre de 2011 se hizo una

marca inicial, a partir de la cual se midió el crecimiento acumulado mensualmente hasta septiembre y octubre de 2014, utilizando un calibre de 1 mm de precisión. Se dividió el crecimiento acumulado por el período de tiempo registrado para obtener una tasa de crecimiento periódica anual para cada individuo (tasa de crecimiento diamétrico,  $\text{mm año}^{-1}$ ). Además se calculó la tasa de crecimiento relativa al DAP del árbol para anular el efecto del tamaño.

En todos los individuos seleccionados se tomaron las siguientes medidas:

- Altura (H) y altura de inicio de copa (Hf) con hipsómetro Vertex. Se consideró altura de inicio de copa a la altura de la primera ramificación importante del árbol.

- Diámetro de copas (Dc), tomando el valor de la proyección de copas (m) en dos orientaciones, Norte-Sur y Este-Oeste, y luego promediándolas (Poorter et al., 2003).

- Posición en el dosel, según las categorías: emergente, dominante, codominante y juvenil o suprimido (Donoso, 1993).

- Forma del tallo principal, según las categorías: cilíndrico, cónico, paraboloides y neiloide (Wabo, 2006).

- Índice de posición o iluminación de la copa (CPI): para esta clasificación se consideró la competencia por luz de la copa de un árbol únicamente con respecto a otros árboles y no se consideró la competencia con lianas (Clark & Clark, 1992; Poorter et al., 2003; King et al., 2006).

- Porcentaje de la copa colonizada por lianas, según el método de clasificación de Fournier (1974).

A partir de estos datos se calculó:

- La altura de copa-Hc- (H-Hf)

- La relación de copa viva (razón  $Ht Hc^{-1}$ )

- La estabilidad de fuste de acuerdo a la relación  $H DAP^{-1}$  (Poorter et al., 2003; Niklas & Spatz, 2010). Se clasificó a cada individuo en estable (árboles con una relación  $H DAP^{-1} < 80$ ) e inestable (árboles con una relación  $H DAP^{-1} > 80$ ).

- El volumen del tallo principal según la fórmula:

$$\text{Volumen tallo} = \pi * (DAP/2)^2 * H * f$$

donde H es la altura total del árbol y f es el factor de forma del tallo. Los tallos de las Angiospermas (nativas y cultivadas) fueron considerados cilíndricos, con un  $f=0.85$  y los de las Gimnospermas, cónicos con un  $f=0.70$  (Wabo, 2006; Fadaei et al., 2008).

- El volumen sólido de copa según la fórmula:

$$\text{Volumen sólido de copa} = (Dc)^2 * Hc * f$$

donde Dc es el diámetro de la copa, Hc es la altura de la copa y f es el factor de forma del tallo. Dado que la mayoría de los árboles no tenían una proyección de copa circular sino más bien elíptica se multiplicó el  $Dc1 * Dc2$ , donde Dc1 y Dc2 representan los dos diámetros de la elipse. Las copas de las Angiospermas fueron consideradas esferoides con un  $f= 0.5236$ ; las de las pináceas paraboloides, con un  $f=0.3927$  y *A. angustifolia*, paraboloides expandida con un  $f=0.4909$  (Coder, 2000).

### 3.3.1.4 Conductividad hidráulica y área foliar específica

La conductividad hidráulica del tallo se midió en ramas terminales expuestas al sol de las 15 especies estudiadas en 4 individuos por especie entre noviembre de 2011 y marzo de 2012. Los segmentos utilizados fueron de 22 y 47 cm de largo, dependiendo del largo de vasos promedio de la especie. Las muestras fueron colectadas al amanecer y trasladadas inmediatamente al laboratorio con un extremo sumergido en agua y el extremo libre cubierto con bolsas plásticas negras para evitar la deshidratación. En el laboratorio, los tallos fueron cortados bajo agua y conectados a la cámara de presión. Previamente se determinó el largo de los vasos del xilema utilizando inyecciones de aire a muy baja presión (Zimmermann & Jeje, 1981). Se hicieron las mediciones después de eliminar los embolismos aplicando agua tridestilada y filtrada (0.1 $\mu$ m) con una presión de 0.1MPa durante 50 minutos. Se midió el volumen de agua liberada bajo presión hidrostática constante (40 cm de altura) por unidad de tiempo a través de los segmentos de tallo utilizando pipetas graduadas cada 0.1 ml. Tras un corto período de equilibrio, se obtuvieron tres medidas consecutivas y se promediaron. La conductividad hidráulica (KH; kg m s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>) fue calculada como:

$$KH = J_v / (\Delta P / \Delta L)$$

donde  $J_v$  es la tasa de flujo a través del segmento (kg s<sup>-1</sup>) y  $\Delta P / \Delta L$  es el gradiente de presión a través del segmento (MPa m<sup>-1</sup>).

Una vez finalizada la medición, los extremos de los tallos fueron recortados con hojas de afeitar limpias y teñidos con safranina para determinar el área de xilema activo (AX) a aproximadamente 1 cm de cada extremo del tallo mediante la medición del área teñida en la sección transversal; todas las ramas tiñeron el 100% del xilema. La conductividad hidráulica específica ( $K_s$ ;  $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) fue calculada como la razón  $KH: AX$ .

Durante las mediciones de conductividad hidráulica se observó que las especies *C. speciosa*, *C. fissilis* y *O. dyospirifolia* contenían sustancias de aspecto mucilaginoso en el xilema (sustancias de consistencia viscosa o gelatinosa cuando estaban diluidas en agua y de consistencia gomosa cuando estaban secas) (Font Quer, 1965) (Ver ANEXO I: Fotografías). Estas sustancias fueron observadas dentro de los vasos de las especies mencionadas mediante un microscopio en cortes anatómicos longitudinales transversales realizados en las mismas ramas en las que se midió la conductividad (datos no mostrados). Previamente se había observado la presencia de sustancias mucilaginosas en estas especies cuando se extrajeron muestras del tallo principal para determinar la densidad de madera. La presencia de mucílago en el xilema fue observada en otros estudios en árboles tropicales (Zimmermann et al., 2004). Estas especies tuvieron valores de conductividad hidráulica muy bajos comparados con el resto de las especies de Angiospermas estudiadas y no se consideraron fiables, por lo que no fueron incluidos en el análisis de  $K_s$ . Un caso similar ocurre en McCulloh et al. (2010) con la especie *Luehea seemanii*.

En las ramas usadas para calcular KH máx, se midió el área foliar de las hojas distales para obtener la conductividad específica foliar (KL;  $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) y la relación entre la superficie foliar y el área de xilema (AF:AX). Para determinar el área foliar se cortaron las hojas, se escanearon en fresco y mediante el Leaf Area Measurement Version 1.3 software (University of Sheffield, 2003) se midió el área escaneada. Con el área foliar y el peso seco de éstas hojas se determinó el área foliar específica (AFE;  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ). Para el cálculo se descartaron los individuos con hojas juveniles o maduras. En las Gimnospermas, el área foliar se multiplicó por dos. En todos los casos se incluyó el pecíolo para el cálculo del área foliar. El peso seco de las hojas se determinó después de haber secado el material vegetal en estufa a  $60^\circ\text{C}$  por un período de 3 a 4 días, hasta alcanzar peso constante.

Para determinar la pérdida de conductividad hidráulica (KH), primero se determinó el KH máx siguiendo la metodología de la sección anterior y luego se midió la conductividad hidráulica (KH;  $\text{kg m MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) después de inyectar aire en el xilema (KH') a presiones crecientes de 0.25 a 0.5 MPa dependiendo de la especie, hasta llegar a un valor constante de KH (Campanello, 2004).

El porcentaje de pérdida de la conductividad se calculó mediante la ecuación:

$$\%PC = 100 (1 - KH' / KH_{\text{max}}).$$

### 3.3.1.5 Densidad de la madera en ramas terminales

Se estimó la densidad de la madera de las ramas utilizadas en las curvas de vulnerabilidad y conductividad hidráulica del tallo. Para esto se cortó un segmento de 2 cm de largo y se retiró la corteza y el parénquima del tallo. El volumen de cada segmento fue medido inmediatamente usando el método de desplazamiento de agua. A continuación se secaron en estufa a 70°C durante 72 h para determinar el peso seco. El valor de densidad de madera se obtuvo como el cociente entre el peso seco y el volumen.

### 3.3.2 Análisis estadísticos

Se realizó una regresión lineal simple con los valores promedio de densidad de madera por especie en el tallo principal y los valores promedio por especie de las tasas de crecimiento relativo para las especies nativas, en esta regresión se incluyó a la especie cultivada *A. angustifolia* por tener tasas de crecimiento similares a las especies nativas. El resto de las especies cultivadas tuvieron tasas de crecimiento muy superiores a las especies nativas y no se incluyeron en la regresión. Para estudiar la relación entre distintas variables arquitecturales (DAP, altura, volumen sólido de copa, relación  $H \text{ DAP}^{-1}$ ), hidráulicas ( $K_s$ ,  $KL$ ,  $AFE$ ,  $AF:AX$ ,  $P50$ , área de xilema activo) densidad de madera y tasas de crecimiento, se realizaron regresiones simples con los valores promedio por especie, probando distintas funciones (lineales o exponenciales) y seleccionándolas en función del grado de ajuste. Se realizaron regresiones lineales simples con los valores por individuo de DAP y altura total de los árboles, para el conjunto de especies, para las especies nativas y



cultivadas por separado, y para cada especie. En todos los casos se probaron los supuestos de independencia y aleatoriedad; normalidad; homocedasticidad y no-colinealidad. Se verificó normalidad con Shapiro-Wilks modificado y homogeneidad de varianza con la prueba de Levene, no encontrándose evidencias para rechazar las hipótesis de normalidad y homogeneidad de varianzas ( $p > 0.05$ ). Para examinar las relaciones interespecíficas entre distintas características hidráulicas y arquitecturales, se utilizaron análisis de correlación de Pearson para todas las especies en conjunto. Para todos los análisis de este capítulo se utilizó el software estadístico Infostat para Windows versión 2013 (Di Rienzo et al., 2013).

### **3.4 Resultados**

#### *3.4.1 Densidad de madera, características arquitecturales y tasas de crecimiento en especies nativas y cultivadas*

Las especies nativas estudiadas tuvieron un amplio gradiente de densidades de madera (Tabla 3.3), de  $0.38 \text{ g cm}^{-3}$  para *C. speciosa* a  $0.82 \text{ g cm}^{-3}$  para *H. balansae*. En las especies cultivadas el rango de densidades de madera fue de  $0.51$  a  $0.53 \text{ g cm}^{-3}$ . Las tasas de crecimiento absolutas y relativas fueron mayores en las especies cultivadas que en las nativas, salvo en la tasa de crecimiento diamétrico de *A. angustifolia* (Tabla 3.3). En general, las especies cultivadas tuvieron un DAP promedio por especie menor que las especies nativas y mayor altura (Tabla 3.4), por lo que presentaron relaciones  $H \text{ DAP}^{-1}$  mayores que las especies nativas. En cuanto al resto de las características arquitecturales,

las especies cultivadas presentaron valores intermedios con respecto a las especies nativas. Las especies nativas presentaron mayor variabilidad en cuanto al índice de iluminación de la copa (Figura 3.1) que las especies cultivadas. A diferencia de las especies nativas, entre las especies cultivadas no hubo individuos con el 100% de las copas iluminadas o emergentes. Otra diferencia importante entre los dos grupos fue que ningún individuo de las especies cultivadas tuvo su copa colonizada por lianas (en las especies cultivadas se registró el porcentaje de la copa colonizada por lianas con la misma metodología que las especies nativas. Todos los individuos de estas especies tuvieron un 0% de la copa colonizada por lianas por no se incluyó una figura del grado de colonización de la copa por lianas para especies cultivadas). Los individuos de especies nativas presentaron distintos porcentajes de colonización por lianas de la copa, llegando algunos al 100% (ver resultados en Capítulo 2).

Entre los individuos de especies cultivadas no hubo una relación significativa entre el DAP y la altura (Figura 3.2a). Para los individuos de las especies nativas, la altura del árbol aumentó con el DAP en forma lineal y significativa (Figura 3.2b). Dentro de cada especie, hubo una relación significativa entre el DAP y la altura para siete de las 10 especies estudiadas (datos no mostrados). Las especies en las que no se halló una relación significativa fueron *C. speciosa*, *C. fissilis* y *O. dyospirifolia*. Tampoco hubo una relación significativa entre DAP y altura para las Gimnospermas, ni para cada especie cultivada (datos no mostrados). Para todos los individuos (de especies nativas y cultivadas) se encontró una relación significativa ( $R^2=0.19$ ;  $P<0.0001$ ). El volumen de copa aumentó

exponencialmente con el aumento del DAP (Figura 3.3) considerando todas las especies estudiadas ( $R^2=0.73$ ;  $P<0.0001$ ).

En las especies cultivadas, la densidad de madera fue más alta en las ramas que en el tallo principal, mientras que en las especies nativas se observó lo contrario (Tablas 3.3 y 3.5). Las tasas de crecimiento relativo se correlacionaron negativamente con la densidad de madera para las especies nativas (Figura 3.4). *Araucaria angustifolia* tuvo una tasa de crecimiento similar a las especies nativas del mismo rango de valores de densidad de madera y fue incluida en esta regresión. Se representó las especies cultivadas y nativas en un mismo gráfico para hacer comparativas las tasas de crecimiento relativo de cada especie en función del resto (Figura 3.4).

#### 3.4.2 Arquitectura hidráulica y área foliar específica

Se encontró una relación lineal significativa entre la densidad de madera y  $K_s$  (la eficiencia intrínseca de transporte de agua, o conductividad hidráulica por área de xilema) para especies nativas (Figura 3.5). Las especies con mucílago no fueron incluidas en la regresión, ya que se comprobó que el mucílago impedía el flujo de agua a través de las secciones de tallos. Dentro de las especies cultivadas, las Gimnospermas tuvieron valores de  $K_s$  muy bajos (de 0.28 a 0.67  $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) y *E. grandis*, la única angiosperma cultivada, tuvo un  $K_s$  más cercano a las especies nativas que a las Gimnospermas cultivadas.

Las especies nativas fueron más vulnerables a la cavitación que las especies cultivadas (Figuras 3.6, 3.7). Dentro de las especies cultivadas las Gimnospermas fueron menos vulnerables que *E. grandis* (Figura 3.8). No se observó una relación entre la vulnerabilidad a la cavitación (P50) y la densidad de madera cuando se incluyeron todas las especies (Figura 3.8 a, Tabla 3.6). Se encontró una relación inversa entre la tasa de crecimiento y el P50, las especies más vulnerables a la cavitación tuvieron menor crecimiento relativo (Figura 3.8 b).

Los valores de AFE variaron entre 79.9 y 127.7 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> para especies nativas (Tabla 3.5). Los valores en las especies cultivadas fueron de 64.1 a 142.5 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>. Las especies con bajos valores de AFE fueron más resistentes a la cavitación en tallos (Figura 3.9 a) y tuvieron tasas de crecimiento relativo mayores que las especies con alto AFE (Figura 3.9 b).

**Tabla 3.3.** Valores promedio por especie ( $\pm$ ES) de densidad de madera seca tomada en los 10 cm más superficiales del tallo principal; tasa de crecimiento diamétrico y tasa de crecimiento relativo.

<b>Especies nativas</b>	<b>Densidad del tallo principal (g cm<sup>-3</sup>)</b>	<b>Tasa de crecimiento anual (mm año<sup>-1</sup>)</b>	<b>Tasa de crecimiento relativo</b>
<i>C. speciosa</i>	0.38 (0.02)	7.4 (1.0)	0.14 (0.03)
<i>C. fissilis</i>	0.46 (0.01)	6.9 (1.5)	0.15 (0.05)
<i>C. trichotoma</i>	0.54 (0.02)	5.9 (0.8)	0.13 (0.03)
<i>C. canjearana subsp. canjearana</i>	0.56 (0.02)	6.9 (0.7)	0.12 (0.02)
<i>O. diospyrifolia</i>	0.57 (0.01)	5.7 (0.8)	0.11 (0.02)
<i>C. gonocarpum</i>	0.64 (0.02)	4.1 (0.6)	0.12 (0.03)
<i>L. muehlbergianus</i>	0.71 (0.02)	2.8 (0.5)	0.07 (0.02)
<i>B. riedelianum</i>	0.71 (0.02)	6.0 (0.9)	0.15 (0.03)
<i>P. rígida</i>	0.78 (0.01)	7.8 (1.1)	0.01 (0.01)
<i>H. balansae</i>	0.82 (0.01)	0.9 (0.3)	0.15 (0.05)
<b>Especies cultivadas</b>			
<i>E. grandis</i>	0.53 (0.01)	13.4 (1.2)	0.39 (0.03)
<i>A. angustifolia</i>	0.51 (0.01)	6.7 (0.7)	0.18 (0.02)
<i>P. caribaea var. caribaea</i>	0.51 (0.01)	16.6 (1.5)	0.39 (0.03)
<i>Pee. x Pch.</i>	0.51 (0.01)	12.9 (1.1)	0.36 (0.03)
<i>P. taeda</i>	0.53 (0.01)	14.1 (1.4)	0.35 (0.03)

**Tabla 3.4.** Valores promedio por especie (+EE) de las 15 especies estudiadas (n=10). Diámetro inicial, altura total, altura de inicio de copa, relación de copa viva, volumen sólido de copa, volumen del tallo principal, relación entre la altura y el DAP y la clasificación de cada especie según el índice de estabilidad del fuste.

Especies nativas	Diámetro inicial (cm)	Altura (m)	Altura inicio de copa (mm)	Relación copa viva	Volumen de copa (m <sup>3</sup> )	Volumen de tallo (m <sup>3</sup> )	Relación H DAP <sup>-1</sup>	Índice de estabilidad del fuste
<i>C. speciosa</i>	41.3 (4.2)	20.0 (1.3)	13.0 (0.6)	0.34 (0.03)	267 (89)	0.24 (0.63)	0.52 (0.05)	Estable
<i>C. fissilis</i>	43.9 (3.4)	21.22 (1.0)	10.4 (0.6)	0.50 (0.03)	557 (111)	0.27 (0.60)	0.49 (0.04)	Estable
<i>O. diospyrifolia</i>	58.6 (3.9)	22.4 (1.0)	8.2 (1.2)	0.63 (0.05)	766 (137)	0.43 (0.91)	0.36 (0.05)	Muy estable
<i>C. trichotoma</i>	44.8 (3.7)	24.8 (0.9)	14.7 (0.5)	0.40 (0.02)	505 (112)	0.38 (0.68)	0.56 (0.03)	Estable
<i>C. canjearana subesp. canjearana</i>	47.6 (2.1)	19.9 (1.4)	8.4 (0.8)	0.57 (0.05)	660 (140)	0.30 (0.61)	0.41 (0.02)	Estable
<i>C. gonocarpum</i>	34.3 (2.8)	17.7 (1.0)	6.3 (0.5)	0.64 (0.03)	562 (86)	0.18 (0.48)	0.51 (0.03)	Estable
<i>L. muehlbergianus</i>	34.3 (4.3)	23.0 (1.0)	13.8 (1.0)	0.40 (0.03)	277 (31)	0.39 (1.66)	0.56 (0.05)	Estable
<i>B. riedelianum</i>	46.1 (2.3)	26.1 (1.1)	13.8 (0.8)	0.48 (0.03)	583 (128)	0.37 (0.68)	0.55 (0.02)	Estable
<i>P. rigida</i>	65.5 (7.3)	26.9 (1.4)	10.5 (1.5)	0.62 (0.04)	1952 (378)	0.95 (1.85)	0.43 (0.03)	Estable
<i>H. balansae</i>	67.8 (2.6)	22.9 (1.0)	8.2 (0.6)	0.63 (0.03)	1129 (229)	0.66 (1.05)	0.34 (0.01)	Muy estable
<b>Especies cultivadas</b>								
<i>P. taeda</i>	39.6 (1.1)	25.0 (0.3)	11.9 (0.4)	0.52 (0.02)	307 (41)	0.24 (0.13)	0.60 (0.02)	Estable
<i>P. Caribaea var. caribaea</i>	42.2 (1.2)	28.4 (0.7)	13.3 (0.6)	0.53 (0.02)	206 (30)	0.32 (0.26)	0.64 (0.02)	Estable
<i>Pe x Pch</i>	36.5 (1.0)	27.1 (0.5)	11.8 (0.6)	0.53 (0.05)	249 (27)	0.22 (0.20)	0.70 (0.02)	Estable Muy
<i>E. grandis</i>	34.3 (1.1)	39.8 (0.7)	20.9 (1.2)	0.47 (0.03)	495 (57)	0.29 (0.23)	1.10 (0.04)	inestable
<i>A. angustifolia</i>	36.8 (1.1)	17.9 (0.4)	12.7 (0.5)	0.29 (0.03)	159 (28)	0.14 (0.10)	0.47 (0.01)	Estable

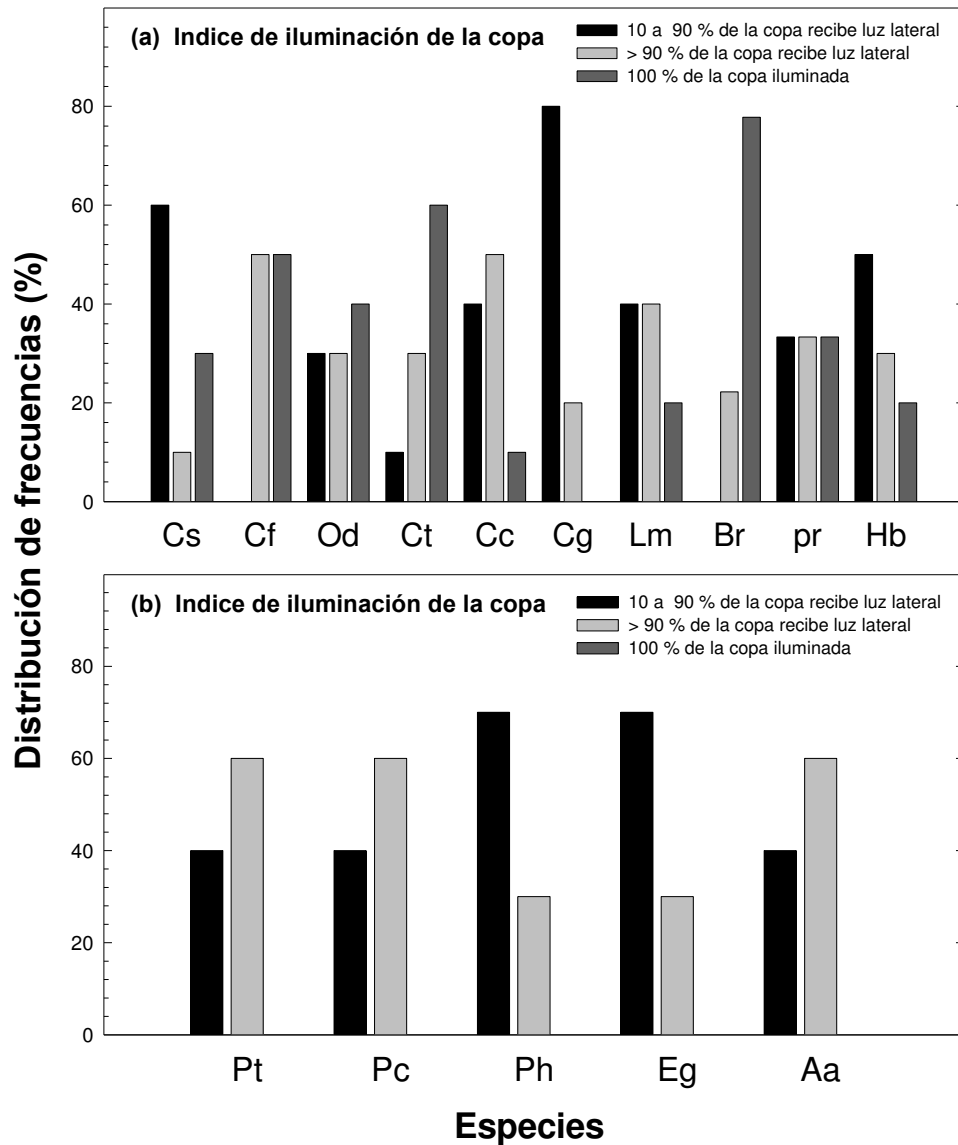
**Tabla 3.5.** Densidad de madera seca de ramas terminales ( $n=3$  a  $4$ ), potencial hídrico al cual se pierde el 50% de la conductividad (P50,  $n=3$  a  $4$ ), conductividad hidráulica específica (KS,  $n=5$ ), conductividad hidráulica foliar específica (KL,  $n=3$  a  $4$ ), área foliar: área de xilema activo (AF:AX,  $n=3$  a  $4$ ) y área foliar específica (AFE,  $n=3$  a  $4$ ) de las 15 especies estudiadas. Se muestra el promedio de la especie  $\pm$  error estándar (EE), salvo en P50.

Especies nativas	Densidad de ramas ( $\text{g cm}^{-3}$ )	P 50 (Mpa)	KS ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )	KL ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1} 10^{-5}$ )	AF:AX ( $\text{m}^2 \text{m}^{-2} 10^5$ )	AFE ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )
<i>C. speciosa</i>	0.37 (0.07)	-0.85	1.60 (0.14)	0.23 (0.11)	6.4 (1.7)	127.7 (6.7)
<i>C. fissilis</i>	0.47 (0.04)	-0.98	2.20 (0.45)	0.07 (0.03)	10.1 (2.1)	94.3 (3.8)
<i>C. trichotoma</i>	0.48 (0.01)	-1.85	5.00 (0.82)	14.39 (0.19)	5.4 (0.7)	79.9 (7.4)
<i>C. canjearana</i> subsp. <i>canjearana</i>	0.37 (0.02)	-1.47	3.74 (0.92)	7.89 (0.05)	20.6 (0.1)	88.7 (0.0)
<i>O. diospyrifolia</i>	0.52 (0.01)	-2.05	0.30 (0.09)	0.55 (0)	8.4 (2.1)	92.4 (5.6)
<i>C. gonocarpum</i>	0.57 (0.00)	-1.49	3.14 (0.44)	7.01 (0.57)	4.0 (1.5)	110.9 (1.9)
<i>L. muehlbergianus</i>	0.58 (0.00)	-0.63	2.64 (0.53)	0.55 (0.23)	4.4 (1.8)	93.1 (5.9)
<i>B. riedelianum</i>	0.63 (0.03)	-2.32	1.49 (0.08)	4.03 (0.07)	8.2 (3.3)	81.8 (2.4)
<i>H. balansae</i>	0.73 (0.01)	-1.04	1.98 (0.12)	4.43 (0.12)	9.3 (0.8)	126.4 (16.4)
<i>P. rigida</i>	0.81 (0.01)	-0.89	2.94 (0.46)	11.98 (0.8)	2.7 (0.5)	105.3 (4.3)
<b>Especies cultivadas</b>						
<i>E. grandis</i>	0.68 (0.04)	-2.41	3.27 (1.48)	0.38 (0.13)	9.9 (2.90)	68.0 (10.8)
<i>A. angustifolia</i>	0.56 (0.01)	-2.68	0.28 (0.03)	0.04 (0)	7.9 (1.3)	97.0 (7.8)
<i>P. caribaea</i> var. <i>caribaea</i>	0.58 (0.05)	-2.6	0.58 (0.18)	0.17 (0.06)	3.8 (0.4)	64.1 (3.4)
<i>Pee x Pch</i>	0.58 (0.07)	-3.37	0.67 (0.07)	0.17 (0.03)	3.7 (0.6)	68.8 (2.3)
<i>P. taeda</i>	0.55 (0.07)	-2.91	0.57 (0.10)	0.31 (0.13)	3.9 (1.3)	142.5 (1.9)

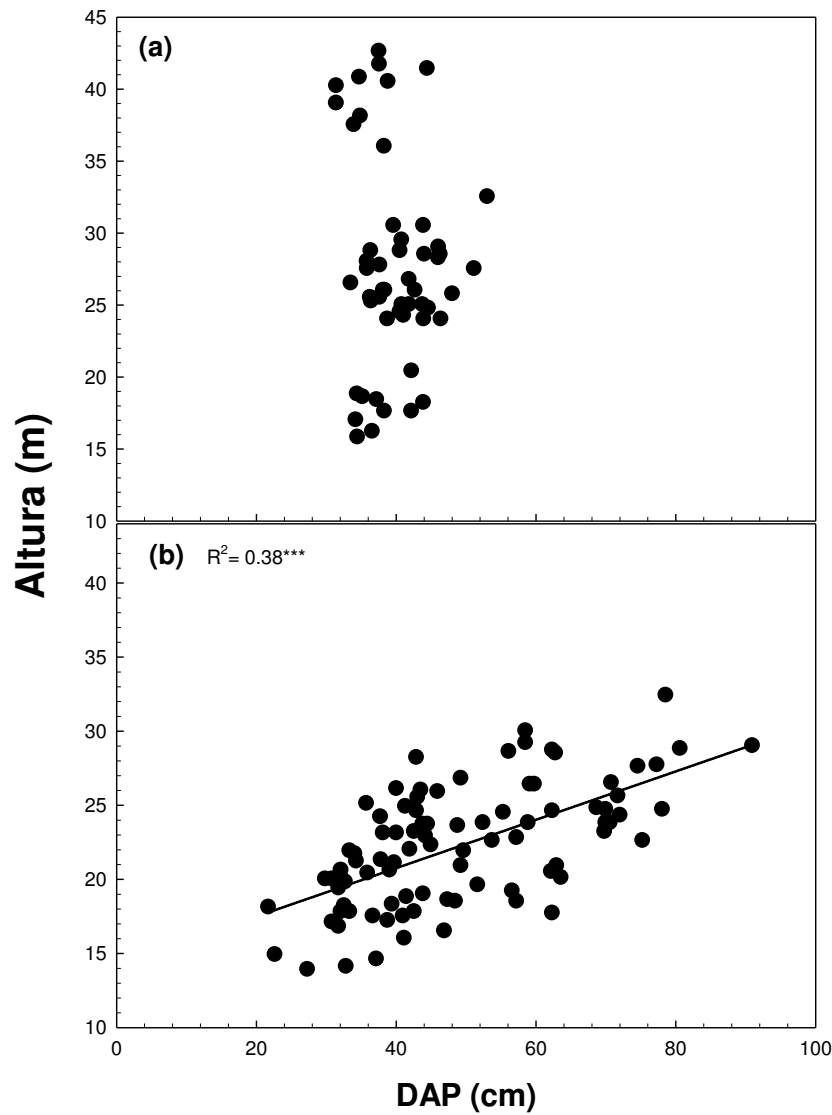
**Tabla 3.6.** Análisis de correlación de Pearson para especies nativas y cultivadas entre: altura total del árbol, relación de copa viva, volumen sólido de copa, relación altura total-DAP, índice de iluminación de la copa, conductividad hidráulica específica (KS), conductividad hidráulica foliar específica (KL), área foliar: área de xilema activo (AF:AX), área foliar específica (AFE), potencial hídrico al cual se pierde el 50% de la conductividad (P50), tasa de crecimiento relativo y densidad de madera. Se indica r, \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ .

	Altura (m)	Relación copa viva	Volumen de copa (m <sup>3</sup> )	H DAP <sup>-1</sup>	Iluminación de copa	KS (kg m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup> )	KL (kg m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup> 10 <sup>-4</sup> )	AF/AX (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> 10 <sup>5</sup> )	AFE (m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	P 50 (MPa)	Tasa de crecimiento relativo
Relación copa viva	0.07										
Volumen de copa	0.08	0.6*									
H DAP <sup>-1</sup>	0.82**	-0.25	-0.37								
Iluminación de copa	-0.1	-0.13	0.23	-0.35							
KS	0.13	0.27	0.29	-0.03	0.27						
KL	-0.17	0.53*	0.47	-0.48	0.3	0.75***					
AF/AX	0.14	-0.35	0.11	0.12	0.6*	0.26	0.04				
AFE	-0.33	0.17	0.57*	-0.43	0.25	0.38	0.31	0.15			
P 50	-0.34	0.04	0.43	-0.41	0.28	0.49	0.31	0.15	0.84***		
Tasa crecimiento relativo	0.58*	-0.05	-0.53*	0.71*	-0.49	-0.33	-0.4	-0.26	-0.77**	-0.76***	
Densidad de madera (g cm <sup>-3</sup> )	0.04	0.47	0.67**	-0.31	0.19	0.23	0.46	-0.12	0.35	0.34	-0.46

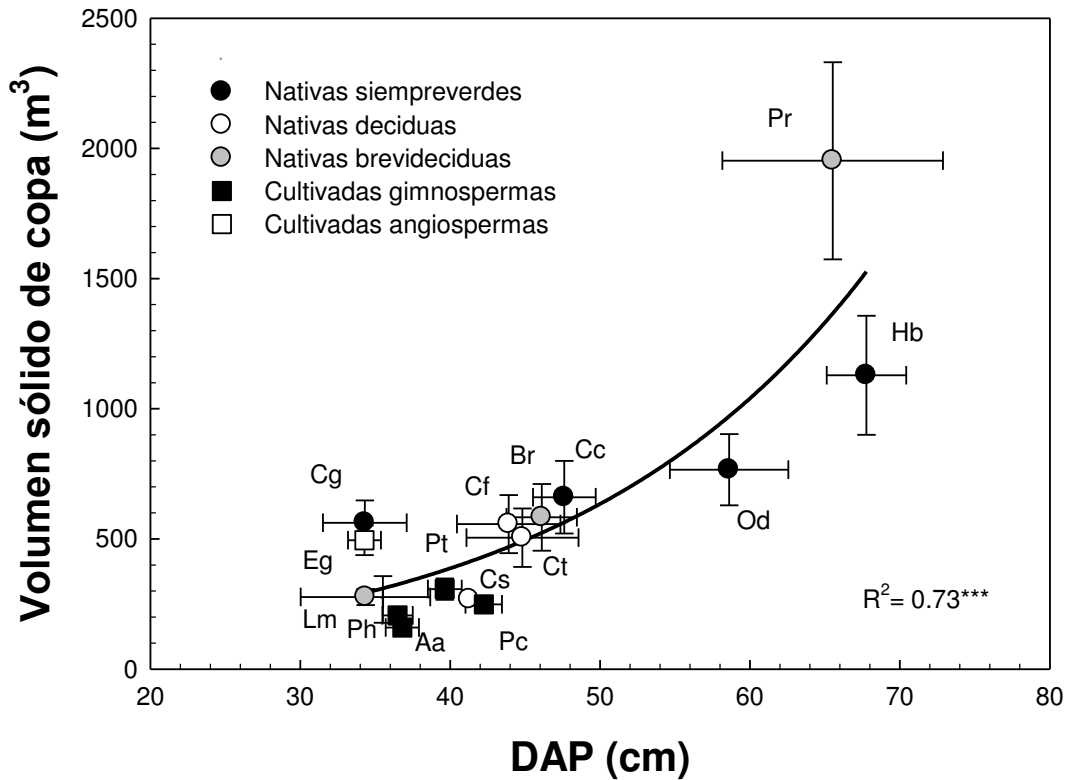




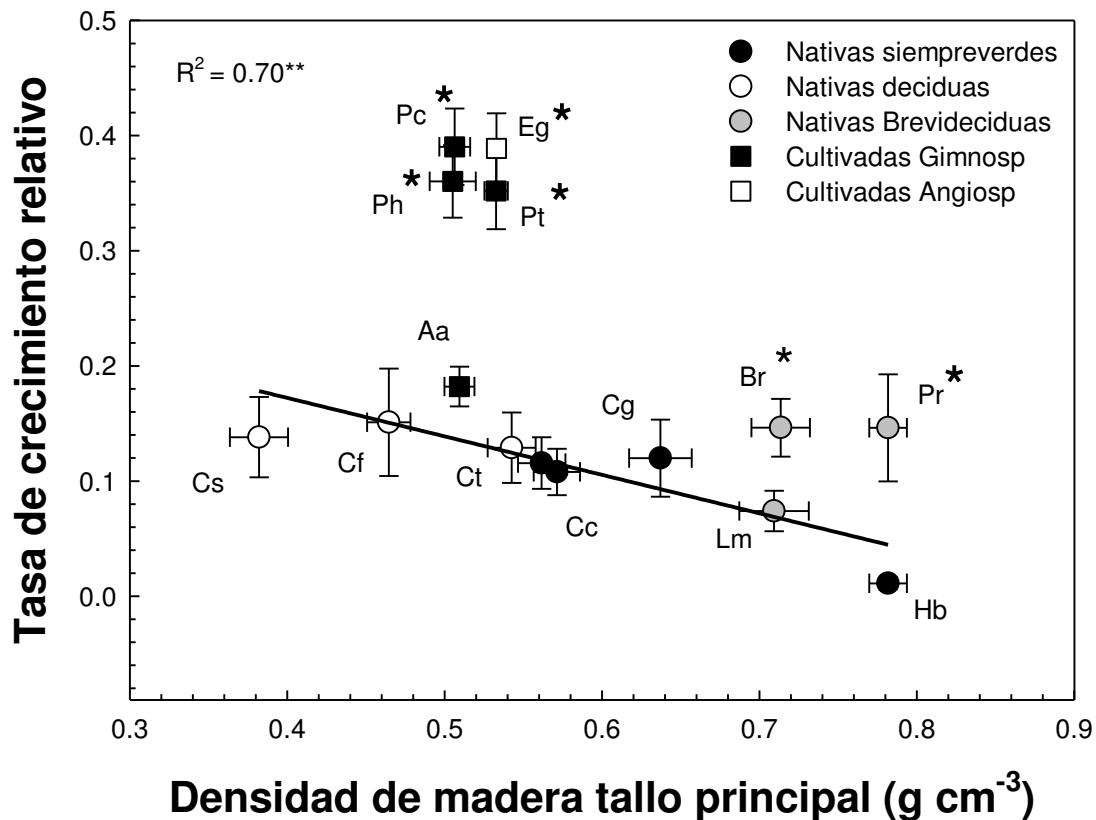
**Figura 3.1.** Distribución de frecuencias expresada en porcentaje para: a) especies nativas y b) cultivadas del índice de iluminación de la copa según Clark & Clark (1992), no se registraron individuos en las categorías 1= sólo recibe luz vertical y 2= hasta 10% de luz lateral en ninguna especie, por lo que no se graficaron. En las especies cultivadas no se registraron individuos en la categoría 5. Consultar abreviaturas de especie en Tabla 3.1.



