

Ser o no ser tolerante a la sombra: economía de agua y carbono en especies arbóreas del Bosque Atlántico (Misiones, Argentina)

PAULA I. CAMPANELLO^{1,2,✉}, M. GENOVEVA GATTI^{1,2}, LIA MONTTI¹, MARIANA VILLAGRA¹ & GUILLERMO GOLDSTEIN¹

1. Laboratorio de Ecología Funcional, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. CONICET.

2. Instituto de Biología Subtropical, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones. CONICET. Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.

RESUMEN. La radiación solar es el factor más importante que limita el crecimiento de las plantas en los bosques tropicales y subtropicales húmedos. En función de esto, las especies de árboles se clasificaron históricamente en dos grupos funcionales sobre la base de sus requerimientos de germinación, establecimiento y crecimiento. Mientras que las especies más tolerantes a la sombra pueden germinar, crecer y establecerse en sitios con niveles bajos de radiación, las especies de sol necesitan niveles altos para su desarrollo. Sin embargo, dentro de los bosques existen variaciones espacio-temporales en la disponibilidad de luz y la mayoría de las especies tienen comportamientos ecofisiológicos intermedios entre las dos categorías extremas. En este trabajo analizamos adaptaciones relacionadas con la economía de agua y carbono (tales como la densidad de la madera, la eficiencia en el transporte de agua y la capacidad fotosintética) de especies arbóreas del Bosque Atlántico, bajo la hipótesis de que las presiones selectivas han moldeado características especie-específicas que les permiten optimizar la captura de la radiación solar y coordinarla con el transporte de agua hasta las hojas. Presentamos evidencia que indica que la densidad de la madera es una característica que permite predecir el comportamiento de las especies arbóreas, en relación a las tasas de crecimiento y características relacionadas con el transporte y regulación del uso del agua. Las especies menos tolerantes a la sombra tienen densidad de madera baja y una eficiencia alta en el transporte de agua. En ambientes con alta radiación y demanda evaporativa, las plantas que tienen una baja densidad de madera y una eficiencia alta en el transporte de agua desde el suelo hasta las hojas pueden mantener niveles altos de potencial hídrico foliares (menores déficits hídricos), una mayor conductancia estomática y, consecuentemente, una mayor tasa de asimilación de carbono y crecimiento. Los cambios drásticos en la radiación solar por la apertura de un claro pueden imponer también cambios muy grandes en las condiciones de crecimiento de las plantas. El desarrollo de los individuos en las nuevas condiciones depende de su plasticidad fenotípica, la cual puede variar ampliamente entre las distintas especies. Los individuos juveniles de especies menos tolerantes a la sombra pueden responder rápidamente a los cambios en los niveles de radiación aclimatando su fisiología y morfología para mantener tasas de crecimiento mayores que las de especies más tolerantes.

[Palabras clave: arquitectura hidráulica, densidad de madera, eficiencia en el transporte de agua, tasa de asimilación de carbono, tasa de crecimiento]

✉ Instituto de Biología Subtropical, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones. CONICET. Andresito 21, Puerto Iguazú, (3370) Misiones, Argentina.
pcampanello@yahoo.com

Recibido: 2 de agosto de 2010; Fin de arbitraje: 6 de enero de 2011; Revisión recibida: 16 de febrero de 2011; Aceptado: 25 de mayo de 2011

ABSTRACT. To be or not to be shade tolerant: water and carbon economy in tree species of the Atlantic Forest (Misiones, Argentina): In tropical and subtropical moist forests the most important factor limiting plant growth is solar radiation. On this basis, tree species had traditionally been classified into two functional groups based on their requirements for germination, establishment and growth. While shade-tolerant species germinate, grow and establish in places with low solar radiation, intolerant species require high irradiances for development. However, spatio-temporal variations in solar radiation exist within forests and most species show intermediate characteristics between the two extreme categories, forming a continuous gradient of ecophysiological responses. In this work we analyze the adaptations related to water and carbon economy (e.g., wood density, water transport efficiency and photosynthetic capacity) of Atlantic Forest tree species with the assumptions that evolutionary pressures have selected species-specific characteristics which enable them to optimize and coordinate the capture of solar radiation with the water transport to the leaves. We show that wood density is a trait that can be used to predict the behavior of tree species in relation to growth rates and properties related to transport efficiency and water use. Less shade-tolerant species have low wood density and high efficiency in water transport from soil to leaves. In environments with high solar radiation and evaporative demand, plants that have a low wood density and high water transport efficiency from the soil to the leaves can maintain high levels of leaf water potential (and experience less water deficit), increased stomatal conductance and, consequently, a higher rate of assimilation and growth. Drastic changes in solar radiation produced by a gap opening in the forest can also impose drastic environmental changes for plant growth. The development of the individuals in the new conditions depends on its phenotypic plasticity, which can vary widely among different species. Saplings of less tolerant species can respond quickly to changes in solar radiation acclimating their physiology and morphology resulting in higher growth rates than saplings of tolerant species.

[Keywords: hydraulic architecture, wood density, water transport efficiency, carbon assimilation rate, growth rate]

INTRODUCCIÓN

Las especies de bosques tropicales se clasificaron históricamente en dos grandes grupos funcionales sobre la base de sus requerimientos de germinación y establecimiento (Denslow 1987; Swaine & Whitmore 1988; Whitmore 1989; Clark & Clark 1992). Según este paradigma, algunas especies necesitan niveles altos de radiación solar para su desarrollo y regeneran en claros, mientras que otras especies más tolerantes a la sombra germinan, crecen y se establecen en sitios con niveles de radiación muy bajos en el sotobosque. Sin embargo, este paradigma ha sido reconsiderado en los últimos años. Por un lado, la existencia de estos grupos diferenciados está sustentada en una dicotomía artificial que divide los micrositios dentro del bosque en claros y sotobosque cuando en realidad constituyen un "continuum" de condiciones microambientales (Wright et al. 2003). Por otra parte, la evidencia indica que la mayor parte de las especies de árboles de los bosques tropicales pueden sobrevivir

en condiciones de baja radiación (Welden et al. 1991). Ambos grupos funcionales representan, en realidad, los puntos extremos de un gradiente de comportamientos posibles conformados por la combinación especie-específica de características ecológicas y fisiológicas (Wright 2002; Wright et al. 2003). En la Figura 1 ilustramos este gradiente para 17 especies arbóreas del Bosque Atlántico semi-caducifolio (BAs), y utilizamos como característica fisiológica la capacidad fotosintética, expresada como la tasa de transporte de electrones a través del fotosistema II. Se observa que la tasa máxima de transporte de electrones de plantas creciendo con alta de radiación varía en forma gradual y que la delimitación de diferentes grupos, por lo tanto, resultaría arbitraria. Las especies pueden tener además diferencias en la capacidad de ajustar caracteres morfológicos y fisiológicos (i.e., capacidad de aclimatación o plasticidad fenotípica) en respuesta a cambios ambientales como, por ejemplo, el incremento en la radiación al producirse un claro en el bosque.

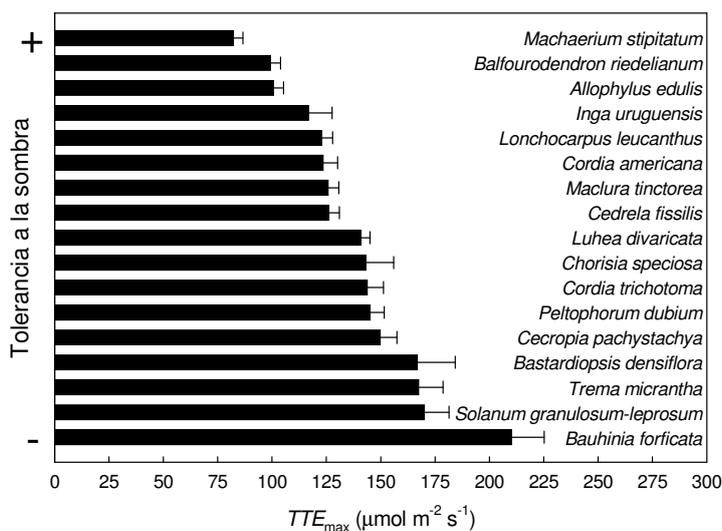


Figura 1. Tasa máxima de transporte de electrones (TTE_{max}) calculada a partir de curvas de luz realizadas en el campo en renovales de especies arbóreas ($n=4$ por especie) creciendo con 100% de radiación solar. Las barras de error corresponden a los errores estándar ajustados por la regresión de las curvas de luz (la metodología se basa en la fluorescencia de clorofila; ver Meinzer et al. 2008). Los r^2 de las regresiones fueron superiores a 0.90 para todas las especies.

