

Anatomía funcional del leño juvenil de *Pinus taeda* L: variabilidad genotípica y plasticidad anatómica ante déficit hídrico

Bulfe, Nardia Maria Luján^{1,3}; María Elena Fernández²

¹Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (EEA Montecarlo), Av. El Libertador 2472, 3384 Montecarlo, Misiones, Argentina; ²CONICET (INTA EEA Balcarce-Oficina Tandil), General Rodríguez 370, 7000, Tandil, Buenos Aires, Argentina; ³bulfe.nardia@inta.gov.ar

Bulfe, Nardia Maria Luján; María Elena Fernández (2017) Anatomía funcional del leño juvenil de *Pinus taeda* L: variabilidad genotípica y plasticidad anatómica ante déficit hídrico. Rev. Fac. Agron. Vol 116 (2): 225-240.

Pinus taeda L. alcanza altas tasas de crecimiento en la región del Noreste de Argentina, Sudamérica. Se han reportado para otras especies, arbóreas en general, compromisos entre su productividad y su resistencia al déficit hídrico. Estos estarían mediados por diferencias en caracteres anatómicos de la madera que determinan la eficiencia de conducción de agua –relacionada con el crecimiento– y la vulnerabilidad a la cavitación –asociada a la resistencia al déficit hídrico. El objetivo del trabajo fue analizar las relaciones entre anatomía del leño, densidad de madera y su funcionalidad en diferentes progenies de *P. taeda* con tasas de crecimiento contrastantes (alto (AC) y bajo (BC)) en condiciones óptimas y bajo déficit hídrico. En invernáculo, se aplicaron dos tratamientos de déficit hídrico (moderado y severo) y un testigo. Se midió el diámetro y espesor de pared de las traqueidas, la proporción de leño temprano y tardío, y la densidad de madera. Se realizaron curvas de vulnerabilidad a la cavitación del xilema y se estimó la conductividad hidráulica específica teórica. Bajo condiciones hídricas óptimas las progenies difirieron en crecimiento absoluto en altura (BC>AC), sin diferencias significativas en la morfometría de células individuales del leño, sin embargo manifestando a nivel de tejido diferencias en las proporciones de leño temprano y tardío. Tanto la funcionalidad como la seguridad del sistema conductor fueron iguales para todas las progenies. La progenie BC1 presentó mayor resistencia a la cavitación ($P_{50} = -2,1$ MPa vs. $P_{50} = -1,7$ en las restantes, $p < 0,05$). El déficit hídrico no modificó la morfometría celular, sin embargo, aumentó la proporción de leño tardío sin redundar significativamente en la conductividad hidráulica. Se concluye que a nivel de xilema, la proporción de tipos de leño dentro del anillo es la característica más variable genotípicamente y más plástica ante cambios en la disponibilidad hídrica. No se observaron compromisos entre eficiencia de conducción y vulnerabilidad a la cavitación en los genotipos analizados.

Palabras claves: Leño temprano, leño tardío, vulnerabilidad a la cavitación, anillo de crecimiento, densidad de madera

Bulfe, Nardia Maria Luján; María Elena Fernández (2017) Functional anatomy of juvenile wood of *Pinus taeda* L: genotypic variability and anatomical plasticity in response to water deficit. Rev. Fac. Agron. Vol 116 (2): 225-240.

Pinus taeda L. achieves high growth rates in the Northeastern region of Argentina, South-America. However, according to that reported for other tree species, both gymnosperms and broadleaves, there may be a tradeoff between productivity and resistance to water deficit, mediated by differences in wood anatomical characteristics that determine the efficiency of water conduction -driving maximum growth- and xylem vulnerability to cavitation – associated to resistance to water deficit. The objective of this study was to analyze the relationships between wood anatomy, wood density and functionality in different genotypes of *P. taeda* of contrasting growth rate (high (AC) and low (BC)) under optimal and deficit water conditions. Under greenhouse conditions, two treatments of water deficit (moderate and severe) and a control were applied. Measurements of lumen diameter and wall thickness of tracheids, proportion of early and latewood, and wood density were carried out. Curves describing vulnerability to cavitation and estimation of the theoretical specific hydraulic conductivity (k_{sT}) were performed. Genotypes differed in their growth (AC>BC) under optimal water conditions, presenting no significant differences in the morphometry of individual cells but differences in the proportion of early and latewood. Genotype BC1 was the only presenting a lower vulnerability to cavitation ($P_{50} = -2.1$ vs. -1.7 Mpa than the other ones, $p < 0.05$). Under water deficit the cell level variables were unchanged, however latewood proportion did increase with no significant impact on k_{sT} . We concluded that at the xylem level, the proportion of early and latewood within the growth ring is the most variable trait both genotypic and phenotypically in response to water deficit. No tradeoff between xylem efficiency and safety was observed in the studied genotypes.

Key words: earlywood, latewood, xylem vulnerability to cavitation, growth ring, wood density

Recibido: 08/04/2016

Aceptado: 14/09/2017

Disponible on line: 01/04/2018

ISSN 0041-8676 - ISSN (on line) 1669-9513, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP, Argentina

INTRODUCCIÓN

La madera es un material heterogéneo desde el punto de vista de sus propiedades anatómicas, lo cual puede ser observado a nivel macro y microscópico. Sin embargo, el leño de las coníferas se presenta de manera más simple comparado al leño de las latifoliadas en cuanto a los elementos celulares que lo constituyen (Hacke et al., 2004). Así, el 90% del volumen xilemático de las coníferas está constituido por traqueidas (García Esteban et al., 2003). En su sección transversal se pueden diferenciar los anillos de crecimiento, distinguiéndose dentro de los mismos el leño de primavera, denominado leño temprano, y el leño de verano o leño tardío. En líneas generales, las traqueidas formadas en primavera presentan mayores diámetros de lúmenes, confiriéndoles una alta eficiencia en la conducción de agua. Por otro lado, el leño de verano presenta traqueidas de diámetros más estrechos con menor capacidad de conducción de agua (Sperry & Tyree, 1990; Sperry et al., 2006). Esta característica está a su vez asociada generalmente a una mayor resistencia a la cavitación (Sperry et al., 2006). Sin embargo, hay especies, como *Pseudotsuga menziesii*, en las que el leño tardío es más vulnerable a la cavitación que el leño temprano (Domec & Gartner, 2002; Dalla Salda et al., 2014).

Las traqueidas no solamente cumplen la función del transporte de agua en la planta, sino también constituyen el mecanismo de soporte de ésta (Sperry et al., 2006). Para la función de soporte son de importancia la longitud, el diámetro y el espesor de pared de las células. Estas características influyen también en el funcionamiento del sistema hidráulico a través de la evitación del colapso de las células ante altas tensiones (Hacke et al., 2001). Por otro lado, las características anatómicas de las traqueidas resultan en ciertas propiedades físicas del tejido leñoso, entre las que se destaca la densidad de la madera. Esta está considerada como un importante indicador de la calidad de la misma para usos sólidos y triturados, tanto en coníferas como en latifoliadas (Zobel & Jett, 1995; y citas en él).