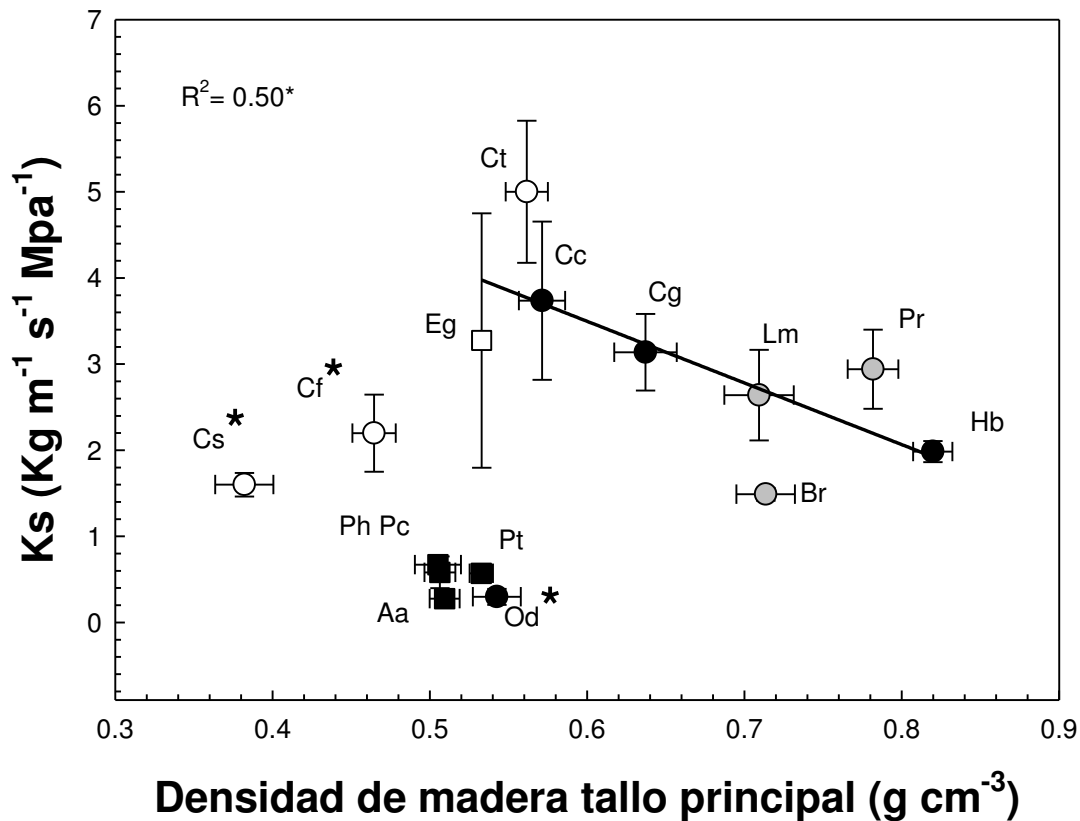
**Figura 3.2.** Relación entre la altura total del árbol y el diámetro a la altura del pecho (DAP) para; a) los individuos de las 5 especies cultivadas y b) los individuos de las 10 especies nativas estudiadas. La línea sólida en b) indica la regresión lineal ajustada a los datos,  $Y=14.2345+0.1632*X$ . Se indican coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*,  $P \leq 0.001$ ).



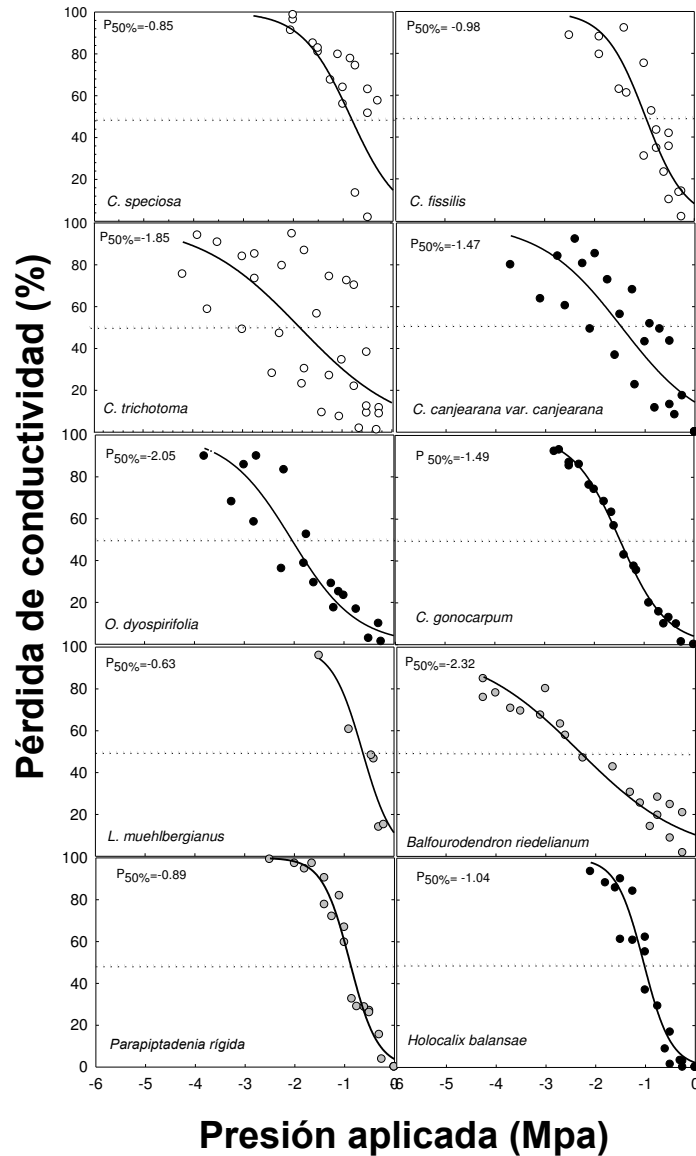
**Figura 3.3.** Relación entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el volumen sólido de copa para especies nativas y cultivadas. La línea sólida indica la función exponencial ajustada a los datos,  $Y=53.6402 \cdot \exp(0.494 \cdot X)$ . Se indican coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*,  $P \leq 0.001$ ).



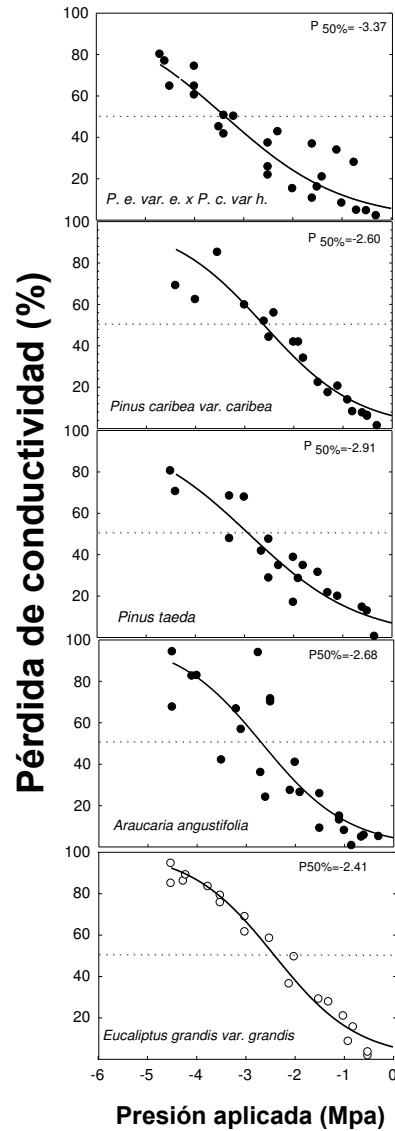
**Figura 3.4.** Relación entre las tasas de crecimiento relativo y la densidad de madera del tallo principal para las especies estudiadas. Cada símbolo corresponde al promedio de la especie ( $\pm$ ES), se agrega abreviatura del nombre científico, consultar nombre completo en la Tabla 3.1. La línea sólida indica la regresión lineal ajustada a los datos,  $Y=0.3059-0.3341*X$ , para las especies nativas y la especie nativa cultivada *A. angustifolia*. Se indican coeficientes de determinación ( $R^2$ ) para todos los individuos y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*,  $0.001$ ). Se indican con \* las especies nativas *P. rigida* y *B. riedelianum* que no fueron incluidas en los análisis.



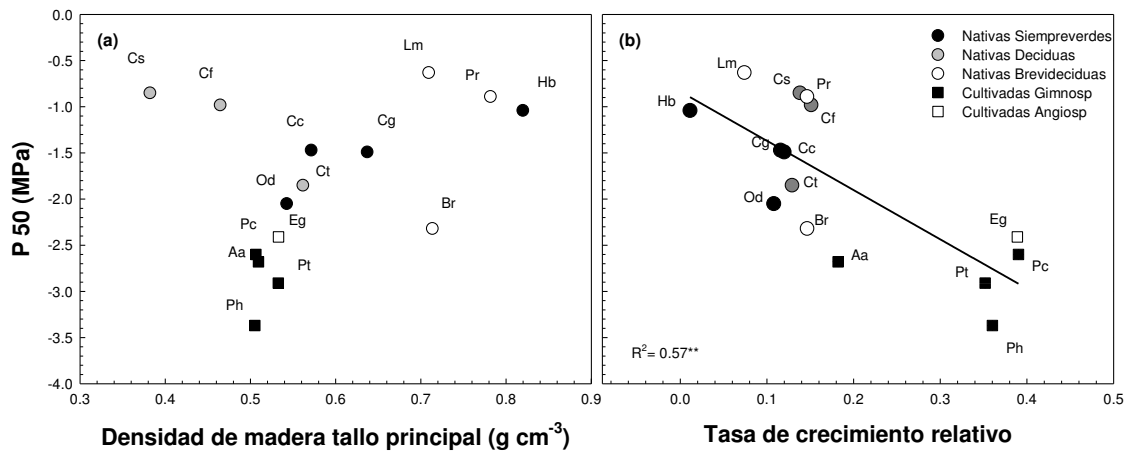
**Figura 3.5.** Relación entre la conductividad hidráulica específica ( $K_s$ ) y la densidad de la madera del tallo principal en las especies nativas y cultivadas estudiadas. Los símbolos indican valores medios por especie ( $\pm ES$ ) ( $n=4-10$ ). Los círculos corresponden a especies nativas, los negros a siempreverdes, los blancos a deciduas y los grises a brevideciduas. Los cuadrados corresponden a especies cultivadas, los negros a Gimnospermas y los blancos a Angiospermas. Consultar abreviaturas de especie en tabla 3.1. Se indica regresión lineal ajustada a los datos,  $Y=7.7920-7.1583X$ , para especies para especies nativas, coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*,  $0.001$ ). Las especies con \*; *C. speciosa*, *C. fissilis* y *O. dyospirifolia* fueron excluidas de la regresión por tener mucílago en el xilema.



**Figura 3.6.** Curvas de vulnerabilidad a la cavitación de ramas terminales de árboles adultos, en las especies nativas. Curvas realizadas por el método de inyección de aire en 3 a 4 individuos por especie. Se ajustó a los datos una función sigmoidea ( $P < 0.05$  en todos los casos). Se indica en cada caso la presión necesaria en el xilema para alcanzar un 50% de pérdida de la conductividad ( $P_{50\%}$ ). Los círculos negros corresponden a especies siempreverdes, los blancos a deciduas y los grises a brevideciduas. La especie *L. muehlbergianus* presenta muy pocos puntos debido a su rápida cavitación.

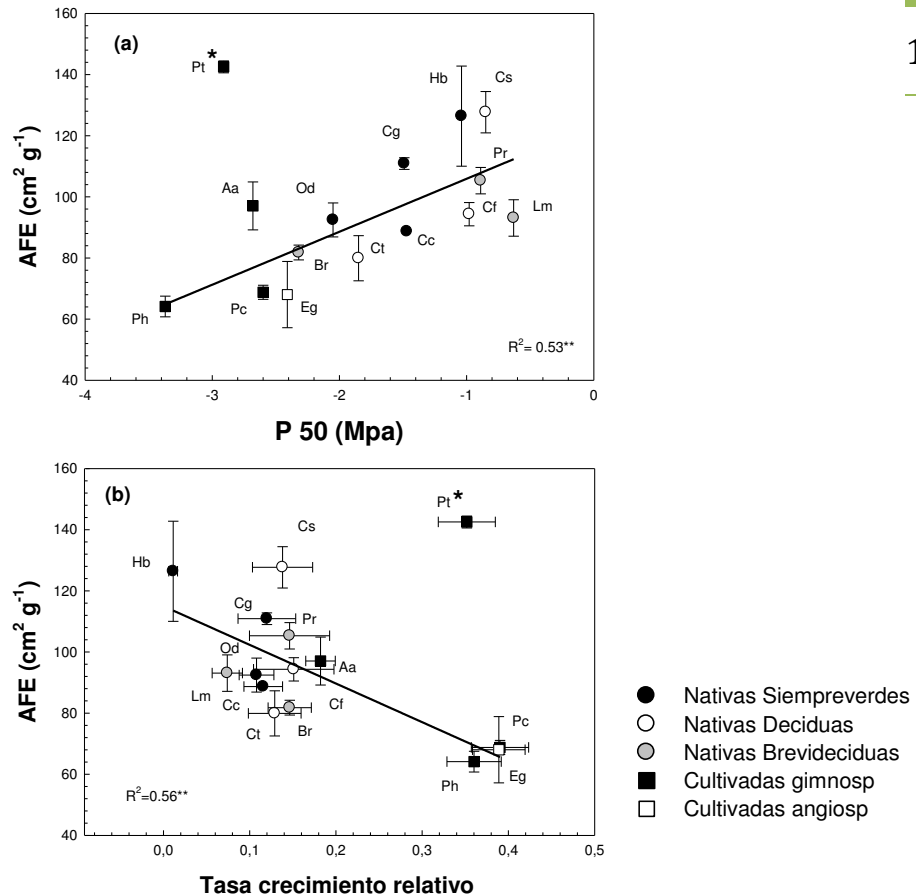


**Figura 3.7.** Curvas de vulnerabilidad a la cavitación en ramas terminales de árboles adultos, en las especies cultivadas estudiadas. Curvas realizadas por el método de inyección de aire en 3 a 4 individuos por especie. Se ajustó a los datos una función sigmoidea ( $P < 0.05$  en todos los casos). Se indica en cada caso la presión necesaria en el xilema para alcanzar un 50% de pérdida de la conductividad ( $P_{50\%}$ ). Los círculos negros corresponden a especies Gimnospermas y los blancos a Angiospermas.



**Figura 3.8.** Potencial hídrico al que se pierde el 50% de la conductividad hidráulica en función de: a) la densidad de madera y b) la tasa de crecimiento relativo en las especies nativas y cultivadas estudiadas. Los símbolos indican valores medios por especie. Consultar abreviaturas de cada especie en Tabla 3.1. Se indica regresión lineal ajustada a los datos ( $Y=-0.8360-5.3334X$ ) para todas las especies, coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*, 0.001).





**Figura 3.9.** Relación entre el área foliar específica (AFE) y; a) potencial hídrico al que se pierde el 50% de la conductividad hidráulica (P50) y b) la tasa de crecimiento relativo de las especies nativas y cultivadas estudiadas. Los símbolos indican valores medios por especie ( $\pm$ ES) ( $n=4-10$ ). Los círculos corresponden a especies nativas, los negros a siempreverdes, los grises a deciduas y los blancos a brevidecidas. Los cuadrados corresponden a especies cultivadas, los negros a Gimnospermas y los blancos a Angiospermas. Consultar abreviaturas de especie en Tabla 3.1. Regresión lineal ajustada a los datos (para AFE-P50:  $Y=123.2423+17,3313X$ ; para AFE-Tasa de crecimiento relativo:  $Y=114,9783-126,4532X$ ) coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*,  $P \leq 0.001$ ). La especie con \**Pinus taeda*, fue excluida de la regresión.

## 3.5 *Discusión*

### 3.5.1 *Densidad de madera, características arquitecturales y tasas de crecimiento en especies nativas y cultivadas*

El volumen de copa aumentó exponencialmente con el DAP para el conjunto de especies, esta relación tuvo un alto grado de ajuste. En el caso de las especies nativas esto puede deberse a las diferentes historias de vida o estrategias de crecimiento de cada especie y a las exigencias mecánicas que experimentan los árboles, asociadas a cada estrategia de crecimiento. Las copas chicas, con poco desarrollo horizontal (o bajos diámetros de copa) son menos pesadas y ofrecen una menor resistencia al viento en relación con las copas voluminosas, muy desarrolladas horizontalmente. Las copas chicas son más estables mecánicamente y se relacionan con árboles que privilegian el crecimiento en altura (ver Capítulo 2). Las especies del dosel con copas muy desarrolladas horizontalmente desarrollan raíces tabulares para sostener su propio peso como respuesta al estrés mecánico y tienen diámetros mayores que las especies de copas chicas (Chapman et al., 1998; Sterck et al., 2005). Todas las especies cultivadas tuvieron copas pequeñas y una relación altura-diámetro mayor que las especies nativas. La silvicultura está orientada a obtener este tipo morfológico de árboles. Estas especies son plantadas a altas densidades inicialmente, para favorecer el crecimiento en altura por sobre el crecimiento en diámetro y el desarrollo de tallos rectos. Los tratamientos de poda y raleo también modifican el tamaño de las copas.

Como se ha observado en otros estudios en especies nativas creciendo en el mismo sitio (ver Poorter et al. 2006), el DAP fue un buen predictor de la altura en árboles adultos para el conjunto de individuos estudiados independientemente de la especie. La relación altura-DAP también fue significativa para 7 de las 10 especies estudiadas. El grado de ajuste de las ecuaciones fue mayor dentro de cada especie y las ecuaciones de regresión presentaron distintas pendientes. Esto se relaciona con que las especies estudiadas tienen distintas estrategias de crecimiento que se reflejan en diferentes atributos morfo-funcionales, cómo se discutió en el párrafo anterior y en el Capítulo 2.

El DAP en cambio no fue un buen predictor de la altura para las especies cultivadas en conjunto. Estos resultados eran esperables, ya que las alturas de los árboles de un rodal particular dependen de la especie, la calidad de sitio, la edad y el manejo del rodal (Prodan et al., 1997), y cada especie tiene una relación altura-diámetro particular (Chechi et al., 1998; Arias Aguilar, 2004). La falta de correlación altura-diámetro para cada especie puede deberse a que a una determinada edad los árboles disminuyen el crecimiento en altura, pero siguen creciendo en diámetro, esto sucede generalmente en rodales maduros (Assman, 1970). La edad en que la evolución del crecimiento es a tasas decrecientes es menor cuánto mejor es la calidad de sitio. En plantaciones de estas especies forestales las alturas de los individuos en general es poco variable a nivel de rodal, la variable más importante en la determinación de la relación altura-DAP es la edad, y dado que se tratan de rodales coetáneos es esperable que no se observen correlaciones entre esas dos variables, independientemente de la calidad de sitio.

La disminución del crecimiento con el aumento de la densidad de la madera es consistente con los mayores costos de construcción por unidad de volumen que tienen las especies de madera densa (King et al., 2006; Chao et al., 2008; Poorter et al., 2008). Las especies *P. rigida* y *B. riedelianum* no fueron incluidas en la regresión. Como se explicó en el Capítulo 2, estas dos especies tienen altas tasas de crecimiento y alta densidad de madera, siendo las únicas especies que presentaron individuos emergentes, a diferencia de los árboles del resto de las especies. Los árboles emergentes interceptan mayor radiación que los individuos en estratos inferiores (Poorter et al., 2005). Esto, en combinación con su área de copa más grande (Poorter et al., 2006), puede permitir que especies más altas tengan tasas de crecimiento mayores que las especies más bajas con diámetros similares. Por otro lado, las fibras y vasos de paredes gruesas que se encuentran en la madera de alta densidad protegen los vasos de implosión cuando la escasez de agua crea potenciales xilemáticos negativos (Hacke et al., 2001). Por lo tanto las especies de alta densidad, en climas estacionalmente secos, o en situaciones de sequía como las que ocurren en Misiones (Campanello et al., 2009), podrían seguir creciendo en momentos en que las especies de baja densidad no lo hacen. En el caso de *B. riedelianum*, los valores negativos de P50 y las tasas de crecimiento diamétrico mensuales (datos no publicados) son evidencias de su tolerancia a déficits hídricos.

Como era esperable, los individuos de las plantaciones tuvieron en general tasas de crecimiento mayores que las especies nativas a iguales densidades de madera, excepto la especie nativa *A. angustifolia*, cuyos individuos tuvieron tasas de crecimiento semejante a

los árboles de especies con la misma densidad de madera creciendo en el bosque nativo. Las especies cultivadas fueron menos vulnerables a la cavitación y continuaron creciendo en cortos períodos de sequía en los que las especies nativas detuvieron su crecimiento (datos no mostrados). Esto puede contribuir a que se observaran las mayores tasas de crecimiento en las especies cultivadas, además del material genético utilizado y la silvicultura orientada a lograr mayores tasas de crecimiento en los individuos seleccionados en la etapa final de plantación. Otra diferencia entre las especies nativas y cultivadas es que las cultivadas no tuvieron la copa colonizada por lianas. En algunas especies el crecimiento de los árboles disminuye cuando sus copas están colonizadas por lianas (Capítulo 2, Campanello et al., 2007).

### *3.5.2 Arquitectura hidráulica en especies nativas y cultivadas, Angiospermas y Gimnospermas*

En las especies Angiospermas estudiadas, la eficiencia de transporte de agua (KS) disminuyó con el aumento de la densidad de madera, consistentemente con la predicción de la hipótesis 2 de este capítulo y los resultados obtenidos en otros estudios (Bucci et al., 2004; Campanello, 2004; Scholz et al., 2008; Martínez-Cabrera et al., 2011; Bucci et al., 2012; Villagra et al., 2013). La eficiencia en el transporte de agua aumenta con el área de vasos y el área de vasos por unidad de superficie (Campanello, 2004; Poorter et al., 2010; Schuldt et al., 2013). En las Angiospermas, algunos estudios encontraron que el diámetro

y/o área de vasos disminuye en forma significativa con el aumento de la densidad de madera (Preston et al., 2006; Martínez-Cabrera et al., 2011; Ziemińska et al., 2013), en otros estudios se observó la misma tendencia aunque se encontraron relaciones significativas (Poorter et al., 2010). Por otra parte, la densidad de la madera tiene una relación negativa con la capacitancia, la capacidad de la madera para almacenar y liberar agua bajo tensión, en especies de Angiospermas y Gimnospermas (Meinzer et al., 2003; Scholz et al., 2007; Chave et al., 2009; Oliva Carrasco et al., 2014; McCulloh et al., 2014). Algunas especies contenían mucílago en el xilema y fueron excluidas del análisis de conductividad hidráulica. Este estudio se realizó en primavera-verano, durante un período de sequía y las especies que contuvieron mucílago mostraron poco control estomático frente al aumento de la demanda evaporativa. La presencia de mucílago en el xilema ha sido señalada como un mecanismo para prevenir fallas hidráulicas (Zimmermann et al., 2004).

Las Gimnospermas aquí estudiadas fueron menos eficientes en el transporte de agua (tuvieron bajos KS) que las Angiospermas estudiadas, acorde con la predicción propuesta en este Capítulo. Estos resultados son consistentes con otros estudios (Maherali et al., 2004; Brodribb et al., 2012; Johnson et al., 2012). La eficiencia en el transporte de agua (Ks), se relaciona positivamente con el aumento en el diámetro y la longitud de los elementos de conducción. En Angiospermas el diámetro de vasos varía de <20 a> 500  $\mu\text{m}$  y el largo de vaso de unos pocos milímetros hasta varios metros de largo, en Gimnospermas, el diámetro del lumen de las traqueidas varía de <10 a> 50  $\mu\text{m}$  y la

longitud entre <1 a> 5 mm) (Chave et al., 2009; Brodribb et al., 2012), por lo que era  
esperable que esta predicción se cumpliera.

Algunos estudios sugieren que las características anatómicas, tales como el diámetro del vaso o la densidad de vasos, influyen en la eficiencia hidráulica (conductividad hidráulica), pero no en la vulnerabilidad a la cavitación (Maherali et al., 2004). Los embolismos causados por déficits hídricos están más relacionados con rasgos anatómicos microscópicos (por ejemplo, el tamaño y forma de las puntuaciones, y el área y la porosidad de la membrana de las mismas) que con los elementos anatómicos macroscópicos (Hacke et al., 2001; Wheeler et al., 2005; Choat et al., 2006), lo cual podría explicar en parte por qué en algunos estudios no hay relación entre la eficiencia de transporte y la vulnerabilidad a la cavitación en los tallos.

Al igual que en otros estudios desarrollados en bosques tropicales y en los estudios previos llevados a cabo en renovales en el Bosque Atlántico semideciduo (Meinzer et al., 2008; Campanello et al., 2011; Villagra et al., 2013), en este estudio no se encontró una correlación entre la vulnerabilidad a la cavitación y la eficiencia en el transporte de agua o la densidad de la madera para las especies nativas que apoye la hipótesis de un compromiso entre eficiencia en el transporte de agua y la vulnerabilidad a la cavitación (Zimmermann, 1983). Acorde con Lachenbruch y McCulloh (2014), es esperable que este compromiso se acentúe cuando debido a la evolución los riesgos por disfunción mecánica e hidráulica son similares. En el Bosque Atlántico semideciduo, ambos riesgos tienen un

componente aleatorio. En particular, los daños físicos estarían determinados principalmente por la caída de árboles, la incidencia de tormentas y la mayor abundancia de lianas en las copas (Capítulo 2), mientras que los déficits hídricos pueden ocurrir de manera no predecible a lo largo del año. Las especies del Bosque Atlántico semidecuido tienen diferentes estrategias para amortiguar los déficits hídricos y los riesgos mecánicos, y la densidad de la madera se relacionaría en este caso con la posibilidad de evitar daños físicos (Capítulo 2).

Tampoco se encontró relación significativa entre la densidad de madera y la vulnerabilidad a la cavitación al incluir las especies cultivadas. Las Angiospermas fueron más vulnerables a la cavitación (tuvieron P50 menos negativos) que las Gimnospermas tal como fue observado en otros estudios (Maherali et al., 2004; Brodribb et al., 2012; Choat et al., 2012; Johnson et al., 2012). Maherali et al. (2004), en un estudio incluyendo 50 familias de Angiospermas y Gimnospermas, encontraron que la relación significativa entre el  $K_s$  y P50 fue explicado principalmente por la diferencia estructural entre coníferas y Angiospermas. Cuando los dos clados se consideraron por separado no se observó correlación, lo cual sugiere que la vulnerabilidad a la cavitación y la eficiencia en el transporte de agua son en gran medida independientes. La relación entre la eficiencia en el transporte de agua y la vulnerabilidad a la cavitación debería analizarse teniendo en cuenta las características hidráulicas a nivel de individuo, ya que pueden existir mecanismos alternativos (e.g., una alta capacitancia y la posibilidad de reparar vasos embolizados) (Meinzer et al., 2010). En este sentido, las especies con baja densidad de



madera como *C. fissilis*, *C. speciosa*, y *C. trichotoma* tienen una alta capacitancia que les permite mantener un balance hídrico adecuado durante períodos de sequía cortos (Oliva-Carrasco et al., 2014).

Las plantas con tasas de crecimiento más altas fueron menos vulnerables a la cavitación (P50 más negativos), tal como lo observado por Villagra et al. (2013) en un estudio en renovales que incluía algunas de las especies analizadas en este trabajo. Una posible explicación es que las especies más resistentes a la cavitación pueden evitar la disfunción hidráulica en períodos de sequía y continuar creciendo, a diferencia de las especies más vulnerables. Esta también es una de las causas de las mayores tasas de crecimiento de las especies cultivadas que las especies nativas. Durante el período de sequía inusual de febrero a abril de 2012, varias especies nativas y una especie cultivada (*Pee x Pch*) experimentaron una pérdida de agua de los reservorios en sus tallos principales (medido a través de un decrecimiento en el DAP). Esta disminución fue menor en valor absoluto para *Pee x Pch* que para las especies nativas (Ver Capítulo 4).

No está claro aún si las especies de árboles se comportan siguiendo una única estrategia en relación a la asignación de recursos al tallo y las hojas (i.e., si las especies que tienen alta densidad de madera tienen también hojas resistentes). En un trabajo reciente donde se estudiaron 668 especies de árboles de Amazonas se observó que las características relacionadas con los costos de construcción de los tallos (e.g., densidad de madera, grosor de corteza, contenido de humedad de la madera) y las hojas son

independientes entre sí, y por lo tanto una especie que tiene densidad de madera alta no necesariamente tiene hojas con altos costos de construcción (Baraloto et al., 2010). En este estudio no se encontró una relación significativa entre la densidad de madera y el área foliar específica, como se encontró en otros trabajos (Bucci et al., 2004). Sin embargo la resistencia a la cavitación en ramas mostró una relación negativa con el área foliar específica. Las especies que tuvieron menores costos de construcción en hojas (bajos AFE) fueron las más vulnerables a la cavitación, tal como se encontró en otros estudios recientes (Nardini et al., 2012; Villagra et al., 2013). 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 (Reich et al., 1998). Los renovales de especies más tolerantes a la sombra son más resistentes a la herbivoría (Coley & Barone 1996), tienen hojas con altas concentraciones de compuestos secundarios y paredes celulares gruesas con un contenido elevado de fibras y de lignina, lo que les confiere mayor dureza (Álvarez-Clare & Kitajima, 2007; Onoda et al., 2008). Se esperaría entonces que los renovales de las especies más tolerantes tuvieran, en general, un AFE más bajo que las especies que requieren luz (Kitajima, 1994; Lusk & Warton, 2007, Lusk et al., 2008). Es esperable además que el crecimiento en renovales se relacione positivamente con el AFE ya que el AFE indica la eficiencia de la inversión de biomasa en la interceptación de luz (Poorter & Jong, 1999.). Sin embargo, la relación entre el AFE y el crecimiento de los árboles adultos tuvo resultados ambiguos en diferentes estudios (Poorter et al., 2008). El AFE también se correlaciona con la longitud de vida de las hojas (Williams et al.; 1989;

Wright et al., 2004; Campanello, 2004; Villagra et al., 2013). Las longitudes de vida de hojas de individuos adultos de las especies estudiadas aún no se ha determinado pero sería esperable que especies como *P. rigida* y *H. balansae*, que tienen las AFE más altas entre las especies estudiadas tengan longitud de vida corta. Estas especies son además las de mayor densidad de madera y las más vulnerables a la cavitación. Es posible que las características de sus hojas, en particular tienen folíolos muy pequeños, les confieran una mayor resistencia a déficits hídricos (Markestijn et al., 2011). Estas especies tienen a su vez bajos márgenes de seguridad hidráulica en comparación con otras especies (Oliva-Carrasco et al., 2014), lo cual podría implicar la pérdida de hojas durante déficits hídricos que serían reemplazadas rápidamente gracias a su bajo costo de construcción (Poorter & Markestijn, 2008).

### **3.6 Conclusiones**

Las especies seleccionadas en este estudio abarcan un amplio rango de densidad de madera y atributos morfo-funcionales (diferentes alturas, volúmenes de copa), constituyendo un sistema adecuado para estudiar las relaciones entre características hidráulicas como la vulnerabilidad a la cavitación, características foliares y estabilidad mecánica en árboles. Además este es el primer estudio de características morfológicas y funcionales realizado en árboles adultos en el Bosque Atlántico semideciduo.

Pudo observarse la existencia de una relación entre el diámetro y la altura y el diámetro y el volumen de copa para las especies nativas, siendo mayor la altura y el volumen de la copa cuanto mayor fue el diámetro del fuste o tallo principal. La densidad de madera fue un buen predictor de la tasa de crecimiento en las especies nativas, las especies con menor densidad de madera tuvieron mayores tasas de crecimiento. Sin embargo, las especies cultivadas no se ajustaron a esta relación funcional sino que tuvieron una tasa de crecimiento mucho más alta que las especies nativas con densidades de madera relativamente bajas. Las especies con mayor densidad de madera tuvieron en general copas amplias. Además, la densidad de madera no fue un buen predictor de la vulnerabilidad a la cavitación ni de la resistencia física o dureza de las hojas. Las tasas de crecimiento relativo se relacionaron negativamente con la vulnerabilidad a la cavitación en tallos, es decir, que las especies más vulnerables fueron las que menos crecieron. En particular, las especies cultivadas fueron las de menor vulnerabilidad a la cavitación y mayores tasas de crecimiento. En parte, esta diferencia se debe a que la mayoría de las especies cultivadas fueron Gimnospermas y todas las especies nativas fueron Angiospermas. A pesar de ser angiosperma, *Eucalyptus grandis* comparte algunas propiedades hidráulicas y altas tasas de crecimiento con las coníferas cultivadas.

Las especies nativas en los extremos del gradiente de densidad de madera (alta vs baja densidad de madera) tuvieron una baja vulnerabilidad a la cavitación por déficits hídricos. Estas especies logran crecer y sobrevivir utilizando estrategias diferentes. Por un lado, las de baja densidad de madera tienen una alta conductividad hidráulica y

capacitancia que les permite mantener balances hídricos favorables diariamente o durante períodos de déficits hídricos prolongados. En el otro extremo del gradiente, las especies con mayor densidad de madera tienen baja capacitancia y conductividad hidráulica pero tienen hojas con alto AFE que podrían perder en caso de déficits hídricos prolongados (operan con márgenes de seguridad bajos en comparación a las otras especies) y que serían reemplazadas fácilmente gracias a sus bajos costos de construcción. La cavitación en estas especies podría ser una señal para el rápido cierre estomático durante el día cuando el déficit de saturación del aire es muy alto (Capítulo 4).

Los resultados de esta investigación muestran la estrecha relación funcional que existe entre propiedades de la arquitectura hidráulica en especies nativas como la vulnerabilidad a la cavitación y la eficiencia en el transporte de agua a lo largo del continuo raíz-hoja y entre la arquitectura hidráulica y las tasas de crecimiento de cada especie. Las especies cultivadas sin embargo, que han sido seleccionadas por sus altas tasas de crecimiento para la producción de madera, tienen menor vulnerabilidad a la cavitación y hojas con un área foliar específica baja, es decir hojas con altos costos de construcción. Esta información podría ser utilizada para la selección de especies nativas y su uso en planes de mejoramiento genético y eventualmente en plantaciones forestales y en planes de enriquecimiento de bosques nativos degradados. Este estudio contribuirá a predecir la respuesta de las especies estudiadas ante el cambio climático y el funcionamiento mecánico e hidráulico, el crecimiento y la mortalidad de otras especies a partir de rasgos como la densidad de la madera y el AFE.

### 3.7 Referencias bibliográficas

- Alder, N.N, Sperry, M.T. & Pockman, W.T. (1996). Root and stem xylem embolism, stomatal conductance and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia* 105: 293-301.
- Alvarez-Clare, S. & Kitajima, K. (2007). Physical defense traits enhance seedling survival of neotropical tree species. *Functional Ecology* 21:1044–1054.
- Arias Aguilar, D. (2004). Estudio de las relaciones altura-diámetro para seis especies maderables utilizadas en programas de reforestación en la Zona Sur de Costa Rica. *Kurú: Revista Forestal* 1(2): 1-11.
- Assmann, E. (1970). *The principles of forest yield study*. Pergamon Press, New York, NY. 506 p.
- Baraloto, C., Paine, C.E.T., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A.M., Herault, B., Patinño, S., Roggy, J.C. & Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13: 1338–1347.
- Bond, W.J. (1989). The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. *Biological Journal of the Linnean Society* 36: 227–249.
- Brodribb, T.J. & Cochard, H. (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology* 149: 575–584.
- Brodribb, T.J. (2009). Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177(4): 245–251.
- Brodribb, T.J., Pittermann, J. & Coomes, D. (2012). Elegance versus Speed: Examining the Competition between Conifer and Angiosperm Trees. *International Journal of Plant Sciences* 173(6): 673–694.
- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Scholz, F.G., Franco, A.C. & Bustamante, M. (2004). Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891–899.
- Campanello, P. (2004). *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*. Tesis Doctoral. UBA.