Figure 1. Maximum electron transport rate (TTE_{max}) calculated from light curves obtained in the field in tree saplings ($n=4$ per species) growing at 100% irradiance. Error bars correspond to standard errors obtained from the regression (see Meinzer et al. 2008 for methodological details). The r^2 of the regressions were greater than 0.90 for all the species.

Una de las variables clave para comprender la fisiología y comportamiento ecológico de los árboles es la densidad de la madera ya que se relaciona funcionalmente con un gran número de características y procesos, con la ventaja de ser una variable continua. La densidad de la madera es una variable central para comprender propiedades de las especies relacionadas con sus historias de vida (e.g., la longitud del ciclo de vida, la capacidad reproductiva y las tasas de crecimiento) (Loehle & Namkoong 1987; Raikila et al. 2006).

A lo largo de este trabajo analizamos las adaptaciones y la capacidad de aclimatación de características morfológicas y fisiológicas en renovales (i.e., individuos juveniles de más de 60 cm de altura y menos de 5 cm de diámetro en la base del tallo) de especies de árboles del dosel superior del BAs a diferentes condiciones de radiación solar. Por un lado, nos referimos a las adaptaciones que reflejan características de las especies adquiridas a largo plazo como resultado de procesos

evolutivos. Por otro lado, analizamos también la capacidad de aclimatación de los individuos de diferentes especies, haciendo referencia a modificaciones que se producen en las plantas en el corto plazo (dentro del ciclo de vida de un individuo) como resultado de un cambio en las condiciones ambientales (e.g., la radiación). Tanto las adaptaciones como la plasticidad fenotípica están controladas genéticamente y por lo tanto son potencialmente importantes para la evolución de las especies (Nicotra et al. 2010).

Este trabajo se centra en la economía de agua y carbono de los árboles bajo el supuesto de que estos procesos operan de manera coordinada (Mencuccini 2003). Describimos aspectos relacionados con la densidad de la madera, el transporte de agua, y la capacidad fotosintética, e incluimos ejemplos de individuos jóvenes que creciendo bajo diferentes condiciones de radiación en un vivero. Utilizamos un enfoque de relaciones funcionales (cuantitativas) entre las características y mecanismos estudiados, el cual permite determinar

distintas combinaciones de características con valor adaptativo para crecer bajo diferentes situaciones ambientales. De esta forma se pueden identificar leyes y reglas de funcionamiento en vez de elaborar, cuando se intenta identificar grupos funcionales, una taxonomía artificial de los tipos de adaptaciones de las especies arbóreas. Para comenzar, describimos algunas características importantes del ecosistema al cual pertenecen las especies estudiadas, incluyendo aspectos históricos, climáticos, de estructura del bosque y microclima.

El Bosque Atlántico semi-caducifolio

Esta ecoregión se extiende por el sur de Brasil, noreste de Argentina (en la provincia de Misiones) y este de Paraguay. Originalmente, el BAs tenía una extensión de 500000 km². En la actualidad, gran parte de su cobertura ha desaparecido como consecuencia del avance de la actividad agrícola-ganadera, en particular en Brasil y Paraguay, quedando tan sólo 8% de ella y en forma muy fragmentada (Galindo-Leal & Gusmão Camara 2003). Estos fragmentos remanentes exhiben alteraciones en la estructura y funcionamiento del ecosistema como consecuencia de los efectos de borde y la reducción de las poblaciones de árboles por tala selectiva, particularmente de los estratos superiores (Tabarelli & Mantovani 2000; Campanello et al. 2009).

La precipitación media anual en los bosques de Misiones es de 2000 mm, con lluvias distribuidas de manera uniforme a lo largo del año. La temperatura media anual es de 21 °C, con medias mensuales de 25 °C en enero y 15 °C en julio. El número de días con heladas varía anualmente entre 0 y 12. La ocurrencia de heladas varía también espacialmente a una escala intermedia (1-5 km), dado que está influenciada por la topografía, y puede afectar la distribución de algunas especies como la palmera *Euterpe edulis* (Gatti et al. 2008).

Este bosque subtropical tiene tres estratos arbóreos, numerosas epífitas y lianas y un sotobosque dominado por bambúes de los

géneros *Chusquea* y *Merostachys* (Campanello et al. 2007; Montti et al. 2011). Entre el 25 y el 50% de las especies del dosel pierden las hojas durante el invierno (Leite & Klein 1990). El dosel superior está dominado por árboles de las familias Lauraceae y Fabaceae. Algunas especies comunes son: *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae), *Ocotea puberula* (Rich.) Ness (Lauraceae), *Myrocarpus frondosus* Fr. All. (Fabaceae), *Lonchocarpus leucanthus* Burkart (Fabaceae), *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. (Fabaceae), *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan (Fabaceae), *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae), *Bastardiopsis densiflora* (Hook. & Arn.) Hassler (Malvaceae), *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), *Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab Ex Stend y *Cordia americana* L. (Boraginaceae). Algunas especies comunes en el dosel inferior son: *Sorocea bonplandii* (Bailon) Burg., *Actinostemon concolor* (Spreng.) Muell. Arg., *Trichilia catigua* A. Juss. y *Trichilia elegans* A. Juss.

Condiciones micro-ambientales en el bosque

En bosques tropicales, la radiación es uno de los factores ambientales más importantes que determinan el crecimiento, supervivencia y reproducción de las plantas (Denslow & Hartshorn 1994; Fetcher et al. 1994; Chazdon et al. 1996). La cantidad de radiación que llega al sotobosque disminuye al atravesar el dosel y puede constituir tan sólo entre el 2 y el 4% del total que llega a la parte superior (Chazdon 1988; Clark et al. 1996). El coeficiente de extinción de la radiación varía con las características del bosque y, en particular, con las propiedades ópticas y la disposición de las hojas. En Misiones, la mayoría de los bosques han sido explotados comercialmente y los porcentajes de radiación que llegan al sotobosque son más elevados que en bosques tropicales maduros (Campanello et al. 2007).

La formación de claros en el bosque afecta sustancialmente la cantidad de radiación que llega al sotobosque. La caída natural de árboles es un fenómeno generalizado en bosques

tropicales (Sanford et al. 1986; Uhl et al. 1988), donde los claros pueden representar hasta el 10% del área total (Brokaw 1985; Sanford et al. 1986). A medida que las aperturas en el dosel son más grandes también aumentan la radiación y la duración y frecuencia de destellos de luz en el sotobosque. Los cambios en radiación se correlacionan con cambios en la temperatura, la humedad relativa y el contenido de agua del suelo. En consecuencia, el tamaño, la forma, y la orientación de los claros afectan el microclima y el balance de agua, no sólo en los claros sino también en las áreas que lo rodean (Van Dam 2001). En los bosques de Misiones, y también en bosques tropicales, la disponibilidad de agua para las plantas en los claros es mayor que en los sitios donde el dosel arbóreo está cerrado, debido a que la evapotranspiración es mayor donde hay una densidad alta de árboles y lianas (Cavelier & Vargas 2002; Campanello et al. 2007).

