



FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Variables anatómicas del xilema y su relación funcional con las propiedades hidráulicas y biomecánicas en árboles del Bosque Atlántico semicaducifolio

Sánchez, Diego Germán

Año 2022

Trabajo Final en la modalidad investigación para acceder al Título de Grado de la Carrera de Ingeniería Forestal.

Directora: Rodríguez, Sabrina Andrea

Co-director: Barotto, Antonio José

1 **RESUMEN**

2 El Bosque Atlántico semicaducifolio (BAs), está siendo sometido a escenarios de
3 sequías más frecuentes y pronunciadas, y vientos más intensos. En ese contexto de
4 cambio climático, es importante estudiar e intentar predecir el comportamiento hidráulico
5 y biomecánico de las especies arbóreas componentes de este ecosistema, a través de
6 algunas de sus características anatómicas. Para ello, se analizaron las relaciones
7 funcionales de los vasos del xilema (es decir, si impactan en la supervivencia,
8 crecimiento y desarrollo de los individuos) de ramas terminales de nueve especies
9 arbóreas nativas del BAs mediante su diámetro promedio (DV), frecuencia (FV) y el
10 cociente entre esas dos variables (Índice de Vulnerabilidad = IV) con la eficiencia, a
11 través de la conductividad hidráulica específica (Ks); con la seguridad, a través de P_{12} ,
12 P_{50} , P_{88} (potenciales a los cuales se pierde el 12, 50 y 88% de Ks) y la pendiente de
13 pérdida de Ks (A); con la resistencia biomecánica, a través del módulo de ruptura (MOR),
14 el módulo de elasticidad (MOE), la dureza Janka (DJ) y la resistencia a impactos
15 instantáneos (RT); y con las densidades básicas de ramas (DMr) y de tallo principal
16 (DMt). Se encontró que la resistencia biomecánica y las densidades decrecen al
17 aumentar DV promedio, y aumentan cuando FV se incrementa. La seguridad hidráulica
18 aumenta cuando FV decrece, y disminuye cuando DV y el índice de vulnerabilidad
19 aumentan. No se encontró una relación significativa entre la eficiencia hidráulica y las
20 variables anatómicas. Se concluye que los vasos del xilema de las especies del BAs
21 estudiadas son rasgos funcionales porque afectan la aptitud de la planta modificando la
22 resistencia hidráulica (seguridad) y biomecánica, pudiendo impactar en la supervivencia
23 de los individuos.

24

25	ÍNDICE DE CONTENIDOS	
26	INTRODUCCIÓN	4
27	Objetivo general	9
28	Objetivos particulares	9
29	Hipótesis (H) y predicciones asociadas (P)	9
30	MATERIALES Y MÉTODOS	10
31	Sitio de estudio y especies	10
32	Descripción microscópica vascular de las especies estudiadas	12
33	Variables anatómicas medidas y analizadas	13
34	Propiedades hidráulicas y biomecánicas relacionadas con las variables	
35	anatómicas.....	14
36	Densidad de la madera de tallo principal y ramas.....	16
37	Eficiencia y seguridad hidráulica.....	16
38	Propiedades biomecánicas	17
39	Análisis de datos	18
40	RESULTADOS	18
41	Diámetro y frecuencia de vasos	¡Error! Marcador no definido.
42	Densidad de la madera de tallo principal y ramas	19
43	Eficiencia y seguridad hidráulica	19
44	Propiedades biomecánicas	19
45	DISCUSIÓN.....	23
46	Diámetro y frecuencia de vasos	23
47	Anatomía y densidad de madera.....	23
48	Anatomía y eficiencia hidráulica	24
49	Anatomía y seguridad hidráulica	25
50	Anatomía y resistencia biomecánica	27
51	CONCLUSIÓN.....	29
52	BIBLIOGRAFÍA.....	31
53		
54		

55 **INTRODUCCIÓN**

56 La extrema complejidad de los ecosistemas ha ocasionado que a lo largo del
57 tiempo se desarrollen una multiplicidad de enfoques para intentar explicar su dinámica
58 y sus funciones (Calow 1987; de Paula, 2013). Varios de ellos abordan a los
59 ecosistemas de una forma descriptiva, taxonómica y estructural. Sin embargo, resultan
60 incompletos debido a que no adoptan una visión global y funcional acerca del
61 ensamblaje y dinámica de efectos y respuestas de la comunidad, ni tienen en cuenta a
62 los procesos biofísicos (Calow 1987). Por tal razón, surgió un enfoque complementario
63 con la finalidad de abordar esas limitaciones: la ecología funcional. Para esta disciplina,
64 una forma de estudiar el comportamiento de las especies es evaluando sus rasgos
65 funcionales. Éstos son características morfológicas, fenológicas, fisiológicas o de
66 comportamiento, cuantificadas a nivel individual, y cuyos valores o propiedades influyen
67 en la capacidad de respuesta de los organismos ante cambios ambientales, produciendo
68 impactos a nivel comunitario, debido a su influencia en los procesos y servicios
69 ecosistémicos como, por ejemplo, la transferencia de materia y energía (Nock et al.,
70 2016; Violle et al., 2007). Si una característica de la especie no influye en su aptitud y
71 desempeño, entonces no es un rasgo funcional (Violle et al., 2007). El estudio de los
72 rasgos funcionales tiene un potencial predictivo y podría ser una herramienta útil para
73 abordar los problemas del cambio climático global y su posible impacto en los
74 ecosistemas (McGill et al., 2006; Soudzilovskaia et al., 2013; Violle et al., 2007).

75 El xilema secundario de los árboles es un tejido multifuncional que transporta
76 agua con iones disueltos, garantiza el sostén mecánico de la planta, almacena
77 fotosintatos y actúa como reservorio de agua (Evert, 2006; Taiz et al., 2015; Valla 1979).
78 La evolución ha determinado, como una estrategia adaptativa, que este tejido adquiriera
79 una composición celular cada vez más especializada. En ese sentido, originalmente las
80 traqueidas (presentes en las gimnospermas, relativamente más primitivas), que son
81 células imperforadas, largas, de escaso diámetro y con paredes relativamente más
82 delgadas; han tenido un doble rol: conductivo y mecánico (Evert, 2006). Estas células
83 han evolucionado en dos direcciones, permitiendo la aparición de vasos y fibras
84 (presentes en angiospermas, relativamente más recientes), y por lo tanto logrando una
85 división de tareas. Los vasos, encargados de la conducción, son elementos perforados,
86 con un mayor diámetro y menor longitud que las traqueidas primitivas; mientras que las
87 fibras, encargadas del sostén mecánico, se mantuvieron imperforadas, pero
88 aumentaron el grosor de sus paredes y disminuyeron su diámetro. Esta evolución
89 permitió a las especies alcanzar mayores eficiencias en la conducción del agua y les dio
90 la capacidad de colonizar nuevos hábitats (Cutler et al., 2009; Evert, 2006).

91 Los elementos celulares del xilema secundario pueden caracterizarse cualitativa
92 y cuantitativamente en función de sus atributos (Scholz et al., 2013). Particularmente,
93 los vasos de las angiospermas se caracterizan frecuentemente a través de sus
94 diámetros medios (DV) y frecuencias (FV). El DV se obtiene del promedio de todos los
95 diámetros individuales, mientras que FV representa la cantidad de vasos por unidad de
96 superficie y es cuantificada en la sección transversal del xilema (Scholz et al., 2013). La
97 restricción espacial que tienen los vasos determina, frecuentemente, una relación
98 negativa entre DV y FV (Sperry et al., 2008). La proporción relativa en tamaño, número
99 y tipo de elementos celulares del xilema es variable a nivel interespecífico,
100 intraespecífico e individual y podría reflejarse en la densidad aparente de la madera (de
101 aquí en más, DM), que representa el cociente entre el peso de las paredes de los
102 elementos celulares que conforman la madera y el volumen que ocupan y es
103 considerada una variable integradora (Chave et al., 2009; Pratt & Jacobsen, 2017). En
104 estudios ecológicos, las densidades mas utilizadas son la DM básica (masa
105 anhidra/volumen verde) y la DM saturada (masa saturada/volumen verde), aunque esta
106 última es mas representativa de los árboles vivos (Vieilledent et al., 2018). Los vasos
107 son espacios no ocupados por materia celular y por lo tanto, podrían tener efectos en la
108 DM; aunque se han encontrado especies de vasos de gran tamaño con alta DM, debido
109 al gran espesor de las paredes de las fibras (Chave et al., 2009).

110 La DM también es considerada un parámetro útil para ubicar a las especies
111 dentro de un espectro económico «rápido - lento» de la madera (*fast – slow continuum*)
112 que en uno de sus extremos ubica a las especies de madera poco densa, que presentan
113 crecimiento rápido, ciclo de vida corto con alta mortalidad, baja resistencia mecánica y
114 hojas más grandes; y en el extremo opuesto ubica a las especies de madera de alta
115 densidad que presentan crecimiento lento, ciclo de vida largo con baja mortalidad, alta
116 resistencia mecánica y hojas más pequeñas (Chave et al., 2009).

117 Dependiendo del ambiente en el que crecen, las especies pueden desarrollar
118 varias estrategias que les permiten optimizar y priorizar ciertas funciones en detrimento
119 de otras, dando lugar a relaciones de compromiso (*trade-offs*) entre sus características
120 (Pratt & Jacobsen, 2017). El estudio de tales relaciones cobra una gran importancia en
121 el mejoramiento genético, la restauración ecológica y el manejo forestal, entre otros
122 campos (por ejemplo, Carreras et al, 2017; Montti et al., 2014). Es muy importante que
123 el xilema garantice una conducción hidráulica eficiente y segura y, además, sea
124 resistente mecánicamente a las tensiones internas y externas a la planta. Los fallos en
125 su funcionamiento podrían influir indirectamente en la dinámica del ecosistema,
126 alterando los ciclos de la materia y energía (Violle et al., 2007).

127 La eficiencia hidráulica del xilema se cuantifica a través de la conductividad
128 hidráulica específica (K_S). La misma se mide en condiciones de laboratorio y está
129 relacionada con la conductividad máxima teórica esperada por la Ley de Hagen-
130 Poiseuille: es directamente proporcional a la cuarta potencia del radio de los elementos
131 de conducción (vasos, en el caso de las angiospermas) o de cualquier otro elemento
132 atravesado por el flujo xilemático, como los poros de las membranas de las punteaduras
133 intervasculares (Pratt & Jacobsen, 2017). La K_S nunca es la máxima teóricamente
134 posible debido a las pérdidas por restricciones físicas y fisiológicas. Hay varios estudios
135 que hallaron relaciones significativas entre DV, FV y la eficiencia, pero la relación de
136 ésta última con DM no siempre es significativa (Gleason et al., 2016; Jacobsen et. al,
137 2005; Poorter et al., 2008; Pratt & Jacobsen, 2017).

138 La seguridad hidráulica es una característica del xilema que refleja su resistencia
139 o vulnerabilidad a perder eficiencia hidráulica, reflejada en la K_S . Está asociada al
140 proceso de cavitación, que consiste en el bloqueo de los vasos debido a la formación
141 de embolismos generados por una diferencia de potenciales hídricos entre dos vasos
142 contiguos y conectados, respondiendo a la ecuación de tensión superficial y con una
143 relación estrecha con el tamaño de los poros de las punteaduras intervasculares (Tyree
144 & Zimmermann, 2013). La porosidad de las punteaduras suele ser muy homogénea
145 (Choat et al., 2003), por lo que la vulnerabilidad estaría relacionada con el tamaño del
146 «poro raro» más grande (Choat et al., 2003; Wheeler et al., 2005). Mientras mayor sea
147 el área de punteaduras de un vaso, la presencia de poros raros sería más probable
148 (Wheeler et al., 2005). Los vasos de mayor diámetro suelen tener mayor área de
149 punteaduras (Hacke et al., 2006) y, por lo tanto, podrían tener mayor probabilidad de
150 poseer poros raros y ser más vulnerables a la cavitación. El parámetro más utilizado
151 como referencia para evaluar la seguridad hidráulica es P_{50} , que representa el potencial
152 al cual se pierde el 50% de K_S . Debido a que la evolución de la cavitación puede
153 describirse matemáticamente con una curva, en algunos estudios también se emplean
154 otros porcentajes (X) de pérdida de K_S (P_X), además de la pendiente (A) formada por
155 dicha curva (Tyree & Zimmermann, 2013). Carlquist (1977) propuso un Índice de
156 Vulnerabilidad (IV) a la cavitación que se expresa mediante la relación DV/FV. Valores
157 inferiores a 1 indicarían que la especie es segura hidráulicamente, mientras que valores
158 superiores a 1 indicarían que la especie es más vulnerable a las disfunciones.