- Campanello, P.I., Garibaldi, J.F., Gatti, M.G. & Goldstein, G. (2007). Lianas in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242: 250-259.
- Campanello, P.I., Gatti, M.G. & Goldstein, G. (2008). Coordination between water transport efficiency and photosynthetic capacity in canopy tree species under different growth irradiances. *Tree Physiology* 28: 85-94.
- Campanello, P.I., Montti, L., Goldstein, G. & Mac Donagh, P. (2009). Reduced impact logging and post- harvesting forest management in the Atlantic Forest: alternative approaches to enhance canopy tree growth and regeneration and to reduce the impact of invasive species. 39-59 pp. En: *Forest Management* (S.P. Grossberg ed.), Nova Science.
- Campanello, P.I., Gatti, M.G., Montti, L.F., Villagra, M. & Goldstein, G. (2011). Ser o no ser tolerante a la sombra: economía de agua y carbono en especies arbóreas del Bosque Atlántico (Misiones, Argentina). *Ecología Austral* 21: 285-300.
- Chao, K.J., Phillips, O.L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., & Martínez, R.V. (2008). Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* 96(2): 281–292.
- Chapman, C.A., Kaufman, L.E.S. & Chapman, L.J. (1998). Buttress formation and directional stress experienced during critical phases of tree development. *Journal of Tropical Ecology* 14(3): 341–349.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- Chechi, E.H., Fassola, H.E. & Friedl, R.A. (1998). Simulador forestal *Pinus Elliotti* V1.0. Programa Cooperativo Simulador de Crecimiento F.C.F-INTA Montecarlo Misiones.
- Choat, B., Brodie, T.W., Cobb, A.R., Zwieniecki, M.A. & Holbrook, N.M. (2006). Direct measurements of intervessel pit membrane hydraulic resistance in two angiosperm tree species. *American Journal of Botany* 93: 993–1000.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J. & Zanne, A.E. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426): 752–5.

- Clark, D.A. & Clark, D.B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- 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.
- Coder, K.D. (2000). *Crown Shape Factors & Volumes*. University of Georgia, Warnell School of Forest Resources. Extension publication for 00-32: 0-5.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Cristiano, P.M., Madanes, N., Campanello, P.I., di Francescantonio, D., Rodríguez, S.A., Zhang, Y.J., Oliva Carrasco, L. & Goldstein, G. (2014). High canopy photosynthesis of South American subtropical forests despite seasonal changes in leaf area index and air temperature. *Forests* 5(2): 287-308.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. *InfoStat versión 2013*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com>.
- Donoso, C. (1993). *Bosques templados de Chile y Argentina; Variación, estructura y dinámica*. Ed. Universitaria. Santiago (Chile). 483 p.
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L. & Brown, J. L. (1999). Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants 88(CI): 907-911.
- Esau, K. (1982). *Anatomía de las plantas con semilla*, 2a. ed. Hemisferio Sur. Bs. As. 512 p.
- Fadaei, F., Fallah, a, Latifi, H., & Mohammadi, K. (2008). Determining the best form factor formula for Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) plantations at the age of 18, in Guilan-northern Iran. *Caspian Journal of Environmental Sciences* 6(1): 11-17.
- Fichot, R., Chamaillard, S., Depardieu, C., Le Thiec, D., Cochard, H., Barigah, T.S., & Brignolas, F. (2011). Hydraulic efficiency and coordination with xylem resistance to cavitation, leaf function, and growth performance among eight unrelated *Populus deltoides*x*Populus nigra* hybrids. *Journal of Experimental Botany* 62(6): 2093-106.
- Font Quer, P. (1965). *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S.A. Barcelona. 1244 p.
- Fournier, L.A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas de árboles. *Turrialba* 24: 422-423.



- Gartner, B.L., Moore, J.R. & Gardiner, B.A. (2004). Gas in stems: abundance and potential consequences for tree biomechanics. *Tree Physiology* 24: 1239–1250.
- Hacke, U. G., Sperry, J.S., Pockman, W.P, Davis, S.D. & Mcculloh, K.A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457–461.
- Hacke, U.W. & Sperry, J.S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4(2): 97-115.
- Hacke, U.G., Plavcová, L., Almeida-Rodriguez, A., King-Jones, S., Zhou, W. & Cooke, J.E.K. (2010). Influence of nitrogen fertilization on xylem traits and aquaporin expression in stems of hybrid poplar. *Tree Physiology* 30: 1016-1025.
- Ishida, A., Nakano, T., Yazaki, K., Matsuki, S., Koike, N., Lauenstein, D.L., Shimizu, M. & Yamashita, N. (2008). Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, 156: 193–202.
- Johnson, D.M., McCulloh, K.A., Woodruff, D.R. & Meinzer, F.C. (2012). Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: why are conifers and angiosperms so different? *Plant Sciences* 195: 48–53.
- King, D.A. (1996). The allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12: 25–44.
- King, D.A., Davies, S.J., Tan, S. & Noor, N.S.M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(3): 670–680.
- 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.
- Lachenbruch, B. & Mcculloh, K. A. (2014). Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytologist* 204(4): 747-764.
- Ligier, H.D., Matteio, H.R., Polo, H.L. & Rosso, J.R. (1990). Provincia de Misiones. In: Atlas de suelos de la República Argentina, Tomo II. Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD Arg. 85/019. INTA, Centro de Investigaciones de Recursos Naturales, pp. 111–154.

- López, J.A., Little, E.L., Ritz, G.F., Rombold, J.S. y W.J. Hahn. (1987). Árboles comunes del Paraguay. Cuerpo de Paz. Washington D C.
- Lorenzi, H. (2002). Arvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. Vol.1. 4º ed. Instituto Plantarum. Sao Paulo, Brasil.
- Lusk, C.H. & Warton, D.I. (2007). Global meta-analysis shows that relationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend on leaf habit and ontogeny. *New Phytologist* 176: 178–189.
- Lusk, C.H., Reich, P.B., Montgomery, R.A., Ackerly, D.D. & Cavender-Bares, J. (2008). Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology and Evolution* 23: 299–303.
- Maherali, H., Pockman, W.T. & Jackson, R.B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184–2199.
- Manieri, C. Chimelo, J. P. (1989). Fichas de características das madeiras brasileiras. Instituto de pesquisas tecnológicas do Sao Paulo.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L. & Bongers, F. (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment* 34: 137–148.
- Martínez-Cabrera, H. I., Jochen Schenk, H., Cevallos-Ferriz, S. R. S., & Jones, C. S. (2011). Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. *American Journal of Botany* 98 (5): 915–922.
- Mcculloh, K. A., Johnson, D. M., Meinzer, F. C., & Woodruff, D. R. (2014). The dynamic pipeline: Hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant, Cell and Environment* 37: 1171–1183.
- McCulloh, K., Sperry, J. S., Lachenbruch, B., Meinzer, F. C., Reich, P. B., & Voelker, S. (2010). Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. *The New Phytologist* 186 (2): 439–50.
- Meinzer, F.C., James S.A., Goldstein G., Woodruff D. (2003). Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* 26: 1147–1156.

- Meinzer, F.C., Woodruff, D.R., Domec, J.C., Goldstein, G., Campanello, P.I., Gatti, M.G. & Villalobos-Vega, R. (2008). Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia* 156: 31-41.
- Meinzer, F.C., McCulloh, K.A., Lachenbruch, B., Woodruff, D.R. & Johnson, D.M. (2010). The blind men and the elephant: the impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. *Oecologia* 164: 287-296.
- Muller-Landau, H.C. (2004). Interspecific and Inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36: 20–32.
- Nardini, A., Pedà, G., & Rocca, N. L. (2012). Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: Morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. *New Phytologist* 196: 788–798.
- Niklas, K. J. & Spatz, H.C. (2004). Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Science of the U. S. A.* 101, 15661–3.
- Niklas, K.J. & Spatz, H.C. (2010). Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density. *American Journal of Botany* 97: 1587–1594.
- Oliva Carrasco, L., Bucci, S.J., Di Francescantonio, D., Lezcano, O.A., Campanello, P.I., Scholz, F.G., Rodríguez, S., Madanes, N., Cristiano, P.M., Guang-You Hao, Holbrook, N.M. & Goldstein, G. (2014). Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. *Tree Physiology* 00 (31) : 1-12.
- Onoda, Y., Schieving, F. & Anten, N.P.R. (2008). Effects of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: a conceptual approach. *Annals of Botany* 101:727–736.
- Poorter, H. & De Jong, R. (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.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F.J. & Wöll H.S. (2003). Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84(3): 602–608.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J., & Wöll, H. (2005). Beyond the regeneration phase: differentiation of height – light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93(2): 256–267.

Poorter, L.O.P., Bongers, L. & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species : traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87(5): 1289–1301.

141

Poorter, L. & Markesteijn, L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40: 321– 331.

Poorter, L., Wright, S., Paz, H. & Ackerly, D. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* 89: 1908–1920.

Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z. & Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481–492.

Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., Ewers, F.W. & Davis, S.D. (2007). Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist* 174: 787–798.

Preston, K.A., Cornwell, W.K. & Denoyer, J. (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170: 807–818.

Prodan, M., Peters, R., Cox, F. & Real, P. (1997). *Mensura Forestal. Serie de investigación y educación en desarrollo sostenible*. San José, Costa Rica. 561 p.

Raiskila, S., Saranpää, P., Fagerstedt, K., Laakso, T., Löija, M., Mahlberg, R., Paajanen, L. & Ritschkoff, A.C. (2006). Growth rate and wood properties of Norway Spruce cutting clones on different sites. *Silva Fennica* 40(2): 247-256.

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

Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2007). Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment* 30: 236-248.

Schuldt, B., Leuschner, C., Brock, N., & Horna, V. (2013). Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees. *Tree Physiology* 33: 161–174.

- Sperry, J.S., Nichols, K.L., Sullivan, J.E.M. & Eastlack, S.E. (1994). Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75: 1736-1752. 142
- Sperry, J.S., Hacke, U.G. & Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheid and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* 93: 1490–1500.
- Srur, M., Gatti, F., Benesovsky, V., Herrera, J., Melzew, R. & Camposano, M. (2007). Identificación, caracterización y mapeo de los ambientes del Parque Nacional Iguazú. Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales. Delegación Técnica Regional NEA, A.P.N.
- Sterck, F.J., Schieving, F., Lemmens, A. & Pons, T. L. (2005). Performance of trees in forest canopies: explorations with a bottom-up functional-structural plant growth model. *New Phytologist* 166(3): 827–843.
- Stratton, L., Goldstein, G. & Meinzer, F.C. (2000). Stem water storage and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment* 23: 99–106.
- Sumida, A., Miyaura, T. & Torii, H. (2013). Relationships of tree height and diameter at breast height revisited: Analyses of stem growth using 20-year data of an even-aged *Chamaecyparis obtusa* stand. *Tree Physiology* 33: 106–118.
- Tortorelli, L. A. (2009). Maderas y bosques argentinos-2da ed. Tomo I y II. Buenos Aires. 1112 p.
- 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., Davis, S.D. & Cochard, H. (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. & Zimmermann, M.H. (2002). Xylem Structure and the Ascent of Sap, Spring series in wood sciences, 2nd edn (ed. Timell, T.E.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 283.
- University of Sheffield, 2003. Program Leaf Area Measurement URL: <http://www.shef.ac.uk/nuoccpe/ucpe/leafarea.html> (accessed 16.10.08).
- Villagra, M., Campanello, P.I., Montti, L. & Goldstein, G. (2013). Removal of nutrient limitations in forest gaps enhances growth rate and resistance to cavitation in

subtropical canopy tree species differing in shade tolerance. *Tree Physiology* 33: 285–296.

- Wabo, E. (2006). Determinación del volumen de madera en pie, en bosques y rodales. *SAGPyA forestal* 38: 8-11.
- Weber, J. & Sotelo Montes, C. (2008). Geographic variation in tree growth and wood density of *Guazuma crinita* Mart. in the Peruvian Amazon. *New Forests* 36: 29–52.
- West, G.B., Brown, J.H. & Enquist, B.J. (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664–667
- Wheeler, J.K., Sperry, J.S., Hacke, U.G. & Hoang, N. (2005). Inter- vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade- off in xylem transport. *Plant, Cell & Environment* 28: 800– 812.
- Williams, K., Field, C.B. & Mooney, H.A. (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, I.J., Groom, P.K., Lamont, B.B., Poot, P., Prior, I.D., Reich, P.B., Schulze, E.D., Veneklaas, E.J. & Westoby, M. (2004). Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology* 31: 551-558.
- Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitman, N., Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M. & Wright, S.J. (2007). Relationships among major dimensions of plant trait variation in 7 Neotropical forests. *Annals of Botany* 99: 1003–1015.
- Ziemińska, K., Butler, D. W., Gleason, S. M., Wright, I. J., & Westoby, M. (2013). Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS* 5: 1–14.
- Zimmermann, M.H. & Jeje, A.A. (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, 143 p.
- Zimmermann, U., Schneider, H., Wegner, L. H., & Haase, A. (2004). Water ascent in tall trees : does evolution of land plants rely on a highly metastable state. *New Phytologist* (162), 575–615.

---

144

# Capítulo 4

## ***Consumo de agua en el bosque subtropical semideciduo y en plantaciones forestales en el norte de Misiones***

*“No pretendemos ver el cambio,  
sólo haber dejado algo  
por el camino andado que pasó”  
L. Gieco*

## 4.1 Introducción

La información acerca de los efectos de las plantaciones de árboles sobre el ciclo hidrológico constituye un aspecto clave para poder evaluar el impacto de los cambios de uso del suelo y para desarrollar estrategias relacionadas con el manejo sostenible de los recursos hídricos. Los cambios en el uso del suelo, en particular la sustitución de bosques nativos por plantaciones de árboles con altas tasas de crecimiento, pueden tener un impacto no sólo en el balance hídrico sino también en el balance de carbono a nivel regional. Las plantaciones de árboles se están expandiendo a un ritmo de 5.000 km<sup>2</sup> por año en América del Sur (Jobbágy & Jackson, 2004). Durante las últimas tres décadas, la superficie de la provincia de Misiones dedicada a la forestación se incrementó de 80.000 a 370.000 ha (Izquierdo et al., 2008), ocupando actualmente un 12% de su superficie. En esta región, la principal entrada de agua al sistema ocurre a través de la precipitación, la cual es de aproximadamente 2000 mm anuales y se distribuye homogéneamente a lo largo del año.

La transpiración, que involucra la absorción del agua por parte de las raíces, el transporte por el tallo hacia las hojas y la evaporación en las hojas a través de los estomas, constituye la mayor pérdida de agua en el proceso de evapotranspiración (ET) (Unsworth et al., 2004; Stoy et al., 2006, Oishi et al., 2008). En un árbol, el consumo de agua (o flujo diario de agua) depende de su tamaño, del área de xilema activo, de sus propiedades anatómicas y funcionales que incluyen la conductancia hidráulica, la capacitancia y la



resistencia a la cavitación. Estas propiedades pueden variar mucho entre los árboles de la misma especie y especialmente entre especies (Meinzer et al., 2001; Meinzer et al., 2005; Gebauer et al., 2008; Gyenge et al., 2011; Cristiano et al., 2015). Las altas tasas de crecimiento que caracterizan a los árboles utilizados en plantaciones forestales sugieren que estas especies podrían consumir grandes volúmenes de agua (Law et al., 2002).

El consumo de agua a nivel de bosque depende de la composición de especies, de la densidad de árboles, de la distribución de clases diamétricas de sus individuos, del manejo forestal (la aplicación de podas y fertilizantes, además de los raleos y el control del sotobosque) (Bréda et al., 1995; Bladon et al., 2006; Bucci et al., 2008; Moreno & Cubera, 2008; Gyenge et al., 2011) y la capacidad del sistema radical de las especies de explorar distintas profundidades del suelo (Bucci et al., 2008; Kagawa et al., 2009). Existen muy pocos estudios comparativos de uso de agua de especies nativas y cultivadas en una misma región (Fritzsche et al., 2006; Kagawa et al., 2009; Gyenge et al., 2011). Los trabajos citados encontraron que en las plantaciones se produce un mayor consumo de agua que en el bosque nativo en ecosistemas tropicales tanto de alta como de baja diversidad de especies (como los bosques de *Metrosideros polymorpha* en la isla de Hawaíi) o en bosques templados (Kagawa et al., 2009; Gyenge et al., 2011). Sin embargo, los bosques subtropicales húmedos mantienen altas tasas de fotosíntesis durante la mayor parte del año debido a que muchas especies de árboles son siempreverdes y el período de invierno, durante el cual algunas especies de dosel pierden sus hojas, es corto y con temperaturas

bajo cero poco frecuentes (Gatti et al., 2008; Cristiano et al., 2014), por lo tanto las diferencias en el consumo de agua con respecto a las plantaciones podrían ser pequeñas.

En regiones húmedas donde los bosques son el tipo de vegetación dominante, como en el noreste (NE) de Argentina, el impacto de las plantaciones de árboles en los procesos hidrológicos, particularmente sobre la evapotranspiración, ha sido poco evaluado (ver Cristiano et al., 2015). El impacto que las plantaciones forestales tienen sobre el ciclo hidrológico es un tema sensible y de creciente interés tanto por aspectos relacionados con la producción y el manejo forestal como de la protección de las cuencas hídricas y sus funciones.

En este capítulo se estimó el consumo de agua en un bosque nativo del Bosque Atlántico semideciduo (BAs) bien conservado y en cinco plantaciones forestales de árboles adultos, cercanas al momento de corta. Se hizo un análisis a dos escalas: a nivel de árbol y a nivel de ecosistema. Las especies forestales elegidas son las que tienen la mayor cantidad de superficie cultivada en la provincia de Misiones. Además, se analizaron algunas relaciones poco estudiadas hasta el momento como la relación entre el área de xilema activo y el tamaño del árbol de acuerdo al tipo de madera (Gimnospermas, Angiospermas de madera clara y Angiospermas de madera oscura), la relación entre el consumo de agua y la densidad de madera, las tasas de crecimiento, la fenología foliar y las características arquitecturales de los árboles (altura, diámetro a la altura del pecho - DAP-, volumen de copa, posición en el dosel o índice de iluminación de la copa). También

se analizó la relación entre el consumo de agua de los árboles y el grado de colonización de la copa por lianas. Además, se estudió cómo varía el consumo de agua en función del déficit de saturación del aire (DSA), la temperatura, las precipitaciones y la radiación global. Por último, se analizó la variación en el consumo de agua en función de las variables climáticas para árboles en distintas posiciones en el dosel o con distintos porcentajes de la copa colonizada por lianas.

## **4.2 Objetivos e hipótesis**

El objetivo general de este capítulo fue estudiar la relación entre el consumo de agua (o flujo diario) a nivel de sitio (ecosistema) e individuo y la densidad de madera, las características arquitecturales de los árboles y las variables climáticas en el bosque nativo y en cinco plantaciones forestales de la provincia de Misiones.

### **4.2.1 Objetivos específicos**

1. Analizar la relación entre el consumo de agua (o flujo diario) y el DAP, y otras características arquitecturales (altura, volumen de copa, la posición en el dosel y el grado de infestación por lianas de la copa) para las especies estudiadas (10 especies de árboles nativos, lianas, palmitos y 5 especies cultivadas).

2. Analizar la relación entre el consumo de agua y variables climáticas tales como el déficit de saturación del aire, precipitaciones, períodos de sequía y temperatura en especies de árboles nativos y cultivados.

3. Estimar y comparar el consumo de agua entre el bosque nativo y las distintas plantaciones forestales.

4. Estudiar la relación entre la densidad de madera y el consumo de agua para especies nativas y cultivadas.

#### *4.2.2 Hipótesis y predicciones asociadas*

H1. El flujo diario de agua ( $\text{l día}^{-1}$ ) de un árbol aumenta con el área de xilema (AX) activo del tallo que, a su vez, se relaciona con el diámetro a la altura del pecho (DAP) del árbol.

P1. El flujo diario de agua ( $\text{l día}^{-1}$ ) aumentará con el aumento del diámetro a la altura del pecho (DAP).

H2. Las variables climáticas determinan parcialmente los patrones de variación diarios y estacionales de la tasa de transpiración.

P2. El consumo de agua o flujo diario ( $\text{l día}^{-1}$ ) aumentará con el aumento de: el déficit de saturación del aire (kPa), la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), las precipitaciones (mm) y la radiación global ( $\text{MJ m}^{-2}$ ) hasta un valor umbral a partir del cual comienza a descender.

H3. Las tasas de transpiración están asociadas con las tasas de fotosíntesis y con las tasas de crecimiento. En general, las especies utilizadas en plantaciones forestales tienen tasas de crecimiento y una productividad mayor que las especies nativas por lo que tienen un mayor consumo de agua.

P3. La evapotranspiración a nivel de ecosistema ( $\text{mm año}^{-1}$ ) y el consumo de agua diario ( $\text{mm día}^{-1}$ ) será mayor en las plantaciones forestales que en el bosque nativo.

H4. La tasa de crecimiento está funcional y negativamente relacionada con la densidad de madera y se relaciona positivamente con el consumo de agua.

P4. El consumo de agua ( $\text{l día}^{-1}$ ) disminuirá con el aumento de la densidad de madera.

## **4.3 Materiales y métodos**

### *4.3.1 Diseño experimental*

#### *4.3.1.1 Sitio de estudio, selección de especies e individuos, densidad de madera, tasas de crecimiento y características arquitecturales de los árboles.*

La metodología utilizada, los sitios de estudio, las especies e individuos seleccionados para la determinación de la densidad de madera, del crecimiento de tallo y las características arquitecturales son los mismos que los utilizados en el capítulo 3, tanto

en especies nativas como en las cultivadas. Las variables medidas (como el crecimiento mensual, la densidad de madera, el DAP, la altura total y de inicio de copa del árbol, el diámetro de copas, el porcentaje de iluminación de la copa, el porcentaje de la copa infestada con lianas y la posición en el dosel), los datos o relaciones obtenidas (como el volumen de copa y volumen de tallo o la relación  $H \text{ DAP}^{-1}$ ) y el análisis de datos también se corresponden con el capítulo 3.

### Sitios de estudio

Especies nativas: este estudio se desarrolló en un bosque denominado “palmital” en el norte de la provincia de Misiones dentro del Parque Nacional Iguazú, (S25 41.336, W54 28.777), ver capítulo 3. En el estudio se incluyeron 10 especies de árboles nativos, una especie de palmera y dos especies de lianas (Tabla 4.1). Se seleccionaron 10 individuos adultos por especie para los árboles, tres individuos >10 cm DAP para la palmera y un individuo >10 cm DAP para cada especie de liana. En el ANEXO I: Fotografías, se muestran imágenes de los sitios utilizados en este capítulo

Se eligieron las cinco especies forestales más cultivadas en la provincia de Misiones (Tabla 4.1). Los suelos de los sitios son rojos profundos correspondientes a ultisoles (Ligier et al., 1990). Los sitios de muestreo de *Pinus taeda* (S26 00.479, W54 23.825), *P. caribaea* var. *caribaea* (S26 00.198, W54 23.390) y *P. elliotti* var. *elliotti* x *P. caribaea* var. *hondurensis* (S25 58.777, W54 23.794) pertenecen a la empresa LIPSIA S.A. y están ubicados cerca de la localidad de Wanda. Los sitios de muestreo de *Araucaria angustifolia*

(S26 04.366, W54 34.933) y *Eucalyptus grandis* (S26 03.091, W54 33.932) pertenecen a la empresa PINDÓ S.A. y están situados cerca de Puerto Esperanza. Ambas localidades se encuentran en el norte de la provincia de Misiones. Se seleccionaron 10 individuos adultos por especie. En la Tabla 4.2 se presentan las características de las plantaciones.

**Tabla 4.1.** Lista de especies estudiadas, nombre común más utilizado, familia, abreviatura utilizada en los gráficos de este capítulo y fenología foliar.

Especies nativas	Nombre común	Familia	Abreviatura	Fenología Foliar
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Guatambú	Rutaceae	Br	Brevidecidua
<i>Cabralea canjeirana</i> (Vell.) Mart. subsp. <i>canjeirana</i>	Cancharana	Meliaceae	Cc	Siempreverde
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Cedro	Meliaceae	Cf	Decidua
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St. Hill, A.Juss. & Cambess.) Ravenna	Palo borracho	Bombacaceae	Cs	Decidua
<i>Cardia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Peteribi	Borraginaceae	Ct	Decidua
<i>Hulocalyx balansae</i> Micheli	Alecrin	Fabaceae	Hb	Siempreverde
<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez.	Ayui	Lauraceae	Od	Siempreverde
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.	Rabo molle	Fabaceae	Lm	Brevidecidua
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Anchico colorado	Fabaceae	Pr	Brevidecidua
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	Aguaí	Sapotaceae	Cg	Siempreverde
<i>Pisonia aculeata</i> L.	Yaguapinda	Nictaginaceae	Pa	Sin datos
<i>Amphilophium</i> Kunth sp.	Peine de mono	Bignoneaceae	Am	Sin datos
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Palmito	Arecaceae	Ee	Siempreverde
Especies cultivadas				
<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze	Araucaria	Araucariaceae	Aa	Siempreverde
<i>Eucalyptus grandis</i> W.Hill. ex Maiden	Eucalipto	Myrtaceae	Eg	Siempreverde
<i>Pinus caribaea</i> var. <i>caribaea</i>	Pino caribaea	Pinaceae	Pc	Siempreverde
<i>Pinus elliotti</i> var. <i>elliotti</i> x <i>Pinus caribaea</i> var. <i>hondurensis</i>	Pino híbrido	Pinaceae	Ph	Siempreverde
<i>Pinus taeda</i> L.	Pino taeda	Pinaceae	Pt	Siempreverde

**Tabla 4.2.** Características de las plantaciones usadas como sitios de muestreo. La especie *Pee x Pch* corresponde al híbrido *P. elliotti elliotti x P. caribaea honduensis*.

Especie	Año de plantación	Turno de corta (años)	Densidad final de plantación (Ind ha <sup>-1</sup> )	Densidad inicial de plantación (Ind ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Último raleo
<i>A. angustifolia</i>	1984	27	210	Desconocido	26.8	2006
<i>E. grandis</i>	2001	14	260	1111	17.4	jul-11
<i>Pee x Pch</i>	1996	20	320	1700	32.0	2010
<i>P. taeda</i>	1995	20	180	1700	20.7	2010
<i>P. Caribaea var. caribaea</i>	1992	20	140	1700	20.4	2010

#### 4.3.1.2 Densidad de madera del tallo principal, mediciones de crecimiento y características arquitecturales

Se tomaron muestras de madera de todos los individuos seleccionados de cada especie con barreno de incremento, desde el xilema más superficial hasta una profundidad de 10.5 cm. La densidad de madera se determinó según Scholz y colaboradores (2007) (Capítulo 2). En agosto y septiembre de 2011 se colocaron dendrómetros de banda en 10 individuos por especie en las 15 especies de árboles seleccionadas (10 en especies nativas 5 en plantaciones forestales), En noviembre de 2011 se hizo una marca inicial, a partir de la cual se midió el crecimiento acumulado mensualmente hasta septiembre y octubre de 2014, utilizando un calibre de 1 mm de precisión. Se dividió el crecimiento acumulado por el período de tiempo de medición para



obtener una tasa de crecimiento periódica anual para cada individuo (tasa de crecimiento diamétrico,  $\text{mm año}^{-1}$ ). Además se calculó la tasa de crecimiento relativa al DAP del árbol, para eliminar el efecto del tamaño del árbol. Esta metodología permite detectar decrecimientos en el DAP debido al consumo de agua de los reservorios internos de la planta durante períodos de sequía.

En todos los individuos seleccionados se tomaron las siguientes medidas: el diámetro a la altura del pecho (DAP), altura (H) y altura de inicio de copa (Hf), diámetro de copas (Dc), posición en el dosel, forma del tallo principal, índice de posición de la copa (CPI) y porcentaje de la copa colonizada por lianas. A partir de estos datos se calculó la altura de copa (Hc, calculada como  $H-Hf$ ), la relación de copa viva ( $Ht Hc^{-1}$ ), la relación  $H DAP^{-1}$  y se clasificó a cada individuo según el índice de estabilidad del fuste. También se calculó el volumen del tallo principal y el volumen sólido de copa (Ver Materiales y Métodos capítulo 3).

#### *4.3.1.3 Área de xilema activo*

Se obtuvo el área de xilema activo (AX) con el método de inyección de safranina (Meinzer et al., 2001). Se perforaron los troncos de los árboles al amanecer hasta el centro de cada árbol a 1.30 m de altura y se inyectó safranina. Después de 5 hs de la inyección de safranina, se tomó una muestra de los árboles teñidos con barreno de incremento a 5 cm por encima de la inyección inicial, perforando también hasta el centro del árbol. En la

muestra obtenida se midió la longitud teñida con safranina con un calibre. Se tiñeron los individuos en los que se midió flujo de agua, de cinco a 10 individuos por especie, de 20 a 90 cm de DAP. Para estimar el área de xilema activo de cada árbol muestreado se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Área de xilema activo (cm}^2\text{)} = \pi * ((R_{sc} - L_{ax}) * 0.5)^2$$

donde  $R_{sc}$  es el radio del árbol sin corteza en cm (obtenido a partir de dividir el DAP en dos y restar el espesor de corteza) y  $L_{ax}$  es la longitud de xilema teñido obtenido de la muestra, en cm. El espesor de corteza se obtuvo retirando una porción de corteza hasta el cambium y midiendo con calibre su espesor en dos a tres árboles adultos por especie. Los valores obtenidos se promediaron y se obtuvo el espesor de corteza por especie. Se hicieron regresiones lineales entre el DAP y el AX de cada especie. A partir de esto se pudo estimar el AX para cada individuo considerando el crecimiento, es decir, aplicando la ecuación de regresión al DAP estimado mensualmente.

Se observó un patrón distinto en la relación entre el AX y el DAP, para distintos grupos de especies. Las especies se clasificaron según el patrón observado en Gimnospermas y Angiospermas de madera clara y Angiospermas de madera oscura, según el color observado y reportado en la bibliografía del duramen (Manieri & Chimelo 1989; Tortorelli, 2009). El color del duramen está relacionado con la presencia de sustancias extractivas (ver Capítulo 2). Son Gimnospermas las especies: *A. angustifolia*, *P. taeda*, *P. Caribaea* y *Pee x Pch*. Son Angiospermas de madera clara las especies: *L. muehlbergianus*,

*C. speciosa*, *C. gonocarpum* y *B. riedelianum*. Son Angiospermas de madera oscura las especies: *C. fissilis*, *C. trichotoma*, *O. diospyrifolia*, *C. canjearana*, *P. rigida* y *E. grandis*. La especie *H. balansae* no se incluyó en la clasificación, ya que por su tallo tabular, no se pudieron hacer determinaciones precisas del área del xilema activo.

#### 4.3.1.4 Flujo de agua a nivel individuo

Desde febrero de 2012 a diciembre de 2013, se instalaron sensores para medir el flujo de agua en xilema activo mediante el método de disipación de calor constante (Granier, 1985, 1987; Bucci et al., 2008) en seis a 11 individuos por especie en los arboles cultivadas y en dos a tres individuos en los árboles nativos. El método consiste en insertar, en este caso a 1.30 m de altura, un par de agujas hipodérmicas de 20 mm de largo y 2 mm de diámetro, que contienen dentro una termocupla de cobre-constantán dentro de un tubo capilar de vidrio y una resistencia de constantán en espiral alrededor del tubo capilar. Las sondas se insertaron a 10 cm entre sí en la misma posición vertical. La sonda superior se calentó continuamente por medio de la resistencia eléctrica a una potencia constante, mientras que la sonda no calentada sirvió como referencia de temperatura. El circuito de termocuplas se conectó mediante cables a un sistema de adquisición de datos de seis canales en las plantaciones (CR 10X, Campbell Scientific, Logan, Utah, EE.UU.). En el bosque nativo se conectaron a un equipo multiplicador de datos de 32 canales (Multiplexer AM 16/32, Campbell Scientific, Logan, Utah, EE.UU.) que se conecta a un CR

10X. Las resistencias son conectadas a un regulador de voltaje. Se utilizaron baterías de 12 V de ciclo profundo para suministrar la energía necesaria para calentar las resistencias.

157

Una vez instalados los sensores en el árbol se protegieron con material reflectante (papel aluminio). Las diferencias de temperatura entre las sondas se registraron cada 10 s y se promediaron los valores cada 10 minutos.

La densidad de flujo (JS) se calculó a partir de la diferencia de temperatura entre las dos sondas utilizando una calibración empírica (Granier, 1985, 1987). Aunque se ha sugerido que cada especie requiere de una calibración individual para obtener estimaciones adecuadas de flujo de agua utilizando el método de disipación de calor (Steppe et al., 2010), el modelo empírico se validó para árboles tropicales con una anatomía del xilema similar a los que están utilizando en este estudio (Clearwater et al., 1999; McCulloh et al., 2007). Se corrigieron los gradientes de temperatura naturales entre las dos sondas según Do & Rocheteau (2002).

El flujo de agua se obtuvo multiplicando la densidad de flujo por el AX. Se obtuvo el flujo de agua en litros hora<sup>-1</sup>, litros día<sup>-1</sup>, el promedio mensual y anual de litros diarios de todos los árboles medidos. Los valores de flujo diario se obtuvieron a partir del promedio de todos los días completos medidos para cada árbol. Para los flujos por especie, se promedió el flujo diario de los individuos medidos en cada especie. Para *A. angustifolia* se promediaron datos de 47 días en seis individuos, para *E. grandis* 66 días en seis individuos, para *P. taeda* 57 días en seis individuos, para *Pee x Pch* 34 días en 11 individuos, para *P.*

*Caribaea* 29 días en ocho individuos, para *C. speciosa* 36 días en tres individuos, para *C. fissilis* 108 días en tres individuos, para *C. trichotoma* 54 días en dos individuos, para *O. diospyrifolia* 106 días en dos individuos, para *C. canjearana* 122 días en dos individuos, para *C. gonocarpum* 110 días en dos individuos, para *L. muehlbergianus* 93 días en tres individuos, para *B. riedelianum* 91 días en tres individuos, para *P. rigida* 63 días en dos individuos, para *H. balansae* 116 días en tres individuos, para *E. edulis* 37 días en tres individuos, para *P. aculeata* 56 días en un individuo y para *Amphilophium sp.* 36 días en un individuo. Para los promedios mensuales por individuo se consideraron los meses en que al menos hubo cinco días medidos. Al inicio de las mediciones de flujo de este estudio no se tenía un registro de la fenología de estas especies en el sitio y no se podía determinar con precisión en qué período cada especie tendría el 100% de la copa con sus hojas expandidas. Por eso se calcularon los promedios de flujo en función de todos los días medidos para cada especie.

Un factor clave para la obtención de buenas estimaciones de flujo de agua en árboles es reducir al mínimo los efectos de la cicatrización de los daños producidos al insertar el sensor (Wiedemann et al., 2013). Por este motivo, los sensores fueron cambiados de posición con frecuencia, principalmente en las especies resinosas. Al comenzar con las mediciones de flujo se observó que algunos individuos tenían valores de flujo considerablemente mayores al resto de los individuos de la misma especie. En estos individuos también se cambió el sensor y la posición en la que estaban instalados con

frecuencia, y continuaron teniendo valores de flujo muy superiores al resto, por lo que se comprobó que no era un error de medición y efectivamente el consumo era mayor.

#### 4.3.1.5 Consumo de agua a nivel sitio o ecosistema

##### *Plantaciones*

El flujo diario fue escalado hasta obtener la transpiración a nivel de sitio ( $T$ , mm día<sup>-1</sup>), multiplicando el flujo diario (l día<sup>-1</sup>) obtenido de las mediciones de campo por la densidad de individuos en la plantación. Se usó la siguiente formula (Bucci et al., 2008):

$$T = (F * BA_i^{-1}) * BA_T$$

donde  $F$  es el flujo diario (l día<sup>-1</sup>),  $BA_i$  es el área basal promedio por árbol (cm<sup>2</sup>), y  $BA_T$  es el área basal total por unidad de superficie (cm<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>).

Para estimar la densidad de plantación, la distribución de clases diamétricas e información del sotobosque se relevaron todos los individuos > 10 cm DAP en una transecta de 1000 m<sup>2</sup> en cada rodal (Oliva Carrasco, datos no mostrados). Los valores de  $BA_i$  y  $BA_T$ , se obtuvieron a partir del DAP promedio de estas transectas. El DAP promedio de los árboles medidos en las transectas fue similar al DAP promedio de los individuos en que se midió el consumo de agua.