La formación de claros se considera un proceso fundamental para el mantenimiento de la diversidad de árboles en los bosques tropicales (ver por ejemplo los trabajos de Denslow 1980 y Whitmore 1990). Sin embargo, aunque la caída natural de árboles es la mayor fuente de variabilidad en la disponibilidad de luz en bosques intactos, su heterogeneidad espacial y temporal (i.e., la incertidumbre en cuanto al momento y lugar en el que se producen los claros) no permite la creación de nichos de regeneración (sensu Grubb 1977) predecibles para la mayoría de las especies de árboles (Wright 2002). Esto podría explicar por qué el 80% de las especies de árboles en bosques tropicales toleran bajos niveles de radiación (Welden et al. 1991). Las interacciones bióticas como la competencia, la dispersión, la granivoría, la herbivoría, los patógenos (Augspurger 1984a; Nepstad et al. 1991; Aide & Cavelier 1994; Barker et al. 1997; Chapman & Chapman 1999; Holl & Kappelle 1999; Hubbell et al. 1999; Harms et al. 2000), y también las abióticas, como el tipo de suelo y la microtopografía (Clark et al. 1999; Wright 2002), son factores importantes que determinan la diversidad y los patrones espaciales de distribución, establecimiento, crecimiento y supervivencia de árboles en bosques tropicales.

Densidad de la madera y eficiencia en el transporte de agua

Adaptaciones de las especies. Las especies con madera liviana crecen más rápido que las especies de árboles de madera dura debido en parte a su bajo costo de construcción (Enquist et al. 1999). En cambio, las especies con densidad de madera alta tienen una supervivencia mayor asociada a una más elevado seguridad biomecánica y resistencia al daño físico (Putz et al. 1983; Hacke et al. 2001; Augspurger & Kelly 1984). Además, la densidad de la madera medida tanto en árboles como en renovales se correlaciona con el grado de tolerancia a la sombra de las especies arbóreas (Augspurger 1984b; Kitajima 1994). Bajo el dosel, donde la radiación es muy baja, adquiere mayor importancia para la supervivencia de las plantas invertir en la construcción de un tallo duro y resistente al ataque de herbívoros y patógenos, o a la caída de ramas, que maximizar la tasa de crecimiento y la ganancia neta de carbono (Kitajima 1994).

Por otra parte, la densidad de madera es un determinante importante de la economía de agua de los árboles. En diferentes ecosistemas tropicales y subtropicales se encontraron relaciones funcionales negativas entre la densidad de la madera de árboles adultos y la capacidad de almacenamiento (capacitancia) y transporte de agua en troncos y ramas (ver, por ejemplo, Stratton et al. 2000; Scholz et al. 2007; Meinzer et al. 2008) y también con los valores mínimos del potencial hídrico foliar (Bucci et al. 2004), medida termodinámica que indica la disponibilidad de agua para el desarrollo de las actividades fisiológicas de los tejidos. Es decir que las especies con menor densidad de madera, al tener una capacitancia mayor, cuentan con una reserva de agua en sus tallos que les permite mantener un balance hídrico más favorable durante el día (i.e., potenciales hídricos foliares menos negativos).

En renovales del Bosque Atlántico semi-caducifolio creciendo en un vivero bajo condiciones controladas de 10 y 65% del total de la radiación a cielo abierto (más información sobre los tratamientos puede encontrarse en

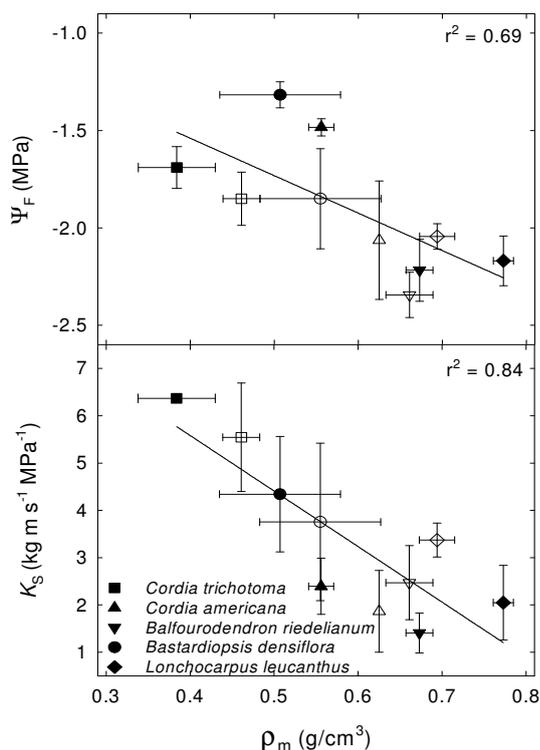


Figura 2. Relación entre el potencial hídrico de las hojas (Ψ_F) medido al mediodía con una cámara de presión ($n=5$) y la densidad de madera (ρ_m ; $n=3$) en el panel superior; y la eficiencia intrínseca en el transporte de agua (conductividad hidráulica específica, K_S , $n=3$) y la densidad de madera (panel inferior) para 5 especies creciendo bajo condiciones de 65 y 10% de radiación (símbolos claros y oscuros, respectivamente). Se ajustaron funciones lineales ($y=-1.9x-0.77$, $P<0.05$; $y=-11.7x+10.3$, $P<0.005$). Los símbolos indican valores medios \pm ES. Datos reproducidos de Campanello (2004).

Figure 2. Relationship between leaf water potential (Ψ_F) measured at midday with a pressure chamber ($n=5$) and wood density (ρ_m , $n=3$) in the upper panel, and between the intrinsic water transport efficiency (specific hydraulic conductivity, K_S , $n=3$) and wood density (bottom panel) for five species growing under 65 and 10% irradiances (light and dark symbols, respectively). Linear relationships fitted to the data are $y=-1.9x-0.77$ ($P<0.05$) and $y=-11.7x+10.3$ ($P<0.005$). Symbols indicate mean values \pm SE. The methods used in the measurements are described in detail in Campanello (2004).

Campanello et al. 2008) se observó una relación similar a la encontrada en árboles adultos entre densidad de la madera y potencial hídrico foliar medido al mediodía (Figura 2a). Las

especies con mayor densidad de madera (e.g., *Lonchocarpus leucanthus*, *Balfourodendron riedelianum*) tuvieron los potenciales hídricos foliares más negativos. Se observó también una buena correlación entre la densidad de la madera y la conductividad hidráulica específica de los tallos (K_S) (Figura 2b), la cual es una medida de la eficiencia intrínseca del xilema para transportar agua. La K_S depende de la anatomía del tejido (aumenta con el número de vasos, su diámetro individual y el grado de perforación de sus paredes terminales) y se calcula dividiendo la conductividad hidráulica de un segmento de tallo por el área de xilema activo o albura. Las especies con mayor densidad de madera presentaron una capacidad menor para transportar agua por área de xilema (una K_S menor). Estas especies también tuvieron un crecimiento más lento en el vivero (Campanello et al. 2008).

La eficiencia en el transporte de agua no sólo depende de las características intrínsecas del sistema vascular que determinan la resistencia al flujo de agua sino también de la superficie foliar que está funcionalmente relacionada a los tallos (Zimmerman 1978). Un sistema de transporte es eficiente cuando tiene troncos y tallos con baja resistencia hidráulica (muchos vasos grandes y paredes terminales completamente perforadas) y/o una superficie foliar relativamente pequeña ya que cuanto menor es el área foliar hay más agua disponible por unidad de superficie foliar. Por lo tanto, se utiliza la razón entre el área foliar y el área transversal de tejido xilemático activo (AF/AX) (i.e., la inversa del valor de Huber; Tyree & Ewers 1991) como un índice morfológico que refleja la relación que existe entre la demanda potencial de agua, representada por la superficie de tejido foliar, y la capacidad de transporte de agua de la planta, representada por el área de xilema (Goldstein et al. 2002). De esta forma, la eficiencia en el transporte de agua a las hojas o conductividad hidráulica foliar específica (K_L) se ve afectada por la asignación relativa de recursos a los tejidos conductores y fotosintéticos, y por la capacidad intrínseca de transporte de agua que tiene el tejido conductor (K_C). Las plantas que están adaptadas a ambientes con alta intensidad de radiación, donde el déficit de saturación del aire es alto, deberían tener un sistema de transporte

de agua eficiente que permita mantener tasas de transpiración (y de fotosíntesis) elevadas (Tyree & Ewers 1991). Por lo tanto, se esperaría que estas especies tuviesen también una baja densidad de madera.