159 Además de las tensiones derivadas de la conducción hidráulica, el xilema de los
160 árboles adultos debe soportar cargas mecánicas dinámicas o estáticas como el peso de
161 la copa, el tránsito de animales, la carga de lianas y epífitas y el peso de la caída de
162 otros árboles o ramas, entre otros. Dos parámetros utilizados para caracterizar la

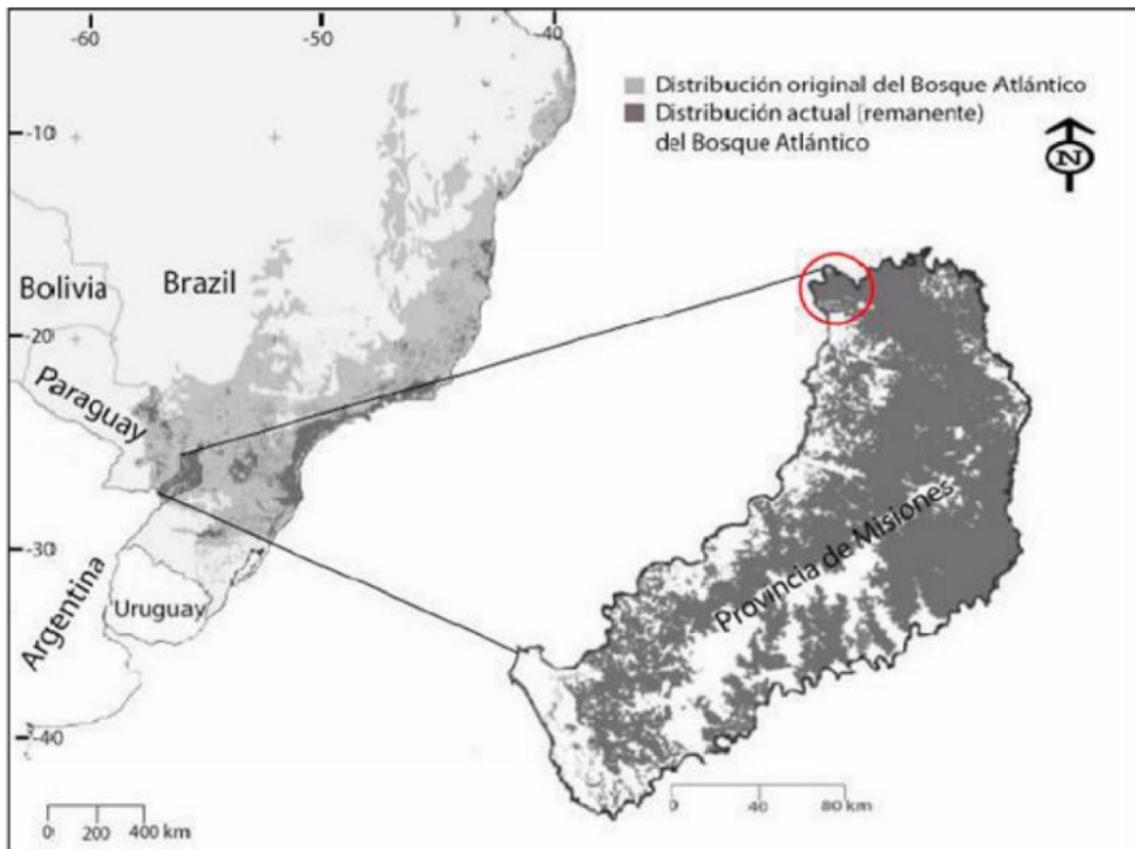
163 capacidad del árbol para resistir cualquier tensión que atente contra su integridad físico-
164 mecánica son el módulo de rotura (MOR) y el módulo de elasticidad (MOE) (Pratt &
165 Jacobsen, 2017). Las variaciones en la resistencia y rigidez de los individuos están
166 asociadas a modificaciones anatómicas del xilema, particularmente a nivel de las fibras.
167 Los vasos actuarían como puntos de debilidad en la madera, disminuyendo la
168 resistencia (Wagner et al., 1998).

169 Entre las propiedades biomecánicas que es posible evaluar en un árbol [que
170 también se estudiaran en este Trabajo Final de Carrera (de aquí en más, TFC)], el MOR
171 y MOE son las de mayor relevancia, pues condicionan el autosoporte de la planta
172 durante todo su ciclo vital, determinando la capacidad de resistir el peso de su copa y el
173 crecimiento en altura. En ese sentido, McMahon (1973) recopiló un conjunto de
174 ecuaciones que permiten establecer la altura o longitud crítica y el diámetro crítico que
175 podría alcanzar un árbol o rama, capaz de tolerar el pandeo o su quiebre por su propio
176 peso. La altura o longitudes críticas de pandeo dependen directamente del MOE, mientras
177 que el diámetro crítico de quiebre depende directamente del MOR. Existe un factor de
178 seguridad de pandeo que está representado por el cociente de la altura o longitud crítica
179 y la altura o longitud observada en la planta. También hay un factor de seguridad de
180 quiebre, que es el cociente entre el diámetro crítico y el diámetro observado. Valores
181 altos de los factores de seguridad significan que la planta o la rama está desarrollada
182 muy por debajo de su potencial determinado por su DM, MOR y MOE; mientras que
183 valores bajos indican que el desarrollo de la planta o rama está casi al límite de su
184 resistencia al pandeo o quiebre (Van Gelder et al., 2006).

185 El MOR y MOE a menudo tienen aplicaciones industriales y son aplicados en el
186 estudio de los materiales en servicio, como por ejemplo en el uso de piezas de madera
187 estructural, tal como se aborda en el curso de Xilotecnología; o en partes del diseño
188 constructivo de maquinaria agroforestal, como las estudiadas en el curso de Mecánica
189 Aplicada. En este TFC se abordarán estos parámetros con un enfoque ecológico. Por lo
190 general, MOR está correlacionado positivamente con DM, mientras que la relación entre
191 DM y MOE no siempre es significativa (Rodríguez et al., 2021; Van Gelder et al., 2006).
192 Otras propiedades relevantes para el análisis biomecánico de los árboles y su
193 desempeño ecológico son, por un lado, la dureza Janka (DJ), que proporciona una
194 medida de la resistencia a la penetración y resulta importante, por ejemplo, en la
195 nidificación de aves (Lorenz et al., 2015, Jáuregui et al., 2021); y, por el otro, la
196 resistencia en flexión dinámica (RT), que es una medida de la resiliencia o capacidad
197 de la madera de absorber la energía de cargas aplicadas instantáneamente, de
198 importancia en la vulnerabilidad o tolerancia de los árboles o sus órganos a ser

199 derribados por otros individuos u órganos. La DJ y RT tienen una relación positiva con
200 DM (Rodríguez et al., 2021).

201 El Bosque Atlántico semicaducifolio (BAs) es una subregión ecológica del
202 Bosque Atlántico que se extiende por el sur de Brasil, noreste de Argentina y este de
203 Paraguay. Como característica clasificatoria, el 50 y 70% del canopy corresponde a
204 especies deciduas (Souza et al., 2021). Es considerada un punto caliente (*hotspot*) de
205 biodiversidad con prioridad de conservación ya que se caracteriza por poseer una alta
206 diversidad específica y un alto grado de endemismos (Galindo-Leal & Gusmão Camara
207 2003; Myers et al., 2000). Originalmente tenía una extensión de 1.500.000 km², pero ha
208 sufrido fuertes procesos de reducción y fragmentación por presión antrópica, quedando
209 actualmente un 8% remanente (Figura 1).



210

211 **Figura 1.** Área de distribución original y actual del Bosque Atlántico (BA). La distribución del BA en la
212 provincia de Misiones es indicada en la derecha de la figura. El círculo rojo señala el área de estudio de
213 este trabajo. Tomado de Montti (2010).

214 Hasta el momento, se dispone de información sobre el comportamiento
215 hidráulico y biomecánico de algunas especies arbóreas del BAs (Rodríguez, 2015;
216 Rodríguez et al., 2021); pero no se conocen las relaciones funcionales que tienen esos
217 rasgos con la anatomía vascular del xilema en dicho ecosistema. Los hallazgos

218 presentados por la literatura acerca de una relación entre los vasos y la resistencia
219 biomecánica son poco extrapolables a ecosistemas diferentes a aquellos donde se
220 realizaron los estudios. Es decir, no es apropiado comparar el comportamiento de
221 especies del chaparral californiano o un manglar australiano (Jacobsen et al., 2007; Pratt
222 et al., 2007; Santini et al., 2013) con el comportamiento de especies de un bosque
223 subtropical como el BAs. Con la finalidad de estimar el grado de respuesta de los árboles
224 que conforman este ecosistema frente a diversos tipos de estrés, e indagar sobre el
225 futuro de las especies integrantes del BAs en un contexto de cambio climático
226 antropogénico, resulta importante contar con información acerca de las relaciones
227 funcionales entre las variables anatómicas, hidráulicas y biomecánicas. Por tal motivo,
228 se destaca la importancia de la realización de este TFC.

229 **Objetivo general**

230 Analizar las relaciones funcionales entre variables anatómicas de la madera
231 (diámetro promedio y frecuencia de vasos del xilema) y las propiedades hidráulicas y
232 biomecánicas de especies angiospermas arbóreas nativas del Bosque Atlántico
233 semicaducifolio.

234 **Objetivos particulares**

- 235 1) Analizar la relación funcional entre las variables anatómicas (DV y FV) del xilema
236 y la densidad básica de la madera (DM).
- 237 2) Analizar la relación funcional existente entre las variables anatómicas y el Índice
238 de vulnerabilidad (IV) de Carlquist con la eficiencia (K_s) y seguridad hidráulica del
239 xilema (P_{50} , P_{12} , P_{88} , A).
- 240 3) Analizar la relación funcional entre las variables anatómicas y los parámetros de
241 resistencia a la rotura (MOR) y rigidez (MOE) determinados en flexión estática, la
242 dureza Janka (DJ) y la resiliencia total (RT) en flexión dinámica.

243 **Hipótesis (H) y predicciones asociadas (P)**

244 H1: El diámetro y la frecuencia de vasos se ven influenciados mutuamente por un efecto
245 de restricción espacial, debido a que el tamaño que alcancen estos elementos
246 condiciona a la cantidad presente. P1: La frecuencia de vasos tendrá una relación
247 negativa con el diámetro.

248 H2: La densidad de la madera se ve influenciada por las variaciones en diámetro y
249 frecuencia de vasos, puesto que éstos suponen espacios porosos no ocupados por
250 materia celular. P2: El diámetro de vasos tendrá una relación negativa con la densidad

251 de la madera. P2': La frecuencia de vasos tendrá una relación positiva con la densidad
252 de la madera.

253 H3: El diámetro y la frecuencia de vasos condicionan la eficiencia hidráulica,
254 respondiendo a la Ley de Hagen-Poiseuille. El efecto de la frecuencia sobre la eficiencia
255 es despreciable comparado con el efecto ejercido por el diámetro: pequeños aumentos
256 del mismo, afectados por la cuarta potencia, aumentan considerablemente la
257 conductividad hidráulica. Por lo tanto, los vasos de mayor diámetro y con menor
258 frecuencia son los más eficientes. El índice de vulnerabilidad (DV: FV) al ser
259 directamente proporcional con DV, aumenta la eficiencia. P3: La conductividad
260 hidráulica específica tendrá una relación positiva con el diámetro de vasos. P3': La
261 conductividad hidráulica específica tendrá una relación negativa con la frecuencia de
262 vasos. P3'': La conductividad hidráulica específica tendrá una relación positiva con el
263 Índice de vulnerabilidad.

264 H4: De acuerdo con la hipótesis del «poro raro» y la posible relación positiva entre el
265 área de punteadura y el tamaño de vasos; el diámetro, la frecuencia de vasos y el índice
266 de vulnerabilidad influyen en la seguridad hidráulica. P4: El diámetro de vasos tendrá
267 una relación positiva con P_{12} , P_{50} , P_{88} y A. P4': La frecuencia de vasos tendrá una
268 relación negativa con P_{12} , P_{50} , P_{88} y A. P4'': El índice de vulnerabilidad tendrá una
269 relación positiva con P_{12} , P_{50} , P_{88} y A.

270 H5: Debido a la influencia de los vasos en la densidad de la madera, y teniendo en
271 cuenta que los mismos pueden actuar como zonas de debilidad, la resistencia
272 biomecánica se ve influenciada por el diámetro y la frecuencia de los vasos. P5: El
273 diámetro de vasos tendrá una relación negativa con el módulo de ruptura, el módulo de
274 elasticidad, la dureza Janka y la resistencia a impactos dinámicos. P5': La frecuencia de
275 vasos tendrá una relación positiva con el módulo de ruptura, el módulo de elasticidad,
276 la dureza Janka y la resistencia a impactos dinámicos.

277 **MATERIALES Y MÉTODOS**

278 **Sitio de estudio y especies**

279 Se estudiaron nueve especies nativas de árboles adultos en el Parque y Reserva
280 Nacional Iguazú en la Provincia de Misiones (Tabla 1), el cual posee 67.620 hectáreas
281 y forma parte del BAs (Administración de Parques Nacionales, 2020). Según la
282 clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967) este ecosistema es un Bosque
283 Húmedo Montano Bajo Subtropical (Derguy et al., 2021). Los registros de la estación
284 meteorológica Iguazú Aero indican que la temperatura media anual es de 21°C, siendo

285 la temperatura media máxima de 27°C y la temperatura media mínima de 16°C. La
 286 precipitación anual es 1950 mm, distribuida uniformemente a lo largo del año (Servicio
 287 Meteorológico Nacional, 2021). Además, en la región se presenta una alta frecuencia
 288 de tornados y sequías leves de corta duración, excepcionalmente intensas, en las cuales
 289 el suelo podría alcanzar potenciales hídricos cercanos a -2 MPa (Campanello et al.,
 290 2009; de Oliveira et al., 2011).