La evapotranspiración (ET) de los ecosistemas forestales debe incluir, además del flujo transpiratorio de cada árbol, la interceptación del dosel, un componente importante de

la pérdida de agua a la atmósfera. La intercepción del dosel es considerada aquí como una proporción constante de la precipitación anual para el bosque nativo y las plantaciones de árboles. La evapotranspiración total de cada sitio (bosque nativo o plantaciones) (ET, mm día<sup>-1</sup>) se calculó utilizando los valores de T obtenidos a partir de mediciones de campo más el agua interceptada por el dosel obtenida de la literatura para ecosistemas similares (Miralles et al., 2010). Para *E. grandis*, se utilizó un valor de interceptación anual promedio de 18% de la precipitación anual, que corresponde a bosques siempreverdes de hoja ancha. Para las plantaciones de *A. angustifolia*, *P. taeda*, *P. Caribaea* y *Pee x Pch* se utilizó un valor promedio de 29% que corresponde a bosques de coníferas (Miralles et al., 2010). Estos valores se aproximaron a resultados preliminares sobre las medidas de intercepción del dosel realizadas en *P. taeda* (Paula Campanello, com. pers.). Se sabe que la intercepción varía con el estado fenológico de los árboles y la intensidad de la precipitación. En este caso se utilizan promedios anuales por lo que esos efectos están compensados por la variaciones producidas durante el año.

### *Bosque nativo*

En el sitio de especies nativas se realizó un relevamiento de todos los individuos > 10 cm DAP en cuatro transectas de 1000 m<sup>2</sup> cada una, en donde se midió el DAP y se identificó cada especie, para determinar la abundancia relativa y la distribución de clases diamétricas de las especies estudiadas (Oliva Carrasco, ver figura 2.1 en capítulo 2). La abundancia relativa de cada especie fue contrastada con la abundancia relativa de las

mismas obtenida en un relevamiento de 17 parcelas de 900 m<sup>2</sup> en palmitales del Parque Nacional Iguazú y no se encontraron diferencias entre estos dos estudios (Malena Srur, com. pers., datos no publicados, ver metodología en Srur et al., 2007). En conjunto, las 10 especies de árboles más la especie de palmito *E. edulis* y las lianas representan el 73% de la abundancia relativa de individuos >10 cm DAP en el sitio.

161

Para el cálculo de consumo de agua a nivel sitio se utilizó la misma fórmula que para las plantaciones, pero en este caso, F (flujo diario) representa la sumatoria de los promedios de flujo ponderados por la abundancia relativa de la especie en el sitio. Además, se tuvo en cuenta tanto el DAP de los árboles medidos como el DAP promedio de la especie en el sitio. Por ejemplo, el flujo diario de *B. riedelianum* se midió en árboles con un DAP promedio de 48.6 cm y fue de 112.6 l día<sup>-1</sup>, pero el DAP promedio de todos los individuos de esta especie en el bosque nativo fue de 32.6 cm. Por eso se reemplazó el AX del árbol medido, por el AX que tendría un árbol de 32.6 cm, lo que resulta en un flujo diario para la especie en ese bosque de 75.6 l día<sup>-1</sup>. En las especies en las que se obtuvo una ecuación de regresión con buen grado de ajuste entre DAP y AX, se procedió como en el ejemplo y en las especies que no hubo una relación tan clara se hizo una interpolación con los valores y los diámetros de los individuos medidos de cada especie. Para obtener BA<sub>i</sub> y BA<sub>T</sub>, se identificó el área basal de cada grupo (árboles, lianas y palmitos) y se utilizó el promedio de áreas basales de las cuatro transectas. El valor obtenido de ET que representa un 73% del área basal relativa fue llevado a un 100%.



#### 4.3.1.6 Variables climáticas

Todos los datos de las variables climáticas usadas en este capítulo corresponden a la estación meteorológica Iguazú-Aéreo del Servicio Meteorológico Nacional (SMN), ubicada a 8 km del sitio de especies nativas y a menos de 50 km de las forestaciones. A partir de los datos horarios de humedad relativa y temperatura, se calculó el déficit de saturación del aire (DSA) horario. Con los valores horarios de DSA, se obtuvo el DSA promedio diario y el DSA máximo diario.

#### 4.3.2 Análisis de datos

Se realizaron regresiones simples entre AX y DAP, por especie, por grupos de especies (Gimnospermas, Angiospermas de maderas claras y Angiospermas de maderas oscuras) y para el conjunto de individuos medidos. Para estudiar la relación entre el flujo diario y el tamaño del árbol, se realizaron regresiones simples entre el flujo diario por individuo y el DAP, por grupos de especies y para el total de los individuos. Se analizó la relación entre la densidad de madera y el flujo diario realizando regresiones lineales simples para especies nativas. Además, se estudió la relación entre la densidad de madera y el consumo de agua por unidad de área basal. Se analizó la relación entre el flujo diario y el flujo por AX. Para estudiar la relación entre las características arquitecturales de los árboles, las tasas de crecimiento, la densidad de madera y el flujo diario se realizaron regresiones múltiples por el método de pasos sucesivos (stepwise). En todos los casos se

probaron los supuestos de independencia y aleatoriedad; normalidad; homocedasticidad y no-colinealidad. Se verificó normalidad con Shapiro-Wilks modificado y homogeneidad de varianza con la prueba de Levene, no encontrándose evidencias para rechazar las hipótesis de normalidad y homogeneidad de varianzas ( $p > 0.05$ ). Las variables cualitativas fueron transformadas a variables binarias (dummy). Para todos los análisis estadísticos de este capítulo se utilizó el software estadístico Infostat para Windows versión 2013 (Di Rienzo et al., 2013).

## **4.4 Resultados**

### **4.4.1 Área de xilema activo, DAP y flujo**

El AX aumentó linealmente con el aumento del tamaño del árbol (DAP), independientemente de la especie ( $Y=143.3072+9.4063X$ ,  $R^2=0.24$ ,  $P<0.0001$ ) (resultados no mostrados). Cuando las especies fueron agrupadas, esta relación tuvo un grado de ajuste mayor principalmente para las Gimnospermas aquí estudiadas ( $R^2=0.96$ ) y Angiospermas de madera clara ( $R^2=0.92$ ) (Figura 4.1a). En el caso de las Angiospermas de madera oscura, se encontró una relación significativa pero con un grado de ajuste menor ( $R^2=0.34$ ). Para un mismo DAP, tanto las Angiospermas de madera clara como las Gimnospermas presentaron un AX más alto en comparación con las Angiospermas de madera oscura. Al estudiar la relación entre el DAP y el AX de cada especie, se encontraron relaciones similares a las encontradas en las Gimnospermas y Angiospermas

de madera clara. En las especies de madera oscura solo algunas pocas especies mostraron una relación significativa entre AX y DAP (datos no mostrados).

El área de xilema activo con respecto al área total de la sección transversal medida a la altura del DAP (AX: AT), fue mayor para las Gimnospermas y de madera clara que para las de madera oscura (Figura 4.1b). En las especies de madera oscura, el AX:AT fue menor que para los otros dos grupos, fue más variable y disminuyó con el aumento del tamaño del árbol. Sólo en este grupo se obtuvieron datos para árboles de más de 50 cm de DAP.

Tal como con el AX, el flujo diario aumentó linealmente con el aumento del DAP para todos los individuos medidos ( $Y = -28.6142 + 2.5918X$ ,  $R^2 = 0.37$ ,  $P < 0.0001$ ) (resultados no mostrados). Cuando se analizó esta relación por grupos, fue significativa para las Gimnospermas y Angiospermas de madera oscura (Figura 4.1c). En esta Figura se incluyeron las lianas y palmitos, pero no se ajustó ninguna función a estos grupos dado el bajo número de individuos que se estudiaron. Sin embargo, se observaron bajos valores de flujo de agua en estos dos tipos de especies leñosas en comparación con la mayoría de las especies arbóreas estudiadas. El flujo diario aumentó linealmente con el aumento del AX con un alto coeficiente de determinación para el conjunto de individuos incluidos lianas y palmitos (Figura 4.2).

#### 4.4.2 Consumo de agua y condiciones climáticas

El flujo diario en función del DSA máximo diario tuvo una relación distinta de acuerdo a la especie. En las Figuras 4.3, 4.4 y 4.5 se muestra un caso representativo de los siguiente grupos de especies: especies cultivadas incluyendo Angiospermas y Gimnospermas, especies de árboles nativos caracterizadas por su fenología (deciduas, brevideciduas y siempreverdes), lianas y palmitos (*E. edulis*). En el ANEXO III: Material complementario del capítulo 4, se presentan el resto de las especies de cada grupo. Para dos especies representativas de árboles cultivados, el flujo diario aumentó hasta un DSA máximo diario de 2.7 kPa en *P. taeda* (Figura 4.3a) y de 2.4 KPa en *E. grandis*, la única angiosperma cultivada (Figura 4.3b). A partir de esos valores de DSA máximo diarios, el flujo diario descendió.

En general, en las especies nativas siempreverdes el flujo disminuyó a partir de 2.7 kPa aproximadamente (Figura 4.4a). En otra especie siempreverde (*O. diospyrifolia*), el flujo diario aumentó hasta valores de DSA máximos diarios cercanos a 5 kPa (Material complementario capítulo 4). En cambio, las especies deciduas mostraron una disminución del flujo diario a valores mayores de DSA que las siempreverdes. Por ejemplo, en *C. fissilis* (Figura 4.4b), el flujo comenzó a descender cerca de los 3.5 kPa de DSA máximo diario. Las especies brevideciduas comenzaron a disminuir su flujo diario a partir de valores intermedios de DSA entre las especies deciduas y brevideciduas. La especie brevidecidua *B. riedelianum* (Figura 4.4c) disminuyó el flujo de agua a partir de 2.8 kPa de DSA máximo

diario. En cambio, *L. muehlbergianus*, no disminuyó el flujo con el aumento del DSA. Los individuos de *E. edulis* mostraron un comportamiento variable (Figura 4.5a), la liana *P. aculeata* (Figura 4.5b) disminuyó el valor de flujo diario a partir de los 2.0 kPa de DSA y *Amphilophium sp.*, en cambio, tuvo flujos diarios relativamente constantes con el aumento de DSA máximo.

En las Figuras 4.6 a 4.12 se presentan las curvas diarias de flujo en días con distintos valores de DSA máximo, distintos valores de radiación global (RG) y en distintas estaciones del año, para las mismas especies en las que se mostró la relación entre el flujo diario y el DSA máximo. El resto de las especies se muestran en el ANEXO III. En la especie *P. taeda* (Figura 4.6) se observó una disminución del flujo antes del punto de DSA máximo diario, aproximadamente a partir de 2 kPa. El resto de las coníferas mostraron un comportamiento similar a *P. taeda*. Sin embargo, *A. angustifolia* comenzó a disminuir el flujo a valores de DSA más bajos que el resto de las coníferas. En *E. grandis* (Figura 4.7) se observó poca disminución del flujo a valores altos de DSA. En cuanto a las especies nativas, en la especie siempreverde *O. dyospirifolia*, el punto de flujo máximo del día siempre ocurrió antes del punto de DSA máximo diario (Figura 4.8). Las otras especies siempreverdes, *C. canjearana*, *C. gonocarpum* y *H. balansae* también mostraron una disminución en el flujo de agua siempre antes del DSA máximo diario (ANEXO III).

La especie decidua *C. fissilis* mostró una disminución del flujo de agua en los días de mayores DSA máximos durante un período de sequía (Figura 4.9 a y b). Uno de los días

con DSA máximo más altos del año y con el mayor porcentaje de hojas en expansión, la especie no mostró una disminución del flujo (figura 4.9 e). Otro día con un DSA máximo relativamente bajo pero ya con el 100% de las hojas maduras, se registró una disminución del flujo de agua en el tronco (figura 4.9 f). *Ceiba speciosa*, otra especie decidua mostró una disminución del flujo mientras que *C. trichotoma* no lo presentó (ANEXO III). En las tres especies deciduas se registraron movimientos de agua en el tronco aún en momentos en que no tenían hojas.

Entre las especies brevidecuidas, *B. riedelianum*, mostró una disminución del flujo de agua los días de sequía, disminuyendo su consumo antes del punto de máximo DSA (Figura 4.10 a y b), el resto de los días también disminuyó el flujo antes del punto de máximo DSA (Figura 4.10 c, d y f). La especie *L. muehlbergianus* siempre disminuyó el flujo antes del punto de DSA máximo diario, mientras que *Parapiptadenia rigida* tuvo un comportamiento similar a *B. riedelianum* y *L. muehlbergianus* (ANEXO III). El palmito *E. edulis* (Figura 4.11) mostró una disminución del flujo más marcado en los días de mayor DSA. La liana *P. aculeata* (Figura 4.12) también mostró una disminución del flujo similar a *E. edulis*, mientras que la liana *Amphilophium sp.* tuvo un flujo prácticamente constante a lo largo del día sin responder significativamente a las variaciones en el DSA.

El flujo promedio mensual de todas las especies en general aumentó con el aumento de la temperatura media mensual hasta 21°C o hasta una temperatura máxima mensual de 26°C (Figura 4.13). En las Gimnospermas el flujo promedio aumentó hasta

temperaturas un poco más altas que las Angiospermas siempreverdes y brevidecidas (que tuvieron un comportamiento similar entre sí). Las deciduas aumentaron el flujo mensual con la temperatura debido a que estas especies tienen hojas en los meses de temperaturas más altas. No fue posible distinguir un patrón entre estas dos variables en el caso de *E. grandis*, *E. edulis* y las lianas.

El flujo promedio mensual aumentó con las precipitaciones acumuladas hasta los 100 mm mensuales aproximadamente (Figura 4.14), valor a partir del cual el flujo comenzó a disminuir. El flujo promedio mensual aumentó con la RG media mensual hasta valores de  $12 \text{ MJ m}^{-2}$ , y a partir de estos valores comenzó a descender (Figura 4.15). En las Gimnospermas, el punto de inflexión en el flujo mensual se encontró en  $15 \text{ MJ m}^{-2}$  de RG mientras que para las especies deciduas, al igual que con la temperatura, el flujo aumentó con la RG.

#### 4.4.3 Relación entre Flujo, DAP, posición en el dosel y carga de lianas

En las especies nativas, los individuos que tuvieron un alto porcentaje de sus copas colonizadas por lianas tuvieron un flujo diario menor que individuos de la misma especie con bajos porcentajes de colonización o sin carga de lianas (observar todos los individuos de la Figura 4.4 a, b y c; Figuras 4.9 comparar individuos 1, 11 y 13 en todos los paneles, 4.10 comparar individuos 1, 2 y 4 en todos los paneles y Figuras del ANEXO III). El flujo

diario en los individuos con un alto porcentaje de carga de lianas no fue tan afectado por las variaciones en el DSA máximo, como en los individuos sin carga de lianas (Figuras 4.4 a, b y c). La relación entre el flujo diario y la carga de lianas también estuvo relacionada con la posición de los individuos en el dosel y la iluminación de la copa. Por ejemplo, el individuo 12 de *C. speciosa* se clasificó como suprimido y tuvo un flujo diario menor a los otros individuos de su especie con una posición superior en el dosel (ANEXO III).

#### 4.4.4 Evapotranspiración a nivel de ecosistema

La evapotranspiración (ET) fue de 617 mm año<sup>-1</sup> en la forestación de *E. grandis* hasta 1503 mm año<sup>-1</sup> en la forestación del pino híbrido *Pee x Pch* (Tabla 4.6). El bosque nativo tuvo una ET de 1314 mm año<sup>-1</sup> (Tabla 4.7). Estos valores de ET representaron del 31 al 75% de la precipitación anual media (2.000 mm año<sup>-1</sup>). Las plantaciones con menor y mayor ET fueron también las de menor y mayor AB ha<sup>-1</sup>, con 17.4 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en *E. grandis* y 32.0 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en *Pee x Pch* (Tabla 4.6). El bosque nativo, considerando árboles, lianas y palmeras, tuvo un AB ha<sup>-1</sup> mayor (36.8 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) que las plantaciones. El bosque nativo transpiró 954 mm año<sup>-1</sup>, de los cuales 841 mm año<sup>-1</sup> correspondieron a los árboles, 111 mm año<sup>-1</sup> a los palmitos y 2 mm año<sup>-1</sup> a las lianas.



#### 4.4.5 Consumo de agua en relación con la densidad de madera, las tasas de crecimiento, la arquitectura de los árboles y la fenología foliar

El flujo diario por especie aumentó con el aumento de la densidad de madera en una relación lineal para las especies nativas (Figura 4.16). En este análisis, se consideraron todos los días, incluso los momentos en que las hojas estaban expandiéndose, senescentes o se habían desprendido de la planta. Las especies deciduas tuvieron un flujo diario menor que las especies siempreverdes y brevideciduas. Para las especies cultivadas no se encontró una relación entre la densidad de madera y el flujo diario (Figura 4.16).

No se observó una relación entre el flujo diario estandarizado por unidad de área basal y la densidad de madera (Figura 4.17). Los valores de flujo diario por unidad de área basal de las especies cultivadas (de 261 l día<sup>-1</sup> m<sup>-2</sup> para *E. grandis* a 967 l día<sup>-1</sup> m<sup>-2</sup>, para *P. caribaea*) se encuentran en el mismo rango de valores que las especies nativas (de 250 l día<sup>-1</sup> m<sup>-2</sup> para *H. balansae* a 1321 l día<sup>-1</sup> m<sup>-2</sup> para *L. muehlbergianus*). Dentro de las especies cultivadas, *E. grandis* tuvo el menor flujo por unidad de área basal mientras que *A. angustifolia* tuvo un consumo intermedio, en tanto que las diferentes especies de pinos tuvieron un consumo mayor. Entre las especies nativas, las deciduas presentaron los valores más bajos.

No hubo una relación significativa entre el flujo diario y la tasa de crecimiento relativo para todas las especies, ni para las especies nativas (datos no mostrados). La densidad de madera y las características arquitecturales (DAP inicial, altura y porcentaje

de la copa colonizada por lianas) explicaron el 45% de la variación del flujo diario de los árboles (Tabla 4.7). El aumento del flujo diario se explicó con el aumento en la densidad de madera y en el DAP, y con la disminución del porcentaje de la copa colonizada por lianas y de la altura del árbol.

**Tabla 4.3.** Valores promedio por especie ( $\pm$ ES) de densidad de madera seca del tallo principal; tasa de crecimiento diamétrico y tasa de crecimiento relativo.

Especies nativas	Densidad del tallo principal ( $\text{g cm}^{-3}$ )	Tasa de crecimiento anual ( $\text{mm año}^{-1}$ )	Tasa de crecimiento relativo
<i>C. speciosa</i>	0.38 (0.02)	7.4 (1.0)	0.14 (0.03)
<i>C. fissilis</i>	0.46 (0.01)	6.9 (1.5)	0.15 (0.05)
<i>C. trichotoma</i>	0.54 (0.02)	5.9 (0.8)	0.13 (0.03)
<i>C. canjearana</i> subsp. <i>canjearana</i>	0.56 (0.02)	6.9 (0.7)	0.12 (0.02)
<i>O. diospyrifolia</i>	0.57 (0.01)	5.7 (0.8)	0.11 (0.02)
<i>C. gonocarpum</i>	0.64 (0.02)	4.1 (0.6)	0.12 (0.03)
<i>L. muehlbergianus</i>	0.71 (0.02)	2.8 (0.5)	0.07 (0.02)
<i>B. riedelianum</i>	0.71 (0.02)	6.0 (0.9)	0.15 (0.03)
<i>P. rígida</i>	0.78 (0.01)	7.8 (1.1)	0.01 (0.01)
<i>H. balansae</i>	0.82 (0.01)	0.9 (0.3)	0.15 (0.05)
<b>Especies cultivadas</b>			
<i>E. grandis</i>	0.53 (0.01)	13.4 (1.2)	0.39 (0.03)
<i>A. angustifolia</i>	0.51 (0.01)	6.7 (0.7)	0.18 (0.02)
<i>P. caribaea</i> var. <i>caribaea</i>	0.51 (0.01)	16.6 (1.5)	0.39 (0.03)
<i>Pee. x Pch.</i>	0.51 (0.01)	12.9 (1.1)	0.36 (0.03)
<i>P. taeda</i>	0.53 (0.01)	14.1 (1.4)	0.35 (0.03)

**Tabla 4.4.** Valores promedio por especie (+EE) de las 15 especies estudiadas (n=10). Diámetro inicial, altura total, altura de inicio de copa, relación de copa viva, volumen sólido de copa, volumen del tallo principal, relación entre la altura y el DAP y la clasificación de cada especie según el índice de estabilidad del fuste.

Especies nativas	Diámetro inicial (cm)	Altura (m)	Altura inicio de copa (mm)	Relación copa viva	Volumen de copa (m <sup>3</sup> )	Volumen de tallo (m <sup>3</sup> )	Relación H DAP <sup>1</sup>	Índice de estabilidad del fuste
<i>C. speciosa</i>	41.3 (4.2)	20.0 (1.3)	13.0 (0.6)	0.34 (0.03)	267 (89)	0.24 (0.63)	0.52 (0.05)	Estable
<i>C. fissilis</i>	43.9 (3.4)	21.22 (1.0)	10.4 (0.6)	0.50 (0.03)	557 (111)	0.27 (0.60)	0.49 (0.04)	Estable
<i>O. diospyrifolia</i>	58.6 (3.9)	22.4 (1.0)	8.2 (1.2)	0.63 (0.05)	766 (137)	0.43 (0.91)	0.36 (0.05)	Muy estable
<i>C. trichotoma</i>	44.8 (3.7)	24.8 (0.9)	14.7 (0.5)	0.40 (0.02)	505 (112)	0.38 (0.68)	0.56 (0.03)	Estable
<i>C. canjearana subesp. canjearana</i>	47.6 (2.1)	19.9 (1.4)	8.4 (0.8)	0.57 (0.05)	660 (140)	0.30 (0.61)	0.41 (0.02)	Estable
<i>C. gonocarpum</i>	34.3 (2.8)	17.7 (1.0)	6.3 (0.5)	0.64 (0.03)	562 (86)	0.18 (0.48)	0.51 (0.03)	Estable
<i>L. muehlenbergianus</i>	34.3 (4.3)	23.0 (1.0)	13.8 (1.0)	0.40 (0.03)	277 (31)	0.39 (1.66)	0.56 (0.05)	Estable
<i>B. riedelianum</i>	46.1 (2.3)	26.1 (1.1)	13.8 (0.8)	0.48 (0.03)	583 (128)	0.37 (0.68)	0.55 (0.02)	Estable
<i>P. rigida</i>	65.5 (7.3)	26.9 (1.4)	10.5 (1.5)	0.62 (0.04)	1952 (378)	0.95 (1.85)	0.43 (0.03)	Estable
<i>H. balansae</i>	67.8 (2.6)	22.9 (1.0)	8.2 (0.6)	0.63 (0.03)	1129 (229)	0.66 (1.05)	0.34 (0.01)	Muy estable
<b>Especies cultivadas</b>								
<i>P. taeda</i>	39.6 (1.1)	25.0 (0.3)	11.9 (0.4)	0.52 (0.02)	307 (41)	0.24 (0.13)	0.60 (0.02)	Estable
<i>P. Caribaea var. caribaea</i>	42.2 (1.2)	28.4 (0.7)	13.3 (0.6)	0.53 (0.02)	206 (30)	0.32 (0.26)	0.64 (0.02)	Estable
<i>Pe x Pch</i>	36.5 (1.0)	27.1 (0.5)	11.8 (0.6)	0.53 (0.05)	249 (27)	0.22 (0.20)	0.70 (0.02)	Estable
<i>E. grandis</i>	34.3 (1.1)	39.8 (0.7)	20.9 (1.2)	0.47 (0.03)	495 (57)	0.29 (0.23)	1.10 (0.04)	Muy inestable
<i>A. angustifolia</i>	36.8 (1.1)	17.9 (0.4)	12.7 (0.5)	0.29 (0.03)	159 (28)	0.14 (0.10)	0.47 (0.01)	Estable

**Tabla 4.5.** Consumo de agua y evapotranspiración en plantaciones forestales. Para cada sitio se indica: la densidad de individuos por ha, el DAP promedio ( $\pm$ ES) error estándar, el área basal por ha, el flujo diario de agua promedio por individuo ( $\pm$ ES), la transpiración (T) diaria y anual a nivel sitio y la evapotranspiración (ET) a nivel sitio.

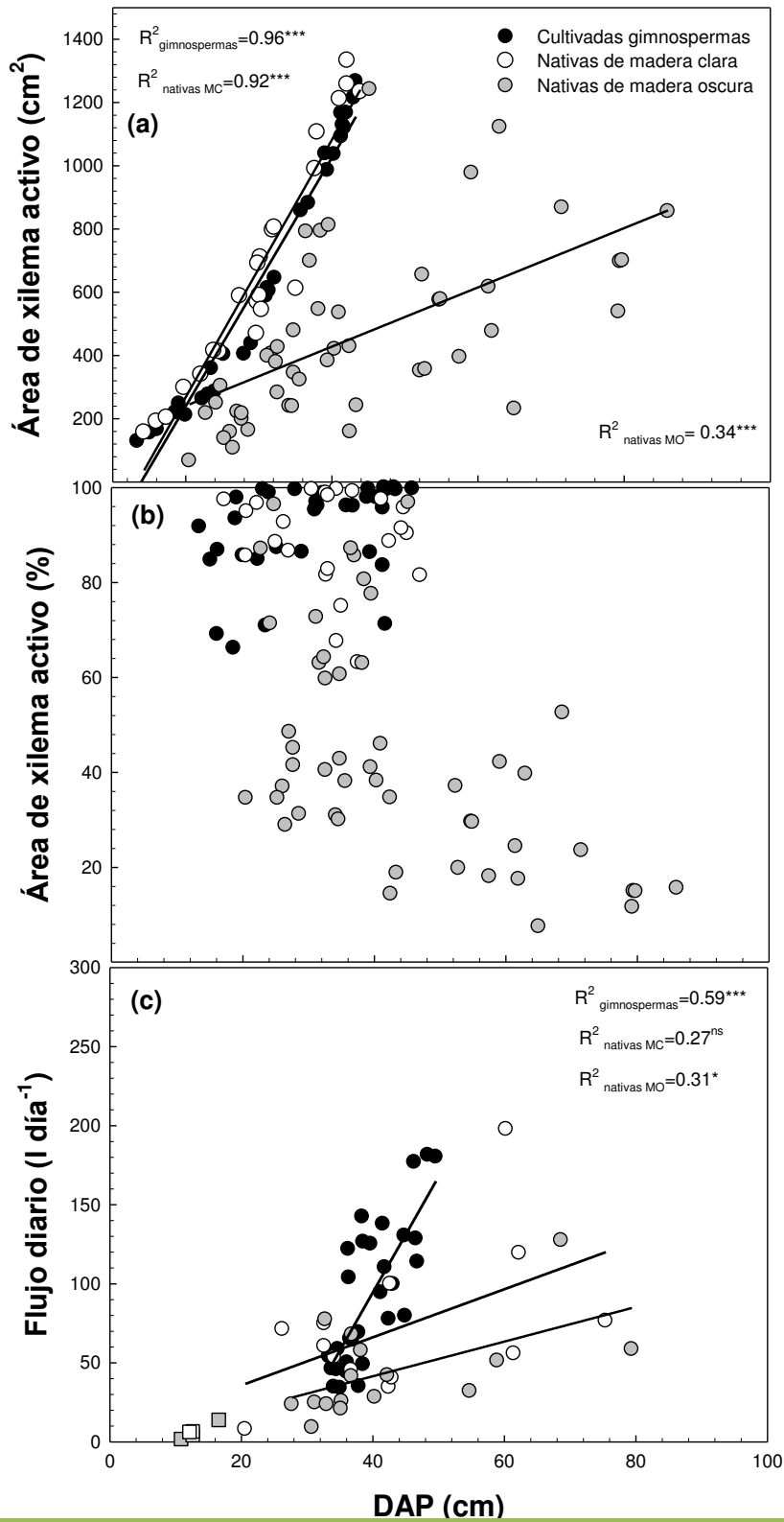
Especie	<i>A. angustifolia</i>	<i>E. grandis</i>	<i>P. taeda</i>	<i>P. caribaea</i>	<i>Pee x Pch</i>
Individuos ha <sup>-1</sup>	240	260	180	140	320
DAP (cm) $\pm$ ES (n)	37.4 + 1.0 (24)	29.1+ 0.6 (26)	38+ 0.9 (18)	42.7+1.5 (14)	35.2+1.0 (32)
Área basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	26.8	17.4	20.7	20.4	32.0
Flujo diario (l día <sup>-1</sup> ) ( $\pm$ ES) (n)	64.4 + 8.6 (6)	27.1 + 5.2 (6)	90.3+12.0 (6)	146.7+10.6 (8)	79.0+14.7(11)
T (l m <sup>2</sup> día <sup>-1</sup> = mm día <sup>-1</sup> )	1.5	0.7	0.9	2.1	2.5
T (mm año <sup>-1</sup> )	564	257	313	749	923
ET (mm año <sup>-1</sup> )	1144	617	893	1329	1503

**Tabla 4.6.** Consumo de agua y evapotranspiración en bosque nativo. Se indica: la densidad de individuos por ha, el DAP promedio ( $\pm$ ES) error estándar, el área basal por ha, el flujo diario de agua promedio por forma de crecimiento ( $\pm$ ES), la transpiración (T) diaria y anual a nivel sitio para árboles, lianas y palmitos y la evapotranspiración (ET) a nivel sitio. El \* indica el ES entre especies y \*\* indica ES dentro de la especie.

Especie	Árboles	Palmitos	Lianas
Individuos ha <sup>-1</sup>	472	560	8
DAP (cm) $\pm$ ES (n)	24.0+1.1(189)	11.7+0.0(224)	14.1+1.2(3)
Área basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	30.6	6.2	0.02
Flujo diario (l día <sup>-1</sup> ) ( $\pm$ ES) (n)	48.0 (8.9*)(25)	5.4 (0.7**)(3)	8.1 (6.1*) (2)
T (l m <sup>2</sup> día <sup>-1</sup> = mm día <sup>-1</sup> )	2.3	0.3	0.0
T (mm año <sup>-1</sup> )	841	111	2
ET (mm año <sup>-1</sup> )	1314		

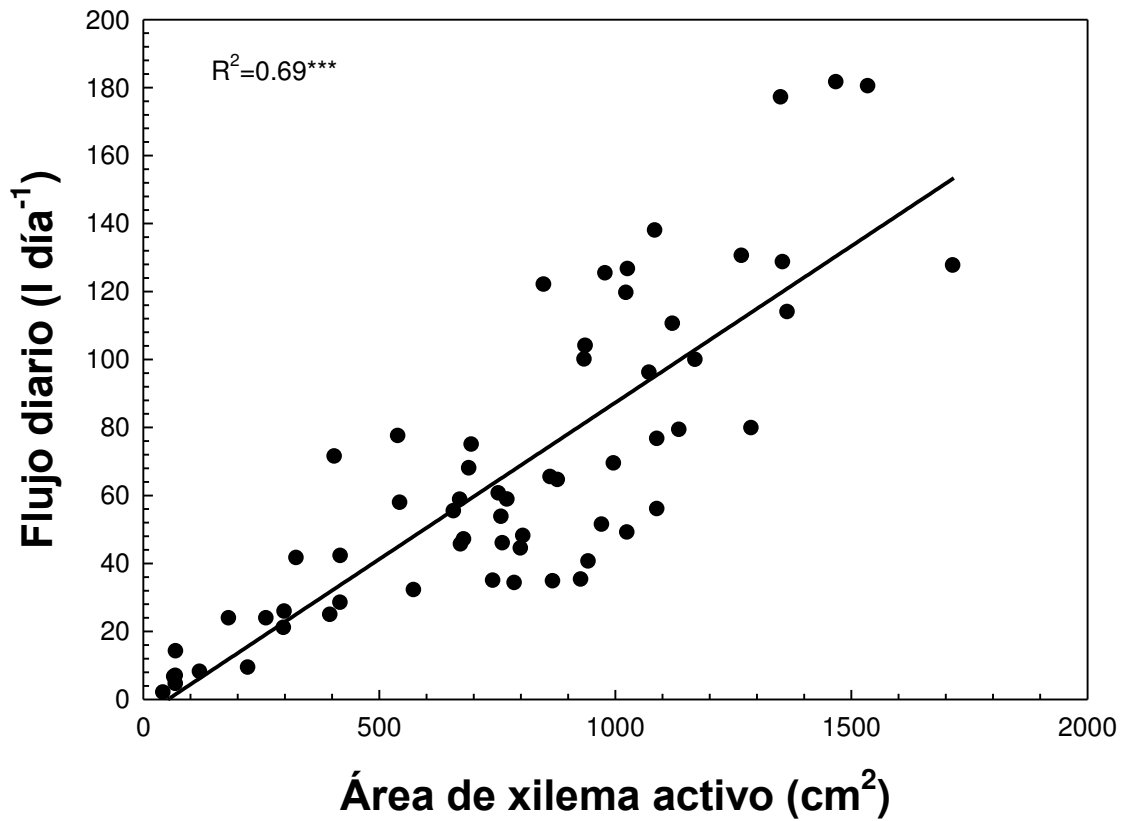
**Tabla 4.7.** Modelo propuesto en una regresión lineal múltiple por el método de pasos sucesivos para Flujo diario. Se agrega el grado de ajuste del modelo, los coeficientes estandarizados ( $\beta$ ) y el nivel de significancia de cada variable significativa.

Modelo flujo diario	R2 ajustado	VARIABLES SIGNIFICATIVAS	$\beta$	p-valor
	0.45	const	2.17	0.161
		Densidad de madera	1.58	0.012
		Altura	-1.31	0.000
		DAP	2.09	<0.0001
		Carga de lianas 26-50 %	-0.99	0.015
		Carga de lianas 51-75 %	-1.13	0.008
		Carga de Lianas 76-100%	-0.69	0.016

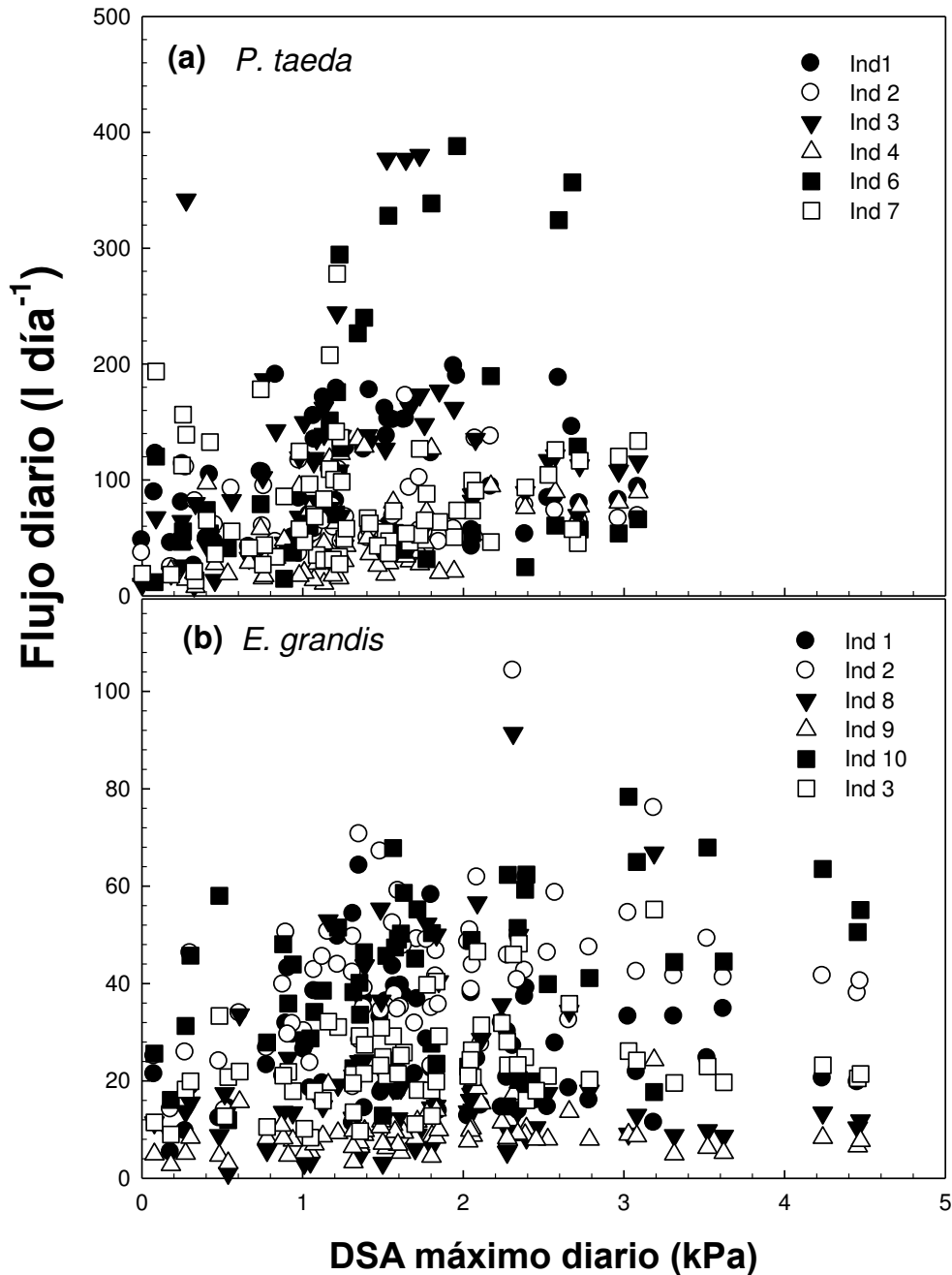




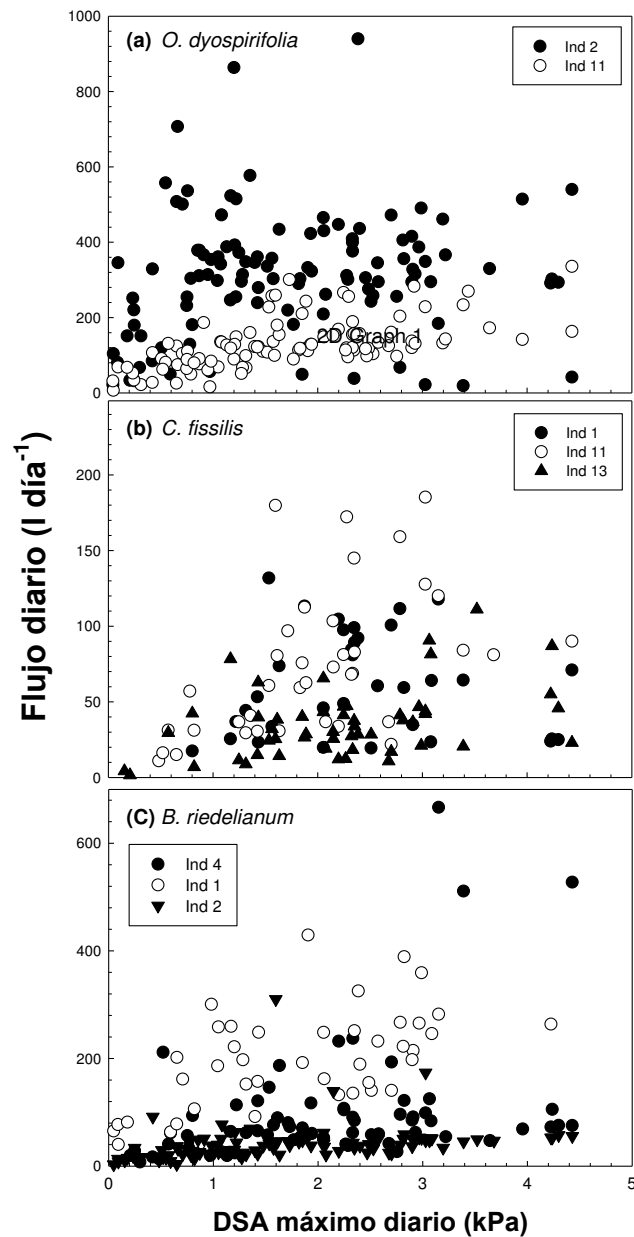
**Figura 4.1.** Relación entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y; a) el área de xilema activo por grupo de especies. Cada círculo corresponde a un individuo. Las líneas sólidas indican las regresiones lineales ajustadas a los datos para: Gimnospermas cultivadas,  $Y=-560.5335+39.7941X$ ; Angiospermas nativas de madera clara,  $Y=-544.7130+40.6633X$ ; Angiospermas nativas de madera oscura,  $Y=53.5728+9,3642X$ . Se indican coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P\leq 0.05$ ; \*\*,  $P\leq 0.01$ ; \*\*\*,  $P\leq 0.001$ ). b) el área de xilema activo con respecto al área de xilema total a la altura del DAP por grupo. Cada símbolo corresponde a un individuo. c) el flujo de agua diario por grupo. Cada símbolo corresponde a un individuo. Las líneas sólidas indican las regresiones lineales ajustadas a los datos para: Gimnospermas cultivadas,  $Y=198,4830+7,3271X$ ; Angiospermas nativas de madera clara,  $Y=5,3755+1,5200X$ ; Angiospermas nativas de madera oscura,  $Y=-2,2939+1,0958X$ . Se indican coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P\leq 0.05$ ; \*\*,  $P\leq 0.01$ ; \*\*\*,  $P\leq 0.001$ ). No se realizaron regresiones para lianas y palmitos, dado el bajo número de individuos.