Capacidad de aclimatación de las especies.

Las condiciones de luz durante el crecimiento pueden modificar la capacidad de las plantas de transportar agua a las hojas, principalmente a través de cambios en el área xilemática y/o cambios del área foliar; esto da como resultado variaciones de la razón AF/AX. Asimismo, tanto la intensidad de luz como la demanda evaporativa pueden inducir cambios en la eficiencia intrínseca del sistema de transporte de agua de algunas especies (K_s) (Bond & Kavanagh 1999; Campanello et al. 2008). Algunos estudios han demostrado que pueden existir diferencias en el suministro de agua a hojas de un mismo individuo expandidas al sol y a la sombra, y también entre individuos de la misma especie que crecen en ambientes con diferente disponibilidad de luz (Schultz & Matthews 1993; Shumway et al. 1993; Cochard et al. 1997; Maherali et al. 1997).

A partir de los estudios en vivero que realizamos con especies del Bosque Atlántico encontramos diferencias especie-específicas en la capacidad de transporte de agua bajo cuatro tratamientos de radiación (10%, 30%, 40% y 65%). Estos tratamientos simulaban diferentes condiciones encontradas dentro del bosque bajo el dosel (10% de luz) y en claros de diferentes tamaños (Campanello et al. 2008). Las dos especies de menor densidad de madera y mayores tasas de crecimiento (*Cedrela fissilis* y *Cordia americana*) se aclimataron a los diferentes tratamientos mediante cambios en K_t y K_s . Estas dos especies junto con *Cordia trichotoma* tuvieron además mayor capacidad de transporte de agua y tasas de crecimiento más altas que las otras dos especies estudiadas (*Lonchocarpus leucanthus* y *Balfourodendron riedelianum*), con mayor densidad de madera. *Lonchocarpus leucanthus* mostró valores intermedios en la tasa de crecimiento y una disminución en la relación AF/AX entre los tratamientos de 10 y 65% de radiación. Es decir que la aclimatación de la arquitectura hidráulica a los tratamientos generó en estas especies cambios en la capacidad de transporte

de agua y en la asignación de carbono entre los tejidos fotosintéticos y xilemáticos. Los cambios en la arquitectura hidráulica en respuesta al aumento de la radiación fueron mayores en las especies de rápido crecimiento (Campanello et al. 2008).

Vulnerabilidad a la cavitación

Adaptaciones de las especies. El agua es transportada en el tejido xilemático bajo condiciones de tensión (presiones negativas). Cuando dicha tensión excede un valor crítico, el agua pasa de un estado líquido metaestable al de vapor. Este cambio abrupto de fase (cavitación) en los vasos del xilema provoca la ruptura de la columna de agua, ya que dispara la generación de burbujas de aire (embolismos) en las puntuaciones que conectan los elementos de conducción en los vasos y traqueidas, anulando su capacidad de transportar agua (Hacke & Sperry 2001; Sperry et al. 2002). La vulnerabilidad a la cavitación, una medida inversa de la resistencia al déficit hídrico, difiere entre distintas especies (Maherali et al. 2004; Markesteijn et al. 2011), e incluso entre diferentes individuos o poblaciones de una misma especie dependiendo de las condiciones ambientales de crecimiento, como por ejemplo la disponibilidad de agua en el suelo (Alder et al. 1996).

Como la capacidad de almacenar agua en el xilema y la eficiencia en el transporte de agua (K_s) son características que se correlacionan negativamente con la densidad de la madera, y dado que las especies con mayor densidad de madera experimentan potenciales hídricos foliares más negativos (ver sección anterior), podría suponerse que son menos vulnerables a la formación de embolismos que las especies con baja densidad de madera (Gartner & Meinzer 2004). Sin embargo, los resultados provenientes de diferentes estudios son contradictorios. En muchos casos no se encontraron relaciones funcionales entre la eficiencia en el transporte de agua y la resistencia a la cavitación medida en pequeñas partes de ramas (Sperry et al. 1994; Tyree et al. 1994; Alder et al. 1996; Cochard et al. 1999; Pratt et al. 2007), incluyendo estudios de las especies de Misiones (Campanello 2004). En

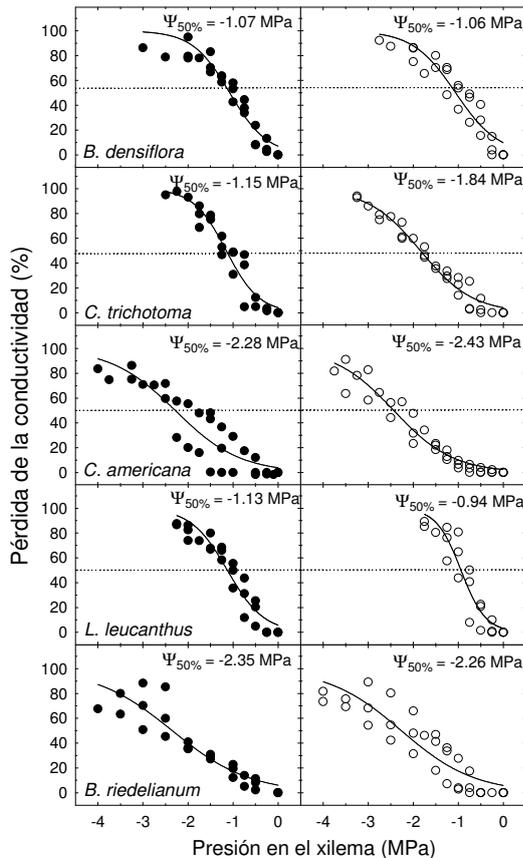


Figura 3. Curvas de vulnerabilidad a la cavitación en renovales de cinco especies de árboles que crecieron durante un año en dos condiciones de luz: 10 y 65% de la radiación total (símbolos oscuros y claros, respectivamente). Se utilizó el método de inyección de aire en 3 individuos por especie y tratamiento. Se indica en cada caso la presión necesaria en el xilema para alcanzar 50% de pérdida en la conductividad ($\Psi_{50\%}$). Datos reproducidos de Campanello (2004).

Figure 3. Curves of vulnerability to cavitation in seedlings of five tree species under 10 and 65% growth irradiances (light and dark symbols, respectively). The air injection method was used on three individuals per species and treatment. The pressure in the xylem necessary to reach a 50% loss of conductivity is indicated in each case ($\Psi_{50\%}$). The methods used in the measurements are described in detail in Campanello (2004).

cambio, en otros estudios sí se observó un compromiso entre eficiencia y seguridad del sistema de transporte (Domec & Gartner 2001; Hacke et al. 2006; Fichot et al. 2011). De acuerdo a Meinzer et al. 2010, el compromiso

entre la eficiencia en el transporte de agua y la seguridad hidráulica del sistema de transporte debería analizarse teniendo en cuenta las características hidráulicas al nivel de individuo, no sólo de cada una de sus partes por separado (e.g., hojas, tallos, raíces) ya que pueden existir mecanismos alternativos que contribuyan a la eficiencia y a la seguridad hidráulica (e.g., una alta capacitancia y la posibilidad de reparar vasos embolizados).

Dado que los vasos embolizados no conducen agua, la consecuencia fisiológica inmediata de la cavitación es la disminución de la conductividad hidráulica (Sperry et al. 1988). Una reducción del flujo de agua a las hojas induciría a su vez el cierre parcial de los estomas a través de una disminución en el potencial hídrico (Brodrribb et al. 2003) y, finalmente, la depresión de la tasa de fotosíntesis al reducir la difusión de CO_2 . La formación de embolismos limitaría así la fijación de carbono en sitios con alta intensidad de radiación y demanda evaporativa. Sin embargo, esto también podría resultar en un aumento en la eficiencia de uso del agua (la razón entre las tasas de asimilación y transpiración), por lo que la cavitación podría ser considerada también como parte de un sistema de señales internas para la regulación estomática y las pérdidas de agua por transpiración.