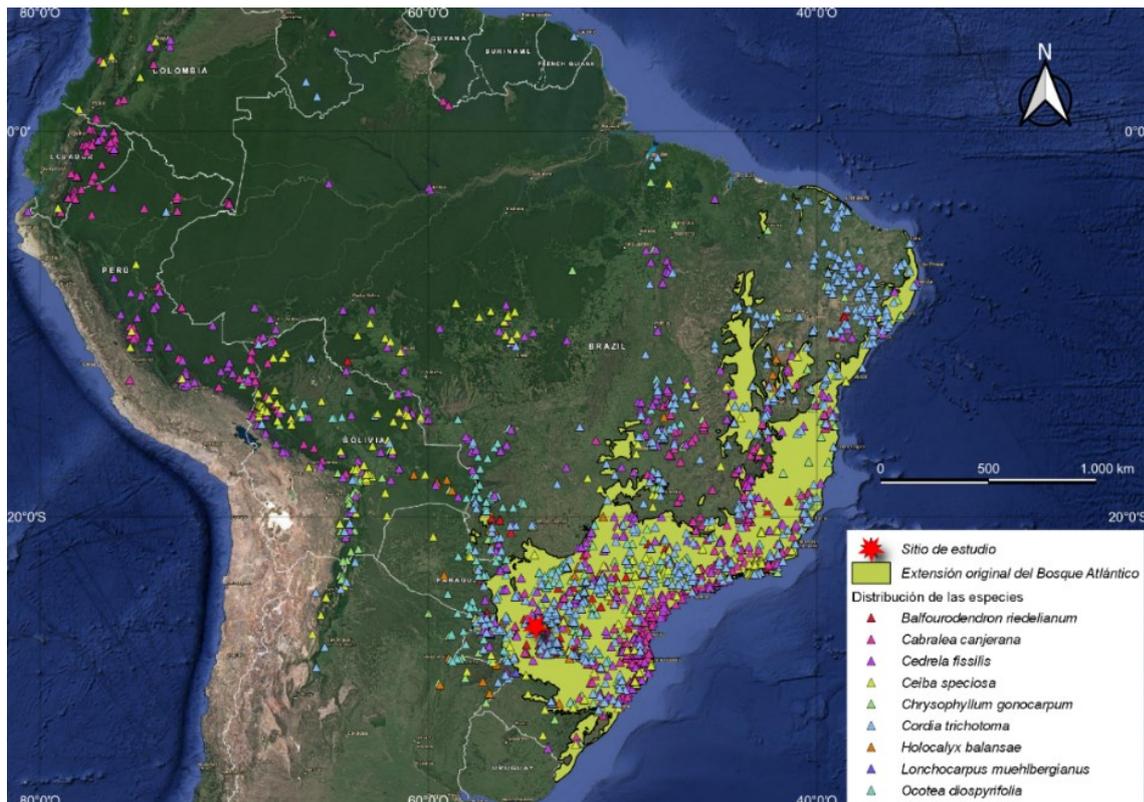
291 Las especies estudiadas abarcan un gradiente de DM y se ubican en un espectro
 292 amplio de comportamientos ecológicos. Además, están distribuidas en un área extensa
 293 de Sudamérica (Figura 2), coincidiendo con el «arco pleistocénico» de bosques
 294 neotropicales estacionalmente secos propuesto por varios autores (Pennington et al.,
 295 2000; Prado & Gibbs, 1993). Los árboles seleccionados alcanzaron la madurez
 296 reproductiva. El número de individuos y muestras se explicitan particularmente en cada
 297 determinación.

298 **Tabla 1.** Especies estudiadas, nombres vulgares, familias y siglas utilizadas en los gráficos y tablas. Los
 299 nombres en guaraní fueron consultados en Martínez Crovetto (2012).

Especies	Familia	Sigla	Nombres vulgares
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Rutaceae	Br	Yvyra tambu – Guatambú
<i>Cabralea canjerana</i> subsp. <i>canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	Cc	Yvyra pytä pyte – Cancharana
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	Cf	Ygary – Cedro
<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.-Hil.) Ravenna	Bombacaceae	Cs	Samu'ü – Palo borracho
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	Sapotaceae	Cg	Aguai
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Borraginaceae	Ct	Apyteryvi – Peteribí
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Fabaceae	Hb	Yvyra pepê – Alecrín
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.	Fabaceae	Lm	Inga guazu – Rabo molle
<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	Od	Aju'y ju – Laurel ayuí

300

301



302
 303 **Figura 2.** Áreas de distribución de las especies estudiadas, consultadas en la base de datos Global
 304 Biodiversity Information Facility (GBIF). Elaboración propia.

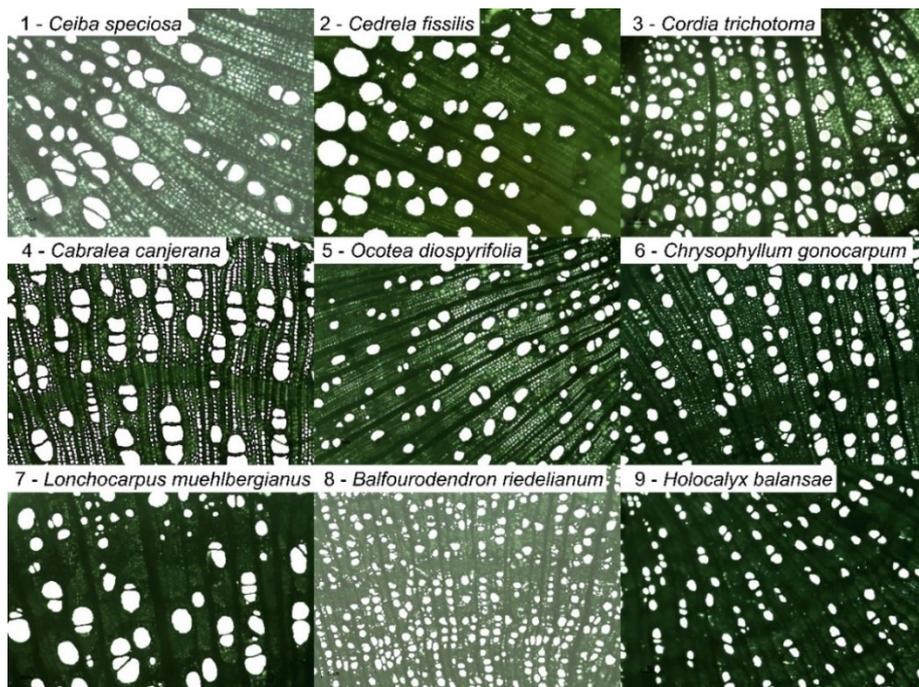
305 *Descripción microscópica vascular de las especies estudiadas*

306 Según la bibliografía consultada (Cátedra de Dendrología FCAyF UNLP, 2021;
 307 Silva et al., 2017; Tortorelli, 2009) *Balfourodendron riedelianum* no presenta anillos de
 308 crecimiento demarcados, tiene una porosidad difusa con vasos solitarios con contenidos
 309 y bi-triseriados, sin una disposición particular. En *Cabralea canjerana* subsp. *canjerana*
 310 no se demarcan anillos de crecimiento, presenta porosidad difusa, vasos sin contenidos,
 311 solitarios y múltiples, sin una disposición particular. La única especie estudiada que no
 312 presenta porosidad difusa es *Cedrela fissilis* que presenta porosidad
 313 circular/semicircular con vasos medianos a grandes con contenidos, solitarios y bi-
 314 triseriados, sin una disposición particular. La especie *Ceiba speciosa* presenta vasos sin
 315 una disposición particular, solitarios, algunos bi-seriados o múltiples radiales cortos,
 316 poco numerosos, de tamaño mediano a grande. En *Chrysophyllum gonocarpum* los
 317 anillos de crecimiento son demarcados por la reducción del diámetro de las fibras,
 318 presenta porosidad difusa, con vasos solitarios o bi-tri-tetraseriados, de tamaño y
 319 abundancia media. En *Cordia trichotoma*, los anillos de crecimiento están demarcados.
 320 La porosidad es difusa y a veces semicircular con vasos solitarios y múltiples o
 321 agrupados, vacíos, pequeños y numerosos, sin una disposición particular. *Holocalyx*

322 *balansae* tiene los anillos de crecimiento poco demarcados. Presenta porosidad difusa,
323 con vasos sin contenidos, solitarios y múltiples, muy pequeños y numerosos, sin una
324 disposición particular. *Lonchocarpus muehlbergianus* no distingue anillos de
325 crecimiento, la porosidad es difusa, con un patrón indefinido, y vasos
326 predominantemente solitarios o bi-triseriados. Por último, *Ocotea diospyrifolia* presenta
327 porosidad difusa, con vasos solitarios o bi-seriados, medianos y poco numerosos.

328 Variables anatómicas medidas y analizadas

329 Se obtuvieron muestras de ramas terminales de las nueve especies
330 mencionadas en la Tabla 1, en el marco de la Tesis Doctoral de Sabrina A. Rodríguez
331 (Rodríguez, 2015) en la que se estudiaron propiedades biomecánicas y ecofisiológicas
332 de especies de árboles nativos y cultivados en la provincia de Misiones, Argentina. A
333 partir de las muestras se elaboraron preparados histológicos del corte transversal y se
334 tomaron imágenes con una cámara digital montada sobre un microscopio óptico
335 (Olympus CX31, cámara Infinity 2) (Figura 3).

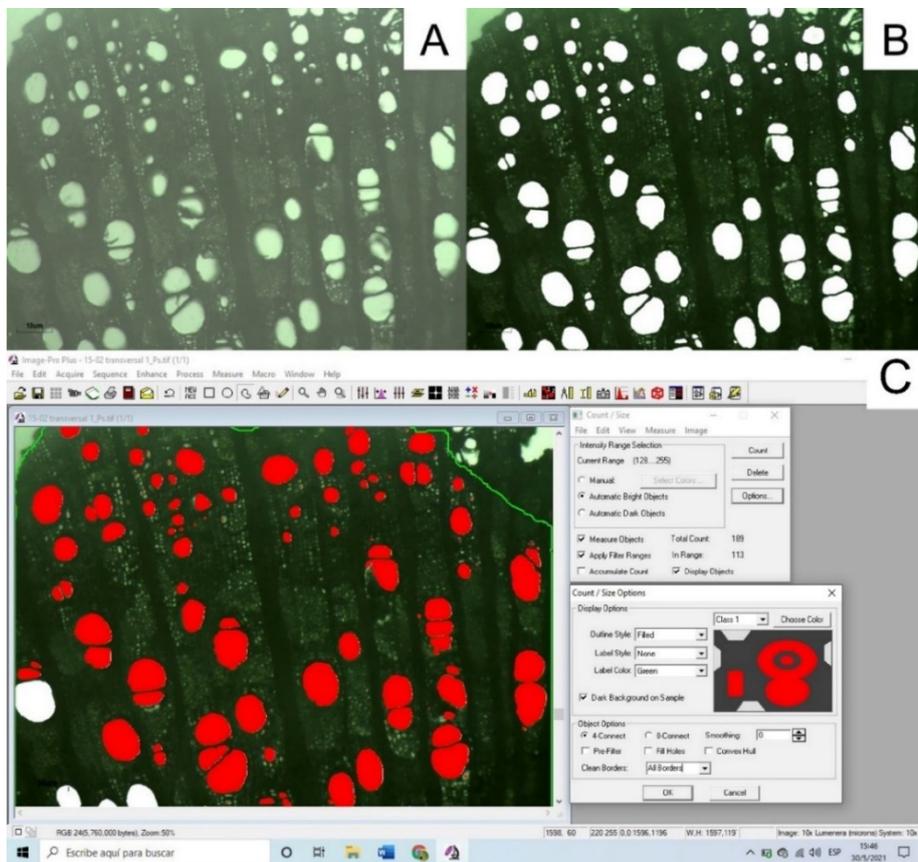


336

337 **Figura 3.** Cortes transversales de los preparados de las nueve especies estudiadas numeradas en orden
338 creciente según la densidad básica del tallo principal (pueden consultarse en Tabla 3 como DMt).

339 Una vez obtenidas las fotografías, como parte de este TFC se procedieron a
340 acondicionarlas con un software de procesamiento de imágenes (The GIMP
341 Development Team, 2019) para eliminar toda interferencia, como por ejemplo
342 fragmentos de pared o bordes de lúmenes indefinidos que podrían disminuir la
343 representatividad de las mediciones (Figura 4 a y b).

344 Se utilizó el software Image-Pro Plus (Media Cybernetics, 2006) (Figura 4 c), con
345 el que se midieron los diámetros promedios de los vasos (DV; μm ; $n = 966$ vasos por
346 especie en promedio) y la frecuencia de los mismos (FV; mm^{-2}) en las ramas de los
347 individuos de las especies estudiadas. Se obtuvo el valor de los diámetros individuales
348 y realizó un promedio por especie, mientras que para el cálculo de FV se procedió a
349 medir el área de la imagen ocupada por tejido vegetal y se la relacionó con la cantidad
350 de vasos presentes en dicha área ($\text{FV} = \text{N}^\circ \text{ de vasos} / \text{Área de tejido}$). Se obtuvo la FV
351 por imagen y se realizaron promedios por especie. Posteriormente se calculó el IV
352 propuesto por Carlquist (1977) como la relación DV/FV . La cuantificación de DV y FV se
353 llevó a cabo en tres a cuatro individuos por especie y en promedio, tres imágenes por
354 individuo, en un total de ochenta imágenes.



355

356 **Figura 4.** Imagen de un preparado de *L. muehlbergianus* antes (a) y después (b) del procesamiento digital;
357 (c) Medición de diámetros de vaso en el software Image-Pro Plus sobre la misma imagen procesada.

358 **Propiedades hidráulicas y biomecánicas relacionadas con las variables** 359 **anatómicas**

360 Las propiedades utilizadas para evaluar la importancia funcional de las variables
361 anatómicas se detallan en la Tabla 2 y sus valores en las Tablas 3 y 4. Las propiedades
362 hidráulicas (K_s , P_{12} , P_{50} , P_{88} y A) y la DM del tallo principal y ramas corresponden a

363 ramas de las mismas especies e individuos en las que se determinaron las variables
 364 anatómicas del apartado anterior. Por otro lado, las propiedades biomecánicas (MOR,
 365 MOE, RT y DJ) se determinaron en las mismas especies y en el mismo sitio de estudio,
 366 pero en diferentes individuos de los que se determinaron las variables anatómicas. Las
 367 propiedades mencionadas fueron obtenidas de Rodríguez (2015), excepto aquellas que
 368 evalúan la seguridad hidráulica, que fueron calculadas en este trabajo a partir de los
 369 datos medidos por Rodríguez (datos no publicados). Las determinaciones hidráulicas y
 370 biomecánicas se realizaron en ramas debido a que el Parque Nacional Iguazú es un
 371 área de conservación y no se permiten ensayos destructivos sobre el tallo principal. A
 372 continuación, se indica en forma resumida la metodología de obtención de las
 373 propiedades hidráulicas, biomecánicas y DM. Una descripción exhaustiva puede
 374 consultarse en Rodríguez (2015).