Para cuantificar la resistencia al flujo de agua en traqueidas con distintos tamaños de lúmenes usualmente se realiza una simplificación asumiendo que actúan como capilares. De este modo se desprecian las resistencias a nivel de puntuaciones que las interconectan, considerando solamente la que ejerce la propia pared en conductos de mayor o menor diámetro. Aún así, es muy utilizada para estimar la conductividad hidráulica específica teórica (k_{ST}), que por lo expuesto, sobrestima a la k_S real. De acuerdo a la Ley de Hagen-Poiseuille, el flujo capilar incrementa su velocidad hacia el centro del mismo, el cual es proporcional a la cuarta potencia del radio del capilar (Zimmermann, 1983). Por esta razón, lúmenes más grandes aumentan exponencialmente la capacidad de transporte de agua, disminuyendo la resistencia al flujo que se produce bajo tensión. A través de los capilares, el flujo de agua (J_w) es proporcional al gradiente de potencial hídrico entre el suelo y las hojas ($\Delta\psi$), y a la conductancia hidráulica de la planta (Zimmermann, 1983). A mayor eficiencia de conducción (dada por una mayor conductividad hidráulica del xilema, pero también

por las relaciones entre cantidad de órganos de provisión de agua y de transpiración), aumenta la capacidad de proveer agua a las hojas con un menor gradiente de potencial hídrico. Así, se puede mantener la apertura estomática, y consecuentemente, la fijación de C y crecimiento (Wang et al., 2003; Hajek et al., 2014) sin alcanzar grandes tensiones en el xilema. Por otro lado, cuanto mayor es la resistencia hidráulica al flujo de agua, mayores son las tensiones que se generan ante déficits hídricos en el suelo y/o la atmósfera. Cuando las tensiones del xilema son suficientemente negativas, ya sea por una alta demanda atmosférica y/o por una baja disponibilidad de agua a nivel de las raíces, fenómenos que ocurren durante sequías u olas de calor de distinta magnitud, se puede romper la continuidad de la columna de agua en el conducto, produciendo la cavitación (Tyree, 2003). En la medida en que las tensiones se hacen más negativas, las burbujas de aire pueden propagarse a través de los poros que interconectan los conductos lateralmente. El valor umbral de tensión en el xilema al cual se inicia y la tasa a la cual se magnifica este fenómeno depende de la anatomía del xilema de la especie, el genotipo y el órgano considerado. En particular, las puntuaciones son formadas por una discontinuidad de la pared secundaria de los elementos conductivos, pudiendo ser simples o areoladas. Estas últimas son características en el leño de las gimnospermas (García Esteban et al., 2003). En su morfología simplificada presentan el torus y el margo, siendo el primero el que sella la puntuación aislando un conducto cavitado de otro funcional, conocido como efecto "válvula". En este sentido, tanto el diámetro del torus como el de la apertura de la puntuación son importantes en la prevención de la cavitación en gimnospermas (Sperry et al., 2006). De acuerdo con esto, varios autores han encontrado que la resistencia a la cavitación está influenciada por la estructura de las puntuaciones en distintas especies (Sperry et al., 2006; Pitterman et al., 2006a; 2006b; Bouche et al., 2014). Asimismo, no sólo el diámetro del torus sino también el refuerzo de los vasos y traqueidas (relación entre el espesor de la pared y el diámetro del lumen), necesario para impedir el colapso de los mismos frente a altas tensiones, es una característica importante relacionada con la resistencia a la cavitación en coníferas y latifoliadas (Hacke et al., 2001; Sperry et al., 2006; Bouche et al., 2014). En el mismo sentido, Hacke et al. (2001) establecieron una relación entre la densidad de la madera (dependiente del refuerzo de las paredes) y la vulnerabilidad a la cavitación promedio estimada por el potencial hídrico al cual se pierde un 50% de conductividad hidráulica (P_{50}). Es así que una mayor densidad está asociada a valores de P_{50} más negativos (menor vulnerabilidad a la cavitación), tanto en angiospermas como en gimnospermas.

Por lo expuesto, la anatomía del leño determina tanto la eficiencia de conducción de agua en especies leñosas como la vulnerabilidad a la cavitación, fenómeno asociado en general a la resistencia al déficit hídrico en distintas especies. Se ha descrito que existe un compromiso entre ambos al realizar estudios interespecíficos (Maherali et al., 2006; Sperry et al., 2008). Sin embargo, si bien son pocos los estudios que analizan estos atributos a nivel intra-específico, se ha

reportado que pueden existir combinaciones de atributos a nivel anatómico, como ser proporciones de los distintos tipos de leño y diámetros de traqueidas y de puntuaciones areoladas, que permiten el mantenimiento de una alta conductividad hidráulica y una baja vulnerabilidad a la cavitación al mismo tiempo en especies como *Pinus contorta* (Wang et al., 2003) y en *Sequoia sempervirens* (Burgess et al., 2006). De ser así, estas combinaciones podrían resultar en la posibilidad de seleccionar genotipos con alto crecimiento y a la vez, alta resistencia al déficit hídrico. En este contexto, el objetivo del presente trabajo fue determinar las relaciones existentes entre la anatomía del leño, la densidad de la madera y su funcionalidad en genotipos de *Pinus taeda* L. cultivados en Argentina caracterizados por presentar tasas de crecimiento contrastantes. Esta es una de las principales especies forestales en este país, en cuanto a superficie implantada (MAGyP, 2016). Si bien existen numerosos antecedentes de su ecofisiología para los genotipos que se desarrollan en zonas templado-cálidas de los Estados Unidos (región de origen de la especie), son escasos los antecedentes de este tipo para los materiales seleccionados para su cultivo en áreas subtropicales de Sudamérica, como los evaluados en el presente estudio. Se planteó como hipótesis que existe variación en la vulnerabilidad a la cavitación entre genotipos, siendo más vulnerables aquellos con altas tasas de crecimiento. Esta mayor vulnerabilidad estaría asociada a una mayor conductividad hidráulica específica medida y estimada a partir del diámetro de las traqueidas (k_{ST}). Se esperó asimismo que la variación entre genotipos se explique por caracteres anatómicos y estructurales de la madera, como tamaño y densidad de puntuaciones, refuerzo de traqueidas y densidad de la madera. Como segundo objetivo, se analizó la variación en los caracteres estructurales de la madera cuando estos genotipos se encuentran en situaciones de déficit hídrico, bajo la hipótesis de que son caracteres plásticos y tienden a aumentar la resistencia a estrés a medida que se incrementa la intensidad del déficit hídrico como respuesta de aclimatación.

MATERIAL Y MÉTODOS

Material utilizado y diseño del experimento

De entre los materiales disponibles en el Programa de Mejoramiento Genético (PMG) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) de Argentina, fueron seleccionados, dentro de los Huertos Semilleros Clonales (HSC) de polinización abierta, dos genotipos (plantas madres) con altas tasas de crecimiento (AC), y dos genotipos con bajas tasas de crecimiento (BC), de los cuales se obtuvieron las semillas para la producción de plantas para los ensayos. A su vez, en cada grupo de tasa de crecimiento, se seleccionaron genotipos con densidades de madera contrastantes (Tabla 1). Las tasas de crecimiento fueron evaluadas en el PMG en la progenie de los genotipos del HSC al quinto año de edad, mediante un ranking estableciendo como parámetros el crecimiento en volumen y la rectitud del fuste, con mayor énfasis en el primero (70%). Ambos parámetros fueron evaluados en los genotipos respecto al promedio general de la población de mejora. De esta manera, para este estudio se seleccionaron genotipos de los puestos 1, 2, 145 y 187 de un total de 224 clones evaluados en el ranking (Tabla 1).

Para la obtención de los plantines se realizó en las semillas un tratamiento pre-germinativo frío-húmedo a 4°C durante 60 días en el año 2010. Posteriormente, se realizó la siembra en agosto del mismo año en bandejas de 25 cavidades bajo invernáculo. En enero de 2011 se realizó el trasplante de 36 plantines descendientes de cada genotipo a macetas de 20 litros las cuales fueron ubicadas al azar dentro del invernáculo. Así, quedaron conformadas cuatro progenies o conjuntos de medio-hermanos de polinización abierta, producidos a partir de cuatro genotipos progenitores seleccionados por sus tasas de crecimiento y densidad de madera contrastantes. En las macetas se utilizó como sustrato una mezcla de 1/3 de arena, 1/3 de suelo rojo (Ultisol, suelo en el cual es normalmente cultivada la especie en Misiones, Argentina) y 1/3 de material orgánico.

Tabla 1: Características de los clones de *Pinus taeda* L. seleccionados del Huerto Semillero Clonal del Programa de Mejoramiento Genético del INTA, de los que se cosechó semillas para producir los plantines (progenies o medio-hermanos de polinización abierta) evaluados en el presente trabajo.