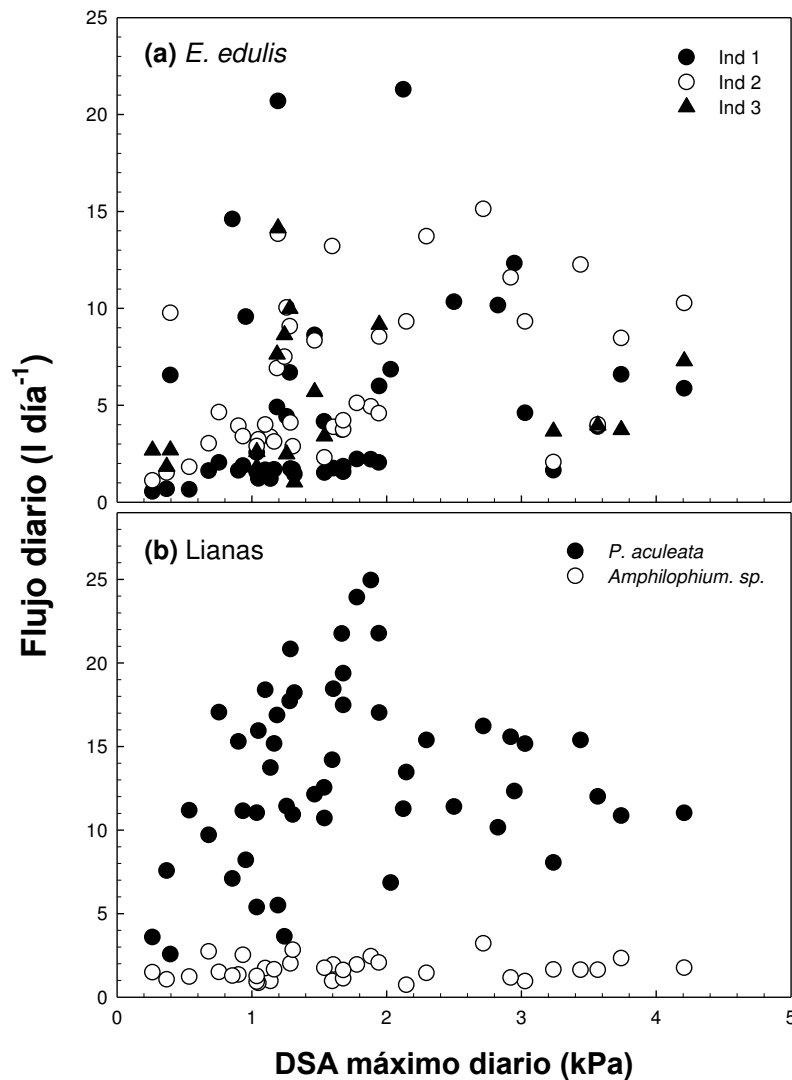
**Figura 4.2.** Relación entre el área de xilema activo y el flujo de agua diario para todas las especies estudiadas (inclusive lianas y palmitos). Cada símbolo corresponde a un individuo. La línea sólida indica la regresión lineal ajustada a los datos,  $Y = -4,8119 + 0,0921X$ . Se indican coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y niveles de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*,  $P \leq 0.001$ ).



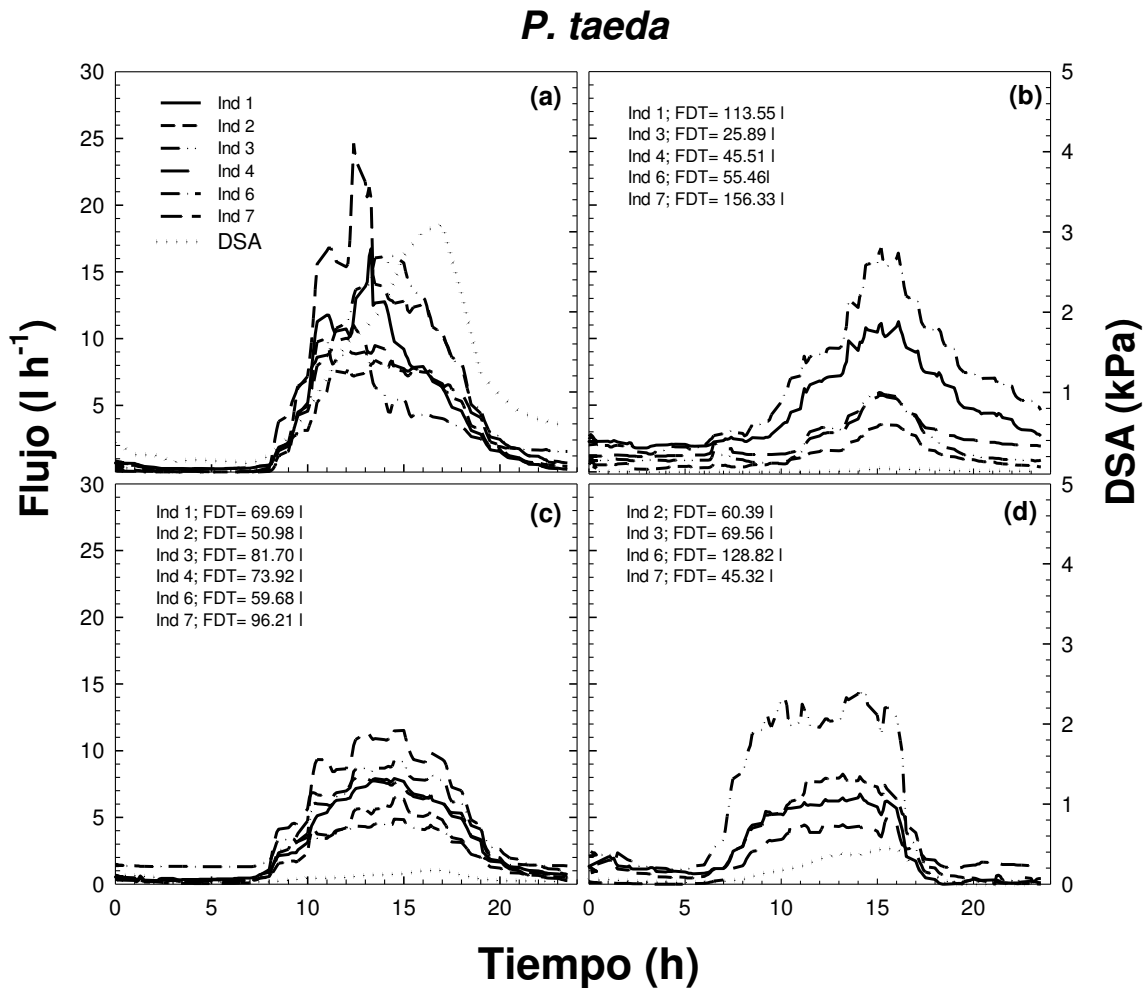
**Figura 4.3.** Relación entre el flujo de agua diario y el déficit de saturación de aire máximo diario (DSA máximo diario) en especies cultivadas, a) *P. taeda* (gimnosperma) y b) *E. grandis* (angiosperma). Cada símbolo corresponde a un individuo.



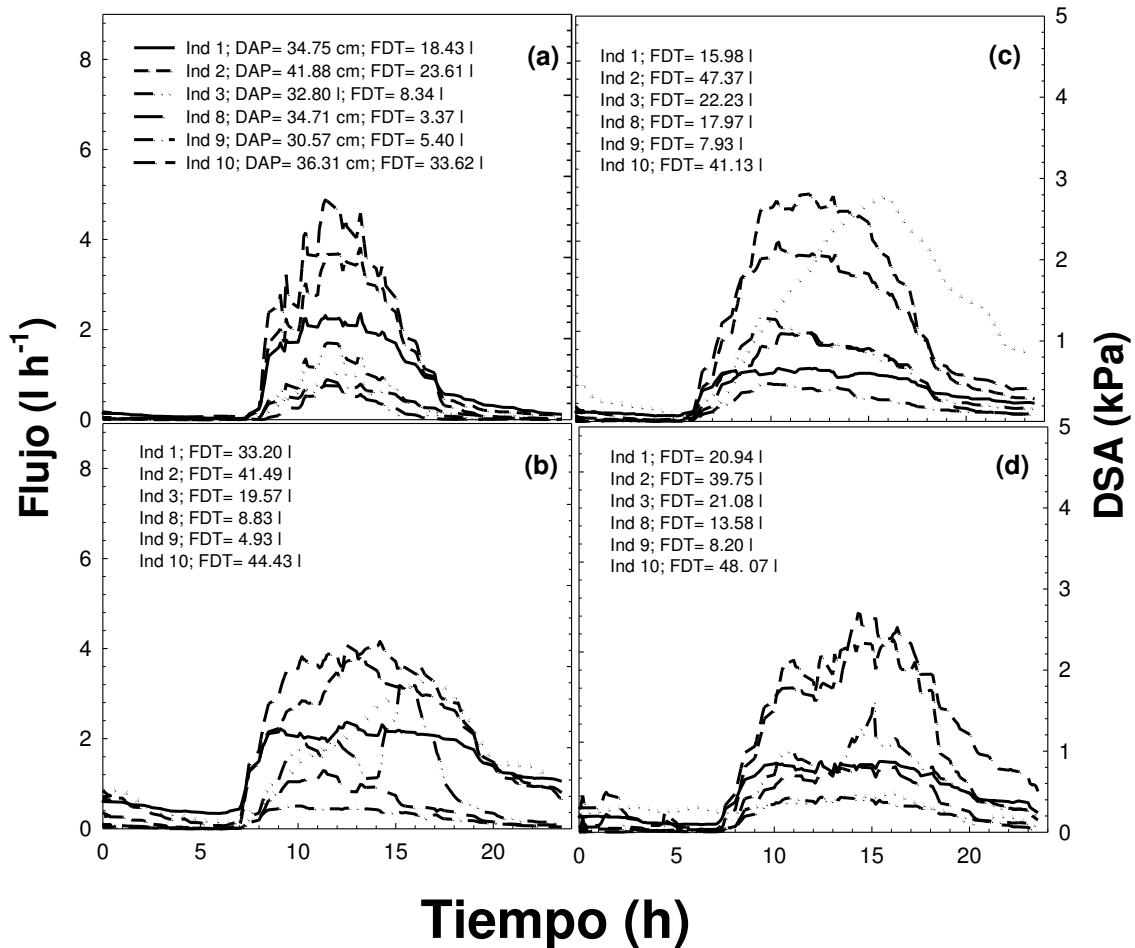
**Figura 4.4.** Relación entre el flujo de agua diario y el déficit de saturación de aire máximo diario (DSA máximo diario) en especies nativas, a) *O. dyospirifolia* (siempreverde), b) *C. fissilis* (decidua) y c) *B. riedelianum*. Cada símbolo corresponde a un individuo.



**Figura 4.5.** Relación entre el flujo de agua diario y el déficit de saturación de aire máximo diario (DSA máximo diario) en: a) *E. Edulis* "palmito", b) especies de lianas: *P. aculeata* (círculos negros) y *Amphilophium. sp.* (círculos blancos). Cada símbolo corresponde a un individuo.

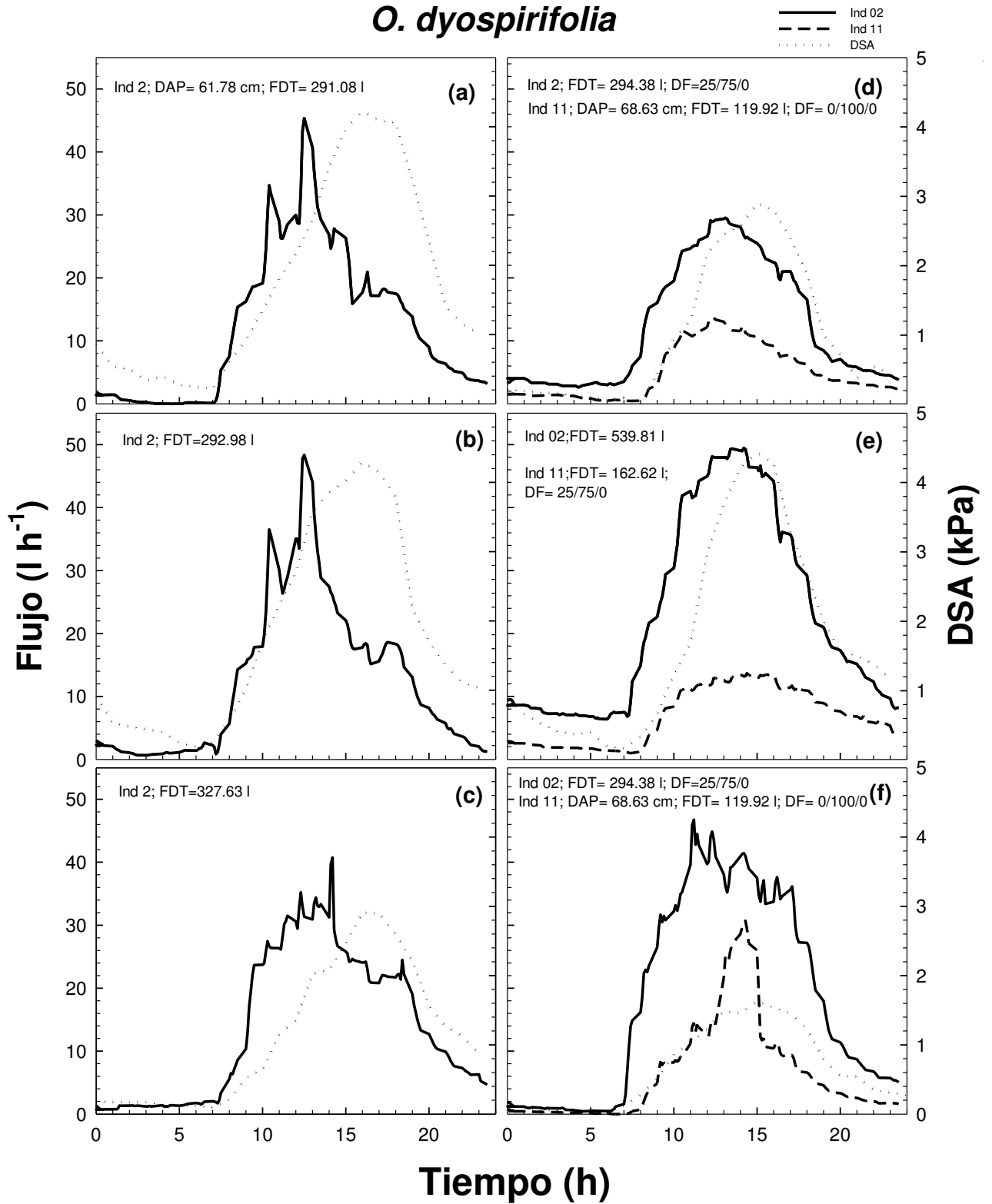


**Figura 4.6.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 6 individuos de *Pinus taeda*, en 4 fechas distintas. También se muestra el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica el flujo diario total (FDT). DAP (cm); Ind 1=35.8, Ind 2=44.5, Ind 3=36.6, Ind 4= 35.5, Ind 6=41.7, Ind 7=38.6 cm. a) 31 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 3.09 kPa; RG diaria= 21.1 MJ m<sup>2</sup>. FDT: Ind 1=93.8, Ind 2=68.7, Ind 3= 115.7, Ind 4= 89.3, Ind 6= 66.1, Ind 7= 133.6. b) 3 de abril de 2012; DSA máximo diario= 1.04 kPa; RG diaria= 7.8 MJ m<sup>2</sup>. c) 25 de mayo de 2012; DSA máximo diario= 0.25 kPa; RG diaria= 4.9 MJ m<sup>2</sup>. d) 5 de diciembre de 2012; DSA máximo diario= 2.71 kPa; RG diaria= 19.7 MJ m<sup>2</sup>.

***E. grandis***

**Figura 4.7.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 6 individuos de *Eucalyptus grandis* en 4 fechas distintas. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el flujo diario total (FDT). a) 23 de febrero de 2012, DSA máximo diario= 1.05 kPa, RG diaria= 9.7 MJ m<sup>2</sup>; b) 5 de marzo de 2012, DSA máximo diario= 3.31 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>; c) 18 de octubre de 2012, DSA máximo diario= 2.78 kPa; RG diaria= 25.0 MJ m<sup>2</sup>; d) 28 de octubre de 2012, DSA máximo diario= 0.88 kPa, RG diaria= 7.3 MJ m<sup>2</sup>.

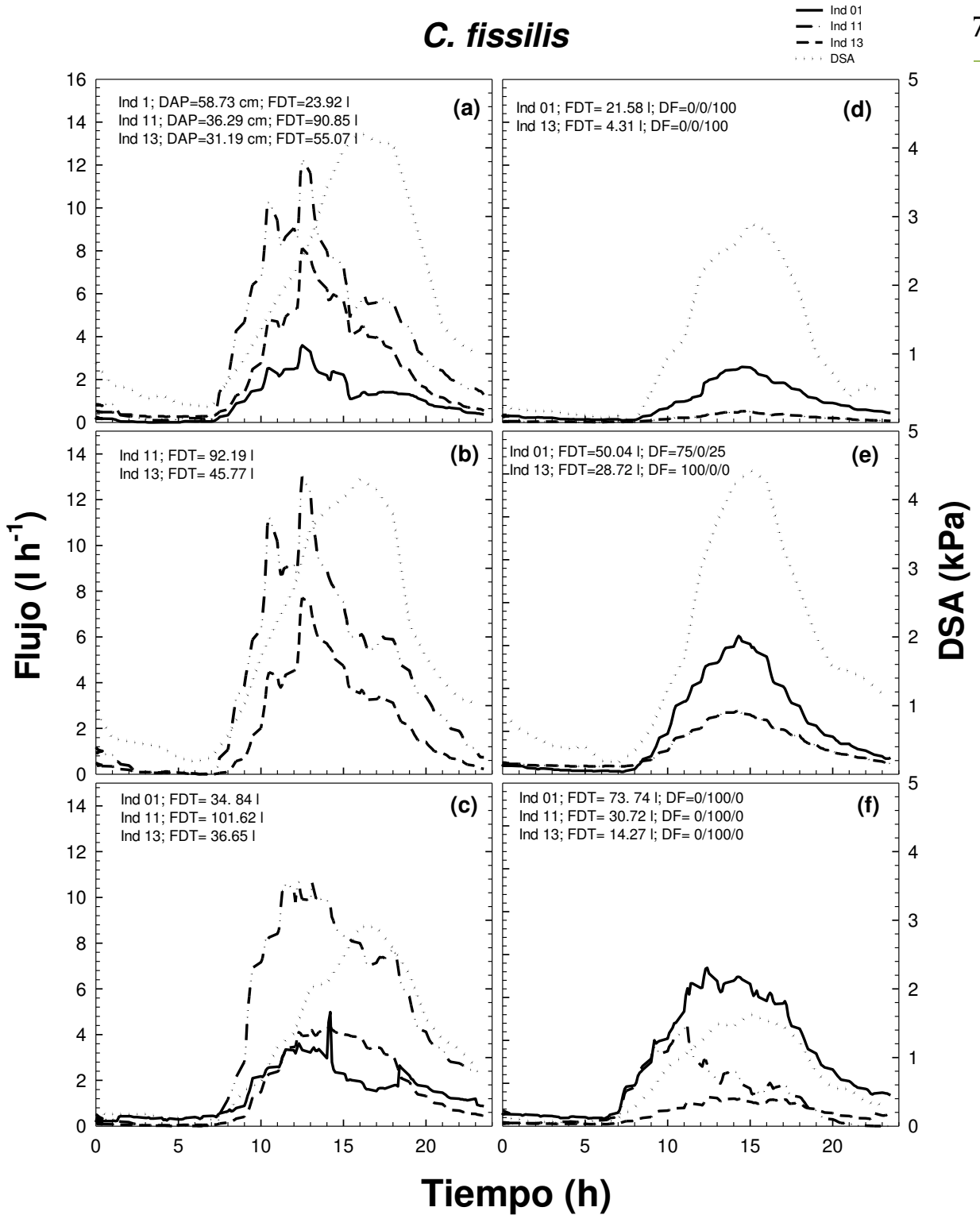
## *O. dyospirifolia*





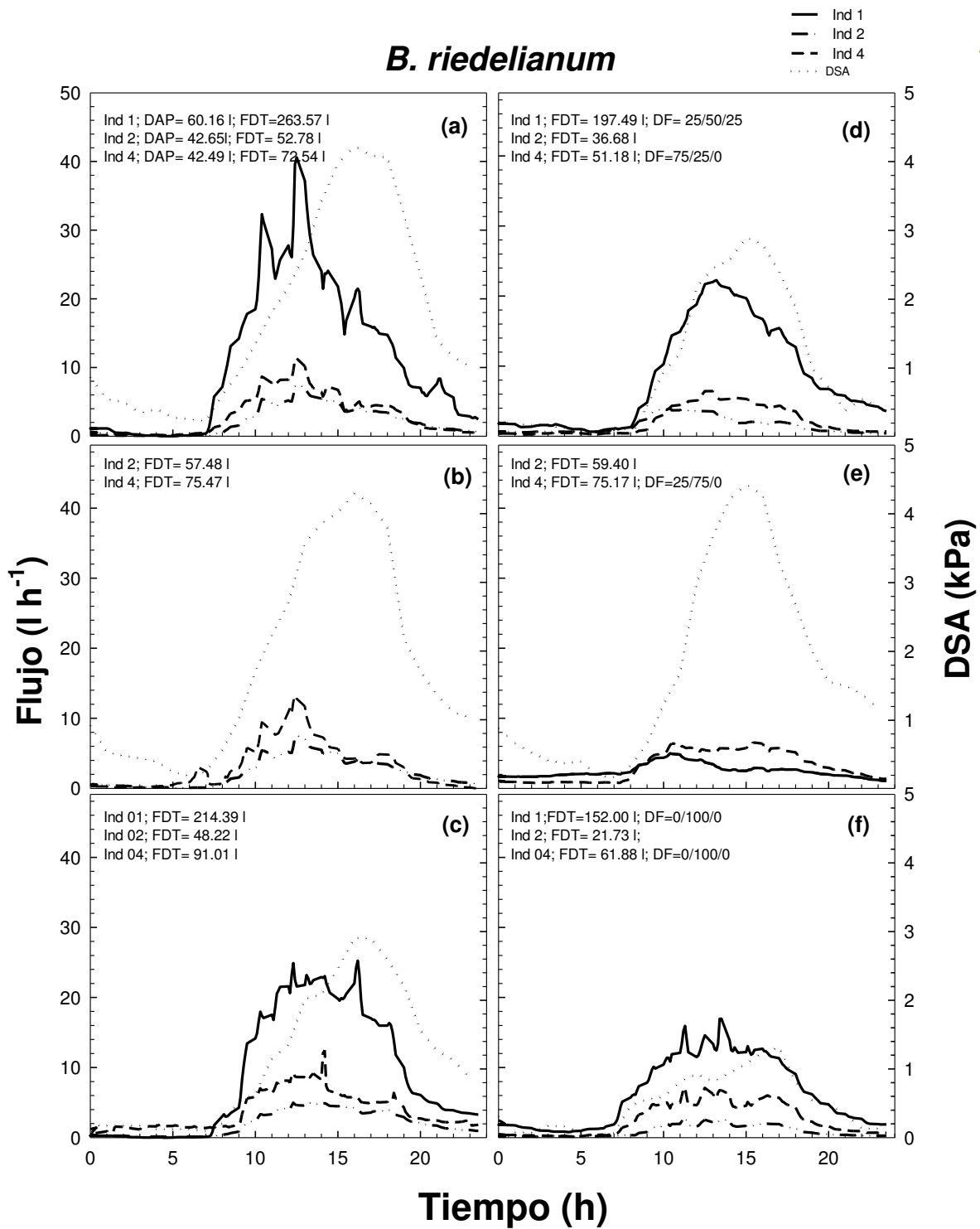
**Figura 4.8.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 2 individuos de *Ocotea diospyrifolia*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica el diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF) siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en expansión, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes; en caso de no sumar 100% en total, se indica el porcentaje de copa sin hojas. *O. diospyrifolia* es una especie siempreverde. Ind 1= 1-25% de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, Índice de posición o iluminación de la copa (CPI)= cat. 3; Ind 11= 0% de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, CPI= cat. 4. a) durante un periodo de sequía inusual; 7 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.22 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este mes, sin embargo en marzo de 2013 estos mismos individuos tenían un 100% de hojas en plenitud. b) durante un período de una sequía inusual; 8 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.30 kPa; RG diaria= 18.2 MJ m<sup>2</sup>. c) 15 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.91 kPa; RG diaria= 16.6 MJ m<sup>2</sup>. d) 12 de agosto de 2012; DSA máximo diario= 2.90 kPa; RG diaria= 15.7 MJ m<sup>2</sup>. Uno de los días de mayor DSA de invierno. e) 7 de septiembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 16.1 MJ m<sup>2</sup>. f) 10 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.63 kPa; RG diaria= 17.6 MJ m<sup>2</sup>.

**C. fissilis**



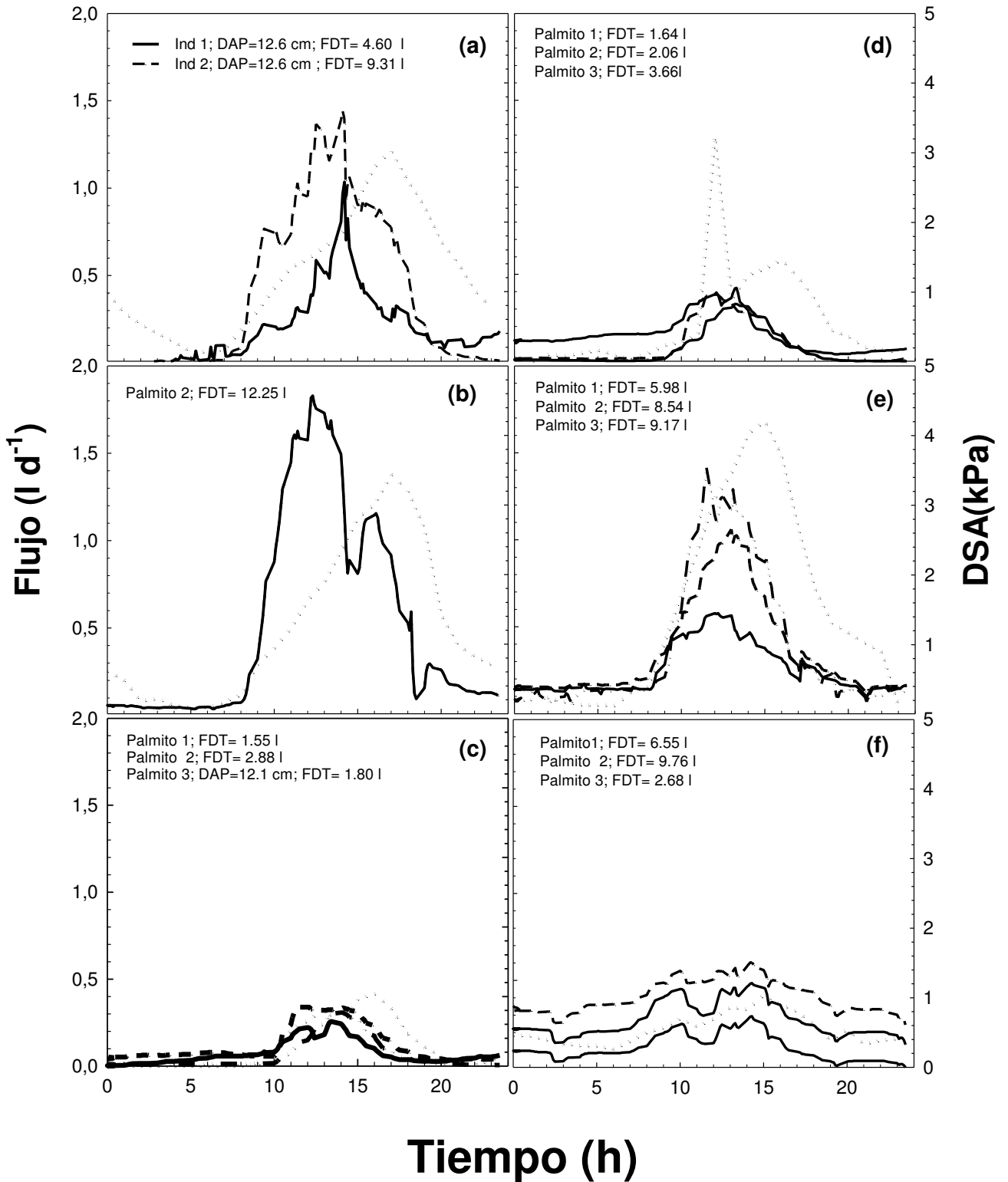
**Figura 4.9.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 3 individuos de *Cedrela fissilis*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica el diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF) siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en expansión, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes; en caso de no sumar 100% en total, se indica el porcentaje de copa sin hojas. *C. fissilis* es una especie decidua. Individuo 1= 76-100% de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, CPI= cat. 4; Individuo 11= 0% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 5. Individuo 13= 26-50% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 5.a) durante un período de una sequía inusual; 7 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.22 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este mes, en marzo de 2013, individuo 1=0/25/75; individuo11=0/25/50; ind 13= 0/50/50. b) durante un período de una sequía inusual; 8 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.30 kPa; RG diaria= 18.2 MJ m<sup>2</sup>. c) 15 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.91 kPa; RG diaria= 16.6 MJ m<sup>2</sup>. d) 12 de agosto de 2012; DSA máximo diario= 2.90 kPa; RG diaria= 15.7 MJ m<sup>2</sup>. Uno de los días de mayor DSA de invierno. e) 7 de septiembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 16.1 MJ m<sup>2</sup>. f) 10 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.63 kPa; RG diaria= 17.6 MJ m<sup>2</sup>.

***B. riedelianum***



**Figura 4.10.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 3 individuos de *Balfourodendron riedelianum*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica el diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF) siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en expansión, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes; en caso de no sumar 100% en total, se indica el porcentaje de copa sin hojas. *B. riedelianum* es una especie brevidecdua. Individuo 1= 0 % de la copa cubierta por lianas, árbol emergente, CPI= cat. 5; Individuo 2 =76-100% de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, CPI= cat. 4. Individuo 4 = 0% de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, CPI= cat. 5.a) durante un período de una sequía inusual; 7 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.22 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este mes, en marzo de 2013; ind 1 y 4 = 0/100/0; ind 2= 25/75/0. b) durante un período de una sequía inusual; 8 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.30 kPa; RG diaria= 18.2 MJ m<sup>2</sup>. c) 15 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.91 kPa; RG diaria= 16.6 MJ m<sup>2</sup>. d) 12 de agosto de 2012; DSA máximo diario= 2.90 kPa; RG diaria= 15.7 MJ m<sup>2</sup>. Uno de los días de mayor DSA de invierno. e) 7 de septiembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 16.1 MJ m<sup>2</sup>. f) 3 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.31 kPa; RG diaria= 16.9 MJ m<sup>2</sup>.