375 **Tabla 2.** Propiedades analizadas en este trabajo y sus correspondientes abreviaturas, unidades de medida
 376 y funciones asociadas.

Propiedad	Sigla	Unidad	Tipo de rasgo
Diámetro promedio de vasos	DV	μm	Anatómico
Frecuencia de vasos	FV	mm^{-2}	Anatómico
Índice de vulnerabilidad	IV	Adimensional	Anatómico
Conductividad hidráulica específica	Ks	$\text{Kg MPa}^{-1} \text{m}^{-1} \text{s}^{-1}$	Eficiencia hidráulica
Presión a la que se pierde el 12% de Ks	P ₁₂	Mpa	Seguridad hidráulica
Presión a la que se pierde el 50% de Ks	P ₅₀	Mpa	Seguridad hidráulica
Presión a la que se pierde el 88% de Ks	P ₈₈	Mpa	Seguridad hidráulica
Pendiente de pérdida de Ks	A	Adimensional	Seguridad hidráulica
Densidad básica del tallo principal	DMt	g cm^{-3}	Densidad
Densidad básica de ramas	DMr	g cm^{-3}	Densidad
Módulo de ruptura en flexión estática	MOR	N mm^{-2}	Resistencia a la rotura, biomecánico
Módulo de elasticidad en flexión estática	MOE	N mm^{-2}	Rigidez, biomecánico
Resiliencia total en flexión dinámica	RT	Kgm	Resistencia a impactos instantáneos, biomecánico
Dureza Janka	DJ	N	Resistencia a la penetración, biomecánico

377

378

379 *Densidad de la madera de tallo principal y ramas*

380 Para la determinación de DM básica del tallo principal (DMt) se tomaron
381 muestras de diez individuos por especie con un barreno de incremento, desde el xilema
382 más superficial hasta una profundidad de 10,5 cm. La muestra obtenida de cada
383 individuo se dividió en tres. El volumen verde de las muestras fue determinado
384 sumergiéndolas en agua, aplicando el Principio de Arquímedes. Se secaron los
385 fragmentos a estufa a 70°C hasta peso constante. Se determinó por separado la DMt
386 de cada fracción como la relación masa anhidra / volumen verde y se obtuvo un valor
387 promedio. La DM de ramas (DMr) se determinó utilizando segmentos de 2 cm de largo
388 a los que se les retiró la corteza y parénquima y se les determinó el volumen verde por
389 sumersión. Luego se secaron a estufa a 70°C hasta peso constante (Rodríguez, 2015).

390 *Eficiencia y seguridad hidráulica*

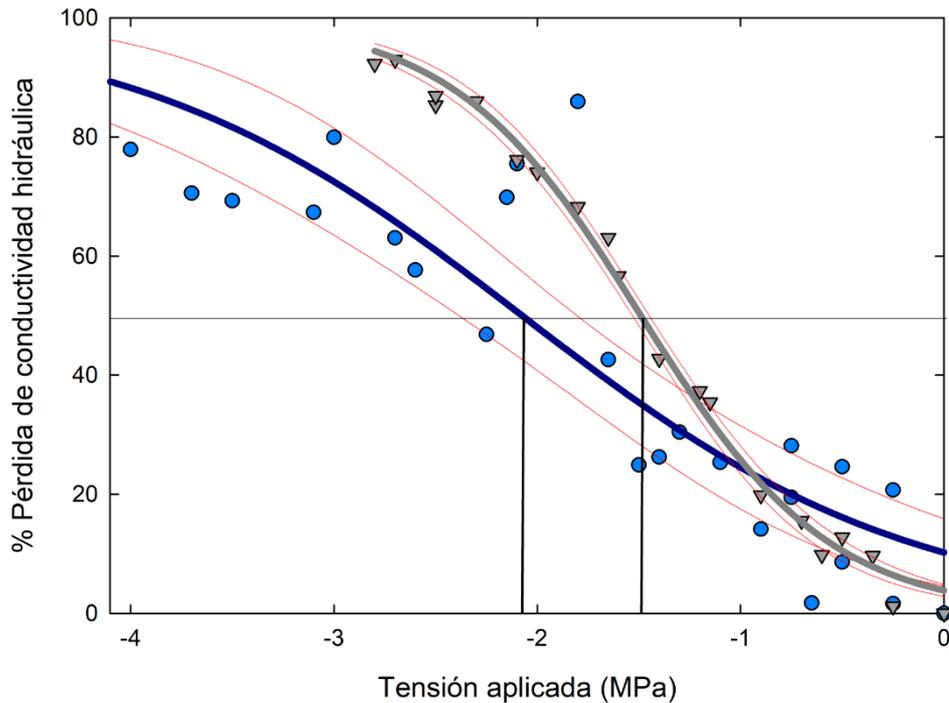
391 En primer lugar, se midió la conductividad hidráulica máxima (KHmax), que fue
392 comparada con el área de xilema activo (AX) para finalmente obtener K_s max en las
393 condiciones de medición (no debe confundirse con K_s max teórica dada por la Ley de
394 Hagen-Poiseuille). La pérdida de conductividad hidráulica (%PCH) se midió luego de
395 inyectar aire en el xilema a presiones crecientes cada 0,25 o 0,5 MPa, hasta llegar a
396 una KH constante. Para estas determinaciones se emplearon cuatro individuos por
397 especie.

398 En el marco de este TFC, además de la medición de las variables anatómicas se
399 calcularon P_{12} , P_{50} , P_{88} y A. La decisión metodológica de evaluar estas propiedades
400 estuvo motivada por el hecho de que P_{50} de forma aislada no proporciona suficiente
401 información acerca de la evolución del proceso de cavitación. Evaluadas en forma
402 conjunta, las cuatro propiedades brindan una idea acerca de qué tan rápido comienza
403 la disfunción hidráulica y en qué rangos de potenciales se extiende el proceso hasta
404 alcanzar una pérdida de K_s casi total e irreversible, es decir, si el proceso es gradual o
405 abrupto.

406 Con los datos de las mediciones de %PCH y presión inyectada (P) (Rodríguez,
407 datos no publicados) se realizó un análisis de regresión no lineal por especie mediante
408 el software estadístico InfoStat (di Rienzo et al., 2017). El modelo ingresado fue el
409 exponencial-sigmoide propuesto por Pammenter y Vander Willigen (1998) (Figura 5),
410 expresado por la siguiente función:

411 Modelo exponencial-sigmoide: $\%PCH = 100 / (1 + \exp(A (T - B)))$

412 Donde: A = estimador que representa la pendiente; T = tensión (equivalente a P, en
413 valores negativos); B = estimador que representa P_{50} . Con este modelo se calcularon
414 P_{12} y P_{88} .



415

416 **Figura 5.** Curvas de resistencia a la cavitación de las especies *B. riedelianum* (azul) y *C. gonocarpum* (gris).
417 La recta central representa el 50% de pérdida de conductividad hidráulica. La proyección de los puntos de
418 intersección de esta recta con las curvas sobre el eje X representan el P_{50} de cada especie.

419 *Propiedades biomecánicas*

420 Los ensayos de flexión estática para la determinación de MOE y MOR; y el
421 ensayo de DJ se hicieron con una máquina universal de ensayos electromecánica y se
422 basaron en las Normas IRAM N° 9542 y 9550, respectivamente. Para MOR y MOE se
423 emplearon ramas con corteza de diámetro promedio de 3 cm, en cinco individuos por
424 especie y dos muestras por individuo. Para establecer la DJ se emplearon cinco
425 individuos por especie y una muestra con tres repeticiones por individuo (Rodríguez,
426 2015). El ensayo de flexión dinámica, basado en la Norma IRAM N° 9546, empleó cinco
427 individuos por especie y dos muestras por individuo. Se utilizaron ramas con corteza
428 con diámetro promedio de 2 cm y se determinó RT, que representa el trabajo en Kgm
429 absorbido por la pieza tras la aplicación de una carga instantánea (Rodríguez, 2015).

430 **Tabla 3.** Valores promedio por especie de las propiedades analizadas en este trabajo, obtenidas de
 431 Rodríguez (2015). La referencia de las abreviaturas de las especies y de las propiedades pueden
 432 consultarse en las Tablas 1 y 2, respectivamente.

Especie	DMt (g cm ⁻³)	DMr (g cm ⁻³)	MOR (N mm ⁻²)	MOE (N mm ⁻²)	RT (Kgm)	DJ (N)	Ks (kg MPa ⁻¹ m ⁻¹ s ⁻¹)
Br	0,71	0,68	45,00	7298	-2,50	4317	1,49
Cc	0,56	0,38	15,80	4460	-5,20	1738	3,74
Cf	0,46	0,49	20,80	5289	-5,50	1625	2,20
Cg	0,64	0,54	41,90	9602	-2,10	4088	3,14
Cs	0,38	0,36	15,70	3467	-4,60	2005	1,60
Ct	0,54	0,46	25,30	3537	-3,20	3326	5,00
Hb	0,82	0,73	43,20	6928	-2,90	4601	1,98
Lm	0,71	0,64	24,00	4602	-4,90	3738	2,64
Od	0,57	0,45	36,20	9406	-4,40	3676	0,30

433 **Análisis de datos**

434 En primer lugar, se contrastó la hipótesis de normalidad de los datos con la
 435 prueba de Shapiro-Wilk y se comprobó que algunas variables no cumplieron con el
 436 supuesto. Por lo tanto, se realizó un análisis de correlación de Spearman entre las
 437 variables anatómicas citadas (DV, FV) y las propiedades de densidad, biomecánicas e
 438 hidráulicas (DMt, DMr, MOR, MOE, RT, DJ, Ks, P₁₂, P₅₀, P₈₈ y A) para las nueve especies
 439 estudiadas. Las variables P₁₂, P₅₀ y P₈₈ fueron evaluadas con sus valores negativos (los
 440 valores más negativos, indican especies más seguras y los menos negativos -más
 441 cercanos a cero-, más vulnerables). El IV sólo fue analizado con las propiedades
 442 hidráulicas. El nivel de confianza asignado fue del 90% (p valor ≤ 0,1). Todas las pruebas
 443 fueron realizadas con el software estadístico InfoStat (di Rienzo et al., 2017).

444 **RESULTADOS**

445 Las especies mostraron DV que van desde 13,20 hasta 30,54 µm, mientras que
 446 los valores de FV abarcan desde 15,18 hasta 99,60 vasos por mm². El IV arrojó valores
 447 de entre 0,13 y 1,98. En cuanto a las propiedades de seguridad hidráulica, P₁₂ abarca
 448 entre 0,18 a -0,85 MPa, P₅₀ entre -0,49 y -2,07 MPa y P₈₈ entre -0,92 y -3,97 MPa. La
 449 pendiente A mostró valores desde 0,98 a 4,61 (Tabla 4). El DV y la FV mantuvieron
 450 entre sí una relación significativa negativa (Figura 6).

451

452 **Tabla 4.** Valores promedio por especie de las propiedades analizadas, obtenidas en este trabajo. La
 453 referencia de las abreviaturas de las especies y de las propiedades pueden consultarse en las Tablas 1 y
 454 2, respectivamente.

Especie	DV (μm)	FV (mm^{-2})	IV	P ₁₂ (MPa)	P ₅₀ (MPa)	P ₈₈ (MPa)	A
Br	13,20	99,60	0,13	-0,17	-2,07	-3,97	1,05
Cc	26,38	20,60	1,28	0,16	-1,47	-3,10	1,22
Cf	30,54	15,18	1,98	-0,01	-0,95	-1,89	2,13
Cg	15,99	57,26	0,28	-0,57	-1,49	-2,41	2,16
Cs	30,22	15,42	1,94	0,12	-0,85	-1,82	2,05
Ct	22,25	33,57	0,64	0,18	-1,85	-3,88	0,98
Hb	15,06	34,14	0,44	-0,51	-1,03	-1,56	3,76
Lm	20,82	17,78	1,17	-0,06	-0,49	-0,92	4,61
Od	20,56	26,13	0,79	-0,85	-2,04	-3,23	1,67

455

456 **Densidad de la madera de tallo principal y ramas**

457 La DMt presentó relaciones estadísticamente significativas con DV y FV (Figura
 458 7), con DV mostró una tendencia negativa, mientras que con FV fue de tendencia
 459 positiva. La DMr presentó una relación significativa de tendencia negativa con DV. No
 460 se encontró una relación significativa entre DMr y FV (Figura 7). La relación entre DV y
 461 DMt fue de mayor magnitud que con DMr, pero con el mismo grado de significancia
 462 (Figura 7).