Genotipo	Procedencia	Año de la plantación del HSC	Evaluado en la progenie		
			Puesto en el ranking	Tasa de crecimiento relativa al promedio del ranking	Densidad de madera (g cm^{-3})
AC1	Montecarlo	1995	1	0,134	0,345
AC2	Puerto Iguazú	1993	2	0,111	0,437
BC1	Eldorado	1999	145	-0,017	0,317
BC2	Eldorado	1999	187	-0,028	0,415

Se distribuyeron 12 plantas por progenie dentro de cada tratamiento: testigo (T): riego a saturación, con 2000 cc de agua por planta, con una frecuencia de dos veces por semana; déficit hídrico moderado (DM): frecuencia de riego igual al testigo pero con menor cantidad de agua para cada riego, 500 cc por planta; déficit hídrico severo (DS): frecuencia de riego menor a los anteriores, una vez por semana, con igual cantidad de agua por riego que DM (500 cc por planta). Éstos fueron aplicados durante el periodo comprendido entre el 12 de Septiembre de 2011 y el 11 de Enero de 2012, con un periodo de aclimatación previa a las condiciones de invernáculo de aproximadamente 11 meses. Los tratamientos de riego fueron determinados en base a ensayos exploratorios previos. La cantidad de agua aplicada en cada tratamiento fue determinado mediante el consumo de agua promedio de la especie para plantas de similar tamaño y progenies, el cual fue estimado mediante el método por pesadas de las macetas, mientras que la efectividad del déficit hídrico fue establecido teniendo en consideración que las plantas estuvieran siempre por encima de un valor umbral de agua en suelo que permite el mantenimiento del potencial hídrico en pre-alba mayor a -0,5 MPa en el caso del testigo, y por debajo de este potencial hídrico en los otros dos tratamientos. Asimismo, se estimó de manera preliminar que plantas de similar tamaño y progenies que las medidas en este ensayo transpiran en promedio 400 cm³ de agua por día. Por lo tanto, comenzamos el experimento regando en exceso todas las plantas, y luego aplicamos 2000 cm³ cada 3 días en las plantas, para reemplazar (o aún exceder) el agua consumida en el periodo entre riegos (aprox. 1200 cm³), mientras que en los otros tratamientos el agua adicionada no reemplazaba al agua consumida de manera de conducir al déficit hídrico moderado y severo.

Variables anatómicas y densidad de madera

Al final del ensayo (enero de 2012), sobre el tallo, a 10 cm sobre la superficie del suelo de la maceta, se extrajo un segmento del mismo de tres plantas por progenie y tratamiento. De cada segmento se obtuvieron cortes histológicos para su posterior análisis. Estos cortes fueron realizados, con un espesor de 40 µm, en las secciones transversal y radial en un micrótopo de deslizamiento (Leica SM 2400; Alemania), siendo posteriormente teñidos en safranina al 5% y montados en un medio de montaje rápido para microscopía (Entellan®). Posteriormente fueron fotografiados con una cámara MotiCAM 2000 montada sobre un microscopio trilocular (Carl Zeiss Modelo Pirámide Axiolab; Alemania) utilizando los objetivos 10X para las mediciones de los parámetros de las traqueidas y de las puntuaciones areoladas y 4X para la medición de proporción de leño temprano y tardío. Las imágenes fueron analizadas con el software Motic Images Plus 2.0 ML (Motic China Group Co., China).

A nivel celular se realizaron mediciones, en los cortes transversales, de diámetro de lumen y espesor de pared en 30 traqueidas al azar en cada muestra. En los cortes radiales, se midió el diámetro de puntuaciones y torus, en 30 puntuaciones al azar en cada muestra. Se estimó el refuerzo de traqueidas como la relación entre el espesor de la doble pared de dos traqueidas

contiguas (e) y el diámetro del lumen de la traqueida (d) según lo propuesto por Hacke et al. (2001, Ecuación 1), siendo ésta una variable adimensional.

$$R_T = \left(\frac{e}{d} \right)^2$$

Ecuación (1)

A nivel de tejido se realizaron mediciones de proporción de leño temprano y tardío en los cortes transversales de madera de tres individuos por progenie y tratamiento. El pasaje de un tipo de leño a otro fue bastante abrupto en las muestras evaluadas, las células del leño tardío presentando paredes celulares más gruesas en relación al diámetro del lumen que las del leño temprano, lo que determinó dos patrones claros de coloración en el anillo. Como criterio cuantitativo de separación se consideró como células del leño tardío a aquellas en las que el doble espesor de pared representaba 40% o más del diámetro del lumen.

A partir de los diámetros de lúmenes y grosores de pared, se estimó la densidad localizada de la madera (D_z) para cada individuo, siguiendo la metodología establecida por Zhu et al. (2008, Ecuación 2).

$$D_z (g \cdot cm^{-3}) = \left(\frac{4 \cdot E_T^2 \cdot d}{\alpha \cdot R \cdot T} \right) \cdot \left(\frac{\alpha \cdot R + T}{2 \cdot E_T} \right)$$

Ecuación (2)

Donde E_T es el espesor tangencial de la pared, R y T son el diámetro radial y tangencial de la traqueida (asumidos aquí como iguales), α es la anisotropía del grosor de la pared en sentido radial y tangencial (asumidas aquí como células isotrópicas, $\alpha = 1$) y d es la densidad de la pared de la traqueida (asumida como 1500 Kg m⁻³). Zhu et al. (2008) considera a esta estimación como una densidad localizada de la traqueida en *Pseudotsuga menziesii*. En este sentido, se ha determinado la densidad localizada (D_z) promedio a partir de las dimensiones de diámetro de lumen y espesor de pared de 30 traqueidas medidas en cada una de las muestras y de las proporciones de leño temprano y tardío por genotipo y tratamiento.

Crecimiento y variables hidráulicas

Se registraron la altura total (h_i ; m) con una cinta métrica y el diámetro a la altura del cuello (d_{ac} ; mm) con un calibre digital, en todas las plantas del ensayo, al inicio y al final del mismo.

Se trazaron curvas de vulnerabilidad a la cavitación en ramas de 4 individuos por progenie, solamente dentro del testigo. Los diámetros de las ramas muestreadas estuvieron comprendidos entre 2,4 y 3,9 mm y sus longitudes entre 7,2 y 14,2 cm. El día previo a la medición, las plantas fueron regadas a saturación. Temprano a la mañana siguiente se realizó el corte de las ramas, previa medición del potencial hídrico foliar para corroborar la hidratación de las mismas. Estas fueron sumergidas en agua y vueltas a cortar, seleccionando una porción media por encima de aproximadamente 10 cm de la base de la rama. El

método de inducción a la cavitación utilizado fue el de inyección de aire (e.g. Gyenge & Dalla Salda, 2010) mediante una cámara de presión o bomba de Scholander (Bio-Control) de hasta 6 MPa. La conductividad hidráulica específica máxima (k_{smax}) fue considerada como la primera medición de k_h con la rama completamente hidratada, con valores de potencial hídrico foliar entre -0,1 y -0,3 MPa. Para cada punto de la curva, la presión fue aplicada por cinco minutos dentro de la cámara de cavitación, en un rango de 0,2 a 5 MPa a intervalos de presión de 0,5 MPa aproximadamente, para luego ser cuidadosamente liberada para la posterior medición de la conductividad hidráulica específica (k_s , $kg\ m^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$). Esta fue medida a través del método de Sperry et al. (1988), utilizando una pipeta graduada colocada 1 m por encima del segmento de la rama, y conectada a la misma por una manguera transparente. Se estimó el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica (PCH) de acuerdo a la ecuación 3.

$$PCH(\%) = 100 \cdot \frac{(k_{max} - k)}{k_{max}}$$

Ecuación (3)

El modelo ajustado a los datos de las curvas de pérdida porcentual de conductividad hidráulica corresponde a una ecuación sigmoidea exponencial (Pammenter & Vander Willigen (1998, Ecuación 4).

$$PCH = \frac{100}{1 + (a(\Psi - b))}$$

Ecuación (4)

donde Ψ corresponde al potencial hídrico (presión en la cámara), a es la pendiente de la curva y b corresponde al potencial hídrico al cual se produce el 50% de pérdida de conductividad hidráulica (P_{50}) en el xilema de la rama.