Capacidad de aclimatación de las especies.

Existe poca información sobre la capacidad de aclimatación de la vulnerabilidad a la cavitación en una misma especie en respuesta a diferentes condiciones de radiación durante el crecimiento, lo cual implicaría cambios anatómicos y fisiológicos en los individuos (Maseda & Fernández 2006). Estudios realizados en *Fagus sylvatica* mostraron que esta especie presenta plasticidad en cuanto a la susceptibilidad a la cavitación en diferentes condiciones de radiación (Cochard et al. 1999). En el caso de las especies del Bosque Atlántico, se determinaron las curvas de vulnerabilidad para cinco especies en los tratamientos de radiación de 10 y 65% (Figura 3) mediante el método de inyección de aire en los tallos (Cochard et al. 1992; Salleo et al. 1992). Sólo en el caso de *C. trichotoma* se observaron

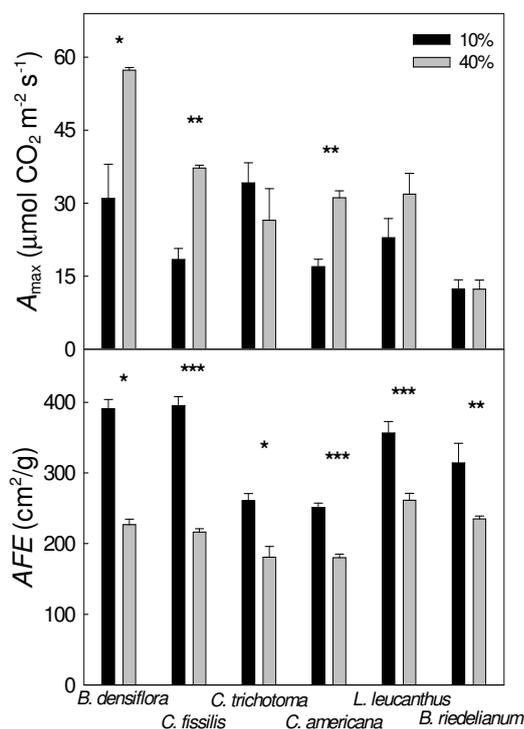


Figura 4. Tasa máxima de asimilación (A_{max} , $n=3$) en el panel superior y área foliar específica (AFE, $n=6$ a 10 dependiendo de la especie) en el panel inferior para renovales de 6 especies de árboles creciendo en condiciones de 10 y 45% de radiación (barras negras y grises, respectivamente). Las barras indican las medias + ES. Los valores de A_{max} se obtuvieron a partir de curvas de luz realizadas con un analizador de gases infrarrojos (Ciras I, PPSystems) que fueron analizadas con el programa Photosynt Assistant (Dundee Scientific). Se realizaron pruebas de t para probar la diferencia entre las condiciones de radiación para una misma especie (en el caso de A_{max} se compararon los valores y sus ES ajustados por una regresión exponencial asintótica). Los * indican diferencias significativas (* $P<0.05\%$, ** $P<0.01\%$, *** $P<0.005$).

Figure 4. Maximum assimilation rate (A_{max} , $n=3$) in the upper panel and specific leaf area (SLA, $n=6-10$ depending on species) in the bottom panel for seedlings of six tree species under 10 and 45% growth irradiances (black and gray bars, respectively). Bars indicate the mean + SE. Values of A_{max} were obtained from light curves with an infrared gas analyzer (CIRAS I, PPSystems) and with the Photosynt Assistant (Dundee Scientific) software. T tests were performed to assess for differences between growth irradiances for each species (in the case of A_{max} and SE values were compared). * indicates significant differences (* $P<0.05\%$, ** $P<0.01\%$, *** $P<0.005$).

diferencias en la vulnerabilidad entre los tratamientos, siendo menor la vulnerabilidad en el tratamiento de 65% de radiación ($t=4.97, 53 \text{ g.l.}, P<0.001$). Esto sugiere que la capacidad de aclimatación de la vulnerabilidad a diferentes niveles de radiación es comparativamente más baja que para otros atributos en las especies estudiadas.

Capacidad fotosintética y área foliar específica

Adaptaciones de las especies. Las plantas más tolerantes a la sombra tienen en general tasas de respiración y tasas máximas de asimilación (A_{max}) más bajas, y se saturan a bajos niveles de luz en comparación con las plantas no tolerantes (Bazzaz & Pickett 1980). La menor pérdida de carbono por respiración en comparación con especies no tolerantes a la sombra permite a las plantas disminuir los costos de mantenimiento y por consiguiente aumentar sus tasas de crecimiento bajo el dosel (Givnish 1988; Chazdon et al. 1996; Lusk & Reich 2000).

Las plantas adaptadas a bajos niveles de radiación tienen además características que les permiten aumentar la supervivencia bajo el dosel. Estas especies tienen tallos con mayores costos de construcción, lo cual se ve reflejado en una mayor densidad de madera (Kitajima 1994). En bosques húmedos tropicales las especies tolerantes a la sombra tienen también hojas más resistentes. 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. Las especies más tolerantes a la sombra tienen en general un AFE más baja debido, en parte, a que sus hojas poseen altas concentraciones de compuestos secundarios, y paredes celulares gruesas con un contenido elevado de fibras y de lignina (Reich et al. 1998), lo que confiere mayor dureza a las hojas y aumenta su resistencia a la herbivoría (Barone & Coley 2002). En bosques tropicales con estacionalidad en las precipitaciones muchas especies tolerantes son caducifolias. Para esas especies tener hojas resistentes que implican un costo de construcción alto no sería la mejor estrategia. En bosques caducifolios las

especies más tolerantes deberían tener hojas que les permitan aumentar la captación de energía y aumentar la eficiencia en el uso del agua (Poorter 2009).

En general, las plantas tolerantes a la sombra tienen una mayor asignación de recursos a las raíces, tejidos de almacenamiento y defensas contra herbívoros que las plantas intolerantes. La asignación de recursos a características que confieren resistencia en las especies tolerantes contribuye a que tengan tasas de crecimiento bajas en comparación a especies no tolerantes (i.e., menos recursos invertidos en crecimiento), incluso cuando crecen en ambientes con niveles altos de radiación solar (Kitajima 1994). 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, y por lo tanto una especie que tiene densidad de madera alta no necesariamente tiene hojas más resistentes (Baraloto et al. 2010).

En la Figura 4, las especies del BAs estudiadas están ordenadas de mayor a menor tasa de crecimiento. Las especies *C. fissilis*, *C. trichotoma* y *B. densiflora*, que se desarrollan muy bien en sitios con niveles altos de radiación, tuvieron tasas de crecimiento y de asimilación altas (Figura 4a), mientras que *L. leucanthus* y *B. riedelianum* son especies que toleran condiciones de radiación solar baja (menos del 5%), y tuvieron tasas de crecimiento y asimilación máxima más bajas. Una gran proporción de especies del BAs pierden las hojas durante el invierno o por períodos breves, entre ellas *C. fissilis*, *C. trichotoma* y *B. riedelianum*, mientras que *B. densiflora*, *C. americana* y *L. leucanthus* son perennes. En las plantas creciendo en condiciones controladas de radiación en vivero el AFE se comportó de forma inversa a lo observado en bosques tropicales húmedos y de forma

similar a lo que ocurre en bosques secos, ya que las especies más tolerantes (*L. leucanthus* y *B. riedelianum*) tuvieron mayor AFE que las especies intolerantes en el tratamiento de 40% de radiación (Figura 4b).

Capacidad de aclimatación de las especies.