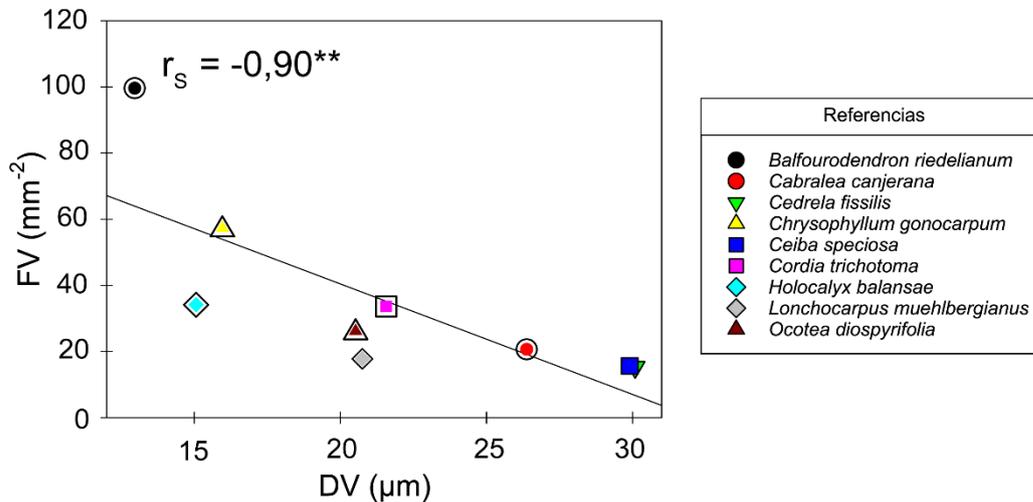
463 **Eficiencia y seguridad hidráulica**

464 Se encontraron varias relaciones significativas. Entre DV y P₁₂ la relación
 465 fue positiva, mientras que entre FV y P₅₀ fue negativa. Entre IV y P₅₀ se encontró una
 466 relación positiva (Figura 8). No se encontraron relaciones estadísticamente significativas
 467 entre K_s y DV ni con FV. Tampoco se encontró una relación significativa entre P₁₂ y FV.
 468 El P₅₀ no mostró una relación significativa con DV, para el nivel de significancia
 469 establecido. La variable P₈₈ no presentó relaciones significativas con DV ni con FV. En
 470 el mismo sentido, la propiedad A tampoco mostró relaciones significativas con DV y FV.
 471 Finalmente, el IV tampoco presentó relaciones significativas con K_s, P₁₂, P₈₈ ni A (Figura
 472 8).

473 **Propiedades biomecánicas**

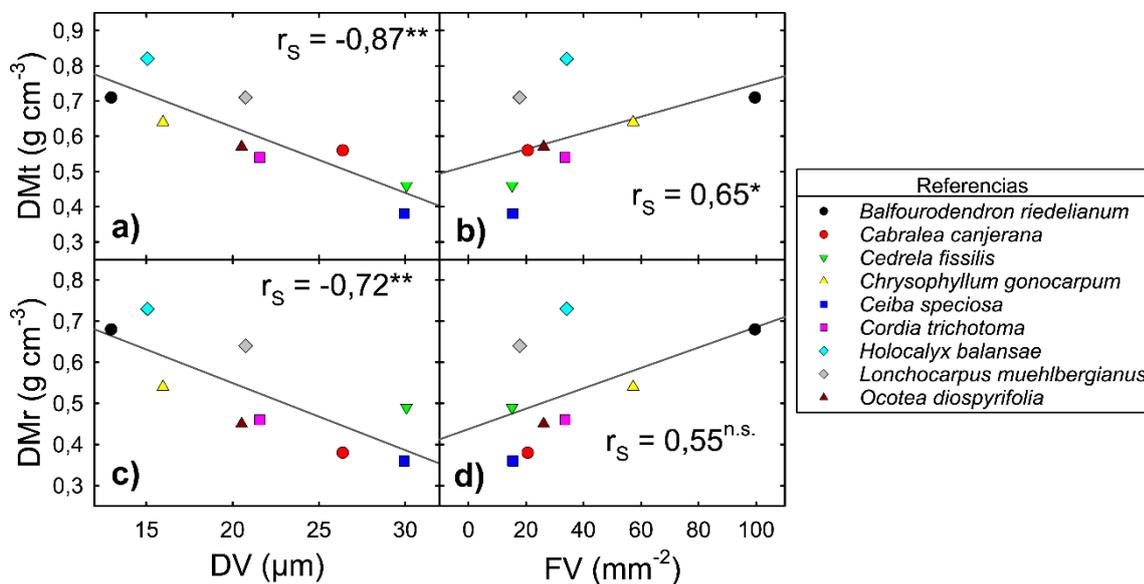
474 El MOR, el MOE, la RT presentaron relaciones significativas tanto con DV como
 475 con FV. La tendencia de la relación con DV fue negativa, mientras que con FV fue
 476 positiva, siendo la relación con DV de mayor magnitud (Figura 9). Finalmente, y al igual

477 que las propiedades anteriores, la DJ se relacionó de forma significativa con DV y con
 478 FV. La relación con DV fue negativa y de mayor magnitud, mientras que con FV fue
 479 positiva (Figura 9). El DV tuvo una mayor magnitud de asociación con la DJ, seguido
 480 por el MOR, mientras que FV tuvo su relación de mayor magnitud con RT, seguida por
 481 MOR (Figura 9).



482

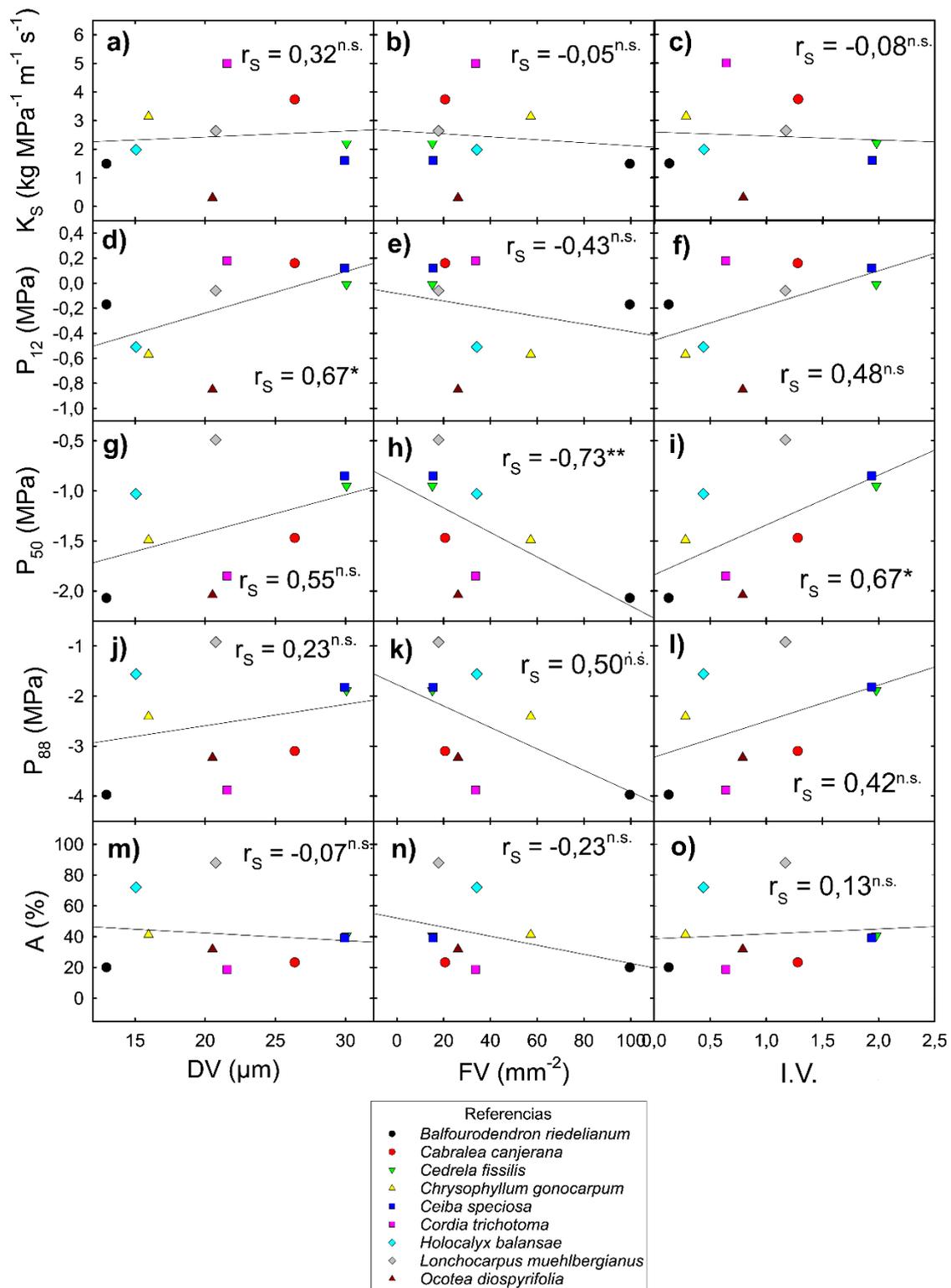
483 **Figura 6.** Relaciones entre el diámetro medio y la frecuencia de vasos en ramas para las especies
 484 estudiadas. Se indican el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y el nivel de significancia (**: p valor
 485 $\leq 0,05$).



486

487 **Figura 7.** Relaciones entre las densidades de la madera de tallo principal y de ramas con el diámetro medio
 488 (a, c) y la frecuencia de vasos del xilema de ramas (b, d) para las especies estudiadas. Se indican el
 489 coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y los niveles de significancia (** p valor $\leq 0,05$; * p valor $\leq 0,1$;
 490 $n.s.$: p valor $> 0,1$: no significativa).

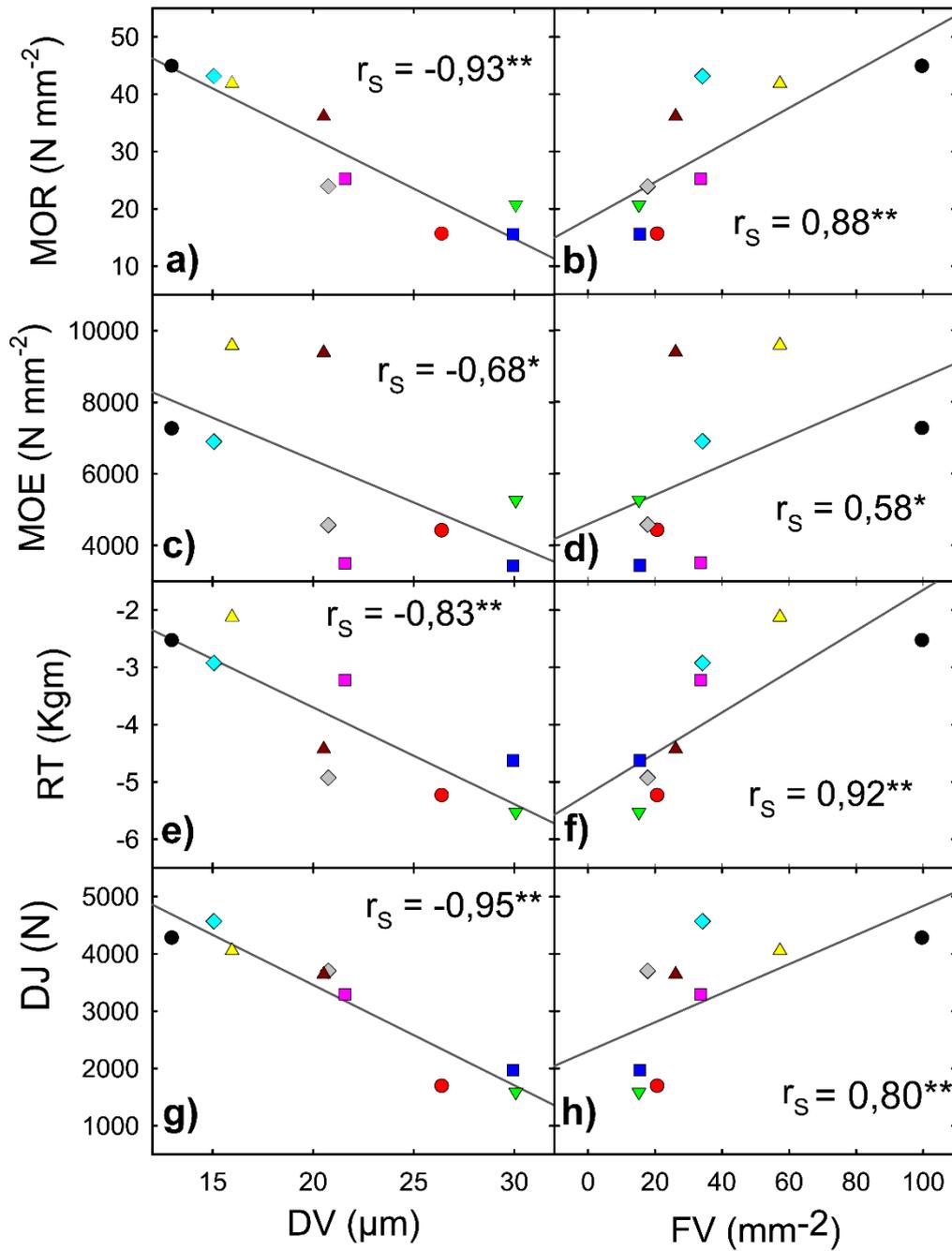
491



492

493 **Figura 8.** Relaciones entre la conductividad hidráulica específica máxima (K_S), el P_{12} , P_{50} , P_{88} y la
 494 pendiente de la curva (A) con el diámetro medio (a, d, g, j, m), la frecuencia de vasos del xilema de ramas
 495 (b, e, h, k, n) y el índice de vulnerabilidad para las especies estudiadas (c, f, i, l, o). Se indican el coeficiente
 496 de correlación de Spearman (r_s) y los niveles de significancia (**: p valor $\leq 0,05$; *: p valor $\leq 0,1$; n.s.: p valor
 497 $> 0,1$; no significativa).