A partir de los parámetros a y b de las curvas se estimaron también los parámetros P_{12} y P_{88} , que representan el punto de entrada de aire, o el potencial hídrico a partir del cual la k_s decrece rápidamente por aumento de la cavitación (P_{12}), y el punto de máxima cavitación (P_{88}), según las ecuaciones:

$$P_{12} \left(\frac{2}{a} \right) + b$$

Ecuación (5)

$$P_{88} \left(\frac{-2}{a} \right) + b$$

Ecuación (6)

Se estimó la conductividad hidráulica específica teórica (k_{sT} , $Kg\ m^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$) según la ley de Hagen-Poiseuille (Zimmermann, 1983; Ecuación 7) en los diferentes individuos dentro de cada tratamiento.

$$k_{sT} (Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}) = \frac{(r^4 \cdot \pi)}{8 \cdot \eta}$$

Ecuación (7)

Donde r es el radio de la traqueida, y η es la viscosidad del líquido ($1,002 \times 10^{-9}\ MPa\ s^{-1}$). Para el cálculo de esta variable, para cada individuo (3-4 por tratamiento y progenie), fueron considerados los valores promedios de 26-30 diámetros de lúmenes de las traqueidas en cada tipo de leño, temprano y tardío, tomando además en consideración las proporciones de cada uno de ellos para el cálculo de la k_{sT} del anillo completo.

Análisis estadísticos

Las variables diámetro de traqueida, espesor de pared, diámetro de puntuaciones, diámetro de torus, proporción de leño temprano y tardío, densidad de madera localizada, conductividad hidráulica máxima y teórica fueron analizadas mediante análisis de la varianza, utilizando como factor la progenie con cuatro niveles (dos de alta y dos de baja tasa de crecimiento) para evaluar la variación genotípica de la especie, y agregando el factor déficit hídrico para evaluar las respuestas plásticas de los mismos frente al estrés hídrico. En los casos donde el análisis de la varianza fue significativo ($p < 0,05$), la comparación de medias fue realizada mediante test de Tukey ($\alpha = 0,05$). Se analizó asimismo la interacción entre los factores progenie y déficit hídrico.

Se utilizó un test F ($\alpha = 0,05$) para comparar los modelos completos ajustados a las curvas de vulnerabilidad a la cavitación en cada progenie dentro del control.

A fin de establecer las relaciones entre variables estructurales y funcionales (i.e. compromisos entre eficiencia de conducción y seguridad) se realizó un análisis de correlación de Pearson para valores promedios de cada progenie entre las variables: P_{50} vs. diámetro de puntuación y torus; k_{smax} vs. densidad de madera y k_{sT} ; crecimiento relativo vs. k_{smax} y P_{50} , y P_{50} vs. k_{smax} .

RESULTADOS

Los resultados se presentan en apartados, en una primera parte se presenta el comportamiento de las diferentes progenies de *Pinus taeda* en condiciones hídricas óptimas (variabilidad genética) y en una segunda parte, se presenta la respuesta de cada progenie a diferentes intensidades de déficit hídrico (plasticidad fenotípica). En ambos casos se analizaron el crecimiento y posteriormente variables a nivel celular y de tejido.

Variación genotípica en plantines de *Pinus taeda* bajo condiciones hídricas óptimas

Las progenies de los genotipos seleccionados por sus altas tasas de crecimiento (AC1 y AC2) presentaron, al inicio del ensayo, mayores alturas respecto a los genotipos seleccionados por sus bajas tasas de crecimiento (BC1 y BC2), siendo en promedio $21,4 \pm$

9,1 cm más altas las primeras que las segundas. Hacia el final del periodo de ensayo, las diferencias en altura y diámetro a la altura del cuello (dac) siguieron siendo significativas entre las dos progenies AC vs. las dos progenies BC. Sin embargo, las diferencias de tamaño entre progenies no fueron tan marcadas como al inicio, debido a que el incremento de tamaño en el periodo evaluado fue similar entre progenies (Figura 1). Así, si bien las progenies AC1 y AC2 al final del ensayo tenían un mayor tamaño que las BC1 y BC2, el crecimiento absoluto en altura total de ambas progenies BC fue estadísticamente mayor para el periodo analizado, no así para el dac (Figura 1). Para un análisis detallado de los patrones de crecimiento absoluto y relativo de estos genotipos, ver Bulfe y Fernández (2016).

Bajo estas condiciones de alta disponibilidad hídrica, no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre progenies en ninguna de las características anatómicas de las células individuales (parte superior de la Tabla 2). Sin embargo, se observó una tendencia a que ambas progenies BC tuvieran menor diámetro de torus y mayor diámetro de puntuación que las AC.

A nivel de tejido, la proporción de los diferentes tipos de leño variaron entre las progenies clasificadas como de alto y bajo crecimiento, presentando ambas progenies AC mayor proporción de leño tardío que las progenies BC. Los valores promedios fueron $16,4 \pm 4,6$ y $7,7 \pm 2,5$ % de leño tardío para ambas progenies AC y BC, respectivamente. A su vez, tomando en cuenta las diferencias a nivel de progenie, AC1 tendió a presentar mayor proporción de leño tardío que AC2, pero se diferenció estadísticamente sólo de BC1 y BC2 bajo condiciones hídricas óptimas (ver Figura 7, testigo).

En cuanto a la densidad localizada de la madera (D_z) para las plantas bajo condiciones hídricas óptimas, no presentaron diferencias significativas entre progenies (Tabla 2). Sin embargo, las progenies AC en conjunto presentaron una mayor D_z promedio ($0,527 \text{ g cm}^{-3}$) que las BC ($0,447 \text{ g cm}^{-3}$). Cabe destacar que las progenies habían sido seleccionadas por presentar baja y alta densidad de madera dentro de cada tasa de crecimiento, por lo que estas densidades no se corresponden con los valores evaluados en los árboles madres.

Respecto a la funcionalidad de la madera, los valores promedios de k_s máxima (k_{smax}) medida y k_s teórica (k_{sT}) no fueron afectados por la progenie bajo condiciones hídricas óptimas (Tabla 3). Sin embargo, se pudo observar como tendencia que las progenies BC presentaron una mayor k_{smax} y k_{sT} respecto a las progenies AC, cuyos valores promedios fueron $0,488 \pm 0,12$ y $0,652 \pm 0,22 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ para la primera variable y de $11,75 \pm 2,0$ y $14,85 \pm 4,6 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ para la última en las progenies AC y BC, respectivamente.

En cuanto a la seguridad hidráulica, en líneas generales, las progenies AC mostraron una tendencia a ser más vulnerables a la cavitación (Figura 2, Tabla 4), mostrando valores de P_{50} más cercanos a cero, respecto a las progenies clasificadas como de bajas tasas de crecimiento.

Figura 1. Incremento en altura (h_t) y diámetro al cuello de la raíz (dac) en el periodo de septiembre – enero de 2011 en progenies clasificadas como de alto (AC) y bajo crecimiento (BC) en el Programa de Mejoramiento Genético de INTA. Promedios (\pm DE). En el panel superior se indican diferencias significativas entre progenies con letras distintas minúsculas junto a la leyenda. No hubo diferencias significativas entre progenies en el crecimiento en dac. En ambos paneles se indican las diferencias significativas entre tratamientos con letras distintas mayúsculas sobre las barras.