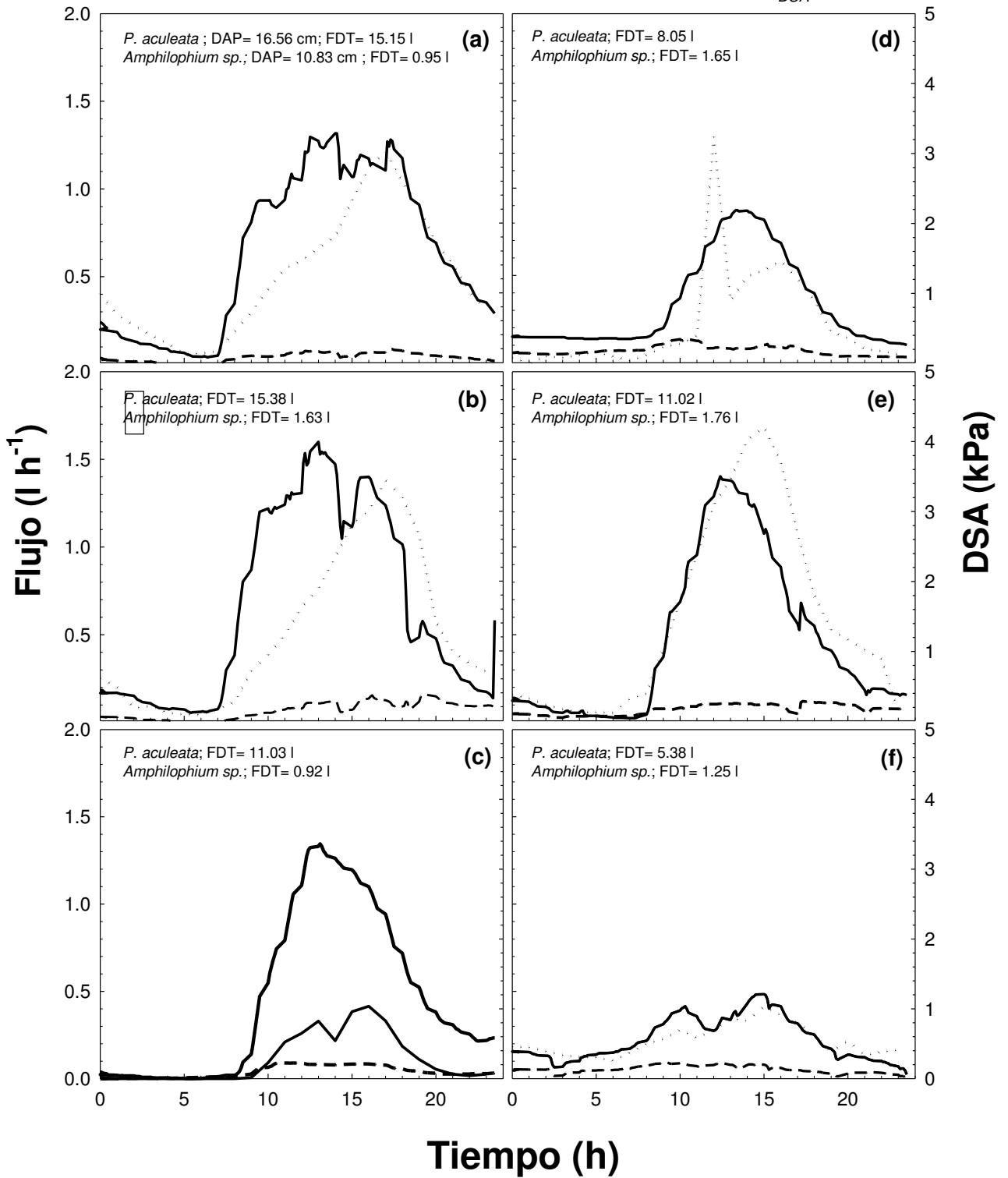
## *E. edulis*



**Figura 4.11.** *Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 3 individuos de Euterpe edulis, “palmito”. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el flujo diario total (FDT). a) 1 de febrero de 2013; DSA máximo diario= 3.03 kPa; RG diaria= 27 MJ m<sup>2</sup>. b) 5 de febrero de 2013; DSA máximo diario= 3.44 kPa; RG diaria= 27.7 MJ m<sup>2</sup>. c) 3 de julio de 2013; DSA máximo diario= 1.04 kPa; RG diaria= 12.4 MJ m<sup>2</sup>. d) 5 de julio de 2013; DSA máximo diario= 3.24 kPa; RG diaria= 12.6 MJ m<sup>2</sup>. e) 12 de septiembre de 2013; DSA máximo diario= 4.21 kPa; RG diaria= 21.5 MJ m<sup>2</sup>. f) 11 de octubre de 2013; DSA máximo diario= 1.04 kPa; RG diaria= 6.8 MJ m<sup>2</sup>.*

***P. aculeata* y *Amphilophium* sp.**

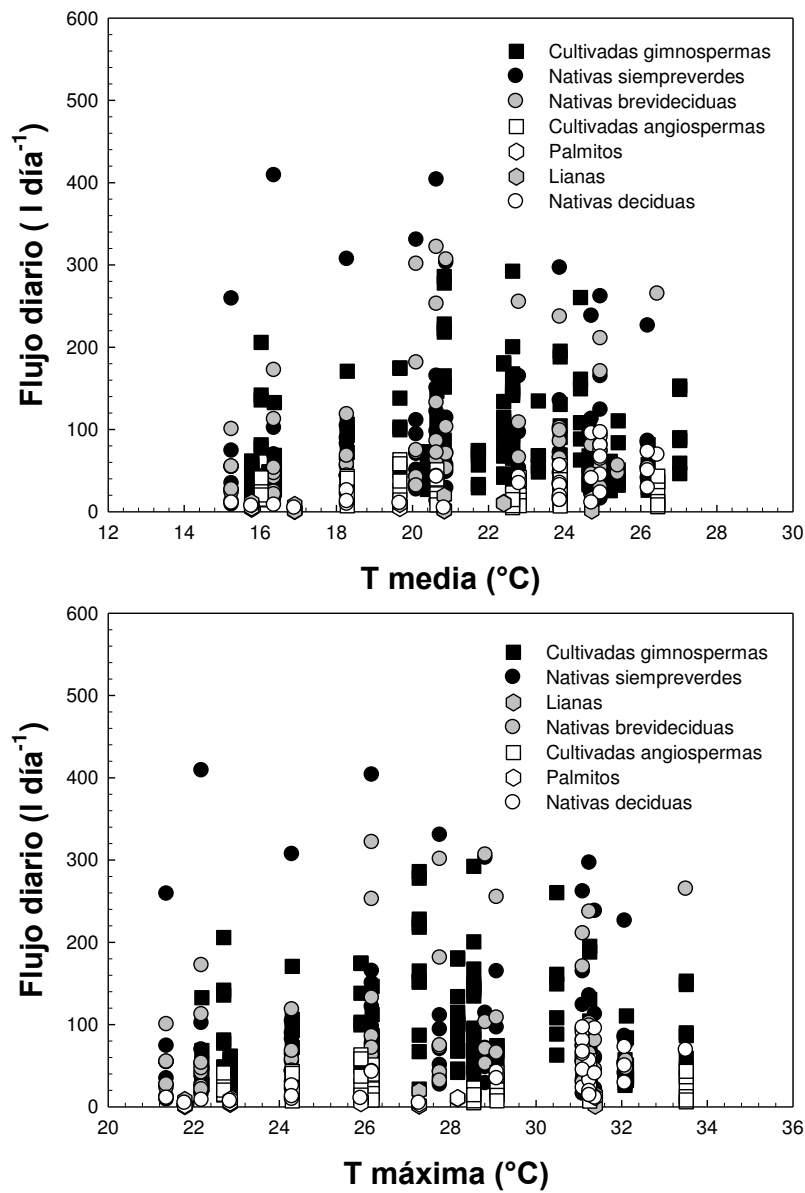
— *P. aculeata*  
 - - *Amphilophium* sp.  
 ..... DSA



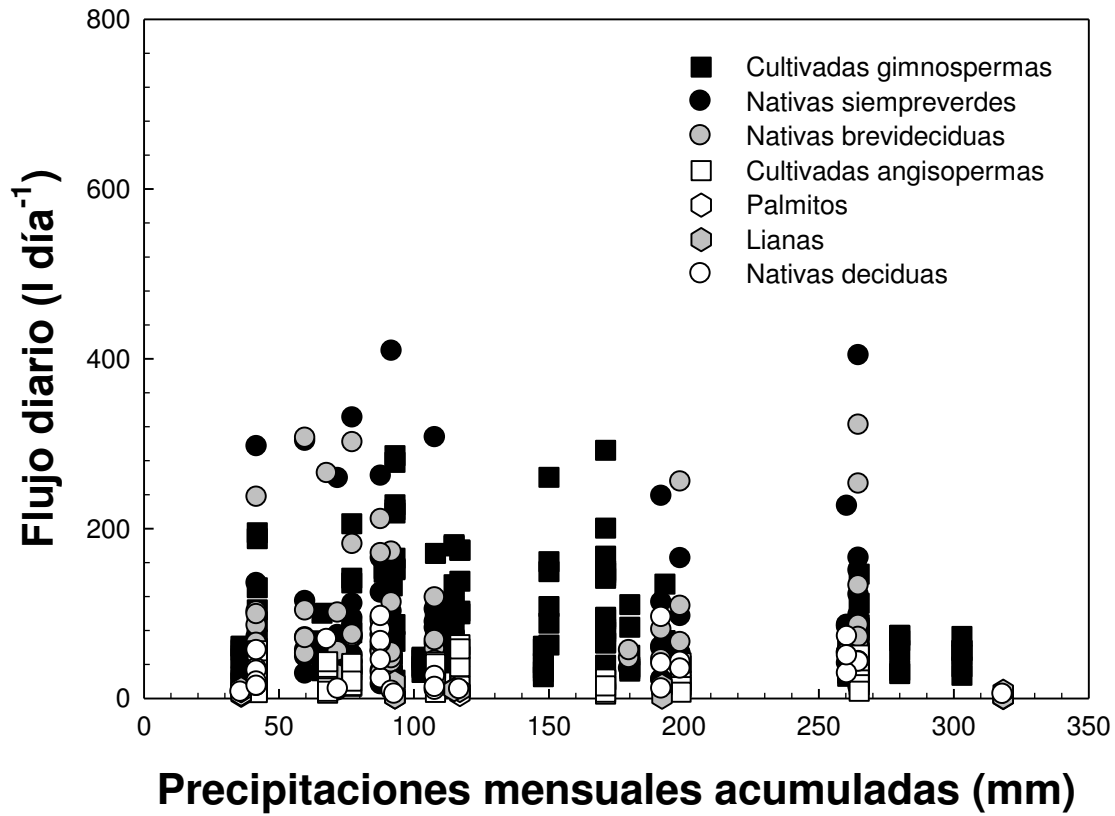


**Figura 4.12.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 1 individuo de *Pisonia aculeata*, “yaguapindá” y de un individuo de *Amphilophium sp.*, “peine de mono”. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el

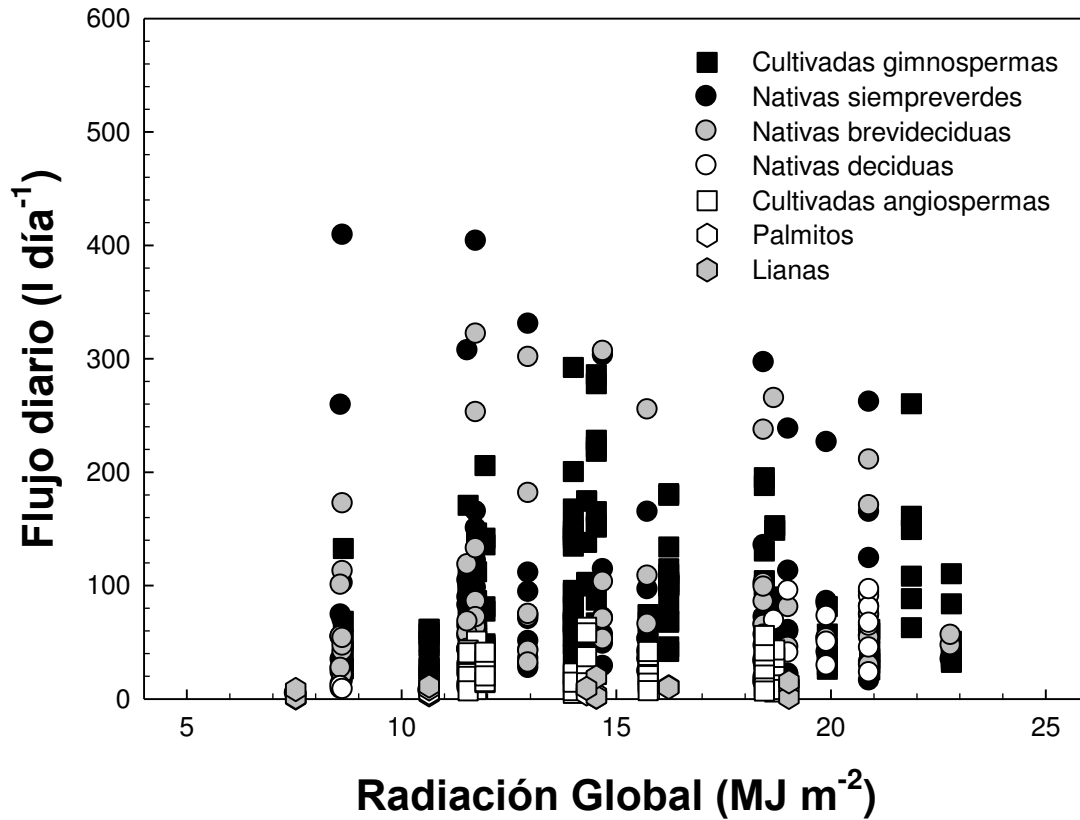
a) 1 de febrero de 2013; DSA máximo diario= 3.03 kPa; RG diaria= 27 MJ m<sup>2</sup>. b) 5 de febrero de 2013; DSA máximo diario= 3.44 kPa; RG diaria= 27.7 MJ m<sup>2</sup>. c) 3 de julio de 2013; DSA máximo diario= 1.04 kPa; RG diaria= 12.4 MJ m<sup>2</sup>. d) 5 de julio de 2013; DSA máximo diario= 3.24 kPa; RG diaria= 12.6 MJ m<sup>2</sup>. e) 12 de septiembre de 2013; DSA máximo diario= 4.21 kPa; RG diaria= 21.5 MJ m<sup>2</sup>. f) 11 de octubre de 2013; DSA máximo diario= 1.04 kPa; RG diaria= 6.8 MJ m<sup>2</sup>.



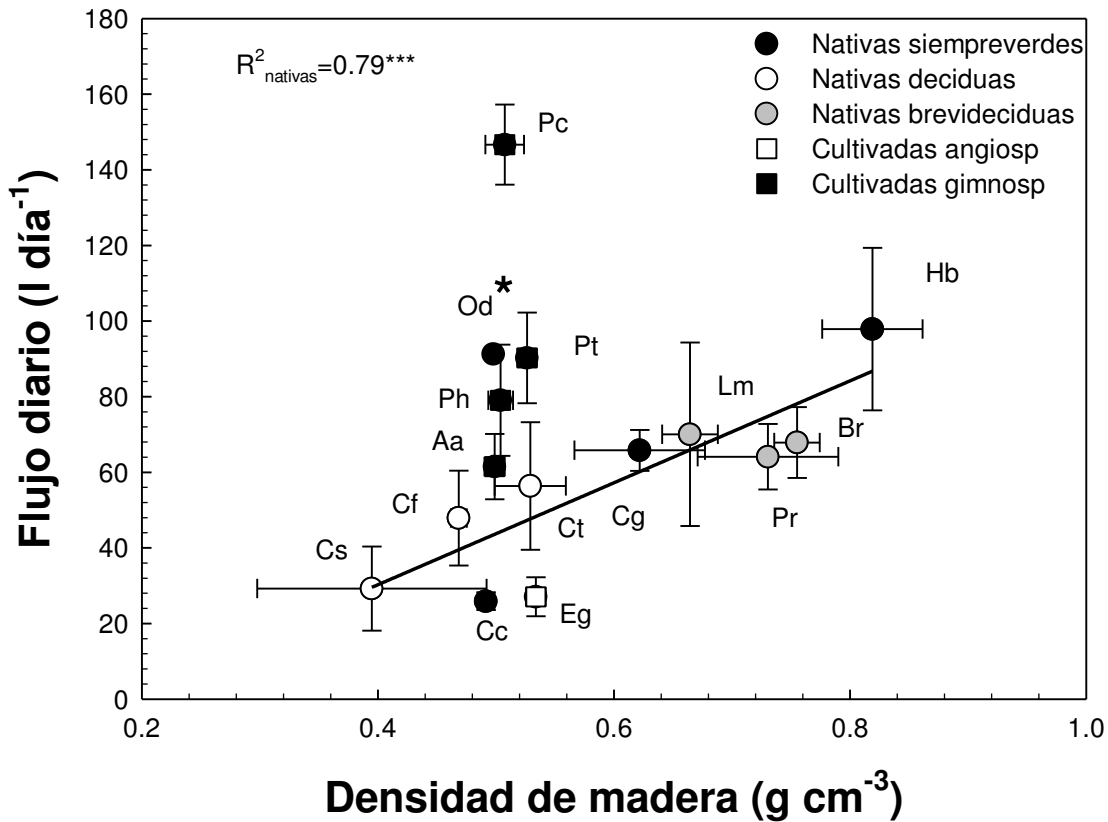
**Figura 4.13.** Relación entre el promedio mensual del flujo diario y; temperatura media mensual (arriba) y temperatura máxima mensual (abajo) para todos los individuos estudiados. En la leyenda se indican los grupos de especies.



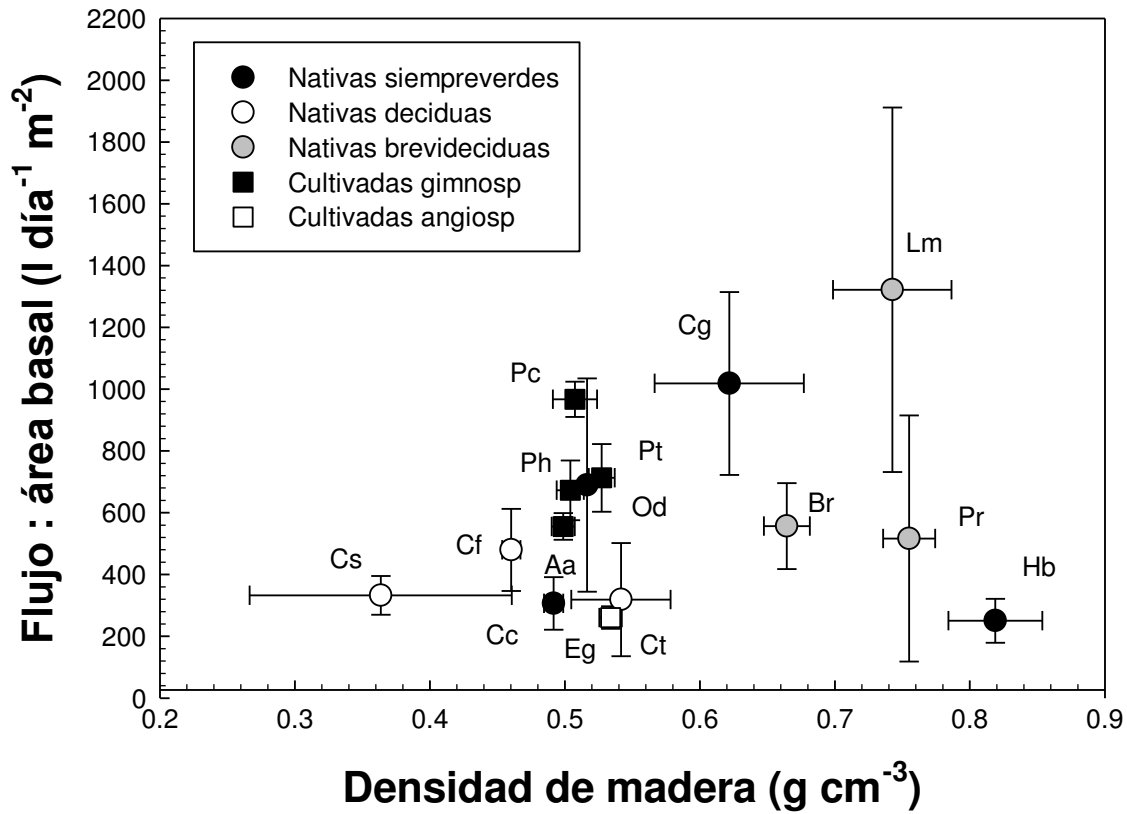
**Figura 4.14.** Relación entre el promedio mensual del flujo diario y las precipitaciones mensuales acumuladas para todos los individuos estudiados. En la leyenda se indican los grupos de especies.



**Figura 4.15.** Relación entre el promedio mensual del flujo de agua diario y la radiación global mensual para todos los individuos estudiados. En la leyenda se indican los grupos de especies.



**Figura 4.16.** Relación entre el flujo de agua diario y la densidad de madera. Los símbolos corresponden al promedio por especie ( $\pm$ ES), se agrega abreviatura del nombre científico, consultar nombre completo en la tabla 4.1. La línea sólida indica la regresión lineal ajustada a los datos para especies nativas  $Y = -5,7065 + 111,4763X$ . Se indica el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y el nivel de significancia (\*,  $P \leq 0.05$ ; \*\*,  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*,  $P \leq 0.001$ ). *Ocotea dyospirifolia* fue excluida del análisis de regresión.



**Figura 4.17.** Relación entre el cociente flujo de agua diario: área basal y la densidad de madera. Los símbolos corresponden al promedio por especie ( $\pm$ ES), se agrega abreviatura del nombre científico, consultar nombre completo en la tabla 4.1.

## 4.5 Discusión

### 4.5.1 Área de xilema activo, DAP y flujo diario

El flujo diario de agua aumentó con el tamaño del árbol (DAP) en forma significativa para el conjunto de especies y para los grupos de especies de nativas y cultivadas por separado. Esta misma relación fue observada en numerosos trabajos previos (Vertessy et al., 1995; Meinzer et al., 2004; Meinzer et al., 2005; Gebauer et al., 2008; Gyenge et al., 2011; Kurnet et al., 2012). El flujo diario también aumentó en forma lineal con el aumento del área de xilema activo (AX) para el conjunto de especies, incluyendo los árboles cultivados y los árboles nativos así como con las lianas y la palmera *E. edulis*. Esta relación tuvo un grado de ajuste mucho más alto que la relación flujo diario-DAP, tal como lo observo Kurnet et al. (2012). El AX aumentó significativamente con el aumento del DAP y estos resultados coinciden con los estudios de Vertessy et al. (1995), Meinzer et al. (2001), Meinzer et al. (2005), Gebauer et al. (2008) y Kagawa et al. (2009).

En este estudio se analizó un número relativamente grande de especies creciendo en distintas condiciones (cultivadas, nativas) y que pertenecen a distintos grupos (especies de Gimnospermas de 2 familias distintas, Angiospermas de madera clara, Angiospermas de madera oscura, lianas y la palmera *E. edulis*). Esto permitió identificar relaciones funcionales por grupo de especies y obtener ecuaciones de regresión con un alto grado de ajuste y por ende de valor predictivo. También se observó que las especies de Gimnospermas y Angiospermas de madera clara tuvieron un alto porcentaje de área de

xilema activo en relación al área total o sección transversal del árbol (AX:AT). Este alto porcentaje de AX:AT se mantuvo con el aumento del tamaño del árbol para estos grupos de especies. En cambio, las Angiospermas de madera oscura tuvieron porcentajes más bajos de AX:AT, y este porcentaje disminuyó con el aumento del DAP. Existen otros trabajos que analizan la relación entre el AX y el DAP y la relación AX:AT para grupos de especies de acuerdo a las características anatómicas de la madera (Meinzer et al., 2005; Gebauer et al., 2008). Por ejemplo, Gebauer et al. (2008) encontraron relaciones diferentes entre las especies de porosidad difusa y anular en siete especies de Angiospermas de bosques templados. Para estos bosques, las especies de porosidad difusa tuvieron una mayor relación AX:AT que las especies de porosidad anular. Meinzer et al. (2005) analizaron la relación entre especies de coníferas, Angiospermas de bosques templados y Angiospermas de bosques tropicales y también encontraron diferencias entre estos grupos.

Según lo observado en estudios previos, el consumo de agua de un individuo depende del tamaño, la posición en el dosel, la fenología, la especie, del material genético utilizado, los tratamientos silviculturales de poda y fertilización y las características climáticas del sitio (Meinzer et al., 2001; Wullschleger et al., 2001; Meinzer et al., 2005; Motzer et al., 2005; Gyenge et al., 2011). Sin embargo, conociendo el DAP del árbol y el tipo de madera de la especie (Gimnospermas, Angiospermas de madera clara u oscura), podría predecirse el flujo de agua diario de un individuo para especies nativas del BAs o para especies cultivadas en suelos rojos profundos en la provincia de Misiones.



Dadas las características de las especies estudiadas, en donde las Gimnospermas cultivadas forman muy poco duramen o no llegan a formarlo antes de ser cosechadas y en donde la mayoría de las especies del bosque nativo son de porosidad difusa o semicircular (Tortorelli, 2009), se consideró más apropiado clasificar las especies en Gimnospermas y Angiospermas de madera clara y oscura, según el color del duramen. Cabe señalar que sería necesario contar con una mayor cantidad de datos para mejorar el valor predictivo de estas ecuaciones. Sería interesante profundizar los estudios del proceso de formación de duramen de las especies nativas de madera clara y oscura, ya que se observó una relación muy distinta entre el tamaño del árbol (DAP) y el área de xilema activo para los dos grupos de especies. Por el momento, lo observado es simplemente un patrón relacionado con aspectos o funciones ecológicas muy importantes como el transporte de agua o la mortalidad (Capítulo 2). En su trabajo de revisión sobre formación y durabilidad natural del duramen, Taylor y colaboradores (2002) señalan que en futuras investigaciones deberían considerarse las relaciones temporales, espaciales y causales de la formación del duramen, que debe profundizarse el estudio de la durabilidad natural de árboles vivos, los costos y beneficios de la formación del duramen para las especies y su relación con procesos ecológicos.

#### *4.5.2 Consumo de agua y variables climáticas*

Consistente con la predicción propuesta en este estudio y los resultados obtenidos por otros estudios, el flujo de agua diario aumentó con el aumento del DSA máximo diario

hasta un valor a partir del cual comenzó a descender (Goldstein et al., 1998; Ripley et al., 2007; Launiainen et al., 2011; Cristiano et al., 2015). Este valor umbral fue distinto según el patrón fenológico, si bien dentro de cada patrón hubo algunas excepciones. *Araucaria angustifolia* fue la especie en donde el flujo comenzó a descender a partir de valores de DSA máximos diarios más bajos (2.3 kPa), seguida de las tres especies de pinos y las especies nativas siempreverdes. Los árboles nativos brevidecíduos tuvieron valores intermedios mientras que las especies deciduas, junto con *E. grandis* tuvieron umbrales de DSA más altos (> 3 kPa). Las especies deciduas estudiadas tienen una alta capacitancia (Oliva Carrasco et al., 2015), lo que les permitiría mantener un balance hídrico favorable y tasas altas de transpiración a lo largo del día.

Si bien no se midió la conductancia estomática de las hojas (gs), una disminución del flujo de agua diario con el aumento del DSA, podría asociarse a una menor conductancia estomática. Generalmente la gs disminuye con el aumento del DSA, pero la sensibilidad de los estomas a los cambios en DSA varía sustancialmente entre las especies (ver Johnson et al., 2012). Otros procesos también podrían influir en el descenso del flujo con el aumento del DSA a partir de cierto umbral de DSA tal como el aumento en la cantidad de conductos embolizados o la disminución de la cantidad de agua disponible en los reservorios internos de la planta. Las Gimnospermas son en general poco eficientes en el transporte de agua en particular debido a la presencia de traqueidas en el xilema (Capítulo 3). Los márgenes de seguridad, definidos como la diferencia entre los potencial hídricos mínimos que se obtienen cerca del mediodía y la vulnerabilidad a la capitación

(P50), son posiblemente bastante pequeños en estas especies. Si bien en este estudio no se midieron potenciales hídricos de hojas, otros estudios en especies similares observaron que los potenciales hídricos de mediodía son negativos (e.g. Johnson et al., 2012). Por esta razón, estas especies serían poco vulnerables a la cavitación (P50 bajos). En *P. taeda* se ha observado un fuerte control estomático que ayuda a mantener los diferentes potenciales raíz-tallo-hoja constantes (Gonzalez-Benecke & Martin, 2010). Se ha sugerido que un P50 tallo - potencial hídrico de hoja pequeño puede implicar que las hojas están actuando como fusibles hidráulicos que pueden inducir la disfunción del sistema hidráulico de los tejidos foliares y proteger a los tallos de cavitaciones masivas (Johnson et al., 2012). Las coníferas, en general, tienen pequeños márgenes de seguridad hoja-tallo y experimentan poca embolia en los tallos pero cavitaciones substanciales en los tejidos distales (hojas) (Johnson et al., 2012). Faustino (2013) estudió los cambios en la arquitectura hidráulica de *P. taeda*, y halló que las plantas con menor conductividad del leño y gs recuperaban el potencial hídrico al final del día. El hecho de que las especies deciduas disminuyan el flujo a valores umbrales de DSA más altos sugiere que no existe un control estomático tan marcado como en las otras especies. Esto podría tener una ventaja adaptativa dado que podrían continuar con tasas de asimilación altas por más tiempo durante el día y durante días de mayor demanda evaporativa; y así compensar el menor tiempo del año del que disponen para asimilar carbono.

La posición en el dosel que ocupan los árboles y el porcentaje de la copa colonizada por lianas influyeron también en la relación entre el consumo de agua y el DSA.

En general, las especies sombreadas (por las copas de otros árboles o por lianas en su propia copa) son menos sensibles a las variaciones en el DSA. Jiménez et al. (2000), quienes estudiaron el flujo de agua en árboles dominantes y suprimidos en especies de lauráceas en las islas canarias, hallaron que el flujo de agua diario era mayor en los árboles dominantes que en los suprimidos, y que las variaciones radiales de densidad de flujo eran más constantes en los árboles suprimidos que en los dominantes. Estas variaciones se relacionaron con la radiación solar que llega a las distintas posiciones de las copas en el dosel. No se han encontrado estudios que analicen la influencia de la colonización por lianas de las copas de los árboles en el consumo de agua. Se infiere que el menor consumo de agua y sensibilidad a las variaciones de DSA se asocia a la menor cantidad de radiación solar que llega a las hojas del árbol. Además la susceptibilidad a la colonización por lianas aumenta con la disminución de la altura de los árboles (Capítulo 2), lo que acentuaría las diferencias entre la radiación que recibe un árbol dominante sin carga de lianas vs. un árbol suprimido colonizado por lianas.

Además del DSA, otras variables climáticas influyeron en los patrones de variación diario de flujo de agua. El flujo diario aumentó con la T media y máxima, la RG y las precipitaciones mensuales, hasta un valor a partir del cual comenzaron a descender (21°C, 26°C, 12 MJ m<sup>-2</sup> y 100 mm, respectivamente). Otros estudios en los que se midió el consumo de agua en función de variaciones en las condiciones climáticas también muestran que hay valores umbral a partir de los cuales el flujo comienza a descender (Kume et al., 2011). Las variables climáticas están muy relacionadas entre sí, por ej., el

flujo puede comenzar a descender a partir de un valor de precipitaciones mensuales, porque meses con muchas precipitaciones pueden implicar días de baja RG y bajo DSA. En cuanto a las diferencias especie-específicas, las Gimnospermas aumentaron el flujo hasta valores un poco más altos de T y RG que el resto de las especies. El flujo de las especies nativas deciduas aumentó con el aumento de T y RG hasta valores muy cercanos a los máximos registrados. Esto podría deberse a que tienen sus hojas 100 % expandidas en los meses de mayores T y RG del año y a un menor control estomático, comparado con los otros grupos de especies. Estos resultados se obtuvieron analizando las condiciones de contorno, es decir la variación de los valores máximos de flujo para diferentes valores de la variable climática. Estas relaciones serían válidas y similares a resultados hechos en condiciones controladas si el espacio de muestreo estuviera completo, es decir, si se pudo medir para todas las condiciones de la variable de respuesta (flujo) y las condiciones ambientales (T, DSA, RG y precipitaciones).

#### *4.5.3 Consumo de agua a nivel individuo*

En general, existe un consenso en que los principales errores de cálculo en el método de disipación constante de calor se producen en el cálculo de consumo a nivel de individuo. Para reducir los errores en la estimación de flujo en fase líquida se debe conocer adecuadamente la relación entre DAP y AX, controlar que el sensor y el xilema tengan un buen contacto y caracterizar la densidad de flujo de agua (JS) en todo el

espesor del AX. La densidad de flujo puede variar con la profundidad, desde el xilema más superficial hasta el centro del árbol (Cermak & Nadezhdina, 1998; Meinzer et al., 2001; Delzon et al., 2004). Algunos trabajos sugieren que colocar un solo sensor por árbol en la parte más superficial puede conducir a un error en el cálculo de flujo, ya que la velocidad de flujo varía con la profundidad del xilema de acuerdo a las características anatómicas y la formación de los anillos de crecimiento (Cermak & Nadezhdina, 1998). Sin embargo, para bosques tropicales las mayores velocidades de flujo se obtuvieron a una profundidad media del AX, mientras que el xilema más superficial o el más cercano al centro del árbol tuvieron velocidades menores (Meinzer et al., 2001).

En este estudio se midió el AX de cada árbol en los que se midió el flujo, se determinó la relación entre AX y DAP para cada especie, se cambiaron los sensores periódicamente colocándolos en distintas posiciones radiales y se constató que no hubiera variaciones substanciales con el cambio de posición. Y si bien se colocó un sensor por árbol en la parte más superficial del xilema y no se determinó la densidad de flujo a distintas profundidades, en las tinciones realizadas con safranina para determinar el AX, se observó un patrón en el cual las zonas centrales de la muestra (entre el centro del árbol y el cambium) estaban más intensa y homogéneamente teñidas (ver ANEXO I: Fotografías). Por esto, suponemos que en estas especies las mayores velocidades de flujo están a una distancia media entre el AX más superficial y el más profundo, al igual que en otros bosques neotropicales (James et al. 2003). Los valores de flujo de agua diario estimados por individuo estuvieron dentro del rango de valores reportados en otros estudios que

utilizaron distintas técnicas de medición, tanto de las especies nativas como las cultivadas, incluida *E. grandis*, que tuvo un valor de flujo relativamente bajo (Goldstein et al., 1998; Wullschleger et. al., 1998; Motzer et al., 2005).

#### .5.4 Evapotranspiración a nivel de ecosistema

En este estudio no se observó una mayor evapotranspiración (ET) en las plantaciones comparadas con el bosque nativo. Aunque algunos aspectos de los bosques y plantaciones son diferentes, los valores del índice de área foliar (un indicador de la productividad del sitio) fueron relativamente similares entre el bosque nativo y las plantaciones (Cristiano et al., 2014). El bosque nativo estudiado tiene una alta diversidad de especies, está altamente conservado y tiene un área basal muy alta ( $1040 \text{ ind ha}^{-1}$ ,  $36,8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1} > 10 \text{ cm DAP}$ ). La densidad de individuos  $>10 \text{ cm}$  de DAP y el área basal de este sitio es superior incluso a otros bosques en áreas protegidas (Srur et al, 2007). Por estas características, la evapotranspiración en este sitio de muestreo probablemente sea mayor al de bosques nativos conservados con menor densidad de árboles y mucho mayor al de bosques degradados. Por otro lado, el manejo de las plantaciones puede cambiar significativamente los valores de ET. Los flujos diarios por individuo para las tres especies de pino fueron de  $146.7 \text{ l día}^{-1}$  para *P. caribaea* hasta  $79 \text{ l día}^{-1}$  para *Pee x Pch*, con un valor intermedio para *P. taeda* ( $90.3 \text{ l día}^{-1}$ ). Si bien *Pee x Pch* fue la especie de pino que tuvo un

menor consumo de agua por individuo, fue la que mayor evapotranspiración presentó porque era la que tenía un mayor AB ha<sup>-1</sup> y una mayor densidad de plantación.

Si para un sitio en particular, el consumo de agua a nivel individuo depende principalmente del DAP y de la especie, y una de las características más influyentes de la especie es la relación entre el área de xilema y la sección transversal del árbol (AX:AT), la ET a nivel ecosistema depende del consumo promedio de los individuos y de la densidad de árboles (Meinzer et al., 2001; Bucci et al., 2008; Gyenge et al.2011), además de la conductancia de capa límite del ecosistema (Cristiano et al., 2015). Entonces el consumo de agua en las plantaciones forestales en un mismo ambiente, dependerá más del tipo de manejo (densidad de plantación, raleos aplicados, turno de corta) que de la especie plantada.

#### *4.5.5 Consumo de agua en relación con la densidad de madera, las tasas de crecimiento, la arquitectura de los árboles y la fenología foliar*

En general, las especies de baja densidad de madera consumen más agua que las especies de alta densidad debido a que tienen altas tasas de crecimiento y por lo tanto, de transpiración (Bucci et al., 2008). Sin embargo, el flujo diario de agua de las especies nativas en este estudio aumentó con el aumento de la densidad de madera, en contraposición con una de las predicciones de este estudio. Sin embargo, es importante



tener en cuenta bajo qué condiciones o supuestos debería cumplirse esta relación. Los estudios de flujo para especies deciduas se hacen en períodos en que todas las especies tienen las hojas completamente expandidas y se calcula un promedio para ese período de tiempo (en general de unos tres a cuatro meses). En este estudio, los promedios de flujo por especie se hicieron en base a datos tomados durante todo el año. Los promedios de flujo calculados de esta manera son una medida más realista de lo que consumiría una especie o un individuo anualmente, aunque ese consumo está concentrado en algunos meses para las especies deciduas y brevideciduas. En este trabajo, las especies siempreverdes y brevideciduas (de alta densidad de madera) consumieron por año una mayor cantidad de agua que las especies deciduas (de menor densidad de madera). Dünisch & Morais (2002), quienes estudiaron el flujo de agua diario en tres especies de Meliaceas (una siempreverde, una brevidecua y una decua) en Manaus y observaron un mayor flujo de agua en la especie siempreverde, durante un período en que las 3 especies tenían las hojas expandidas.

En las especies estudiadas en este trabajo, el volumen de copa aumentó con el aumento de la densidad de madera (ver Capítulo 3). El volumen de copa está directa y positivamente relacionado con el área foliar de un árbol, y el área foliar con el flujo de agua (Vertessy et al., 1995; Bucci et al., 2008). Esto explicaría la causa por la que, usando datos anuales, las especies de alta densidad de madera tuvieron un flujo de agua diario mayor que las especies de baja densidad. De todas formas, esta hipótesis debería volver a ponerse a prueba incrementando el número de individuos por especie, estandarizando las

posiciones en el dosel, teniendo en cuenta la carga de lianas y estableciendo el estado fenológico en el que se encuentra el árbol estudiado. En las especies cultivadas no hubo una relación entre la densidad de madera y el flujo diario, sin embargo el rango de variación de densidades de madera fue muy acotado como para hacer un análisis de este tipo ( $0.51$  a  $0.53 \text{ g cm}^{-3}$ ).

## **4.6 Conclusiones**

Este es el primer estudio comparativo sobre consumo de agua en el bosque nativo y plantaciones forestales en la provincia de Misiones. Se abarcó una amplia gama de plantaciones forestales y un bosque nativo complejo por su diversidad específica y la estructura vertical y horizontal de la vegetación.