498



Referencias	
●	<i>Balfourodendron riedelianum</i>
●	<i>Cabralea canjerana</i>
▼	<i>Cedrela fissilis</i>
▲	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>
■	<i>Ceiba speciosa</i>
■	<i>Cordia trichotoma</i>
◆	<i>Holocalyx balansae</i>
◇	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i>
▲	<i>Ocotea diospyrifolia</i>

499

500 **Figura 9.** Relaciones entre el módulo de ruptura (a, b), el módulo de elasticidad (c, d), la resiliencia total
501 ante impactos dinámicos (e, f) y la dureza Janka (g, h) con el diámetro medio y la frecuencia de vasos del
502 xilema de ramas para las especies estudiadas. Se indican el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y
503 los niveles de significancia (**: p valor $\leq 0,05$; *: p valor $\leq 0,1$; n.s.: p valor $> 0,1$: no significativa).

504 **DISCUSIÓN**

505 Los resultados indican que las propiedades biomecánicas de las especies de
506 árboles del BAs estudiadas mantienen una relación funcional con DV y FV, ya que la
507 resistencia se ve afectada por tales variables anatómicas. En cuanto a las propiedades
508 hidráulicas, los resultados obtenidos no brindan suficiente evidencia para establecer una
509 relación entre la anatomía y la eficiencia de transporte de agua. Lo contrario ocurre con
510 la seguridad hidráulica que, según los resultados, puede tener una relación funcional
511 con DV y FV.

512 **Diámetro y frecuencia de vasos**

513 Los resultados hallados en este trabajo demostraron que se cumplió la predicción
514 planteada sobre una relación negativa entre DV y FV. West, Brown & Enquist (1999)
515 desarrollaron un modelo que describe la red vascular del árbol entero y su
516 comportamiento conductivo, pero consideraron que FV es invariable con la altura y el
517 órgano de la planta, independientemente de que DV decrezca con la altura. En
518 contraposición, Sperry y colaboradores (2008) compilaron datos que demuestran la
519 existencia de un límite de empaquetamiento que impone una restricción espacial para
520 los vasos en el xilema: la cantidad (FV) presente depende directamente de la dimensión
521 (DV) que adquieran. Savage y colaboradores (2010) respaldaron y complementaron los
522 resultados de Sperry y colaboradores (2008) mediante la construcción de un modelo
523 que considera que DV decrece en altura y en consecuencia FV se incrementa. Por otra
524 parte, Zanne y colaboradores (2010) también encontraron una relación entre FV y la
525 dimensión de los vasos, particularmente el área. En consonancia con algunos de los
526 autores mencionados, Poorter y colaboradores (2010) encontraron una relación positiva
527 entre DV y FV. Por lo tanto, los resultados de este trabajo respaldan la idea de que los
528 árboles pueden configurar su arquitectura vascular a través de variaciones en DV y FV
529 para alcanzar la eficiencia y seguridad adecuada para su óptimo desempeño en el
530 hábitat donde crece.

531 **Anatomía y densidad de madera**

532 Se confirmó la predicción que indicaba que DM se vería influenciada en forma
533 negativa por DV y positivamente por FV. Particularmente en el caso de DMr, la relación
534 con FV no fue significativa, pero se observó una tendencia de asociación positiva entre
535 estas variables. Preston y colaboradores (2006) no encontraron una relación
536 significativa entre DM y FV, mientras que sí la hallaron entre DM y DV. Jacobsen y
537 colaboradores (2007) encontraron una relación significativa entre DM y el porcentaje de
538 área de vasos, mientras que la relación de DM con el diámetro hidráulico de los vasos

539 no fue significativa. Chave y colaboradores (2009) mencionan la existencia de especies
540 que presentan vasos grandes con madera muy densa, lo que se debe principalmente al
541 espesor de las paredes de las fibras.

542 La densidad de la madera es la principal indicadora de su costo de construcción
543 y resulta una propiedad integradora entre las propiedades hidráulicas y biomecánicas
544 de la planta. Es un reflejo de la estrategia de adquisición de recursos por parte de los
545 árboles y suele ser un criterio de clasificación ecológica de las especies, además de
546 describir el almacenamiento o inversión de carbono por unidad de volumen de madera
547 (Chave et. al, 2009; Lambers et al., 2008). El estudio clásico de la ecología vegetal suele
548 indicar que las especies de madera menos densa suelen ser aquellas de mayores tasas
549 de crecimiento y menores ciclos de vida (Lambers et al., 2008). Los resultados de este
550 trabajo podrían respaldar parcialmente esa declaración (discusión en apartados
551 subsiguientes).

552 Las relaciones entre los vasos y la densidad obtenidas en este TFC podrían
553 complementar el conocimiento sobre el espectro económico «rápido-lento» del BAs,
554 ubicando en el extremo «rápido» a las especies de pocos vasos grandes y en el extremo
555 «lento» a las especies de muchos vasos pequeños.

556 **Anatomía y eficiencia hidráulica**

557 Los resultados obtenidos no proporcionan suficiente evidencia para establecer
558 una relación entre las variables anatómicas estudiadas y la eficiencia hidráulica y, por lo
559 tanto, no se cumplieron las predicciones planteadas sobre una posible relación positiva
560 entre DV y K_s, y negativa entre FV y K_s. Hay que mencionar que durante la obtención
561 de los datos hidráulicos de este TFC existieron una serie de limitantes que dificultaron
562 el análisis y la interpretación de los resultados obtenidos. Dentro de las mismas pueden
563 encontrarse la presencia de compuestos mucilaginosos en los vasos de las especies *C.*
564 *speciosa*, *C. fissilis* y *O. diospyrifolia* (Rodríguez, 2015). Se ha demostrado que algunas
565 especies son capaces de metabolizar y volcar en sus vasos compuestos de respuesta
566 a estreses bióticos y abióticos, así como también existen especies que producen tales
567 compuestos sin necesidad de estar estresadas La producción de metabolitos
568 secundarios como un mecanismo de respuesta y defensa podría ser el motivo de la falta
569 de correlación entre DV, FV y K_s. Las punteaduras también son claves en la definición
570 de la eficiencia hidráulica (Pratt & Jacobsen, 2017). En este trabajo se omitió estudiar
571 las características de las punteaduras intervasculares porque los preparados
572 anatómicos e imágenes no fueron obtenidos originalmente para tal fin. Al omitir el
573 análisis de punteaduras en este TFC queda un vacío de información para el BAs que

574 podría llenarse con estudios futuros. Hay una amplia cantidad de trabajos que
575 encontraron relaciones significativas entre eficiencia hidráulica, DV y FV (Por ejemplo,
576 Chen y colaboradores 2009b; Jacobsen y colaboradores 2005; Poorter y colaboradores
577 2010) y entre la eficiencia y el área de punteaduras (Choat et al., 2008; Loepfe et al.,
578 2007).

579 Comparando dos xilemas diferentes con igual área total de lúmenes, será más
580 eficiente aquel que presente pocos vasos, pero más grandes, que muchos vasos
581 pequeños. Esto se debe a que el flujo se rige por la Ley de Hagen – Poiseuille, que
582 indica que las variaciones en la conductividad son muy sensibles a las variaciones en el
583 diámetro. En la literatura (Ewers et al., 2007) se menciona que una mayor cantidad de
584 vasos podría ser beneficioso ante un inconveniente en uno de ellos, como puede ser un
585 embolismo, ya que el flujo podría desviarse a vasos contiguos, evitando el obstáculo, y
586 contribuyendo a una mayor redundancia y seguridad en el transporte. Pero una mayor
587 cantidad de vasos también puede significar una mayor propagación de embolismos.
588 Pratt y Jacobsen (2017) mencionan que los vasos anchos podrían alcanzar altas
589 eficiencias sólo si tuviesen abundantes punteaduras intervasculares con membranas
590 muy porosas. Tanto las punteaduras como las placas de perforación, en caso de no ser
591 simples, son elementos que otorgan resistencia al caudal y, por lo tanto, restan
592 eficiencia.

593 **Anatomía y seguridad hidráulica**

594 Los resultados de este TFC indicarían que: la resistencia a la cavitación aumenta
595 cuando hay vasos estrechos y cuando éstos se encuentran en alta cantidad por unidad
596 de superficie y, que las disfunciones se inician con tensiones menores (menos
597 negativas) cuando el diámetro promedio es elevado. Es decir, que el ingreso de aire se
598 acelera a medida que aumenta el tamaño de los vasos, cavitándolos.

599 Por otra parte, los resultados presentados se podrían respaldar en la hipótesis
600 del «poro raro»: que los vasos sean de pequeñas dimensiones representaría una menor
601 probabilidad de hallarse poros de punteaduras intervasculares con tamaños grandes a
602 través de los que se propaguen los embolismos (Tyree & Zimmermann, 2013; Wheeler
603 et al., 2005). Con respecto a FV, si adquiere valores altos, podría tener asociada una
604 mayor vinculación entre vasos (Martínez-Vilalta et al., 2012). Esto tendría implicancias
605 en dos procesos: bajo ciertas condiciones biofísicas podría alentar una mayor
606 transferencia del caudal hidráulico y bajo otras condiciones, a una mayor transferencia
607 de embolismos. En el presente trabajo se observa una tendencia a que aquellas
608 especies con mayor FV requieran una mayor tensión para perder el 50% de K_s y por lo

609 tanto son más seguras hidráulicamente. Sin embargo, no debe sorprender el resultado
610 inverso pues FV, como se mencionó, también podría representar una mayor
611 propagación del fenómeno de cavitación.

612 Ewers y colaboradores (2007) desarrollaron un modelo que intenta explicar los
613 beneficios y problemas de tener una alta redundancia (alta FV) en función del potencial
614 al que esté sometida la planta y establecen un umbral de 50% de pérdida de K_S (P_{50}),
615 que representa el límite entre el mantenimiento de la conducción o la embolización
616 descontrolada. La FV sería beneficiosa a potenciales mayores a P_{50} (menos negativos,
617 menor tensión), mientras que a potenciales menores (más negativos, mayor tensión) FV
618 sería perjudicial. Por lo tanto, siguiendo el razonamiento anterior, el IV analizado en este
619 trabajo, sólo sería útil de emplear con potenciales hídricos mayores a P_{50} , ya que indica
620 que mientras más alta sea FV (relaciones DV/FV tendiendo a valores menores que 1),
621 mayor será la seguridad. Evidentemente, la aplicación del IV es limitada y poco útil, ya
622 que solo se restringe a un determinado rango de potenciales y no es suficiente para
623 abordar un proceso complejo que involucra compensaciones.

624 En contraposición a los resultados de este TFC, Barotto (2021) encontró que, en
625 *Eucalyptus sp.*, al aumentar el diámetro hidráulico de los vasos, aumenta la seguridad;
626 y Pfautsch et al., (2017) para el mismo género, encontraron que los espesores de la
627 doble pared intervascular y de la membrana de las punteaduras aumentan al
628 incrementar el diámetro de los vasos. Estas características anatómicas, en donde los
629 vasos van haciéndose más inseguros a medida que disminuyen su tamaño, invierten el
630 gradiente de seguridad encontrado en este TFC. Sin embargo, en esos estudios se
631 evaluó la variación a nivel intraespecífico, a diferencia de este TFC, donde se ha
632 evaluado la variación interespecífica. Otros autores como Levionnois y colaboradores
633 (2021) no encontraron una relación entre DV y la densidad de punteaduras, ni entre la
634 fracción de punteaduras intervasculares y la resistencia a la embolia. Maherali y
635 colaboradores (2006) encontraron una relación negativa entre los valores absolutos
636 (positivos) de P_{50} y DV (la vulnerabilidad aumenta con DV). El mismo resultado
637 obtuvieron Chen y colaboradores (2009a), quienes además encontraron una relación
638 negativa entre P_{12} Y P_{88} con DV. En otro trabajo, los mismos autores, también
639 encontraron una relación positiva entre FV y P_{50} (Chen et al., 2009b). Jacobsen y
640 colaboradores (2005) no encontraron una relación entre DV y P_{50} . Finalmente,
641 Schumann y colaboradores (2019) no encontraron una relación entre el IV con P_{12} , P_{50}
642 ni P_{88} .

643 Varios autores mencionan que también hay que tener en cuenta otras
644 propiedades que serían determinantes de la seguridad hidráulica como, por ejemplo: la
645 relación espesor de pared - diámetro de vaso; la cantidad y características de las fibras
646 adyacentes a los vasos; la composición química de la pared celular (contenido de
647 celulosa y lignina) y la presencia de traqueidas vasicéntricas (Badel et al., 2015; Barotto,
648 2021; Hacke et al., 2001; Jacobsen et al., 2007; Jacobsen et al., 2005; Pratt y Jacobsen,
649 2017; Wagner et al., 1998). Por lo tanto, evidentemente la seguridad hidráulica está
650 determinada de una forma muy compleja y la información disponible a pesar de ser
651 abundante, a menudo es contradictoria.

652 Los datos calculados en este TFC y los medidos en Rodríguez (2015) muestran
653 que el BAs presenta un espectro de resistencias a la cavitación que podría atribuirse a
654 su origen evolutivo y geológico. Se ha planteado la hipótesis de la existencia de un «arco
655 pleistocénico» en Sudamérica, que es una construcción teórica que supone que han
656 ocurrido periodos secos y fríos que permitieron la expansión de los bosques secos. Esos
657 periodos fueron alternados o sucedidos por otros húmedos y cálidos, lo que provocó la
658 fragmentación de esos bosques secos en varios núcleos (Pennington et al., 2000; Prado
659 & Gibbs, 1993). Uno de esos núcleos es el denominado «Misiones», en donde especies
660 típicas de bosques secos coexisten con especies de condiciones húmedas. Por lo tanto,
661 los rasgos del xilema que le permiten una mayor tolerancia a la cavitación a las especies
662 más resistentes posiblemente hayan sido moldeados en condiciones climáticas
663 pasadas.