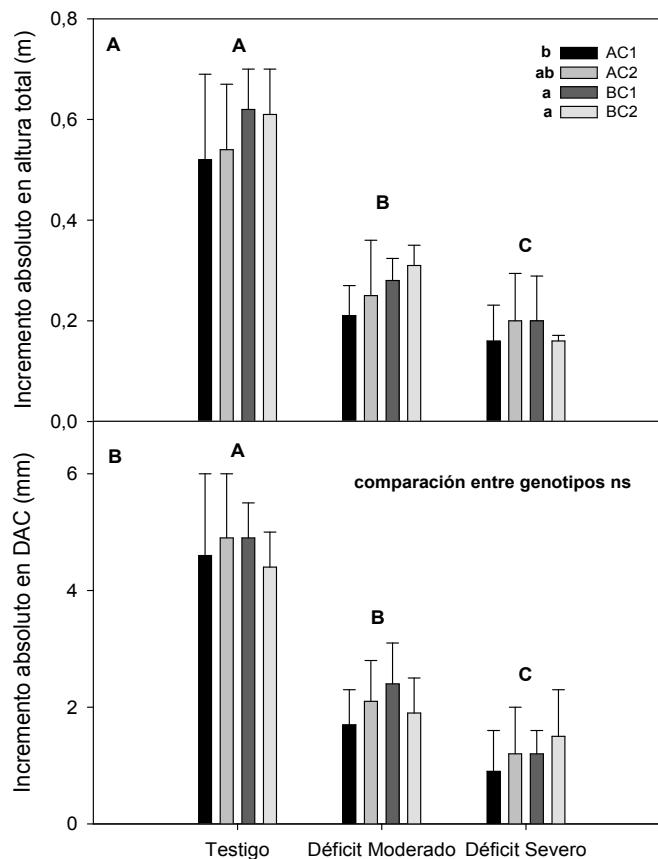


Tabla 2. Variables anatómicas (promedios ± DE) en diferentes progenies de *Pinus taeda* con altas (AC) y bajas (BC) tasas de crecimiento de acuerdo a la clasificación del Programa de Mejoramiento Genético de donde proviene la semilla. Diámetro de traqueida en leño temprano (DT_{Tem}) y tardío (DT_{Tar}); espesor de pared de traqueidas en leño temprano (EP_{Tem}) y tardío (EP_{Tar}); diámetro de puntuaciones (D_P); diámetro del torus de la puntuación (D_T); refuerzo de pared (R_T) y densidad localizada (D_z). Valores de P en negrita indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$). Factor P = progenie, con niveles AC1, AC2, BC1 y BC2 y factor DH = déficit hídrico, con niveles Testigo (T), Déficit Moderado (DM), Déficit Severo (DS). ns= no significativo estadísticamente ($\alpha = 0,05$). Los niveles de significancia indicados luego de los datos del tratamiento control corresponden a las comparaciones dentro del mismo, donde el factor evaluado fue P en un ANOVA de una vía. En la parte inferior de la tabla se indican si hubo diferencias significativas considerando los tres tratamientos de estrés (ANOVA de dos vías), siendo los dos factores evaluados: P y DH .

Tratamiento	Progenie	DT_{Tem} (μm)	DT_{Tar} (μm)	EP_{Tem} (μm)	EP_{Tar} (μm)	D_P (μm)	D_T (μm)	R_T	D_z (g cm^{-3})	
T	AC1	19,8 ± 3,0	13,0 ± 1,7	2,1 ± 0,5	3,7 ± 0,4	12,9 ± 1,5	5,87 ± 0,8	0,079 ± 0,01	0,55 ± 0,08	
		22,2 ± 5,0	13,5 ± 1,6	2,4 ± 0,5	2,9 ± 0,6	13,3 ± 1,5	5,86 ± 0,3	0,039 ± 0,03	0,51 ± 0,09	
	BC1	21,2 ± 2,1	15,9 ± 1,7	1,7 ± 0,3	3,0 ± 0,8	13,8 ± 0,3	5,29 ± 0,2	0,056 ± 0,03	0,41 ± 0,05	
		21,9 ± 4,1	13,5 ± 3,1	2,3 ± 0,5	3,7 ± 0,6	13,2 ± 1,5	5,26 ± 0,4	0,047 ± 0,01	0,48 ± 0,03	
	P		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	DM	AC1	23,4 ± 8,8	19,4 ± 7,9	2,7 ± 1,3	4,7 ± 1,3	12,2 ± 1,5	4,8 ± 0,7	0,029 ± 0,03	0,50 ± 0,07
			20,0 ± 6,7	12,6 ± 4,1	2,3 ± 1,0	2,6 ± 0,8	11,3 ± 0,3	4,6 ± 0,2	0,046 ± 0,03	0,54 ± 0,10
		BC1	20,1 ± 6,7	13,5 ± 4,0	2,1 ± 0,8	2,5 ± 0,8	13,6 ± 2,4	5,4 ± 0,2	0,036 ± 0,03	0,47 ± 0,08
17,3 ± 6,6			14,2 ± 9,8	2,1 ± 0,8	3,2 ± 1,6	12,4 ± 0,6	5,2 ± 0,7	0,079 ± 0,03	0,66 ± 0,16	
P		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
DS		AC1	19,3 ± 5,3	12,3 ± 4,4	2,2 ± 1,1	2,9 ± 1,0	11,4 ± 1,0	5,4 ± 0,6	0,046 ± 0,02	0,70 ± 0,14
			17,8 ± 5,2	13,0 ± 5,1	1,9 ± 0,7	3,3 ± 1,2	11,5 ± 1,2	4,5 ± 0,3	0,043 ± 0,03	0,53 ± 0,05
		BC1	17,6 ± 5,7	13,2 ± 10,3	1,7 ± 0,7	3,3 ± 1,0	14,6 ± 0,8	6,7 ± 0,2	0,071 ± 0,03	0,59 ± 0,11
	20,1 ± 7,5		14,4 ± 5,2	2,3 ± 2,4	4,2 ± 2,0	11,9 ± 0,9	4,7 ± 0,6	0,067 ± 0,04	0,60 ± 0,13	
	P		ns	ns	0,044	ns	0,005	0,005	ns	ns
	P _{DH}		ns	ns	ns	ns	ns	0,019	ns	0,006
	P _{P x DH}		ns	ns	ns	ns	ns	<0,001	ns	ns

Tabla 3. Conductividad hidráulica específica en las diferentes progenies de *Pinus taeda* bajo condiciones hídricas óptimas (Testigo). Conductividad hidráulica específica máxima medida (k_{smax}) y teórica estimada en base a la distribución diamétrica de las traqueidas (k_{sT}). P = factor Progenie, con niveles AC1, AC2, BC1 y BC2. ns= no significativo estadísticamente ($\alpha = 0,05$).

Progenie	k_{smax} ($Kg\ m^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$)	k_{sT} ($Kg\ m^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$)
AC1	0,534 ± 0,12	12,9 ± 2,4
AC2	0,442 ± 0,11	10,6 ± 1,6
BC1	0,695 ± 0,28	14,3 ± 2,8
BC2	0,610 ± 0,17	15,4 ± 6,5
P _P	ns	ns

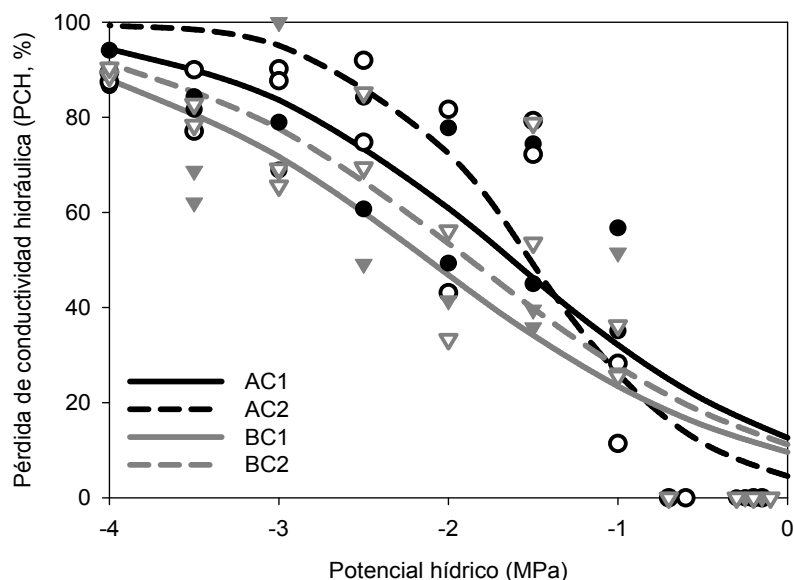


Figura 2. Relación entre el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica y el incremento de la tensión en el xilema en plantines de *Pinus taeda* L. de cuatro progenies con distinta tasa de crecimiento (AC= alta tasa de crecimiento, BC= baja tasa de crecimiento). Círculos cerrados: AC1, abiertos: AC2. Triángulos cerrados: BC1, abiertos: BC2.