En este capítulo se obtuvieron algunos resultados que servirán para el manejo de bosques nativos y plantaciones forestales. Las conclusiones a las que se arriba en este capítulo son que el flujo diario de agua aumentó con el diámetro a la altura del pecho y el área de xilema activo independientemente de la especie. El área de xilema activo (AX) se relacionó significativamente con el diámetro (DAP) y esta relación fue diferente para los distintos grupos de especies (Gimnospermas, Angiospermas de madera clara y Angiospermas de madera oscura). En esta región de estudio, la relación entre el área de

xilema y la sección transversal del árbol (AX: AT) fue mucho mayor para las especies de Gimnospermas y Angiospermas de madera clara que para las especies Gimnospermas de madera oscura. Conociendo el DAP del árbol y el tipo de madera de la especie, podría predecirse con una aproximación confiable el flujo diario de un individuo para especies nativas del Bosque Atlántico semideciduo o para especies cultivadas en la provincia de Misiones en suelos rojos profundos.

El flujo diario aumentó con el aumento del déficit de saturación del aire (DSA) máximo diario hasta un valor umbral a partir del cual comenzó a descender (2.3 a 3.5 kPa) dependiendo de la especie. El flujo diario también aumentó con la temperatura media y máxima, la radiación global media mensual y las precipitaciones acumuladas mensuales hasta un valor umbral a partir del cual comenzaron a descender (21°C, 26°C, 12 MJ m<sup>-2</sup> y 100 mm, respectivamente). Las Gimnospermas y Angiospermas siempreverdes tendrían un mayor control del flujo de agua que las Angiospermas deciduas en función de las condiciones ambientales.

El consumo de agua a nivel individuo aumentó con el DAP y la densidad de madera y disminuyó con la colonización por lianas de la copa. Para los sitios estudiados, la evapotranspiración a nivel de ecosistema fue similar en las plantaciones forestales y el bosque nativo. La ET dependió del consumo de agua promedio de los individuos, de la densidad de árboles o del área basal (tipo de manejo) y de las características aerodinámicas del dosel del ecosistema (capa límite) que de la especies presentes en el

ecosistema (bosque nativo y plantaciones). Los resultados presentados en esta tesis  
servirán de base para futuros estudios sobre modificaciones en el ciclo del agua a partir de  
la sustitución de bosque nativo por plantaciones forestales.

#### 4.7 Referencias bibliográficas

- Bladon, K.D., Silins, U., Landhäuser, S.M., Lieffers, V.J., (2006). Differential transpiration by three boreal tree species in response to increased evaporative demand after variable retention harvesting. *Agricultural and Forest Meteorology* 138: 104–119.
- Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., (1995). Effects of thinning on soil and tree water relations. Transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology* 15: 295–306.
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Hoffmann, W.A., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Giambelluca, T. & Miralles-Wilhelm, F. (2008). Controls on stand transpiration and soil water utilization along a tree density gradient in a Neotropical savanna. *Agricultural and Forest Meteorology* 148(6-7): 839–849.
- Cermak, J., & Nadezhdina, N. (1998). Sapwood as the scaling parameter - Defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? *Annales Des Sciences Forestieres* 55: 509–521.
- Clearwater, M.J., Meinzer, F.C., Andrade, J.L., Goldstein, G. & Holbrook, N.M. (1999). Potential errors in measurement of no uniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiology* 19: 681-687.
- Cristiano, P.M., Madanes, N., Campanello, P.I., di Francescantonio, D., Rodríguez, S.A., Zhang, Y.J., Oliva Carrasco, L. & Goldstein, G. (2014). High canopy photosynthesis of South American subtropical forests despite seasonal changes in leaf area index and air temperature. *Forests* 2014 5(2): 287-308.
- Cristiano, P.M., Campanello, P.I., Bucci, S.J., Rodriguez, S.A., Lezcano, O.A., Scholzc, F.G., Madanes, N., Di Francescantonio, D., Oliva Carrasco, L., Zhang, Y.J. & Goldstein, G. (2015). *Agricultural and Forest Meteorology* Evapotranspiration of subtropical forests and tree plantations: A comparative analysis at different temporal and spatial scales. *Agricultural and Forest Meteorology* 203: 96–106.
- Delzon, S., Sartore, M., Granier, A., & Loustau, D. (2004). Radial profiles of sap flow with increasing tree size in maritime pine (4): 1285–1293.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M., Robledo, C.W. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com>.

- Do, F. & Rocheateu, A. (2002). Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes.1. Field observations and possibles remedies. *Tree Physiology* 22: 641-648.
- Dünisch, O., & Morais, R. R. (2002). Regulation of xylem sap flow in an evergreen, a semi-deciduous, and a deciduous Meliaceae species from the Amazon. *Trees* 16: 404–416.
- Fritzsche, F., Abate, A., Fetene, M., Beck, E., Weise, S. & Guggenberger, G. (2006) Soil–plant hydrology of indigenous and exotic trees in an Ethiopian montane forest. *Tree Physiology*, 26, 1043–1054.
- Gatti, M.G., Campanello, P.I., Montti, L.F. & Goldstein, G. (2008). Frost resistance in the tropical palm *Euterpe edulis* and its pattern of distribution in the Atlantic Forest of Argentina. *Forest Ecology and Management* 256: 633–640.
- Gebauer, T., Horna, V., & Leuschner, C. (2008). Variability in radial sap flux density patterns and sapwood area among seven co-occurring temperate broad-leaved tree species. *Tree Physiology* 28: 1821–1830.
- Goldstein, G., J.L. Andrade, F.C. Meinzer, N.M. Holbrook, P. Jackson, J. Cavelier and A. Celis. (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest trees. *Plant Cell Environ.* 21:397–406.
- Gonzalez-Benecke, C. A., & Martin, T. A. (2010). Water availability and genetic effects on water relations of loblolly pine (*Pinus taeda*) stands. *Tree Physiology* 30: 376–392.
- Granier, A. (1985). Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestieres* 42: 193-200.
- Granier, A. (1987). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* 3: 309-320.
- Izquierdo, A.E., De Angelo, C.D. & Aide, T.M., (2008). Thirty years of human demography and land-use change in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina: an evaluation of the forest transition model. *Ecology and Society* 13 (2): 3.
- James, S., Meinzer FC, Goldstein G, Woodruff D, Jones T, Restom T, Mejia M, Clearwater M, Campanello P. 2003. Axial and radial water transport and internal water storage in tropical forest canopy trees. *Oecologia* 134: 37-45.

- Jiménez, M. S., Nadezhdina, N., Cermák, J., & Morales, D. (2000). Radial variation in sap flow in five laurel forest tree species in Tenerife, Canary Islands. *Tree Physiology* 20: 1149–1156.
- Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B. (2004). Groundwater use and salinization with grassland afforestation. *Global Change Biology* 10: 1299–1312.
- Kagawa, A., Sack, L., Duarte, K. & James, S. (2009). Hawaiian native forest conserves water relative to timber plantation: species and stand traits influence water use. *Ecological Applications* 19(6): 1429–43.
- Kunert, N., Schwendenmann, L., Potvin, C. & Hölscher, D. (2012). Tree diversity enhances tree transpiration in a Panamanian forest plantation. *Journal of Applied Ecology* 49(1): 135–144.
- Launiainen, S., Katul, G.G., Kolari, P., Vesala, T., Hari, P., 2011. Empirical and optimal stomatal controls on leaf and ecosystem level CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O exchange rates. *Agric. For. Meteorol.* 151: 1672–1689.
- Law, B.E., Falge, E., Gu, L., Baldocchi, D.D., Bakwin, P., Berbigier, P. et al. (2002) Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 113: 97–120.
- Ligier, H.D., Matteio, H.R., Polo, H.L. & Rosso, J.R. (1990). Provincia de Misiones. In: Atlas de suelos de la República Argentina, Tomo II. Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD Arg. 85/019. INTA, Centro de Investigaciones de Recursos Naturales, pp. 111–154.
- Manieri, C. Chimelo, J. P. (1989). Fichas de características das madeiras brasileiras. Instituto do pesquisas tecnológicas do Sao Paulo.
- McCulloh, K.A., Winter, K., Meinzer, F.C., García, M., Aranda, J. & Lachenbruch, B. (2007). A comparison of daily water use estimates derived from constant-heat sap-flow probe values and gravimetric measurements in pot-grown saplings. *Tree Physiology* 27: 1355–1360.
- Meinzer, F.C., Clearwater, M.J. & Goldstein, G. (2001). Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environmental and Experimental Botany* 45(3): 239–262.
- Meinzer, F.C., James, S. & Goldstein, G. (2004). Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiology* 24: 901–909.

- Meinzer, F. C., Bond, B. J., Warren, J. M., & Woodruff, D. R. (2005). Does water transport scale universally with tree size? *Functional Ecology* 19: 558–565.
- Miralles, D.G., Gash, J.H., Holmes, T.R.H., de Jeu, R.A.M. & Dolman, A.J. (2010). Global canopy interception from satellite observations. *Journal of Geophysical Research* 115 (D16): 27.
- Moreno, G., Cubera, E., (2008). Impact of stand density on water status and leaf gas exchange in *Quercus ilex*. *Forest Ecology and Management* 254: 74–84.
- Motzer, T., Munz, N., Küppers, M., Schmitt, D., & Anhuf, D. (2005). Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. *Tree Physiology* 25: 1283–1293.
- Oishi, A. C., Oren, R., & Stoy, P. C. (2008). Estimating components of forest evapotranspiration: a footprint approach for scaling sap flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology* 148(11): 1719-1732.
- Ripley, B.S., Gilbert, M.E., Ibrahim, D.G., Osborne, C.P., (2007). Drought constraints on C4 photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata*. *J. Exp. Bot.* 58: 1351–1363.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2007). Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in neo-tropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment* 30: 236-248.
- Srur, M., Gatti, F., Benesovsky, V., Herrera, J., Melzew, R., Camposano, M. (2007). Identificación, caracterización y mapeo de los ambientes del Parque Nacional Iguazú. Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales. Delegación Técnica Regional NEA, A.P.N.
- Steppe, K., De Pauw, D.J.W., Doody, T.M., & Teskey, R.O. (2010). A comparison of sap flux density using thermal dissipation, heat pulse velocity and heat field deformation methods. *Agricultural and Forest Meteorology* 150(7-8): 1046–1056.
- Stoy, P.C., Katul, G.G., Siqueira, M.B.S., Juang, J.-Y., Novick, K.A., McCarthy, H.R., Oishi, A.C., Uebelherr, J.M., Kim, H.-S., Oren, R., (2006). Separating the effects of climate and vegetation on evapotranspiration along a successional chronosequence in the southeastern US. *Global Change Biology* 12.
- Taylor, A.M., Gartner, B.L. & Morrell, J.J. (2002). Heartwood formation and natural durability—a review. *Wood FiberSci.* 34: 587–611.



- Unsworth, M.H., Phillips, N., Link, T., Bond, B.J., Falk, M., Harmon, M.E., Hinckley, T.M., Marks, D., Paw, U.K.T. (2004). Components and controls of water flux in an old-growth Douglas-fir/western hemlock ecosystem. *Ecosystems* 7: 468–481.
- Vertessy, R.A., Benyon, R.G., Sullivan, S.K.O., & Gribben, P.R. (1995). Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiology* 15: 559–567.
- Wiedemann, A., Jiménez, S.M., Rebman, C., Cuntz, M., Herbst, M., 2013. An empirical study of wound response dynamics on sap flow measured with thermal dissipation probes. *Acta Hort.* 991: 107–113.
- Wullschleger, S. D., Meinzer, F. C., & Vertessy, R. A. (1998). A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology* 18: 499–512.
- Wullschleger, S. D., Hanson, P. J., & Todd, D. E. (2001). Transpiration from a multi-species deciduous forest as estimated by xylem sap flow techniques. *Forest Ecology and Management* 143: 205–213.

# Capítulo 5<sup>219</sup>

## **Conclusiones generales**

*“No reniego de mi naturaleza, no reniego de mis elecciones, de todos modos he sido una afortunada. Muchas veces en el dolor se encuentran los placeres más profundos, las verdades más complejas, la felicidad más certera. Tan absurdo y fugaz es nuestro paso por el mundo, que solo me deja tranquila el saber que he sido auténtica, que he logrado ser lo más parecido a mí misma que he podido.”*  
F. Khalo

Las especies de árboles que crecen en el Bosque Atlántico semideciduo tienen distintas historias evolutivas, por ejemplo, algunas de estas especies evolucionaron en bosques estacionalmente secos y otras en bosques húmedos. Estas especies poseen una amplia gama de estrategias para amortiguar los déficits hídricos y evitar riesgos de colapso mecánico. Los ambientes tropicales y subtropicales húmedos posibilitan la existencia de una mayor variedad de estrategias de supervivencia y crecimiento que en bosques con mayores limitaciones ambientales tales como bosques templados fríos y bosques que crecen bajo condiciones de sequía más extremas como el Chaco árido.

En este estudio se observaron relaciones de compromiso (cuando las variaciones de una propiedad afectan negativamente los cambios en otra propiedad), relaciones positivas (cuando ambas propiedades aumentan de forma simultánea) y neutras (cuando las dos variables son independientes y no hay relaciones entre las mismas) entre propiedades mecánicas, hidráulicas y variables demográficas para especies nativas y cultivadas. Por ejemplo, se observó una relación de compromiso entre la densidad de madera y las tasas de crecimiento, mortalidad, y la eficiencia en el transporte de agua. Por otro lado, las especies que tuvieron bajos costos de construcción en hojas fueron más vulnerables a la cavitación. Se observó una relación positiva entre las propiedades biomecánicas y la densidad de madera; las características arquitecturales DAP-altura y DAP-volumen de copa. Por último, en árboles con copas voluminosas se observó una relación de compensación entre la biomasa invertida en el área foliar total del árbol y mayores costos de construcción del tallo para mantener la estabilidad mecánica. No se

observó una relación funcional (son variables independientes) entre la vulnerabilidad a la cavitación y la eficiencia de transporte de agua; la densidad de madera y la vulnerabilidad a la cavitación; y la densidad de madera y el área foliar específica (una medida del costo de construcción de las hojas).

Estos resultados son consistentes con los diagramas funcionales presentados en la introducción de esta tesis, en donde se sugiere que existen relaciones de retroalimentación positiva y negativa entre rasgos, propiedades y la performance fisiológica de las diferentes especies que componen el bosque subtropical analizado. Estas observaciones permiten explicar parcialmente la alta diversidad específica y funcional de los componentes del bosque. Los patrones de asignación de recursos entre crecimiento y reproducción se ven reflejados en las diferentes historias de vida de las especies. La coexistencia de una diversidad de especies y sus distintas historias de vida se deben en parte a las relaciones de compromiso involucradas en la asignación de recursos.

En este estudio, las especies de alta densidad de madera tuvieron tasas de crecimiento menores que las especies de baja densidad, consistentemente con la primera hipótesis de este estudio sobre la existencia de una relación de compromiso entre la tasa de crecimiento y la asignación de recursos al tallo (costos de construcción). Además de la densidad de madera, el nivel de radiación solar que reciben las copas de los árboles es la variable que mejor predijo la tasa de crecimiento. La densidad de madera tuvo además una relación lineal positiva con la resistencia a la rotura ya sea por cargas estáticas o

dinámicas, y con la dureza del tallo (resistencia a la penetración). En general, el valor de las variables relacionadas con propiedades biomecánicas especie-específicas aumentó con la mayor densidad de madera.

Desde el punto de vista del impacto de las propiedades biomecánicas sobre variables demográficas, especies con maderas más densas tendieron a morir desarraigadas mientras que las especies con maderas de baja densidad tendieron a morir quebradas. Además de las características biomecánicas como la densidad de madera y módulo de elasticidad de los árboles, el modo de mortalidad se relacionó con la posición de la copa de los árboles dentro de la estructura del bosque que ocupaba originalmente el árbol. Así los árboles más altos del dosel y con pocos vecinos murieron principalmente desarraigados. Los árboles juveniles o suprimidos y con árboles vecinos cerca murieron principalmente quebrados.

Aunque la densidad de madera fue un buen predictor de la tasa de crecimiento en las especies nativas (las especies con menor densidad de madera tuvieron mayores tasas de crecimiento), las especies cultivadas no se ajustaron a esta relación funcional. Estas, tuvieron tasas de crecimiento mucho más altas que las especies nativas con densidades de madera relativamente bajas. Las especies con mayor densidad de madera tuvieron en general copas amplias. Las tasas de crecimiento relativo se relacionaron negativamente con la vulnerabilidad a la cavitación en tallos para todas las especies estudiadas, es decir que los individuos de las especies más vulnerables fueron los que menos crecieron. La

densidad de madera no fue un buen predictor de la vulnerabilidad a la cavitación ni de la resistencia física o dureza de las hojas. En particular, las especies cultivadas fueron las de menor vulnerabilidad a la cavitación y mayores tasas de crecimiento. En parte, esta diferencia se debe a que la mayoría de las especies cultivadas fueron Gimnospermas y todas las especies nativas fueron Angiospermas. A pesar de ser una especie de Angiospermas, *Eucalyptus grandis* comparte algunas propiedades hidráulicas y altas tasas de crecimiento con las coníferas cultivadas.

Los resultados de esta investigación muestran la estrecha relación funcional que existe entre propiedades de la arquitectura hidráulica en especies nativas como la vulnerabilidad a la cavitación y la eficiencia en el transporte de agua a lo largo del continuo raíz-hoja y entre la arquitectura hidráulica y las tasas de crecimiento de cada especie. Las especies cultivadas sin embargo, que han sido seleccionadas por sus altas tasas de crecimiento para la producción de madera, tienen menor vulnerabilidad a la cavitación y hojas con un área foliar específica baja, es decir hojas con altos costos de construcción. Esta información podría ser utilizada para la selección de especies nativas y su uso en planes de mejoramiento genético y eventualmente en plantaciones forestales y en planes de enriquecimiento de bosques nativos degradados. Este estudio contribuirá a predecir la respuesta de las especies estudiadas ante el cambio climático y el funcionamiento mecánico e hidráulico, el crecimiento y la mortalidad de otras especies a partir de rasgos como la densidad de la madera y el AFE. Otra aplicación posible es la recomendación de las especies nativas más apropiadas para plantación, restauración o

enriquecimiento (como *P. rigida* y *B. riedelianum*) y algunas prácticas silviculturales para reducir los riesgos de daño mecánico.

Las conclusiones a las que se arriban en el capítulo donde se analizan las relaciones funcionales de flujo con la arquitectura de los árboles y con condiciones ambientales indican que el flujo diario de agua aumentó con el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el área de xilema activo (AX) independientemente de la especie. El AX se relacionó positiva y significativamente con el DAP aunque esta relación fue diferente para los distintos grupos de especies (Gimnospermas, Angiospermas de madera clara y Angiospermas de madera oscura). En esta región de estudio, la relación entre el área de xilema y la sección transversal del árbol (AX:AT) es mucho mayor para las especies de Gimnospermas y Angiospermas de madera clara que para las especies Gimnospermas de madera oscura. Conociendo el DAP del árbol y el tipo de madera de la especie podría predecirse con una aproximación confiable el flujo diario o consumo de agua de un individuo para especies nativas del BAs o para especies cultivadas en la provincia de Misiones. Además, el flujo de agua a nivel individuo aumentó con la densidad de madera (contrario a las predicciones formuladas inicialmente) y disminuyó con la colonización por lianas de la copa.

El flujo diario aumentó con el aumento de la demanda evaporativa máxima diaria (o déficit de saturación del aire máximo diario, DSA) hasta un valor umbral a partir del cual comenzó a descender (2.3 a 3.5 kPa, dependiendo de la especie). El flujo diario también

aumentó con la T media y máxima, la radiación global (RG) media mensual y las precipitaciones acumuladas mensuales hasta un valor umbral a partir del cual comenzaron a descender (21°C, 26°C, 12 MJ m<sup>-2</sup> y 100 mm, respectivamente). Las Gimnospermas y Angiospermas siempreverdes estudiadas tendrían un mayor control de las pérdidas de agua por transpiración que las Angiospermas deciduas en función de las condiciones ambientales. El hecho de que las especies deciduas disminuyan el flujo o consumo de agua a valores umbrales de DSA más altos sugiere que no tendrían un control estomático tan marcado como en las otras especies. Esto podría tener una ventaja adaptativa dado que podrían continuar con tasas de asimilación altas por más tiempo durante el día y durante días de mayor demanda evaporativa; y así compensar el menor tiempo del año del que disponen para asimilar carbono.

Las Gimnospermas son en general poco eficientes en el transporte de agua en particular debido a la presencia de traqueidas en el xilema. Los márgenes de seguridad, definidos como la diferencia entre los potenciales hídricos mínimos de la hoja que se obtienen cerca del mediodía y la vulnerabilidad a la cavitación de la hoja (P50 hoja), son bastante pequeños en estas especies. Experimentan una baja frecuencia de embolismos en tallos pero pueden presentar cavitaciones substanciales en los tejidos distales (hojas). Si bien en este estudio no se midieron potenciales hídricos de hojas, otros estudios en especies similares observaron que los potenciales hídricos del mediodía en hojas son relativamente negativos. Por esta razón, las hojas podrían actuar como fusibles hidráulicos



y proteger a los tallos de cavitaciones masivas. Por otro lado los tallos de las Gimnospermas estudiadas son poco vulnerables a la cavitación.

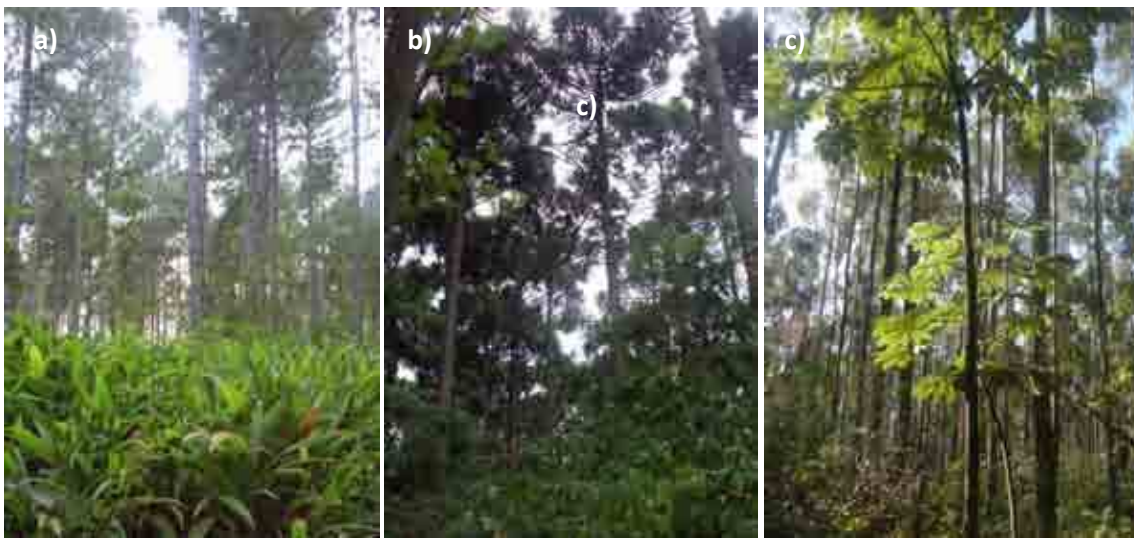
Para los sitios estudiados, la evapotranspiración a nivel de ecosistema fue similar en las plantaciones forestales y el bosque nativo. La ET dependió más del consumo de agua promedio de los individuos, de la densidad de árboles o el área basal por unidad de superficie (tipo de manejo incluyendo densidad de plantación, raleos aplicados, turno de corta) y de las características aerodinámicas del dosel del ecosistema (capa límite) que de las especies presentes en el ecosistema (bosque nativo y plantaciones).

Los resultados de esta tesis podrán contribuir a generar propuestas de manejo forestal en bosques nativos y optimizar el manejo productivo de plantaciones forestales en Misiones con una fuerte base científica. Asimismo, los resultados de esta tesis podrían ayudar a planificar los procesos de selección de especies de rápido crecimiento, tanto nativas como exóticas, para la producción de madera y pasta de papel así como para ayudar a minimizar el impacto de cambios en el uso de la tierra sobre el manejo del agua y el ciclo hidrológico en la región.

## ANEXO I. Fotografías



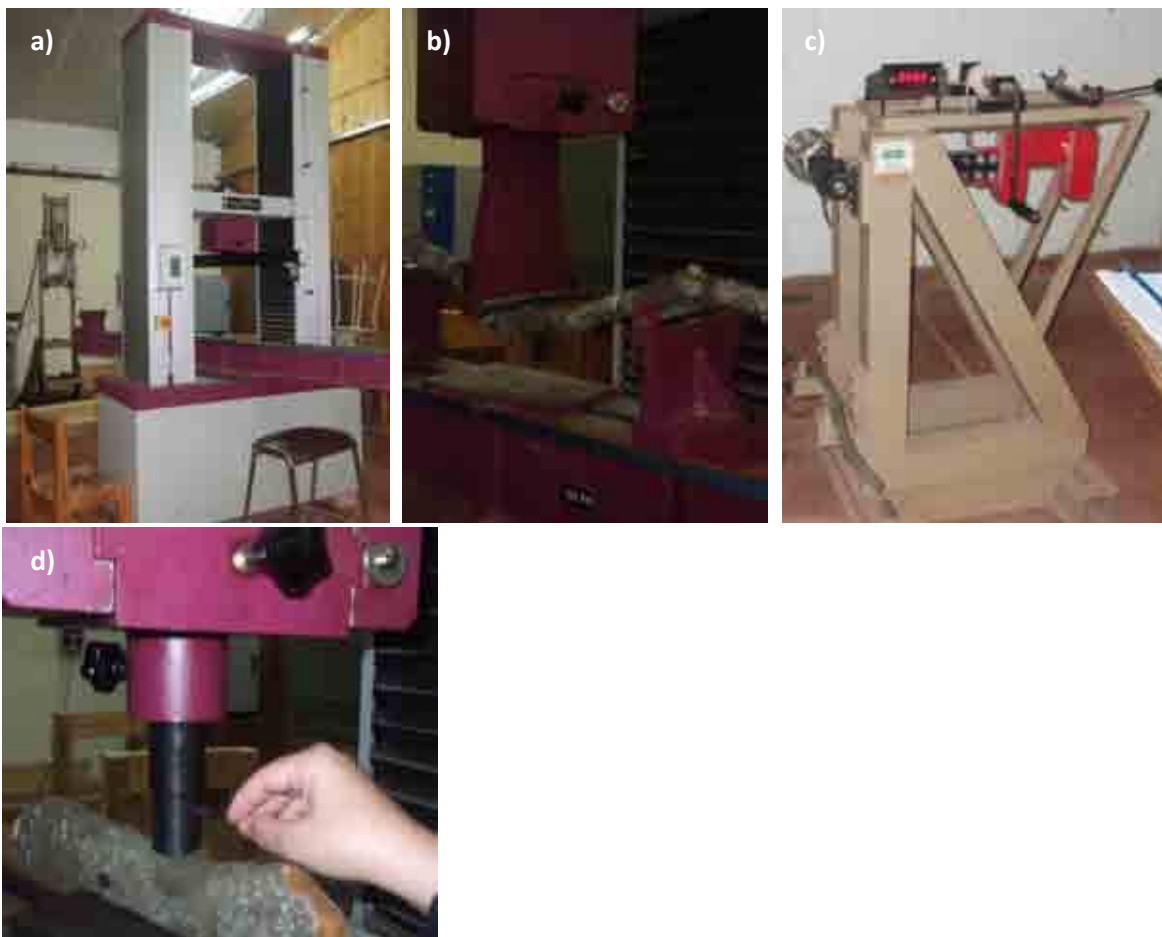
**Fotografía 1. a, b, y c.** Sitio de estudio del bosque nativo, Palmital.



**Fotografía 2.** Sitios de estudio plantaciones forestales de; a) *Pinus caribaea* de 20 años de edad, b) *Araucaria angustifolia* de 28 años de edad y c) *Eucalyptus grandis* de 11 años de edad.



**Fotografía 3 a y b.** Medición de tasas de crecimiento con dendrómetros de banda.



**Fotografía 4.** Equipos utilizados en ensayos de; a) flexión estática y dureza, b) flexión estática de carga puntual con 2 puntos de apoyo y c) flexión dinámica. d) Suplemento utilizado en el ensayo de dureza.



**Fotografía 5.** Material utilizado en a) ensayos de flexión estática de carga puntual con 2 puntos de apoyo y b) mediciones de densidad de madera.



**Fotografía 6.** Relevamiento de mortalidad en bosque nativo; a) árbol desarraigado; b) árbol quebrado.



**Fotografía 7.** Mediciones de conductividad hidráulica. a) Preparación del material para los ensayos y b) medición.



**Fotografía 8.** Detalle de rama de *Ceiba speciosa* con sustancias mucilaginosas en el xilema.



**Fotografía 9.** Determinación de xilema activo mediante la inyección de safranina.



**Fotografía 10.** Muestras obtenidas luego de la tinción con safranina. Arriba, *Araucaria angustifolia*, especie de Gimnosperma y abajo, *Eucalyptus grandis*, especie de Angiosperma de madera oscura.



**Fotografía 9.** Mediciones de flujo de agua mediante método de disipación de calor constante; a, b y c) los sensores y sus coberturas para evitar la exposición al sol y d) datalogger, multiplexer; e) Monitoreo el funcionamiento de los sensores y bajada de datos.

## ANEXO II. Material complementario capítulo 2

Tabla anexo suplementario 1. Valores promedio por especie (n= 5) de diámetro de rama con y sin corteza, área de xilema: área transversal, estado sanitario (sanas, enfermas, atacadas), forma (rectas, algo tortuosas, muy tortuosas), número de nudos muertos, número de ramas laterales y la presencia o no de un nudo en el punto de aplicación de la carga registrado en el ensayo de flexión estática.

Especie	Diámetro		Estado sanitario				Forma				N° nudos muertos	N° ramas laterales	% nudo central
	Diám con corteza (mm)	Diám corteza (mm)	Área xilema (%)	Sanas (%)	Enfermas (%)	Atacadas (%)	Rectas (%)	Algo tortuosas (%)	Muy tortuosas (%)				
<i>C. speciosa</i>	36.4	8.9	53.2	100.0	0.0	0.0	55.6	44.4	0.0	0.8	2.7	50.0	
<i>C. fissilis</i>	32.5	8.2	43.7	77.8	11.1	12.5	33.3	44.4	11.1	1.0	0.9	50.0	
<i>C. tricotoma</i>	32.4	8.5	54.6	50.0	25.0	37.5	22.2	44.4	33.3	2.1	1.9	77.8	
<i>C. canjeirana</i>	34.9	8.7	53.0	80.0	20.0	20.0	28.6	28.6	57.1	0.5	1.0	57.1	
<i>O. diospyrifolia</i>	29.0	4.8	67.6	57.1	28.6	0.0	71.4	28.6	0.0	3.2	2.0	42.9	
<i>B. nedellianum</i>	32.8	5.2	63.8	75.0	12.5	12.5	0.0	71.4	28.6	2.0	1.5	85.7	
<i>H. balansae</i>	30.3	4.7	68.6	37.5	50.0	12.5	12.5	75.0	12.5	1.1	2.1	75.0	
<i>P. rigida</i>	31.7	5.8	66.3	100.0	0.0	0.0	87.5	12.5	0.0	1.9	2.1	50.0	
<i>C. gonocarpum</i>	30.0	5.0	66.0	100.0	0.0	0.0	87.5	12.5	0.0	1.1	2.4	50.0	
<i>L. muenhbergianus</i>	33.4	7.4	58.8	55.6	44.4	0.0	0.0	50.0	50.0	4.3	1.8	70.0	
<b>Promedio</b>	<b>32.4</b>	<b>6.7</b>	<b>59.6</b>	<b>73.3</b>	<b>19.2</b>	<b>9.5</b>	<b>39.9</b>	<b>41.2</b>	<b>19.3</b>	<b>1.8</b>	<b>1.8</b>	<b>60.9</b>	
<b>Error estándar</b>	<b>0.7</b>	<b>0.6</b>	<b>2.6</b>	<b>7.2</b>	<b>5.7</b>	<b>3.9</b>	<b>10.6</b>	<b>6.8</b>	<b>6.9</b>	<b>0.4</b>	<b>0.2</b>	<b>4.7</b>	

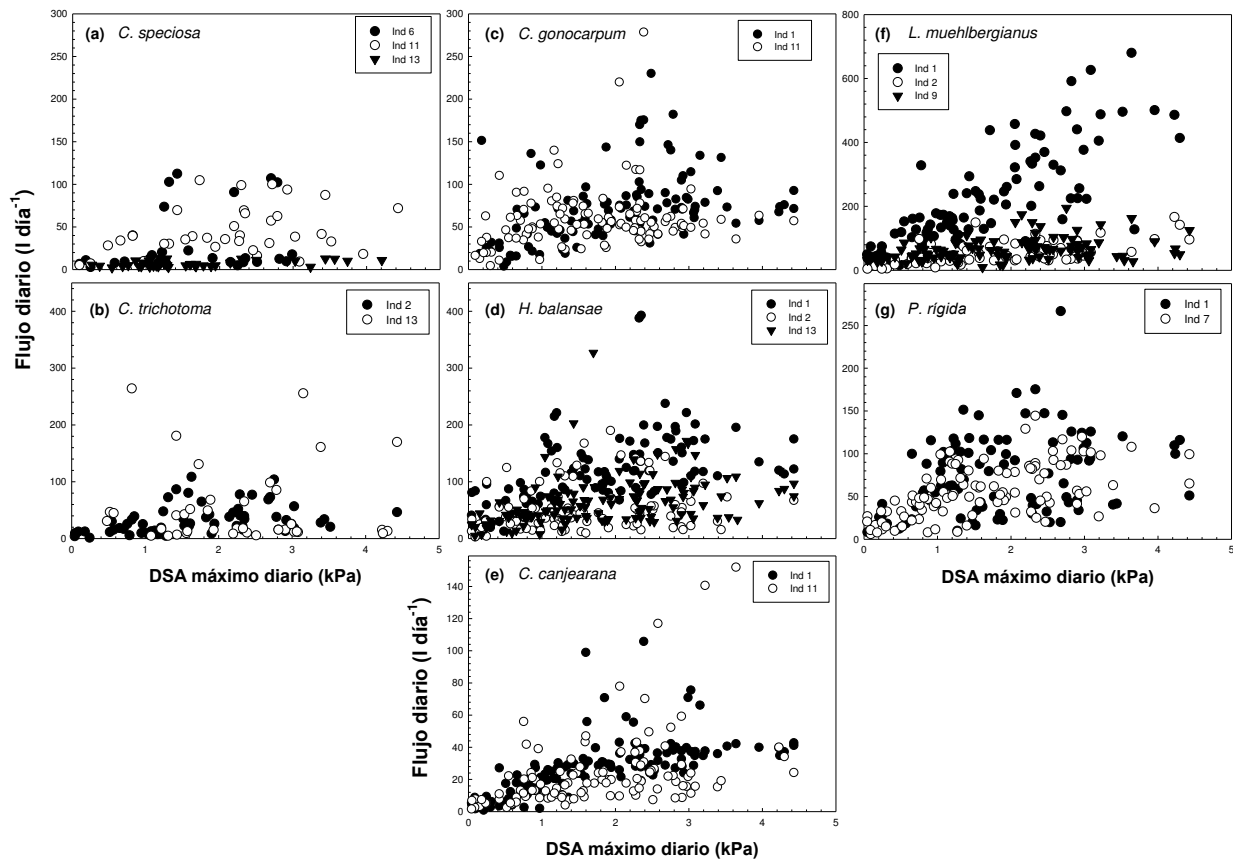
**Nota:** En el estado sanitario de las especies, las categorías sanas, enfermas y atacadas no necesariamente tienen que sumar 100%, ya que no son categorías excluyentes.

**Tabla anexo suplementario2.** Valores promedio por especie ( $n=5$ ) de diámetro con y sin corteza, área de xilema: área transversal, distribución de frecuencias del estado sanitario (sanas, enfermas, atacadas), la forma (rectas, algo tortuosas, muy tortuosas), número de nudos muertos, ramas laterales y la presencia o no de un nudo en el punto de aplicación de la carga registradas en el ensayo de flexión dinámica. En el estado sanitario las categorías sanas, enfermas y atacadas no necesariamente tienen que sumar un %100, ya que puede haber ramas enfermas y atacadas a la vez.