664 **Anatomía y resistencia biomecánica**

665 Los resultados de este TFC sobre las propiedades biomecánicas son
666 consistentes con las predicciones planteadas y parecen indicar que las especies
667 disminuyen su resistencia al aumentar DV y al disminuir en consecuencia su FV. De
668 forma inversa, las especies más resistentes tienden a tener menores valores de DV
669 promedio y mayor FV.

670 La magnitud de la resistencia de la madera depende fundamentalmente de las
671 características de las fibras del xilema. En ese sentido, Jacobsen y colaboradores (2007)
672 encontraron una relación positiva entre el MOR y el porcentaje de pared de fibras; y
673 negativa con el diámetro del lumen de las mismas células, al igual que Woodrum y
674 colaboradores (2003). Contrariamente, Hamdan y colaboradores (2020) no encontraron
675 relaciones significativas entre MOR y MOE con el diámetro de las fibras, pero sí
676 encontraron una relación positiva entre MOR y MOE con la longitud y el espesor de la
677 pared de fibras. La presencia de vasos implica un menor espacio disponible para fibras

678 y, por lo tanto, representa una disminución de la resistencia cuando los vasos son de
679 tamaños mayores, ya que pueden considerarse como zonas de debilidad (Wagner et
680 al., 1998).

681 Varias investigaciones encontraron relaciones que vinculan el porcentaje o el
682 área de los vasos con propiedades como MOR y MOE, tal como se discutirá a
683 continuación. Jacobsen y colaboradores (2007) encontraron que el MOR se correlacionó
684 negativamente con el porcentaje de área de vaso y positivamente con la relación $(t/b)^2$,
685 donde t es el espesor de la doble pared entre dos vasos compartidos y b es el diámetro
686 de los vasos. La relación $(t/b)^2$ es conocida como la resistencia teórica a la implosión de
687 los vasos y, por lo tanto, también está relacionada positivamente con la seguridad
688 hidráulica (Hacke et al., 2001; Pratt et al., 2007). Los resultados de Jacobsen y
689 colaboradores (2007) son coincidentes con los de éste TFC, en el que se encontró que
690 las especies de mayores DV (con posibles menores relaciones $(t/b)^2$), también
691 presentan una menor resistencia mecánica y menor seguridad hidráulica. En este
692 trabajo no fue posible medir el espesor de la pared debido a la calidad de las imágenes
693 de los preparados, que no fueron concebidas para tal fin. Hamdan y colaboradores
694 (2020) encontraron relaciones negativas entre MOR, MOE y DV, mientras que no
695 encontraron relaciones significativas entre dichas variables biomecánicas y FV. Por otra
696 parte, Santini y colaboradores (2019) han encontrado una relación negativa entre el
697 porcentaje de área de vasos y MOE. Los ejemplos citados se llevaron a cabo en
698 ecosistemas diferentes al BAs y, en consecuencia, este TFC cobra relevancia ya que
699 representa un aporte al conocimiento del ecosistema estudiado.

700 Los resultados indican que las especies del BAs consideradas poseen una
701 amplitud de comportamientos biomecánicos, otorgando al ecosistema una
702 heterogeneidad funcional que lo diferencia de otros ecosistemas más homogéneos
703 desde el punto de vista del comportamiento de sus especies. Tal heterogeneidad
704 funcional puede atribuirse, como se mencionó anteriormente, a la historia evolutiva y
705 geológica de este ambiente, ya que sus especies componentes son típicas de bosques
706 tropicales tanto secos como lluviosos. La DM, determinante de la resistencia, muestra
707 una relación con la fertilidad del suelo (Chave et al., 2009) y ésta pudo haberse visto
708 modificada con la variación del clima a lo largo del tiempo. El aumento de las
709 precipitaciones posibilitó la meteorización del suelo y el lavado de sus bases, alterando
710 las condiciones edáficas originales. Las especies moldeadas en el pasado, bajo
711 condiciones más secas y de suelos más fértiles, posiblemente sean las de mayor DM,
712 que perduraron hasta la actualidad.

713 Las variaciones en diámetro de la médula, el ancho de la corteza, variaciones en
714 el ancho de los radios medulares, la cantidad y el tipo de lignina y la orientación de las
715 microfibrillas de celulosa también podrían tener relación con la variación de las
716 propiedades mecánicas (Déjardin et al., 2010; Wagner et al., 1998) y, por lo tanto,
717 deberían ser tenidos en cuenta de forma integral en futuros análisis de relaciones
718 anatómicas y biomecánicas.

719 **CONCLUSIÓN**

720 Los resultados de este trabajo muestran que los vasos son rasgos funcionales
721 porque afectan la aptitud de la planta aumentando o disminuyendo la resistencia
722 hidráulica (seguridad) y biomecánica, pudiendo impactar en la supervivencia de los
723 individuos.

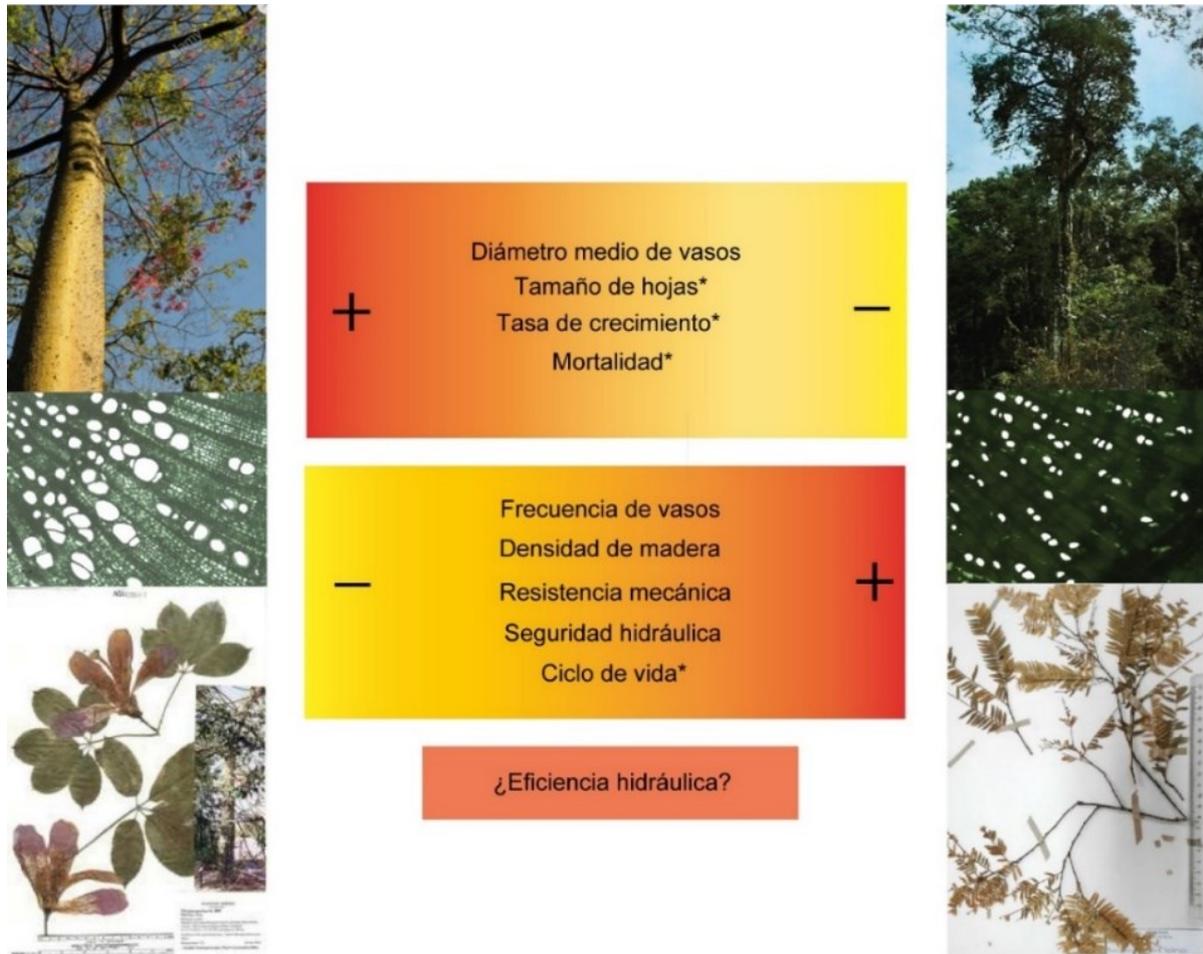
724 Existe una gran diversidad funcional en el BAs, ya que presenta una amplitud de
725 especies tanto vulnerables como resistentes hidráulica y biomecánicamente. La
726 coexistencia de especies de diferente comportamiento podría atribuirse a la historia
727 evolutiva del ecosistema, la cual podría explicarse mediante la hipótesis del «arco
728 pleistocénico». La alternancia de periodos secos – fríos y húmedos – cálidos seleccionó
729 a las especies más aptas para cada época, y que aún persisten.

730 Las especies del BAs con mayores diámetros y menores frecuencias de vaso
731 son aquellas de menor densidad y menos resistentes, tanto biomecánicamente como
732 hidráulicamente; mientras que las especies con menores diámetros y mayores
733 frecuencias de vaso son las de mayor densidad y mayor resistencia, tanto biomecánica
734 como hidráulica. No se encontró suficiente evidencia para establecer una relación entre
735 la eficiencia hidráulica y la anatomía del xilema.

736 Los resultados permiten destacar la capacidad predictiva del enfoque funcional
737 de la ecología. Por lo tanto, mediante el análisis anatómico de la madera es posible
738 anticipar la resistencia o vulnerabilidad de las especies tanto a los impactos mecánicos
739 ocasionados por disturbios, como a las disfunciones hidráulicas que puedan producirse,
740 por ejemplo, debido a la sequía. El cambio climático antropogénico podría influir y
741 afectar los procesos y servicios ecosistémicos, amenazando la perpetuidad de las
742 especies con la generación de condiciones ambientales más agresivas.

743 Los resultados refuerzan la idea de que la DM es una propiedad indicadora
744 (variable *proxy*) que podría reflejar la tendencia del comportamiento hidráulico y
745 biomecánico al mismo tiempo. En ese sentido, los vasos podrían ser tenidos en cuenta
746 en el espectro económico rápido - lento de la madera (*fast – slow continuum*) (Chave et

747 al., 2009), ubicando en el extremo rápido a las especies vasos de mayor diámetro y
 748 menor frecuencia; mientras que en el extremo lento se pueden considerar a las especies
 749 de vasos de menor diámetro y mayor frecuencia (Figura 10).



750
 751 **Figura 10.** Resumen del espectro económico rápido – lento basado en Chave et al. (2009) (las variables
 752 señaladas con asterisco) y este trabajo.

753

754

755 **BIBLIOGRAFÍA**

- 756 **Administración de Parques Nacionales.** 2020. Parque Nacional Iguazú. Disponible en:
757 <https://www.argentina.gob.ar/parquesnacionales/iguazu>. Último acceso: 29 de julio del 2020.
- 758 **Badel, E., Ewers, F. W., Cochard, H., & Telewski, F. W.** 2015. Acclimation of mechanical and hydraulic
759 functions in trees: impact of the thigmomorphogenetic process. *Frontiers in Plant Science* 6: 266.
- 760 **Barotto, A. J.** 2021. Significado funcional de la madera en el género *Eucalyptus*: relaciones entre
761 microestructura y mecanismos de resistencia a estrés por sequía y heladas. Tesis Doctoral. Facultad de
762 Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- 763 **Calow, P.** 1987. Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*, 1(1): 57-61.
- 764 **Campanello, P.I., Montti, L., Mac Donagh, P., Goldstein, G.** 2009. Reduced-Impact Logging and Post-
765 Harvest Management in the Atlantic Forest of Argentina: Alternative approaches to enhance regeneration
766 and growth of canopy trees. En: *Forest Management*. Grossberg S. P. (editor). Nova Science Publishers.
767 New York, Estados Unidos. Pp: 39-59. ISBN: 9781606925041.
- 768 **Caponi, G.** 2010. La ciencia de lo sustentable: razón de ser del discurso funcional en Ecología. *Principia:*
769 *an international journal of epistemology* 14(3): 349-373.
- 770 **Carlquist, S.** 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American journal of botany*
771 64(7): 887-896.
- 772 **Carreras, R., Bessega, C., López, C. R., Saidman, B. O., & Vilardi, J. C.** 2017. Developing a breeding
773 strategy for multiple trait selection in *Prosopis alba* Griseb., a native forest species of the Chaco Region in
774 Argentina. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 90(2): 199-210.
- 775 **Cátedra de Dendrología, FCAYF UNLP.** 2021. Maderas argentinas. Disponible en:
776 <https://www.maderasenargentina.com.ar/#intro>. Último acceso : 31 de mayo de 2021.
- 777 **Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E.** 2009. Towards a
778 worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12(4): 351-366.
- 779 **Chen J. W., Zhang Q., Cao K. F.** 2009a. Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits
780 in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in south-
781 western China. *Ecol Res* 24: 65–73.
- 782 **Chen, J.W., Zhang, Q., Li, X.S. & Cao K. F.** 2009b. Independence of stem and leaf hydraulic traits in six
783 Euphorbiaceae tree species with contrasting leaf phenology. *Planta* 230: 459–468.
- 784 **Choat, B., Ball, M., Lully, J., & Holtum, J.** 2003. Pit membrane porosity and water stress-induced cavitation
785 in four co-existing dry rainforest tree species. *Plant Physiology* 131(1): 41-48.
- 786 **Choat, B., Cobb, A. R., & Jansen, S.** 2008. Structure and function of bordered pits: new discoveries and
787 impacts on whole-plant hydraulic function. *New phytologist* 177(3): 608-626.
- 788 **Cutler, D. F., Botha, C. E. J., & Stevenson, D. W.** 2008. *Plant anatomy: an applied approach*. Ed. Wiley.
789 312 pp. ISBN: 978-1-4051-2679-3

790 **de Oliveira, M. M. F., Ebecken, N. F. F., de Oliveira, J. L. F., & Gilleland, E.** 2011. Generalized extreme
791 wind speed distributions in South America over the Atlantic Ocean region. *Theoretical and Applied*
792 *Climatology* 104: 377–385.