Tabla 4. Parámetros de seguridad hidráulica en plantines de *Pinus taeda* bajo condiciones hídricas óptimas. Pendiente de la curva de vulnerabilidad a la cavitación; potencial hídrico al que se produce un 50% (P_{50}), 12% (P_{12}) y 88% (P_{88}) de pérdida de k_s ; R^2 ajustado y resultado del test F ($\alpha = 0,05$) aplicado para comparar los modelos completos ajustados a cada progenie, donde letras similares indican que no hay diferencias entre modelos. AC1 y AC2: progenies seleccionadas por su alta tasa de crecimiento; BC1 y BC2: progenies seleccionadas por su baja tasa de crecimiento.

Genotipo	Pendiente	P_{50} (MPa)	P_{12} (MPa)	P_{88} (MPa)	R^2 ajustado	Test F
AC1	1,2 ± 0,22	-1,6 ± 0,16	-0,07	-3,3	0,84	ab
AC2	2,0 ± 0,45	-1,5 ± 0,13	-0,50	-2,5	0,83	a
BC1	1,0 ± 0,18	-2,1 ± 0,17	-0,10	-4,1	0,81	c
BC2	1,1 ± 0,19	-1,9 ± 0,17	-0,08	-3,7	0,82	bc

De acuerdo con los parámetros evaluados en las curvas de vulnerabilidad a la cavitación, la progenie BC1 fue la más resistente a la cavitación, diferenciándose estadísticamente de ambas progenies AC. Por otro lado, la progenie AC2 se manifestó como la más vulnerable a la cavitación, diferenciándose estadísticamente de ambas progenies BC (Tabla 4). Cabe destacar además la diferencia estadística entre las progenies BC2 y AC2 para el parámetro P_{50} .

Se analizaron las relaciones entre variables medidas, en condiciones hídricas óptimas (testigo), que pudieran explicar el comportamiento de las diferentes progenies evaluadas a los fines de determinar compromisos entre crecimiento y seguridad del sistema hidráulico, así como entre anatomía y función, de acuerdo a las hipótesis propuestas.

En cuanto a la relación entre vulnerabilidad a la cavitación (P_{50}) y los parámetros anatómicos (considerando los promedios de las progenies), se

encontraron relaciones altamente significativas con las dimensiones de las puntuaciones. Se observó una menor vulnerabilidad (P_{50} más negativo) a mayores diámetros de puntuación y menores diámetros de torus (Figura 3). Asimismo, se observó una relación lineal ($R^2 = 0,78$) entre el P_{50} y la densidad localizada de madera, sugiriendo una mayor resistencia a la cavitación en el leño de menor densidad (es decir, en ambas familias BC). Contrariamente, no se encontró relación significativa entre los parámetros de las curvas de cavitación y el índice de refuerzo de las traqueidas (R_T).

Por otro lado, se observó un aparente compromiso entre la conductividad hidráulica específica máxima medida (k_{smax}) y la densidad de la madera (estimada a partir de la anatomía) existiendo entre ellas una relación lineal negativa (Figura 4A). Por el contrario, como es esperable, se manifestó una relación lineal positiva

entre las conductividades hidráulicas máxima medida y teórica estimada a partir de la anatomía (Figura 4B). Considerando las relaciones entre la tasa de crecimiento medida en el periodo de estudio y las variables funcionales del leño, se observó una relación lineal positiva entre el crecimiento de las plantas en condiciones hídricas óptimas (Testigo) y la conductividad hidráulica específica máxima (Figura 5A). Nótese que en el periodo de estudio, las plantas BC presentaron mayor incremento promedio que las AC, contrariamente a lo esperado en función del tamaño inicial de las plantas (que refleja el crecimiento anterior al inicio del ensayo) y a la clasificación de las progenies por el PMG en base a mediciones de campo. Por otro lado, también se observó una relación lineal positiva entre el crecimiento en altura en el periodo de estudio y la resistencia a la cavitación (Figura 5B). En este sentido, las progenies que presentaron mayores crecimientos, tanto absolutos como relativos, fueron las de mayores resistencias (menor vulnerabilidad) a la cavitación (BC1 y BC2), sugiriendo que no habría un compromiso entre crecimiento y resistencia al estrés hídrico en estas progenies. Por otro lado, se observó una ausencia de compromiso entre eficiencia (k_{smax}) y seguridad (P_{50}) del sistema conductivo a nivel de promedios de las progenies. En este sentido, las progenies con mayor k_{smax} , resultaron ser las más resistentes a la cavitación (P_{50} más negativos, Figura 6).

Efecto del déficit hídrico sobre el crecimiento y la anatomía de madera de progenies de *Pinus taeda* con tasas de crecimiento diferenciales

El déficit hídrico tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento en altura total y dac en los plantines de *Pinus taeda*. En ambas variables se observó una disminución del crecimiento durante el periodo evaluado, conforme la intensidad del déficit hídrico aumentó (Figura 1). Se observaron diferencias significativas en la altura total entre progenies, presentando las seleccionadas por sus menores tasas de crecimiento (BC1 y BC2) mayores crecimientos absolutos durante el periodo de estudio, aunque diferenciándose estadísticamente sólo de la progenie AC1. No se observaron diferencias significativas entre progenies en el crecimiento en dac. Asimismo, no se observó interacción entre los factores analizados déficit hídrico y progenie, sugiriendo que todas las progenies sufrieron similar caída relativa en crecimiento. A nivel celular, los diámetros de las traqueidas, el espesor de pared y el diámetro de las puntuaciones, tanto en leño temprano como tardío, no se modificaron cuando las plantas fueron sometidas a déficit hídrico. Frente a este factor únicamente el diámetro del torus fue modificado (Tabla 2), presentando para el conjunto de las progenies un menor diámetro frente al déficit hídrico moderado, el que se diferenció del testigo. Los valores promedios por tratamiento fueron de $5,6 \pm 0,51$; $5,0 \pm 0,59$ y $5,3 \pm 0,94 \mu m$ para el testigo y los tratamientos de déficit moderado y severo, respectivamente. Sin embargo, cabe destacarse que en esta variable se observó una interacción significativa entre tratamiento de estrés y progenie (Tabla 2), presentando la progenie BC1 un comportamiento distinto al del resto de las progenies evaluadas. En ésta, el déficit hídrico resultó en un aumento del tamaño de torus, incrementándose más a medida que aumentó la intensidad del estrés.

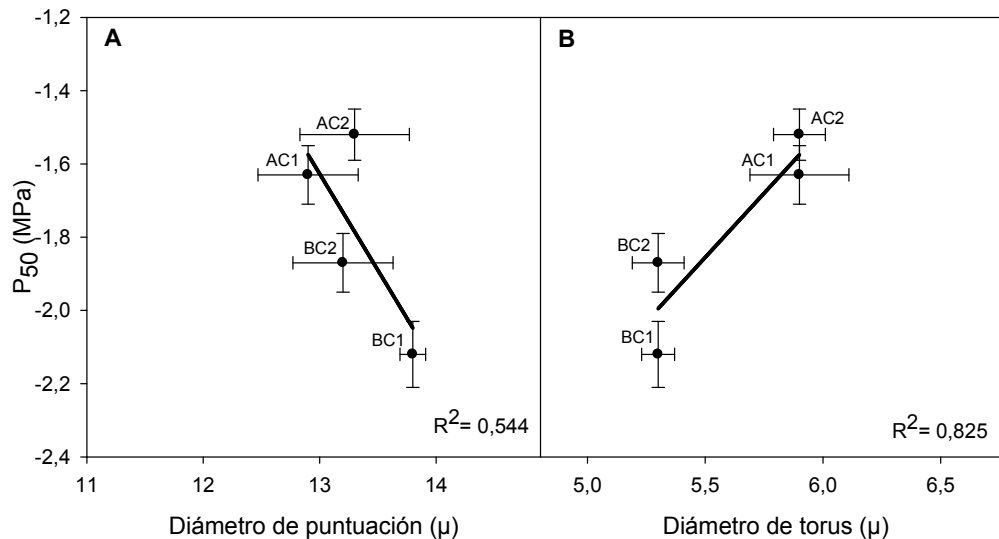


Figura 3. Relaciones entre parámetros hidráulicos y anatómicos en las progenies de *Pinus taeda* clasificadas como de alta (AC1 y AC2) y baja (BC1 y BC2) tasa de crecimiento en condiciones hídricas óptimas (Testigo). A) Relación entre el potencial hídrico al cual se produce un 50% de pérdida de k_s (P_{50} , MPa) y el diámetro de la puntuación areolada (μ). B) Relación entre el potencial hídrico al cual se produce un 50% de pérdida de k_s (P_{50} , MPa) y el diámetro del torus (μ).