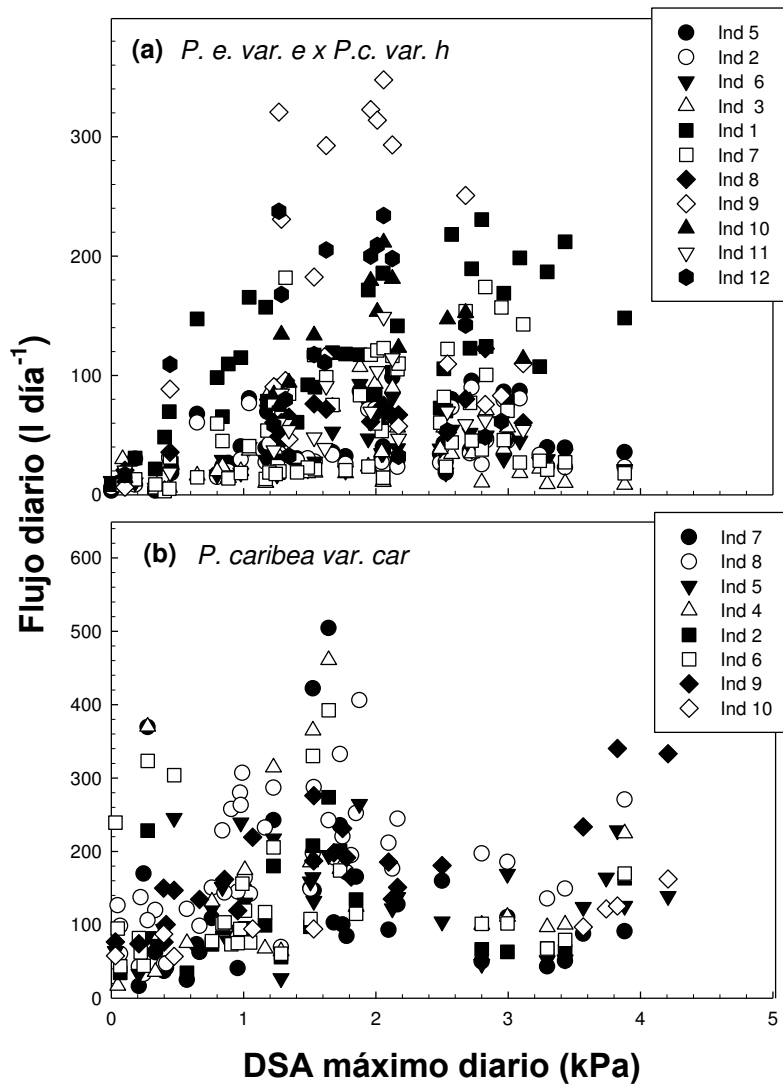
Especie	Diámetros		Estado sanitario					Forma			N°	
	Diámetro con corteza (mm)	Diámetro corteza (mm)	% área xilema	% sanas	% enfermas	% atacadas	% rectas	% algo tortuosa	% muy tortuosas	N° muertos	ramas laterales	% nudo central
<i>C. speciosa</i>	22.7	7.0	53.2	100.0	0.0	0.0	0.0	50.0	25.0	0.2	2.4	37.5
<i>C. fissilis</i>	21.0	7.4	43.7	71.4	28.6	14.3	42.9	42.9	14.3	1.1	0.9	71.4
<i>C. trichotoma</i>	20.2	5.1	54.6	70.0	30.0	0.0	44.4	33.3	22.2	0.6	1.4	37.5
<i>C. canjearana</i>	22.5	6.2	53.0	100.0	0.0	0.0	25.0	75.0	0.0	0.0	0.5	40.0
<i>O. diospyrifolia</i>	20.3	3.5	67.6	25.0	87.5	12.5	100.0	0.0	0.0	3.0	1.2	50.0
<i>B. riedellianum</i>	20.6	4.5	63.8	80.0	20.0	0.0	10.0	70.0	20.0	0.8	1.3	60.0
<i>H. balansae</i>	21.4	3.1	68.6	71.4	28.6	0.0	14.3	14.3	71.4	2.3	1.4	50.0
<i>P. rígida</i>	19.8	3.5	66.3	87.5	12.5	0.0	87.5	0.0	12.5	1.4	1.1	50.0
<i>C. gonocarpum</i>	20.1	3.6	66.0	100.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.9	3.2	50.0
<i>L. muehlenbergianus</i>	20.7	5.4	58.8	50.0	50.0	0.0	40.0	0.0	60.0	3.5	1.4	70.0
<b>Promedio</b>	<b>20.9</b>	<b>4.9</b>	<b>59.6</b>	<b>75.5</b>	<b>25.7</b>	<b>2.7</b>	<b>51.4</b>	<b>26.0</b>	<b>22.5</b>	<b>1.4</b>	<b>1.5</b>	<b>51.6</b>
<b>Error estandar</b>	<b>0.3</b>	<b>0.5</b>	<b>2.6</b>	<b>7.6</b>	<b>8.6</b>	<b>1.8</b>	<b>10.6</b>	<b>9.1</b>	<b>7.8</b>	<b>0.4</b>	<b>0.2</b>	<b>3.9</b>



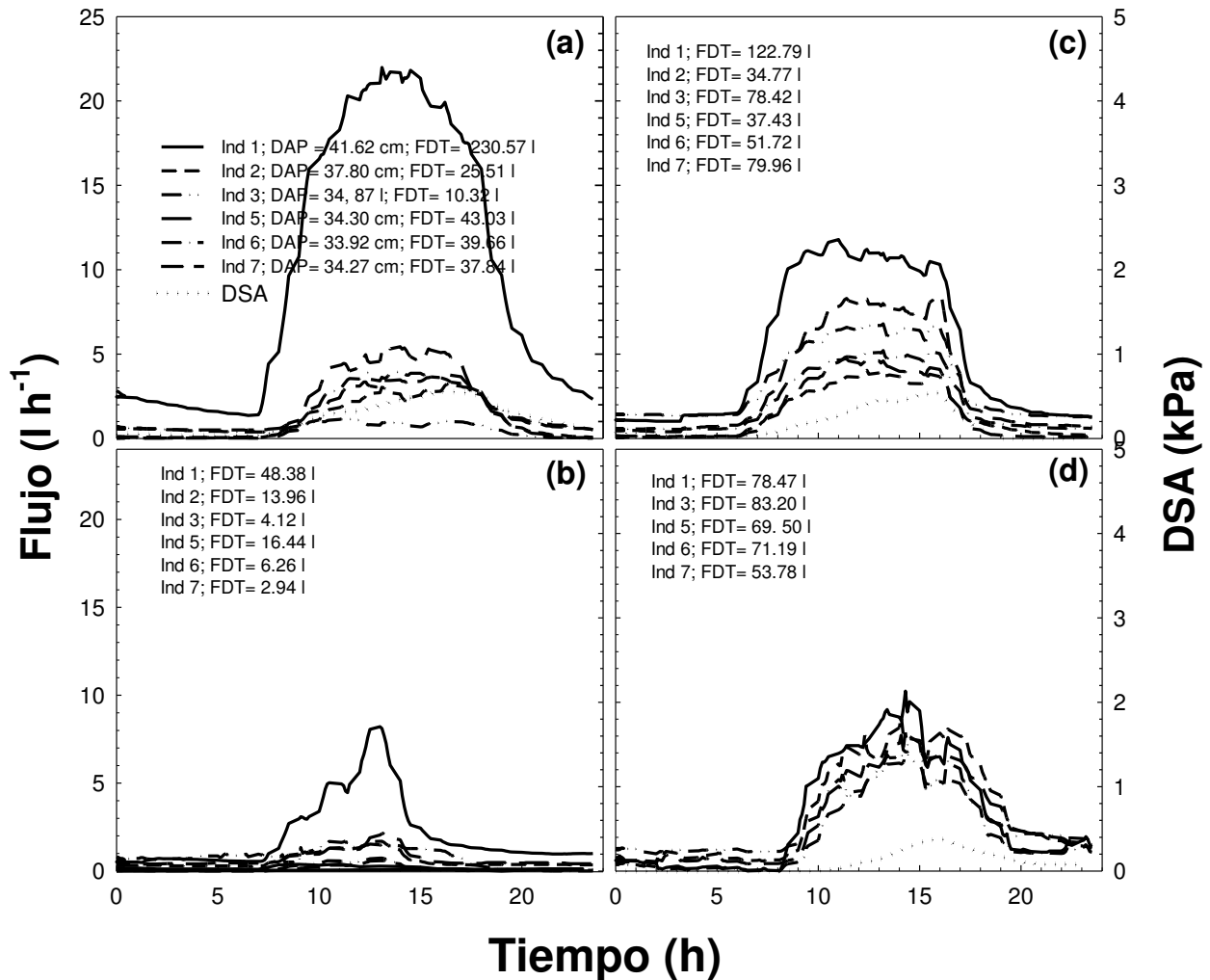
## ANEXO III. Material complementario Capítulo 4.



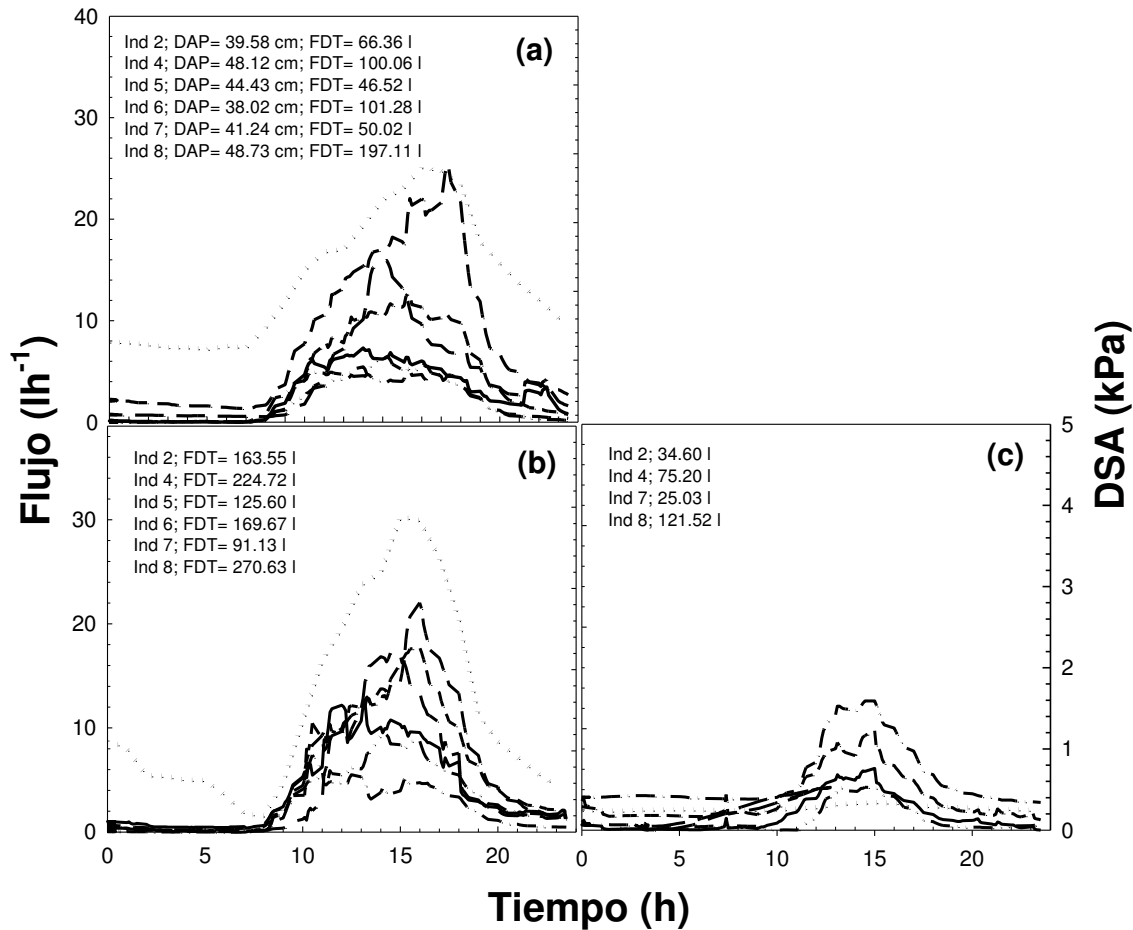
**Figura 1.** Relación entre el flujo diario y el déficit de saturación de aire máximo diario (DSA máximo diario) en especies nativas deciduas: a) *C. speciosa* y b) *C. trichotoma*, siempreverdes: c) *C. gonocarpum*, d) *H. balansae* y e) *C. canjearana*; brevideciduas: f) *L. muehlbergianus* y g) *P. rigida*. Cada símbolo corresponde a un individuo.



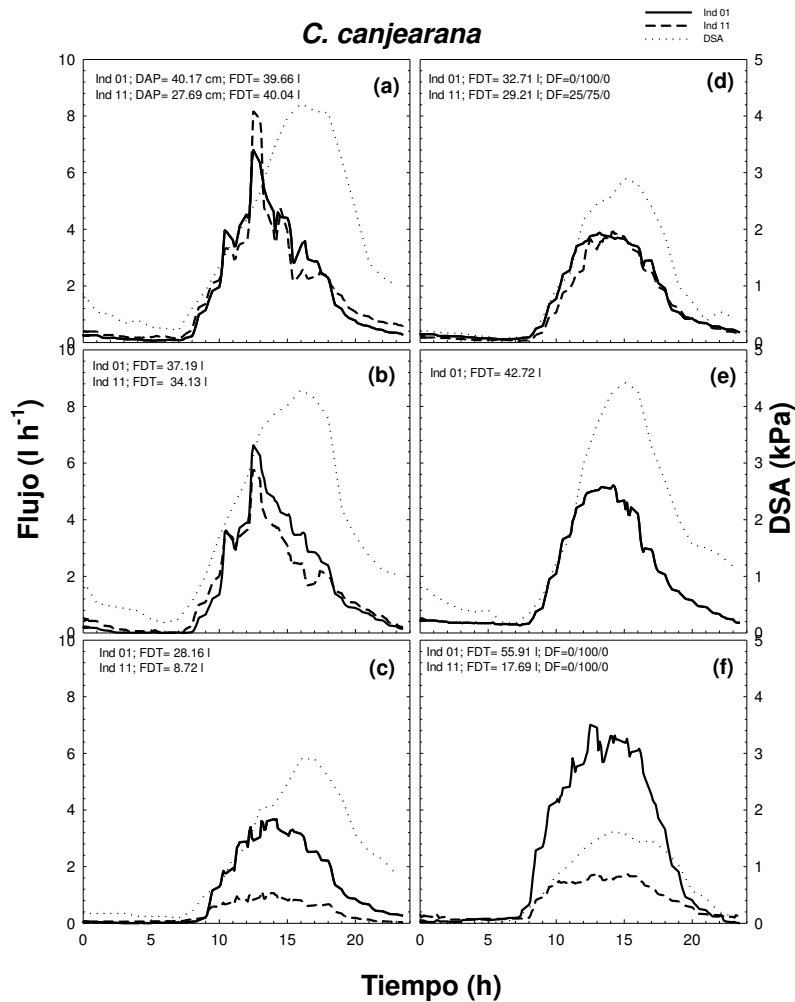
**Figura 2.** Relación entre el flujo diario y el déficit de saturación de aire máximo diario (DSA máximo diario) en individuos de a) *Pinus elliotti var. elliotti x Pinus caribaea var. hondurensis* y b) *Pinus caribaea var. caribaea*. Cada símbolo corresponde a un individuo.

**P. híbrido**

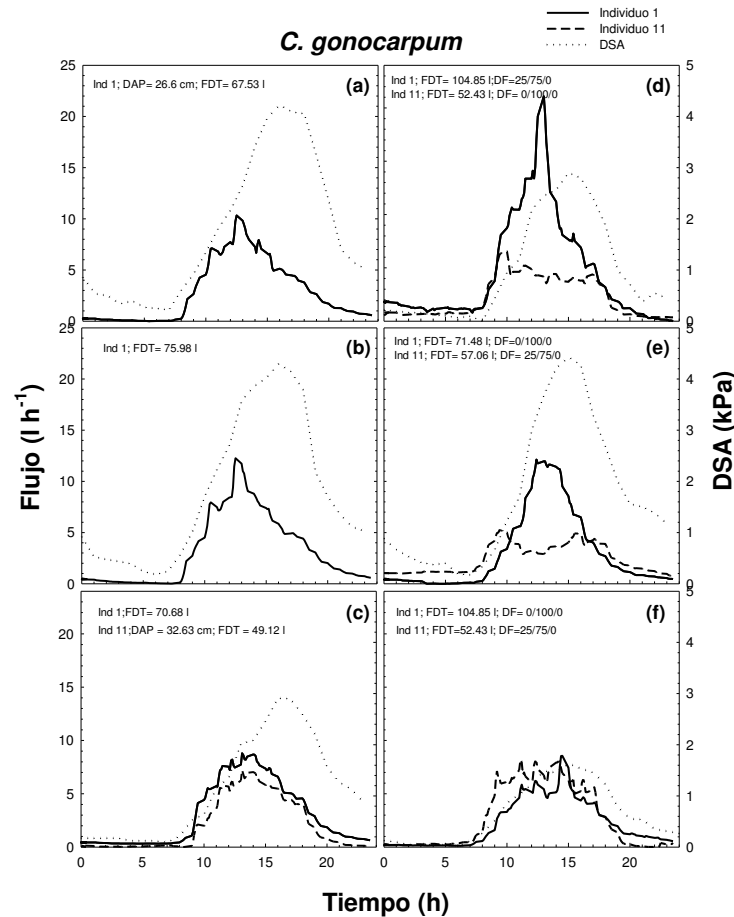
**Figura 3.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 6 individuos de *Pinus elliotti* var. *elliotti* x *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica diámetro a la altura del pecho (DAP) y el flujo diario total (FDT). a) 17 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.80 kPa; RG diaria= 20.6 MJ m<sup>2</sup>. b) 10 de abril de 2012; DSA máximo diario= 0.40 kPa; RG diaria= 5.4 MJ m<sup>2</sup>. c) 5 de diciembre de 2012; DSA máximo diario= 2.71 kPa; RG diaria= 19.7 MJ m<sup>2</sup>. d) 25 de marzo de 2013; DSA máximo diario= 1.94 kPa; RG diaria= 16.4 MJ m<sup>2</sup>.

***P. caribaea***

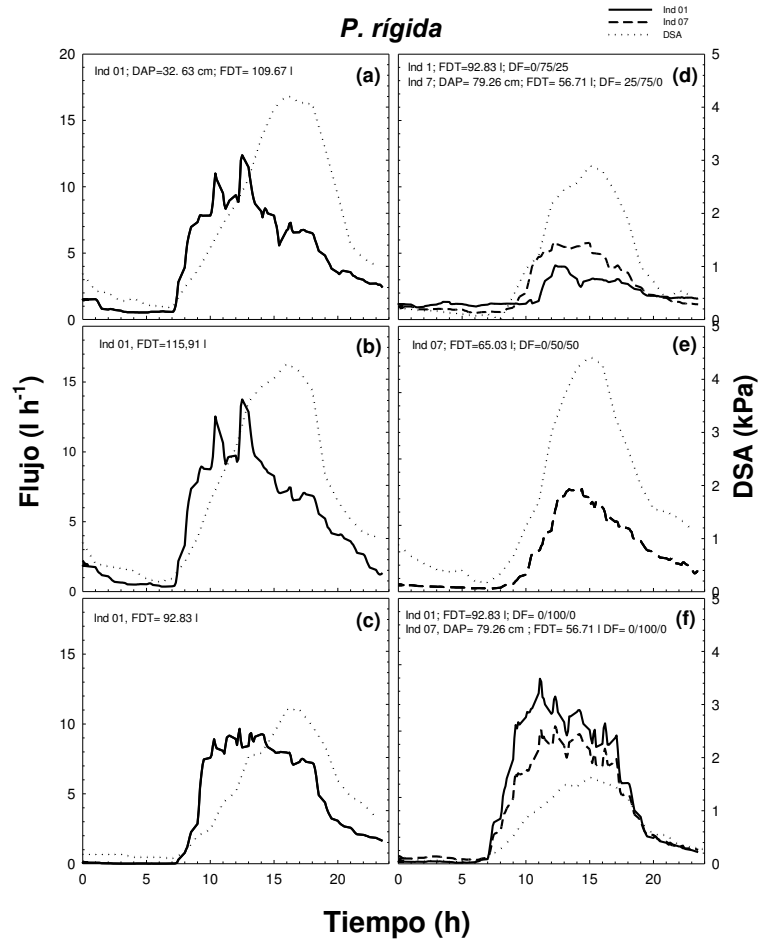
**Figura 4.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 6 individuos de *Pinus caribaea* var. *caribaea*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica diámetro a la altura del pecho (DAP) y el flujo diario total (FDT). a) 17 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.80 kPa; RG diaria= 20.6 MJ m<sup>2</sup>. b) 20 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 3.88 kPa; RG diaria= 17.6 MJ m<sup>2</sup>. c) 19 de julio de 2012; DSA máximo diario= 0.57 kPa; RG diaria= 10.5 MJ m<sup>2</sup>.



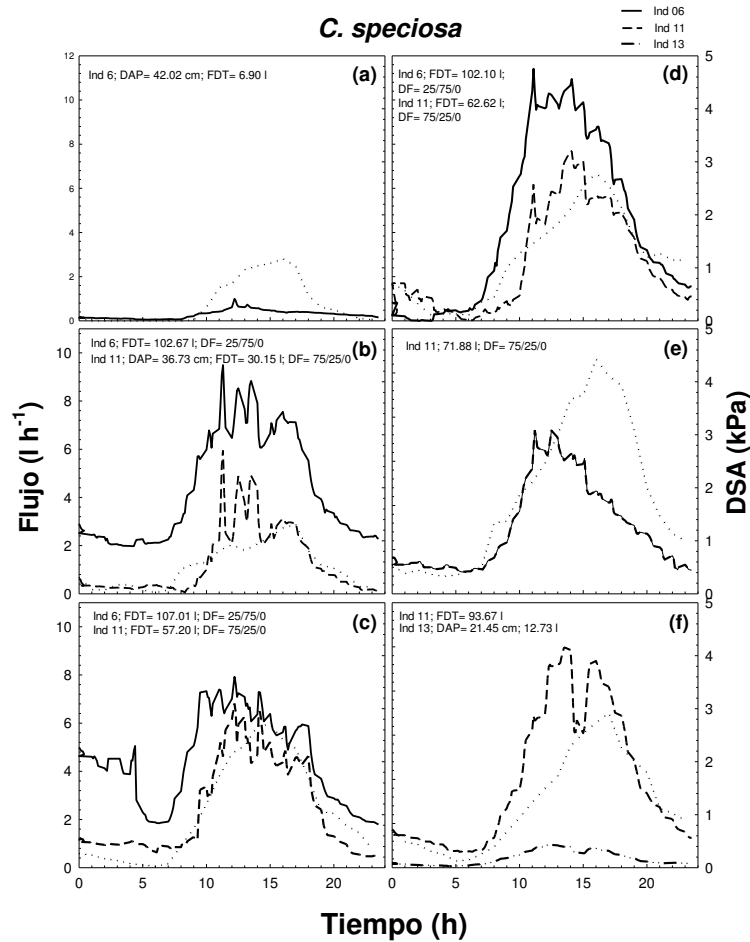
**Figura 5.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 2 individuos de *Cabralea canjearana* var *cancharana*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF), siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en brotación, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes, en caso de no sumar 100% en total, indica el porcentaje de copa sin hojas. Especie siempreverde. Individuo 1= 76-100% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 3. Individuo 11= 51-75% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 3. a) durante un periodo de una sequía inusual; 7 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.22 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este mes, en marzo de 2013 estos mismos individuos tenían un 25/75/0. b) durante un periodo de una sequía inusual; 8 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.30 kPa; RG diaria= 18.2 MJ m<sup>2</sup>. c) 15 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.91 kPa; RG diaria= 16.6 MJ m<sup>2</sup>. d) 12 de agosto de 2012; DSA máximo diario= 2.90 kPa; RG diaria= 15.7 MJ m<sup>2</sup>. Uno de los días de mayor DSA de invierno. e) 7 de septiembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 16.1 MJ m<sup>2</sup>. f) 30 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.61 kPa; RG diaria= 24.5 MJ m<sup>2</sup>.



**Figura 6.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 2 individuos de *Chrysophyllum gonocarpum*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF), siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en expansión, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes, en caso de no sumar 100% en total, indica el porcentaje de copa sin hojas. Especie siempreverde. Individuo 1= 76- 100% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 3; Individuo 11= 76- 100% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 3. a) durante un período de una sequía inusual; 7 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.22 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este mes, en marzo de 2013 estos mismos individuos tenían un 25/75/0. b) durante un periodo de una sequía inusual; 8 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.30 kPa; RG diaria= 18.2 MJ m<sup>2</sup>. c) 15 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.91 kPa; RG diaria= 16.6 MJ m<sup>2</sup>. d) día juliano 225; 12 de agosto de 2012; DSA máximo diario= 2.90 kPa; RG diaria= 15.7 MJ m<sup>2</sup>. Uno de los días de mayor DSA de invierno. e) día juliano 251; 7 de septiembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 16.1 MJ m<sup>2</sup>. f) 10 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.63 kPa; RG diaria= 17.6 MJ m<sup>2</sup>.

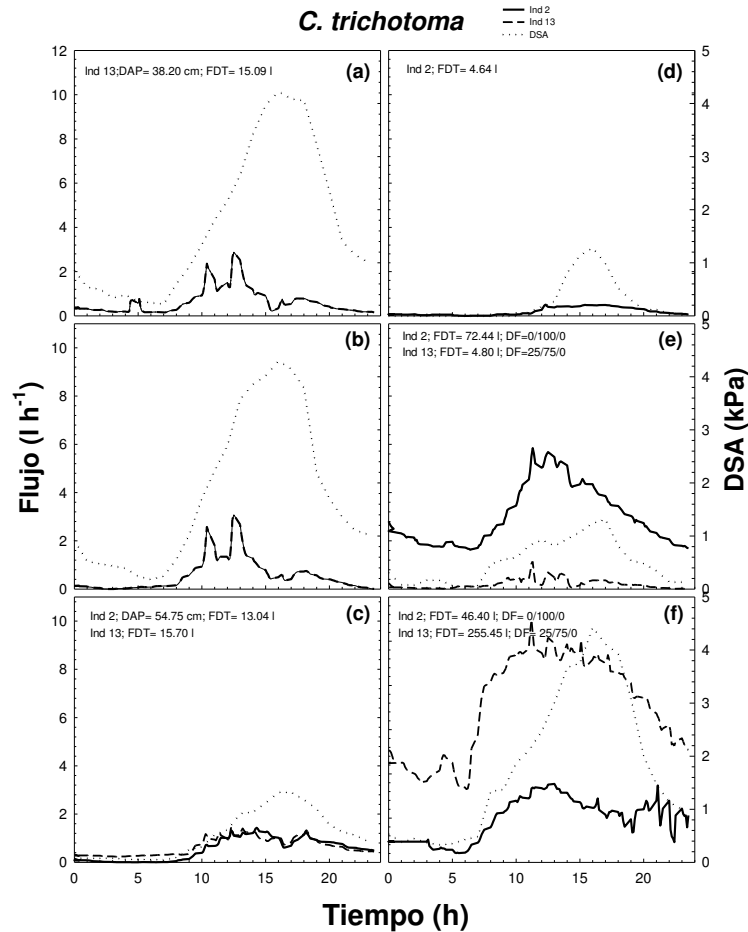


**Figura 7.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 2 individuos de *Holocalix balansae*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF), siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en expansión, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes, en caso de no sumar 100% en total, indica el porcentaje de copa sin hojas. Especie siempreverde. Individuo 1= 1-25% de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, CPI= cat. 4. Individuo 2= 51-75 % de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 3. Individuo 13= 51-75 % de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 3. a) durante un periodo de una sequía inusual; 7 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.22 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este mes, en marzo de 2013 estos mismos individuos tenían un 25/75/0, para ind 1; 50/50/0 para ind 2 y para ind 13. b) durante un periodo de una sequía inusual, 8 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.30 kPa; RG diaria= 18.2 MJ m<sup>2</sup>. c) 15 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.91 kPa; RG diaria= 16.6 MJ m<sup>2</sup>. d) 12 de agosto de 2012; DSA máximo diario= 2.90 kPa; RG diaria= 15.7 MJ m<sup>2</sup>. Uno de los días de mayor DSA de invierno. e) 7 de septiembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 16.1 MJ m<sup>2</sup>. f) 30 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.61 kPa; RG diaria= 24.5 MJ m<sup>2</sup>.

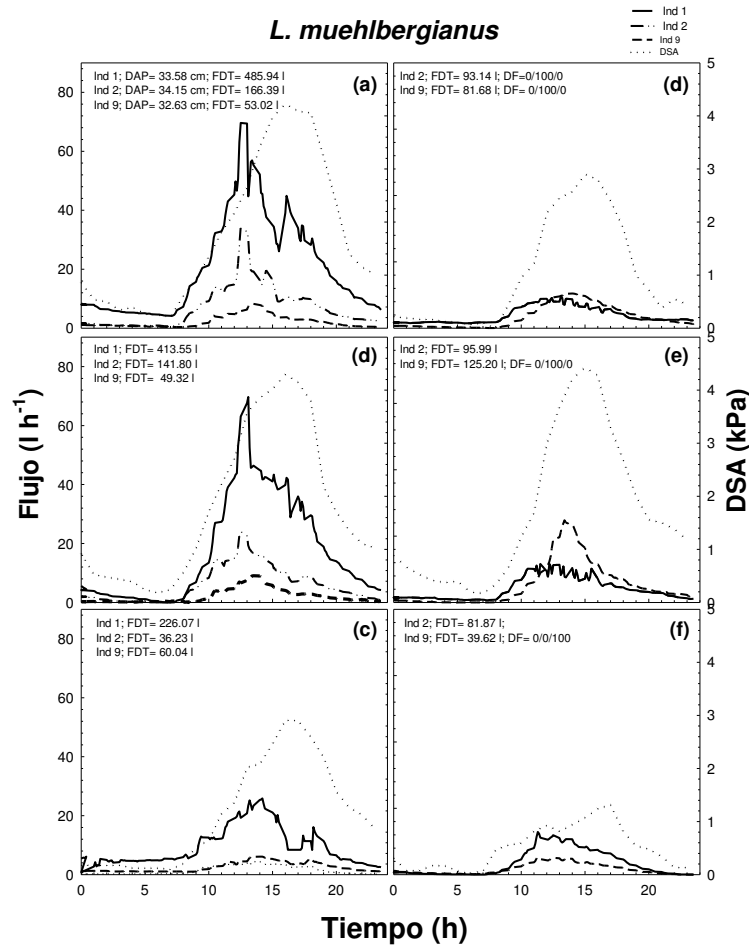


**Figura 8.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 2 individuos de *Ceiba speciosa*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF), siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en expansión, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes, en caso de no sumar 100% en total, indica el porcentaje de copa sin hojas. Especie decidua. Individuo 6= 0% de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, CPI= cat. 4; Individuo 11= 76- 100% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 3. Individuo 13= 51- 75% de la copa cubierta por lianas, árbol suprimido-juvenil, CPI= cat. 3. a) durante un período de una sequía inusual; 14 de junio de 2012; DSA máximo diario= 1.17 kPa; RG diaria= 12.1 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este individuo. b) 3 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.31 kPa; RG diaria= 16.9 MJ m<sup>2</sup>. c) 11 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 2.70 kPa; RG diaria= 26.9 MJ m<sup>2</sup>. d) 17 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 2.78 kPa; RG diaria= 26.9 MJ m<sup>2</sup>. e) 21 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 26.5 MJ m<sup>2</sup>. f) 4 de febrero de 2013; DSA máximo diario= 2.92 kPa; RG diaria= 27.6 MJ m<sup>2</sup>.

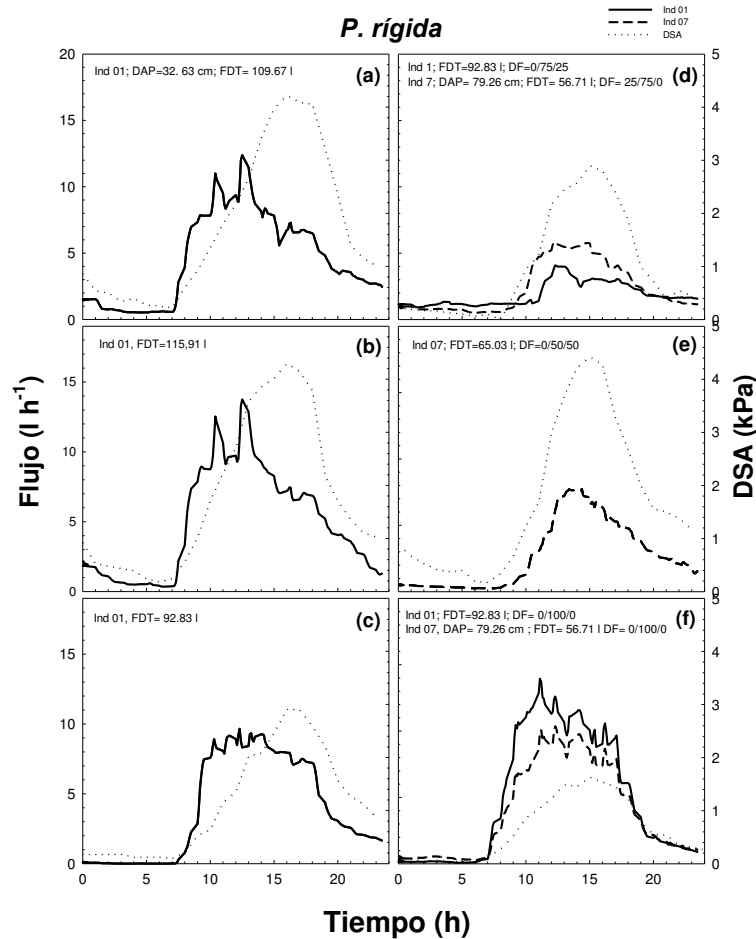




**Figura 9.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 2 individuos de *Cordia trichotoma*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF), siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en expansión, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes, en caso de no sumar 100% en total, indica el porcentaje de copa sin hojas. Especie decidua. Individuo 2 =26- 50 % de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, CPI= cat. 5. Individuo 13 = 0% de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, CPI= cat. 5. a) durante un periodo de una sequía inusual; 7 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.22 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este mes, en marzo de 2013; ind 2 y 13= 0/75/25. b) durante un periodo de una sequía inusual, día juliano 68; 8 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.30 kPa; RG diaria= 18.2 MJ m<sup>2</sup>. c) 15 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.91 kPa; RG diaria= 16.6 MJ m<sup>2</sup>. d) 15 de junio de 2012; DSA máximo diario= 1.28 kPa; RG diaria= 11.5 MJ m<sup>2</sup>. e) 3 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.31 kPa; RG diaria= 16.9 MJ m<sup>2</sup>. f) 21 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 26.5 MJ m<sup>2</sup>.



**Figura 10.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 2 individuos de *Lonchocarpus muehlbergianus*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF), siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en expansión, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes, en caso de no sumar 100% en total, indica el porcentaje de copa sin hojas. Especie Brevidecidua. Individuo 1= 0% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 3; Individuo 2 = 0% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 5. Individuo 9= 0% de la copa cubierta por lianas, árbol dominante, CPI= cat. 4. a) durante un periodo de una sequía inusual; 7 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.22 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este mes, en marzo de 2013; ind 1 = 25/25/0; ind 2= 25/75/0 y ind 9= 50/50/0. b) durante un periodo de una sequía inusual; 8 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.30 kPa; RG diaria= 18.2 MJ m<sup>2</sup>. c) 15 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.91 kPa; RG diaria= 16.6 MJ m<sup>2</sup>. d) 12 de agosto de 2012; DSA máximo diario= 2.90 kPa; RG diaria= 15.7 MJ m<sup>2</sup>. Uno de los días de mayor DSA de invierno. e) 7 de septiembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 16.1 MJ m<sup>2</sup>. f) 3 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.31 kPa; RG diaria= 16.9 MJ m<sup>2</sup>.



**Figura 11.** Patrones de flujo de agua diarios en el tronco en 2 individuos de *Parapiptadenia rigida*. También se muestra, en línea punteada, el curso diario del déficit de saturación de aire (DSA) para el tiempo de medición. Se indica diámetro a la altura del pecho (DAP), el flujo diario total (FDT) y el desarrollo foliar (DF), siendo el primer número el porcentaje sobre el total de la copa de hojas en expansión, el 2do número el porcentaje de hojas maduras y el tercero el porcentaje de hojas senescentes, en caso de no sumar 100% en total, indica el porcentaje de copa sin hojas. Especie *Brevidecidua*. Individuo 1= 1-25% de la copa cubierta por lianas, árbol codominante, CPI= cat. 3; Individuo 7= 51-75 % de la copa cubierta por lianas, árbol emergente, CPI= cat. 5. a) durante un periodo de una sequía inusual; 7 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.22 kPa; RG diaria= 23.6 MJ m<sup>2</sup>. No hay datos de desarrollo foliar para este mes, en marzo de 2013 estos mismos individuos tenían un 25/75/0. b) durante un periodo de una sequía inusual, 8 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 4.30 kPa; RG diaria= 18.2 MJ m<sup>2</sup>. c) 15 de marzo de 2012; DSA máximo diario= 2.91 kPa; RG diaria= 16.6 MJ m<sup>2</sup>. d) 12 de agosto de 2012; DSA máximo diario= 2.90 kPa; RG diaria= 15.7 MJ m<sup>2</sup>. Uno de los días de mayor DSA de invierno. e) 7 de septiembre de 2012; DSA máximo diario= 4.43 kPa; RG diaria= 16.1 MJ m<sup>2</sup>. f) 10 de noviembre de 2012; DSA máximo diario= 1.63 kPa; RG diaria= 17.6 MJ m<sup>2</sup>.