Las plantas más tolerantes a la sombra tienen una menor capacidad de aclimatación de su capacidad fotosintética que las especies intolerantes (Bazzaz & Pickett 1980). Las especies del BAs estudiadas con mayor tasa de crecimiento y menor densidad de madera presentaron una diferencia mayor entre las A_{max} estimadas en cada tratamiento de radiación, lo cual indica una mayor capacidad de ajustar esta característica a cambios en la disponibilidad de ese recurso (Figura 4a).

Las plantas bajo el dosel arbóreo incrementan la interceptación de luz al utilizar gran parte de los recursos obtenidos para la formación de hojas y al aumentar la superficie foliar construida por unidad de biomasa foliar (i.e., el AFE). Tal como se observa en la Figura 4b, las seis especies estudiadas se aclimataron a dos condiciones de radiación (10 y 40% de la radiación solar total) modificando de manera reversible el AFE. A altos niveles de radiación la fijación de carbono se incrementa con la formación de hojas gruesas (con menor AFE) que poseen varias capas de parénquima fotosintético, y las pérdidas de agua por transpiración se reducen al disminuir la relación área/volumen foliar (Givnish 1988). En ambientes con alta radiación solar, la tasa de crecimiento a escala de planta entera está limitada por la disponibilidad de agua y nutrientes. Por lo tanto, en esos ambientes existe la tendencia a invertir proporcionalmente una cantidad de recursos mayor en la construcción de raíces que en ambientes con bajos niveles de radiación (Reich et al. 1998; Montgomery & Chazdon 2002).

Coordinación en la economía de agua y carbono de las plantas

La difusión de CO₂ hacia los espacios intercelulares del mesófilo mientras los

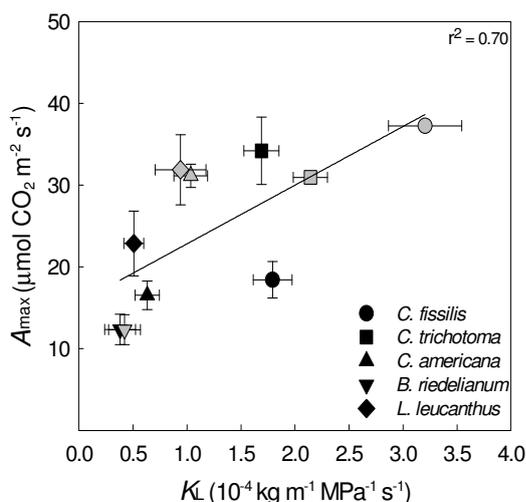


Figura 5. Relación entre la tasa máxima de asimilación (A_{max} , $n=3$) y la conductividad hidráulica foliar (K_L , $n=6$ a 10 dependiendo de la especie) para renovales de 5 especies de árboles creciendo bajo dos condiciones de radiación (45%: símbolos grises; 10%: símbolos negros). Los valores de A_{max} se calcularon a partir de curvas de luz y para cada individuo por separado con el programa Photosynt Assistant (Dundee Scientific). Se ajustó una función lineal ($y=15.64+7.17x$, $P<0.05$). Los valores indican medias \pm SE.

Figure 5. Relationship between the maximum assimilation rate (A_{max} , $n=3$) and leaf hydraulic conductivity (K_L , $n=6$ a 10 depending on species) for seedlings of 5 tree species under 45% and 10% growth irradiances (gray and black symbols, respectively). Values of A_{max} were calculated from light curves and for each individual separately with the Photosynt Assistant software (Dundee Scientific). A linear function was fitted to the data ($y=15.64 + 7.17 x$, $P<0.05$). The values indicate mean \pm SE.

estomas están abiertos genera inevitablemente la pérdida de agua por evaporación (difusión de vapor de agua desde el interior de la hoja hacia la atmósfera pasando por los poros estomáticos y la capa límite de la hoja). La conductancia estomática actúa como una resistencia variable en la interfase hoja-atmósfera, regulando parcialmente el flujo de agua a través de las plantas durante el día a la vez que permite la asimilación de CO₂ (Meinzer et al. 1995). Por ello, es esperable que exista una relación entre la eficiencia en el transporte de agua y la capacidad fotosintética de las plantas (Mencuccini 2003). En

concordancia con esta hipótesis, en las especies del BAs se observó una relación positiva entre la eficiencia de transporte de agua a las hojas y la capacidad fotosintética expresada como la tasa de asimilación máxima para plantas creciendo en vivero bajo 10 y 40% de radiación solar (Figura 5). En un extremo de la relación, una de las especies más tolerantes a la sombra (*B. riedelianum*) mostró muy baja capacidad de aclimatación para ambas características en los tratamientos de radiación. En el otro extremo, las especies menos tolerantes como *C. fissilis* tuvieron una mayor capacidad de aclimatación y coordinación entre características hidráulicas y fotosintéticas bajo diferentes condiciones de radiación, lo cual constituye una ventaja competitiva en el bosque cuando cambian rápidamente las condiciones ambientales por la apertura del dosel (Campanello et al. 2008).

En otras especies de plantas tropicales y subtropicales se ha observado también una buena correlación entre la tasa de fotosíntesis máxima (medida como la tasa máxima de transporte de electrones) y la capacidad de transporte de agua a las hojas (ver, por ejemplo, Brodribb & Feild 2000; Brodribb et al. 2002; Santiago et al. 2004; Jones et al. 2010). Katul et al. (2003) desarrollaron un modelo que relaciona la conductancia estomática, la fotosíntesis y las propiedades hidráulicas de las plantas, y provee una base teórica para explicar la coordinación entre la tasa de fotosíntesis y la eficiencia en el transporte de agua a las hojas.

CONCLUSIONES

Según nuestro modelo, las especies que requieren niveles altos de radiación para su desarrollo tienen una densidad de madera baja y una eficiencia alta en el transporte de agua, lo cual les permite mantener valores altos de potencial hídrico foliar, una mayor conductancia estomática y, en consecuencia, tasas mayores de asimilación de carbono y crecimiento, aumentando su competitividad en sitios con alta radiación y demanda evaporativa (Figura 6). Estas especies tienen, además, una plasticidad mayor en

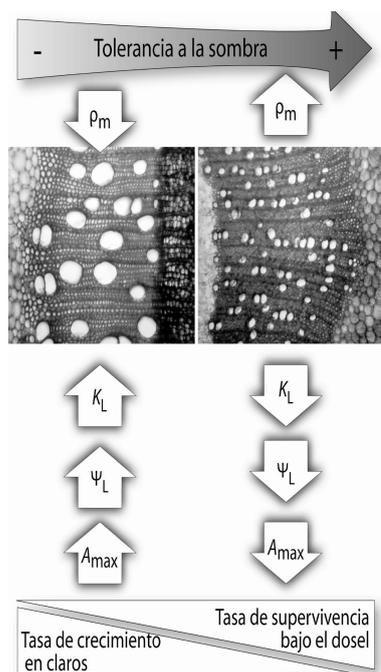


Figura 6. Modelo hipotético que relaciona la densidad de la madera y la tolerancia a la sombra de renovales de árboles con su tasa de supervivencia y crecimiento en claros y bajo el dosel (ver Kitajima 1994; Wright 2002), con características relacionadas con la economía de agua y carbono. Las secciones transversales de tejido xilemático fueron obtenidas a la misma escala y corresponden al xilema de renovales de dos de las especies estudiadas en este trabajo: *C. fissilis* (izq.) y *B. riedelianum* (der.). Las características mencionadas son: densidad de la madera (ρ_m), conductividad hidráulica foliar (K_L), potencial hídrico foliar (Ψ_L) y tasa máxima de asimilación (A_{max}).