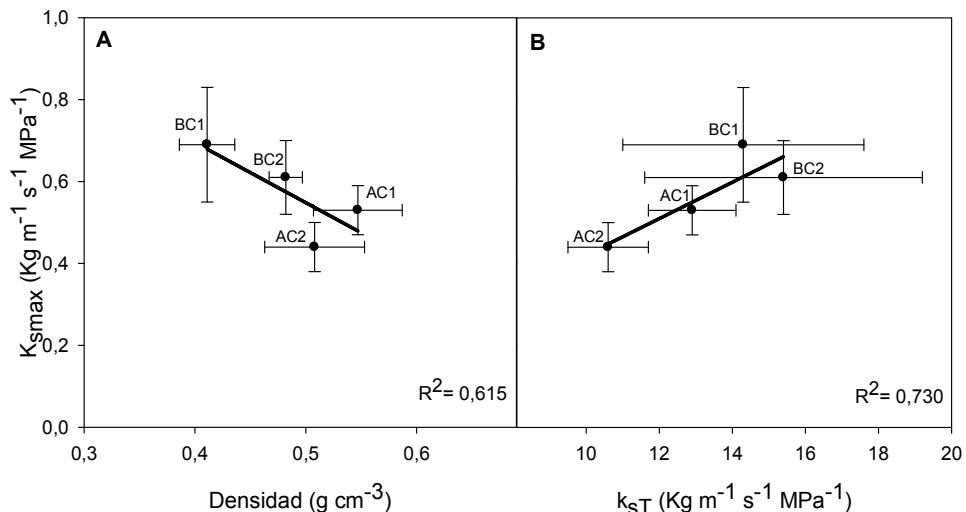


Figura 4. Relaciones entre parámetros hidráulicos y anatómicos en las progenies de *Pinus taeda* de altas (AC1 y AC2) y bajas (BC1 y BC2) tasas de crecimiento en condiciones hídricas óptimas (Testigo). A) Relación entre la conductividad hidráulica específica máxima medida (k_{smax} , $\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) y la densidad de la madera (g cm^{-3}). B) Relación entre la conductividad hidráulica específica máxima medida (k_{smax} , $\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) y la conductividad hidráulica específica teórica (k_{sT} , $\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) estimada a partir de la anatomía.

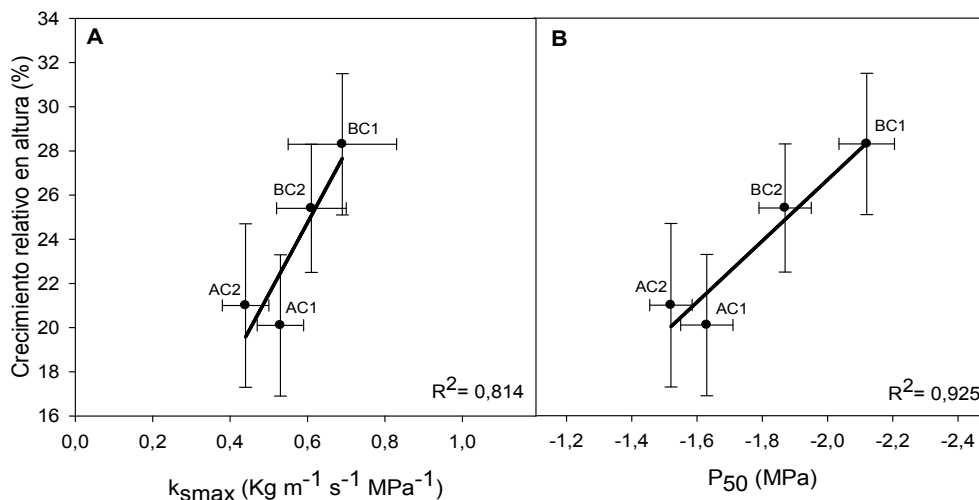


Figura 5. Relaciones entre el crecimiento en altura durante el periodo de ensayo bajo condiciones hídricas óptimas (Testigo) y parámetros hidráulicos en las progenies de *Pinus taeda* clasificadas como de alta (AC1 y AC2) y baja (BC1 y BC2) tasa de crecimiento por el PMG. A) Relación entre el crecimiento relativo en altura (%) y la conductividad hidráulica específica máxima medida (k_{smax} , $\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$). B) Relación entre el crecimiento relativo en altura (%) y el potencial hídrico al cual se produce un 50% de pérdida de k_s (P_{50} , MPa).

Por otro lado, la variable espesor de pared del leño temprano presentó un efecto del factor progenie al realizar el análisis de dos vías, i.e. considerando tanto el testigo (donde antes no se había visto este efecto) como los tratamientos de déficit hídrico. En este sentido la progenie AC1 presentó un mayor espesor de pared, diferenciándose estadísticamente de BC1 (Tabla 2). Las puntuaciones también fueron afectadas en su

tamaño por la progenie al considerar este análisis, siendo los valores promedios de diámetro de puntuación para el conjunto de tratamientos (T, DM y DS) de $12,2 \pm 1,34$; $12,0 \pm 1,34$; $14,0 \pm 1,63$ y $12,5 \pm 1,03 \mu\text{m}$ para AC1, AC2, BC1 y BC2, respectivamente. Así, considerando los tres tratamientos, la progenie BC1 se destacó por su mayor diámetro de puntuación y de torus.

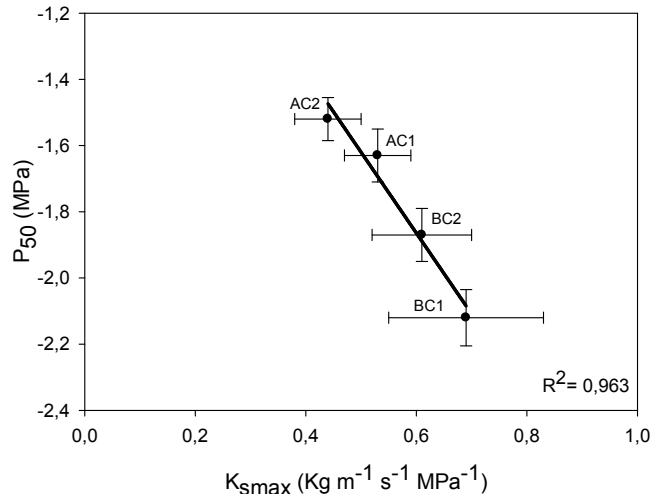


Figura 6. Relación entre el potencial hídrico al cual se produce un 50% de pérdida de k_s (P_{50} , MPa) y la conductividad hidráulica específica máxima (k_{smax} , $Kg\ m^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$) en progenies de *Pinus taeda* clasificadas como de alta (AC1 y AC2) y baja (BC1 y BC2) tasa de crecimiento, en condiciones hídricas óptimas (testigo).