793 **de Paula, G. A. R.** 2013. Perspectiva histórica e estudo de conceitos em ecologia funcional. *Oecologia*
794 *Australis* 17(3): 331-346.

795 **Déjardin, A., Laurans, F., Arnaud, D., Breton, C., Pilate, G., & Leplé, J. C.** 2010. Wood formation in
796 Angiosperms. *Comptes rendus biologies* 333(4): 325-334.

797 **di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M., & Robledo, C. W.** 2017.
798 InfoStat. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

799 **Ewers, F. W., Ewers, J. M., Jacobsen, A. L., & López-Portillo, J.** 2007. Vessel redundancy: modeling
800 safety in numbers. *Iawa Journal* 28(4): 373-388.

801 **Evert, R. F.** 2006. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure,
802 function, and development. Ed. John Wiley & Sons. 624 pp. ISBN: 0470047372

803 **Galindo-Leal, C & I Gusmão Câmara.** 2003. Atlantic Forest Hotspot Status: An Overview. En: *The Atlantic*
804 *Forest of South America: biodiversity status, threats and outlook* (1ra edición). Eds: Galindo-Leal, C & I
805 Gusmão Câmara. Island Press, Washington, USA. pp: 3-11. ISBN: 1-55963-989-X

806 **Gleason, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U. G., Pratt, R. B., Bhaskar, R., Brodribb,**
807 **T. J., Bucci, S. J., & Cao, K.** 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic
808 efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* 209(1): 123-136.

809 **Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A.** 2001. Trends in wood density
810 and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126(4): 457-461.

811 **Hacke, U. G., Sperry, J. S., Wheeler, J. K., & Castro, L.** 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with
812 safety and efficiency. *Tree physiology* 26(6): 689-701.

813 **Hacke, U. G., Spicer, R., Schreiber, S. G., & Plavcová, L.** 2017. An ecophysiological and developmental
814 perspective on variation in vessel diameter. *Plant, cell & environment* 40(6): 831-845.

815 **Hamdan, H., Nordahlia, A. S., Anwar, U. M. K., Iskandar, M. M., Omar, M. M., & Tumirah, K.** 2020.
816 Anatomical, physical, and mechanical properties of four pioneer species in Malaysia. *Journal of Wood*
817 *Science* 66(1): 1-9.

818 **Holdridge, L. R.** 1967. Life zone ecology. *Life zone ecology* (rev. ed.).

819 **Jacobsen, A. L., Agenbag, L., Esler, K. J., Pratt, R. B., Ewers, F. W., & Davis, S. D.** 2007. Xylem density,
820 biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the
821 Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology* 95(1): 171-183.

822 **Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., Pratt, R. B., Paddock, W. A., & Davis, S. D.** 2005. Do xylem fibers affect
823 vessel cavitation resistance? *Plant physiology* 139(1): 546-556.

824 **Jauregui, A., Rodríguez, S. A., García, L. N. G., González, E., & Segura, L. N.** 2021. Wood density and
825 tree size used as cues to locate and excavate cavities in two *Colaptes* woodpeckers inhabiting a threatened
826 southern temperate forest of Argentina. *Forest Ecology and Management* 502: 119723.

- 827 **Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, T. L.** 2008. Plant physiological ecology. Ed. Springer Science &
828 Business Media. 605 pp. ISBN: 978-0-387-78341-3
- 829 **Levionnois, S., Jansen, S., Wandji, R. T., Beauchêne, J., Ziegler, C., Coste, S. & Heuret, P.** 2021.
830 Linking drought-induced xylem embolism resistance to wood anatomical traits in Neotropical trees. *New*
831 *Phytologist* 229(3): 1453-1466.
- 832 **Loepfe, L., Martinez-Vilalta, J., Piñol, J., & Mencuccini, M.** 2007. The relevance of xylem network
833 structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology* 247(4): 788-803.
- 834 **Lorenz, T. J., Vierling, K. T., Johnson, T. R., & Fischer, P. C.** 2015. The role of wood hardness in limiting
835 nest site selection in avian cavity excavators. *Ecological Applications* 25(4): 1016-1033.
- 836 **Martínez Crovetto, R. N.** 2012. Estudios Etnobotánicos V. Nombres de plantas y su utilidad según los Mbya
837 guaraní de Misiones, Argentina. *Bonplandia* 21(2): 109-133.
- 838 **Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Álvarez, X., Camacho, J., Loepfe, L., & Piñol, J.** 2012. Spatial
839 distribution and packing of xylem conduits. *American Journal of Botany* 99(7): 1189-1196.
- 840 **McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M.** 2006. Rebuilding community ecology from
841 functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21(4): 178-185.
- 842 **McMahon, T.** 1973. Size and shape in biology: elastic criteria impose limits on biological proportions, and
843 consequently on metabolic rates. *Science* 179(4079): 1201-1204.
- 844 **Media Cybernetics, Inc.** 2006. Image Pro Plus 6.0.0.260. Silverspring, MA, USA.
- 845 **Montti, L.F.** 2010. Ecología y fisiología de *Chusquea ramosissima*, una especie de bambú monocárpico y
846 los efectos de su floración sobre la dinámica y funcionamiento del Bosque Atlántico semideciduo. Tesis
847 Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.
- 848 **Montti, L., Villagra, M., Campanello, P. I., Gatti, M. G., & Goldstein, G.** 2014. Functional traits enhance
849 invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic Forest. *Acta*
850 *Oecologica* 54: 36-44.
- 851 **Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J.,** 2000. Biodiversity hotspots
852 for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- 853 **Nock, C. A., Vogt, R. J., & Beisner, B. E.** 2016. Functional traits. *ELS*, 1-8.
- 854 Pammenter, N. V., & Van der Willigen, C. 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves
855 illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree physiology* 18(8-9): 589-593.
- 856 **Pennington, R., Prado, D. E., & Pendry, C. A.** 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary
857 vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27(2): 261-273.
- 858 **Derguy, M. R., Frangi J. L., Martinuzzi S.** 2021. Las regiones forestales de la Argentina en el contexto de
859 zonas de vida de Holdridge. En: *Uso sostenible del bosque. Aportes desde la Silvicultura Argentina*. Peri,
860 P. L., Martínez Pastur, G. J., & Schlichter, T. M. (editores) Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible
861 de la Nación.

862 **Pfautsch, S., Aspinwall, M. J., Drake, J. E., Chacon-Doria, L., Langelaan, R. J., Tissue, D. T., ... & Lens,**
863 **F.** 2018. Traits and trade-offs in whole-tree hydraulic architecture along the vertical axis of *Eucalyptus*
864 *grandis*. *Annals of Botany* 121(1): 129-141.

865 **Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K. E., Licona,**
866 **J. C., Martínez-Ramos, M., & Mazer, S. J.** 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates?
867 Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89(7): 1908-1920.

868 **Poorter L., McDonald I., Alarcon A., Fichtler E., Licona J.C., Pena-Claros M., ... & Sass-Klaassen U.**
869 2010 The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies
870 of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481–492.

871 **Prado, D. E., & Gibbs, P. E.** 1993. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South
872 America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80(4): 902-927.

873 **Pratt, R. B., Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., & Davis, S. D.** 2007. Relationships among xylem transport,
874 biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New*
875 *phytologist* 174(4): 787-798.

876 **Pratt, R. B., & Jacobsen, A. L.** 2017. Conflicting demands on angiosperm xylem: tradeoffs among storage,
877 transport and biomechanics. *Plant, Cell & Environment* 40(6): 897-913.

878 **Preston, K. A., Cornwell, W. K., & DeNoyer, J. L.** 2006. Wood density and vessel traits as distinct
879 correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170(4): 807-
880 818.

881 **Rodríguez, S. A.** 2015. Propiedades biomecánicas y ecofisiológicas de especies de árboles nativos y
882 cultivados en la provincia de Misiones. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
883 Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.

884 **Rodríguez S. A., Cristiano P. M., Lezcano O. A., Suirezs T. M., Díaz Villa M. V. E., Bucci S. J.,**
885 **Goldstein G., Campanello P. I.** 2021. Crown structural properties, wood density and liana load: influence
886 on growth and mortality in subtropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 51(1): 111-121.

887 **Samuels, M. L., Witmer, J. A., Schaffner A. A.** 2012 . *Fundamentos de Estadística para las Ciencias de*
888 *la Vida*. 4ta edición. Ed. Pearson Educación, S.A., Madrid, 2012 648 pp. ISBN: 9788478291373.

889 **Santini, N. S., Schmitz, N., Bennion, V., & Lovelock, C. E.** 2013. The anatomical basis of the link between
890 density and mechanical strength in mangrove branches. *Functional Plant Biology* 40(4): 400-408.1111

891 **Savage, V. M., Bentley, L. P., Enquist, B. J., Sperry, J. S., Smith, D. D., Reich, P. B., & Von Allmen, E.**
892 **I.** 2010. Hydraulic trade-offs and space filling enable better predictions of vascular structure and function in
893 plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(52): 22722-22727.

894 **Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z., & Jansen, S.** 2013. How to quantify conduits in wood? *Frontiers in*
895 *plant science* 4: 56.

896 **Schumann, K., Leuschner, C. & Schuldt, B.** 2009. Xylem hydraulic safety and efficiency in relation to leaf
897 and wood traits in three temperate *Acer* species differing in habitat preferences. *Trees* 33: 1475–1490.

898 **Servicio Meteorológico Nacional.** 2021. Estadísticas Climatológicas Normales - período 1981-2010.
899 Disponible en: <https://www.smn.gob.ar/>. Último acceso: 7 de septiembre de 2021.

- 900 **Silva, J., Reis, A., dos Santos J. X., Soares Bilhalva dos Santos, P., Urbinati, C.** 2017. Caracterização
901 anatômica do xilema secundário de nove espécies da família leguminosae. En: Anais III Congresso
902 Brasileiro de Ciência e Tecnologia da Madeira. Florianópolis. ISSN: 2594-5874
- 903 **Soudzilovskaia, N. A., Elumeeva, T. G., Onipchenko, V. G., Shidakov, I. I., Salpagarova, F. S., Khubiev,
904 A. B., ... & Cornelissen, J. H.** 2013. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic
905 and long-term climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(45): 18180-18184.
- 906 **Souza, C. R., Maia, V. A., Aguiar-Campos, N., Farrapo, C. L., & Santos, R. M.** 2021. Tree species
907 consistent co-occurrence in seasonal tropical forests: an approach through association rules analysis. *Forest
908 Systems* 30(2): 8 pp.
- 909 **Sperry, J. S., Meinzer, F. C., & McCulloh, K. A.** 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic
910 architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment* 31(5): 632-645.
- 911 **Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A.** 2015. *Plant physiology and development* (6th edition).
912 Sinauer Associates Incorporated.
- 913 **The GIMP Development Team.** 2019. GIMP. Disponible en: <https://www.gimp.org>
- 914 **Tortorelli, L. A.** 2009. *Maderas y bosques argentinos*. 2da edición. Tomos 1 y 2. Orientación Gráfica
915 Editora. Buenos Aires, Argentina. ISBN tomo 1: 978-987-9260-69-2. 576 pp. ISBN tomo 2: 978-987-9260-
916 68-5. 592 pp.
- 917 **Tyree, M. T., & Zimmermann, M. H.** 2013. *Xylem structure and the ascent of sap*. 2da edición. Springer
918 Series in Wood Science, Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 284 pp. ISBN: 978-3-662-04931-0.
- 919 **Valla, J. J.** 1979. *Botánica: morfología de las plantas superiores*. Ed. Hemisferio Sur.
- 920 **Van Gelder, H. A., Poorter, L., & Sterck, F. J.** 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation
921 in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171(2): 367-378.
- 922 **Vieilledent, G., Fischer, F. J., Chave, J., Guibal, D., Langbour, P., & Gérard, J.** 2018. New formula and
923 conversion factor to compute basic wood density of tree species using a global wood technology
924 database. *American journal of botany* 105(10): 1653-1661.
- 925 **Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E.** 2007. Let the
926 concept of trait be functional! *Oikos* 116(5): 882-892.
- 927 **Wagner, K. R., Ewers, F. W., & Davis, S. D.** 1998. Tradeoffs between hydraulic efficiency and mechanical
928 strength in the stems of four co-occurring species of chaparral shrubs. *Oecologia* 117(1-2): 53-62.
- 929 **West, G., Brown, J. & Enquist, B.** 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular
930 systems. *Nature* 400: 664–667.
- 931 **Wheeler J. K., Sperry J. S., Hacke U. G. & Hoang N.** 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody
932 rosaceae and other vesselless plants: a basis for a safety vs. Efficiency trade-off in xylem transport. *Plant,
933 Cell & Environment* 28: 800–812.
- 934 **Zanne, A. E., Westoby, M., Falster, D. S., Ackerly, D. D., Loarie, S. R., Arnold, S. E., & Coomes, D. A.**
935 2010. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and
936 potential conductivity. *American Journal of Botany* 97(2): 207-215.

937 **Zhang, L., Chen, Y., Ma, K., Bongers, F., & Sterck, F. J.** 2019. Fully exposed canopy tree and liana
938 branches in a tropical forest differ in mechanical traits but are similar in hydraulic traits. *Tree*
939 *Physiology* 39(10): 1713-1724.

940