Figure 6. Hypothetical model relating shade tolerance of tree seedlings with their survival rate and growth in gaps and in the understory (see Kitajima 1994, Wright 2002), with features related to water and carbon economy. Cross-sectional areas of xylem tissue were taken at the same scale and correspond to the xylem of *C. fissilis* (left) and *B. riedelianum* (right) saplings. Features are: wood density (ρ_m), leaf hydraulic conductivity (K_L), leaf water potential (Ψ_L) and maximum rate of assimilation (A_{max}).

los atributos estudiados; esto les permite responder de forma rápida aclimatando su fisiología y morfología cuando se producen cambios en la disponibilidad de luz dentro del bosque, y obtener de esta forma tasas de

crecimiento mayores que las de los renovales de especies más tolerantes. En el otro extremo del gradiente de tolerancia a la sombra, las especies más tolerantes tienen una mayor densidad de madera, menor eficiencia de transporte de agua, menor tasa de asimilación y plasticidad para estas características. Sus tasas de crecimiento también son menores, sin embargo tienen una mayor supervivencia bajo el dosel arbóreo y sufren menos herbivoría por insectos. La mayor parte de las especies no se ubican en los extremos del gradiente y tienen características intermedias en todas sus variables.

La densidad de la madera es un buen indicador de características de la arquitectura hidráulica y de las relaciones hídricas, tales como la resistencia hidráulica específica, la resistencia aparente al flujo de agua entre el suelo y las hojas y los potenciales hídricos foliares mínimos, y en última instancia la tasa de asimilación de carbono para una gran variedad de especies leñosas. La densidad de la madera es una característica fácil de medir que se relaciona también con el consumo de agua de los árboles, sus tasas de crecimiento y el grado de tolerancia a la sombra de las especies.

Dado que la radiación solar constituye el principal recurso limitante para el desarrollo de las plantas en bosques tropicales húmedos, no sorprende que históricamente se haya tratado de clasificar a las especies de árboles de acuerdo a sus adaptaciones a diferentes niveles de radiación. En este trabajo se analizaron adaptaciones de las especies de árboles del BA relacionadas con la economía de agua y carbono mediante un enfoque de relaciones funcionales, que permite identificar un gradiente de comportamientos ecofisiológicos. Ese gradiente está representado en sus extremos por especies heliófitas y tolerantes a la sombra. En cada extremo del gradiente de comportamientos se describieron las combinaciones de características relacionadas con la economía de agua y carbono que habrían sido seleccionadas evolutivamente de forma de priorizar: a) el crecimiento cuando la radiación no es limitante y la capacidad de responder a la oportunidad representada por

la apertura de un claro, o b) la supervivencia en situaciones de estrés bajo el dosel. Los cambios drásticos en la disponibilidad de radiación por la apertura de un claro imponen también modificaciones en las condiciones de crecimiento de la plantas, y el desarrollo de los individuos en las nuevas condiciones depende de su plasticidad fenotípica, que varía entre las distintas especies y para diferentes características ecofisiológicas. La plasticidad fenotípica para una determinada característica tendría también una base genética y podría estar determinada por la magnitud de la heterogeneidad que experimentan las plantas en su hábitat, la historia de vida de la especie, y la naturaleza de la característica bajo consideración.

AGRADECIMIENTOS

Los estudios realizados fueron financiados por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (FONCyT). Agradecemos la colaboración de la empresa DKM SA y de D. Alegranza por ayudarnos con los estudios en vivero, a la empresa Alto Paraná SA por permitirnos acceder a sus propiedades para realizar los estudios de campo, y a la Administración de Parques Nacionales (Delegación Técnica y CIES). Agradecemos también los comentarios de dos revisores anónimos y de Roberto Fernández en versiones previas de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- AIDE, TM & J CAVELIER. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restor. Ecol.* 2:219-229.
- ALDER, NN; MT SPERRY & WT POCKMAN. 1996. Root and stem xylem embolism, stomatal conductance and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia* 105:293-301.
- AUGSPURGER, CK & CK KELLY. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61:211-217.
- AUGSPURGER, CK. 1984a. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- AUGSPURGER, CK. 1984b. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *J. Ecol.* 72:777-795.
- BARALOTO, C; CET PAINE; L POORTER; J BEAUCHENE; D BONAL; ET AL. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecol. Lett.* 13:1338-1347.
- BARKER, MG; MC PRESS & ND BROWN. 1997. Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in three tropical rain forest light environments: a basis for niche partitioning? *Oecologia* 112:453-463.
- BARONE, KA & PD COLEY. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. Pp. 692 en: Guariguata, MR & GH Kattan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- BAZZAZ, FA & STA PICKETT. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:287-310.
- BOND, BJ & KL KAVANAGH. 1999. Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiol.* 19:503-510.
- BRODRIBB, TJ & TS FEILD. 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rain forests. *Plant Cell Environ.* 23:1381-1388.
- BRODRIBB, TJ; NM HOLBROOK & MV GUTIÉRREZ. 2002. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell Environ.* 25:1435-1444.
- BRODRIBB, TJ; NM HOLBROOK; EJ EDWARDS & MV GUTIÉRREZ. 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, cell and Environment* 26:443-450.
- BROKAW, NVL. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- BUCCI, SJ; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; FG SCHOLZ; AC FRANCO; ET AL. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiol.* 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, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- CAMPANELLO, PI; L MONTTI; P MACDONAGH & G GOLDSTEIN. 2009. Reduced-Impact Logging and Post-Harvest Management in the Atlantic Forest of Argentina: Alternative approaches to enhance regeneration and growth of canopy trees. Pp.

- 39-59 en: Grossberg, SP (ed.). *Forest Management*. Nova Science Publishers, New York.
- CAMPANELLO, PI; MG GATTI & G GOLDSTEIN. 2008. Coordination between water-transport efficiency and photosynthetic capacity in canopy tree species at different growth irradiances. *Tree Physiol.* **28**:85-94.
- CAMPANELLO, PI; MG GATTI; A ARES; L MONTTI & G GOLDSTEIN. 2007. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *For. Ecol. Manage.* **252**:108-117.
- CAVELIER, J & G VARGAS. 2002. Procesos hidrológicos. Pp. 692 en: Guariguata, MR & GH Kattan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- CHAPMAN, CA & LJ CHAPMAN. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conserv. Biol.* **13**:1301-1311.
- CHAVE, J; D COOMES; S JANSEN; SL LEWIS; NG SWENSON; ET AL. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* **12**:351-366.
- CHAZDON, RL. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv. Ecol. Res.* **18**:1-63.
- CHAZDON, RL; RW PEARCY; DW LEE & N FETCHER. 1996. Photosynthetic responses to contrasting light environments. En: Mulkey, S; RL Chazdon & AP Smith (eds.). *Tropical Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, USA.
- CLARK, DA & DB CLARK. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecol. Monogr.* **62**:315-344.
- CLARK, DB; DA CLARK; PM RICH; S WEISS & SF OBERBAUER. 1996. Landscape scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Can. J. For. Res.* **26**:747-757.
- COCHARD, H; M PEIFFER; K LEGALL & A GRANIER. 1997. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior*: impacts on water relations. *J. Exp. Bot.* **308**:655-663.
- 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 Environ.* **22**:101-108.
- COCHARD, H; P CRUIZIAT & MT TYREE. 1992. Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiol.* **100**:205-209.
- DENSLLOW, JS & GS HARTSHORN. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. Pp. 120-127 en: McDade, LA (ed.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago. USA.
- DENSLLOW, JS. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* **18**:431-451.
- DOMEC, JC & BL GARTNER. 2001. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees* **15**: 204-214.
- ENQUIST, BJ; GB WEST & JH BROWN. 1999. Quarter-power allometric scaling in vascular plants: functional basis and ecological consequences. Pp. 167-199 en: Brown, JH & GB West (eds.). *Scaling in Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- FETCHER, N; SF OBERBAUER & RL CHAZDON. 1994. Physiological ecology of plants. Pp 25-55 en: McDade, L; KS Bawa; H Hespénheide; G Hartshorn (eds.). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. University of Chicago Press, Chicago. USA.
- FICHOT, R; S CHAMAILLARD; C DEPARDIEU; D LE THIEC; H COCHARD; ET AL. 2011. Hydraulic efficiency and coordination with xylem resistance to cavitation, leaf function, and growth performance among eight unrelated *Populus deltoides* *Populus nigra* hybrids. *J. Exp. Bot.* **62**:2093-2106.
- GALINDO-LEAL, C & I GUSMÃO CÂMARA. 2003. Atlantic Forest Hotspot Status: An Overview. Pp. 3-11 en: Galindo-Leal, C & I Gusmão Câmara (eds.). *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats and outlook* (1st edition). Island Press, Washington, USA.
- GARTNER, BL & FC. MEINZER. 2004. Structure-function relationships in sapwood water transport and storage. In: Zwieniecki, M & NM Holbrook (eds.). *Long distance transport systems in plants: Integration and Coordination in Trees*. Academic Press, San Diego. USA.
- GATTI, MG; P CAMPANELLO & G GOLDSTEIN. 2008. Frost resistance in the tropical palm *Euterpe edulis* and its pattern of distribution in the Atlantic Forest of Argentina. *For. Ecol. Manage.* **256**:633-640.
- GIVNISH, TJ. 1988. Adaptation to sun and shade, a whole plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* **15**:63-92.
- GOLDSTEIN, G; FC MEINZER & JL ANDRADE. 2002. El flujo de agua en los árboles del dosel. Pp. 692 en: Guariguata, MR & GH Kattan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- GRUBB, PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* **52**:107-145.
- HACKE, UG; JS SPERRY; JK WHEELER & L CASTRO. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol.* **26**:689-701.
- HACKE, UW & JS SPERRY. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **4**(2): 97-115.

- HACKE, UW; JS SPERRY; WT POCKMAN, SD DAVIS & K McCULLOH. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**:457-461.
- HARMS, KE; SJ WRIGHT; O CALDERÓN; A HERNÁNDEZ & EA HERRE. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**:493-495.
- HOLL, KD & MKAPPELLE. 1999. Tropical forest recovery and restoration. *Trends Ecol. Evol.* **14**:378-379.
- HUBBELL, SP; RB FOSTER; ST O'BRIEN; KE HARMS; R CONDIT; ET AL. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* **283**:554-557.
- JONES, TJ; CD LUTON; LS SANTIAGO & G GOLDSTEIN. 2010. Hydraulic constraints on photosynthesis in subtropical evergreen broad leaf forest and pine woodland trees of the Florida Everglades. *Trees* **24**:471-478.
- KATUL, G; R LEUNING & R OREN. 2003. Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model. *Plant Cell Environ.* **26**:339-350.
- KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* **98**:419-428.
- Leite, PF & RM Klein. 1990. Geografia do Brasil-Região Sul. Rio de Janeiro. Pp. 113-150. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE. Brasil
- LOEHLE, C & G NAMKOONG. 1987. Constraints on Tree Breeding: Growth Tradeoffs, Growth Strategies, and Defensive Investments. *Forest Sci.* **33**:1089-1097.
- LUSK, CH & PB REICH. 2000. Relationships of leaf dark respiration with light environment and tissue nitrogen content in juveniles of 11 cold-temperate tree species. *Oecologia* **123**:318-329.
- MAHERALI, H; EH DELUCIA & TW SIPE. 1997. Hydraulic adjustment of maple saplings to canopy gap formation. *Oecologia* **112**:472-480.
- MAHERALI, H; WT POCKMAN & RB JACKSON. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* **85**:2184-2199
- MARKESTEIJN, L; L POORTER; P HORA; L SACK & F BONGERS. 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant Cell Environ.* **34**:137-148.
- MASEDA, PH & RJ FERNÁNDEZ. 2006. Stay wet or else: Three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *J. Exp. Bot.* **57**:3963-3977.
- MEINZER, FC; G GOLDSTEIN; P JACKSON; NM HOLBROOK; MV GUTIÉRREZ; ET AL. 1995. Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic conductance properties. *Oecologia* **101**:514-522.
- MEINZER, FC; KA McCULLOH; B LACHENBRUCH; DR WOODRUFF & DM JOHNSON. 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
- MEINZER, FC; PI CAMPANELLO; JC DOMEQ; MG GATTI; G GOLDSTEIN; ET AL. 2008. Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. *Tree Physiol.* **28**:1609-1617.
- MEUCUCCINI, M. 2003. The ecological significance of long distance water transport: short term regulation, long term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant Cell Environ.* **26**:163-182.
- MONTGOMERY, RA & RL CHAZDON. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* **131**:165-174.
- MONTTI, L; PI CAMPANELLO & G GOLDSTEIN. 2011. Flowering, die-back and recovery of a semelparous woody bamboo in the Atlantic Forest. *Acta Oecol.* **37**:361-368.
- POORTER, L. 2009. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytol.* **181**:890-900.
- PRATT, RB; AL JACOBSEN; FW EWERS & SD DAVIS. 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, FE; PD COLEY; K LU; A MONTALVO & A ALELLO. 1983. Snapping and uprooting of trees: structural determinants and ecological characteristics. *Can. J. Forest Res.* **13**:1011-102.
- RAISKILA, S; P SARANPÄÄ; K FAGERSTEDT; T LAAKSO; M LÖJJA; ET AL. 2006. Growth rate and wood properties of Norway Spruce cutting clones on different sites. *Silva Fennica* **40**:247-256.
- REICH, PB; MG TJOELKER; MB WALTERS; DW VANDERKLEIN & C BUSCHENA. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct. Ecol.* **12**:327-338.
- SALLEO, S; TM HINCKLEY; SB KIKUTA; MA LOGULLO; MA WEILOGNY; ET AL. 1992. A method for inducing xylem emboli: in situ experiments with a field grown tree. *Plant Cell Environ.* **15**:491-497.
- SANFORD, RL; HE BRAKER & GS HARTSHORN. 1986. Canopy openings in a primary neotropical lowland forest. *J. Trop. Ecol.* **2**:227-282.

- SANTIAGO, LS; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; JB FISHER; K MACHADO; ET AL. 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* **140**:543-550.
- SCHNITZER, SA & WP CARSON. 2000. Have we forgotten the forest because of the trees? *Trends Ecol. Evol.* **15**:375-376.
- SCHOLZ, FG; SJ BUCCI; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; AC FRANCO; ET AL. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in neo-tropical savanna trees. *Plant Cell Environ.* **30**:236-248.
- SCHULTZ, HR & MA MATTHEWS. 1993. Xylem development and hydraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine *Vitis vinifera* L.: evidence that low light uncouples water transport capacity from leaf area. *Planta* **190**:393-406.
- SHUMWAY, DL; KC STEINER & TE KOLB. 1993. Variation in seedling hydraulic architecture as a function of species and environment. *Tree Physiol.* **12**:41-54.
- SPERRY, JS; JR DONNELLY & MT TYREE. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Environ.* **11**:35-40.
- SPERRY, JS; KL NICHOLS; JEM SULLIVAN & SE EASTLACK. 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* **75**:1736-1752.
- SPERRY, JS; UG HACKE; R OREN & JP COMSTOCK. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant Cell Environ.* **25**:251-263.
- STRATTON, L; G GOLDSTEIN & FC MEINZER. 2000. Stem water storage and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant Cell Environ.* **23**:99-106.
- SWAINE, MD & TC WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**:81-86.
- TABARELLI, M & W MANTOVANI. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecol.* **148**:149-155.
- TYREE, MT & FW EWERS. 1991. Tansley review No. 34 The Hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* **119**:345-360.
- TYREE, MT; SD DAVIS & H COCHARD. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *Int. Assoc. Wood Anat. J.* **15**:335-360.
- UHL, C; K CLARK; N DEZZEO & P MAQUINO. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* **69**:751-763.
- VAN DAM, O. 2001. *Forest filled with gaps. The effect of gap size on microclimate, water and nutrient cycling. A study in Guyana.* Ph.D. Thesis, Utrecht University, Netherlands.
- WELDEN, CW; SW HEWETT; SP HUBELL & RB FOSTER. 1991. Sapling survival, growth and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* **72**:35-50.
- WHITMORE, TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**:536-538.
- WRIGHT, SJ. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**:1-14.
- WRIGHT, SJ; HC MULLER-LANDAU; R CONDIT & SP HUBELL. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* **84**:3174-3185.