A nivel de tejido, ante la imposición de déficit hídrico, las plantas de *P. taeda* modificaron las proporciones de los diferentes tipos de leño, con valores promedios de la proporción de leño tardío para el conjunto de las progenies de 12,0; 33,4 y 54,5 %, para los tratamientos testigo, déficit moderado y déficit severo, respectivamente, siendo estadísticamente significativas las diferencias entre los tres tratamientos ($p < 0,0001$). Esta variable se vio afectada también por el factor progenie de manera significativa ($p = 0,0065$), donde la progenie AC1 aumentó en mayor proporción el leño tardío conforme aumentó la intensidad de déficit hídrico, diferenciándose significativamente de las progenies AC2 y BC1, las cuales modificaron en menor medida la proporción de leño tardío para iguales intensidades de estrés (Figura 7). A pesar de estas diferencias en la magnitud relativa de los cambios, no se observaron interacciones entre los factores DH y P en la proporción de leños ($p = 0,3302$).

La densidad de la madera (D_z) –estimada a partir de la anatomía– también fue afectada por el déficit hídrico (Tabla 2). Las plantas sometidas a déficit hídrico severo presentaron una densidad localizada de la madera (D_z) superior, diferenciándose estadísticamente del testigo.

La k_{sT} no manifestó efecto significativo del estrés hídrico. Sin embargo, se observó una tendencia a disminuir dicha variable en plantas bajo restricción hídrica. Los valores promedios por tratamientos fueron de $13,5 \pm 3,7$; $10,9 \pm 5,3$ y $10,1 \pm 3,0\ Kg\ m^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$ para el testigo, déficit hídrico moderado y severo, respectivamente.

DISCUSION

Comportamiento de las progenies con respecto a los árboles productores de semilla

Tanto el tamaño inicial como el final de las plantas

difieron entre las progenies clasificadas como de alta y baja tasa de crecimiento (AC y BC), tal como se esperaba en función de la selección genética hecha en base al crecimiento de las plantas madres y su progenie evaluada a campo a los 5 años de edad (mediciones realizadas en el marco del PMG de INTA, Argentina). Sin embargo, el incremento en altura de las plantas durante el periodo de estudio, mostró una tendencia inversa a la esperada, con mayores incrementos en plantas de ambas progenies BC que en las AC. En Bulfe & Fernández (2016) se discuten las variables ecofisiológicas que explican el comportamiento diferencial entre progenies, sin embargo, no es posible determinar con exactitud la razón por la cual se invierten los patrones de tasa de crecimiento, de alta a baja y viceversa, en las distintas progenies, o a partir de qué momento exacto esto ocurre en la ontogenia de las plantas o cuál es el rango de condiciones ambientales que lo provoca. Al inicio de este ensayo, las plantas AC tenían mayores tamaños que las BC, reflejando su mayor tasa de crecimiento inicial en condiciones de vivero (sin restricción hídrica aparente). De la misma manera, a los 5 años de edad y bajo condiciones de campo, momento en que fueron evaluadas en el PMG para su clasificación en el ranking, también las progenies AC presentaron mayor tamaño que las BC. Sin embargo, es evidente que en ventanas temporales menores y ante determinadas condiciones de crecimiento, como las ocurridas en este estudio, las tendencias en crecimiento pueden revertirse, explicadas por comportamientos estomáticos y capacidades fotosintéticas distintas entre progenies (Bulfe & Fernández, 2016) que pueden resultar en patrones de crecimiento distintos ante determinadas condiciones.

Por otro lado, tampoco se verificó una correspondencia entre las densidades de madera de las plantas madres y las progenies evaluadas en el presente estudio. Respecto a esta variable es necesario establecer la importancia de la heredabilidad.

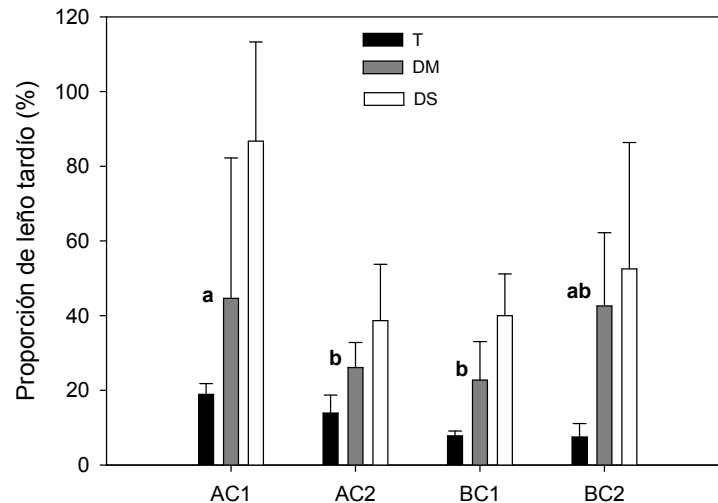


Figura 7. Composición del leño en plantines de *Pinus taeda* L. a los 18 meses de edad. Proporción de leño tardío en las diferentes progenies (AC1 y AC2: progenies seleccionadas por sus altas tasas de crecimiento, BC1 y BC2: progenies seleccionadas por sus bajas tasas de crecimiento) dentro de cada tratamiento de déficit hídrico: testigo (T), déficit hídrico moderado (DM) y severo (DS). Letras diferentes indican diferencias significativas entre progenies.

La densidad de la madera es considerada una característica altamente heredable (con una heredabilidad individual en sentido estricto de alrededor de 0,5) y de baja interacción con el ambiente tanto en *Eucalyptus grandis* (López, 2005) como en *Pinus elliotii* var. *elliottii* (López & Staffieri, 2003), mientras que para *P. taeda* la heredabilidad individual en sentido amplio varió entre 0,36 y 0,7 (López & Genes, 2009). Conforme a la alta heredabilidad de este carácter, cabe la posibilidad de que la misma no sea manifestada a edades tempranas, como las evaluadas en este trabajo.

Anatomía funcional de la madera en progenies con tasas de crecimiento diferenciales

Los valores medidos en el tejido xilemático en el presente estudio están dentro de los rangos de variación promedio reportados en la literatura para las coníferas en general (García Esteban et al., 2003; Sperry et al., 2006; Pittermann et al., 2006b). Particularmente, para la variable diámetro de traqueida valores similares a los observados han sido reportados en *P. halepensis* (García Esteban et al. (2003) y *P. taeda* de 2 años de edad (Faustino et al. 2013). En cuanto a los valores de espesor de pared, Winck et al. (2015) han determinado valores promedios de 3,04 y 4,22 μm para leño temprano y tardío respectivamente, datos pertenecientes a una plantación de *P. taeda* de 9 años de edad con diferentes intensidades de raleo en la misma región de estudio que el presente trabajo. Estos valores son levemente superiores a los medidos en este estudio, especialmente para el caso de las células del leño temprano, pudiendo explicarse las diferencias por las distintas edades de las plantas. En este sentido, el mismo estudio de Winck et al. (2015) muestra la variación radial en el tronco verificada en el espesor de

pared, que se incrementa desde la médula hacia la corteza, es decir, con la edad del individuo. Por otro lado, los valores promedio de tamaños de puntuaciones medidos están dentro de los reportados por otros autores para coníferas. Así, Hacke & Jansen (2009) han reportado valores promedio de $11,6 \pm 1,0 \mu\text{m}$ para el diámetro de las puntuaciones y de $5,7 \pm 0,6 \mu\text{m}$ para el diámetro del torus en tres especies boreales de la familia Pinaceae (*Picea glauca*, *P. mariana* y *Abies balsamea*). Pittermann et al. (2006a) determinaron diámetros promedios de puntuaciones areoladas del leño entre 8 y 17 μm para un amplio número de especies de coníferas, encontrándose al género *Pinus* entre valores de 10,5 y 17 μm para esta variable.

En este trabajo se planteó como hipótesis que las progenies de alta tasa de crecimiento tendrían mayor eficiencia de conducción (mayor $k_{s\text{max}}$ medida o teórica), y que esto implicaría un compromiso con la seguridad del sistema conductivo (i.e. mayor vulnerabilidad a la cavitación). Si consideramos las tasas de crecimiento medidas –y no las esperadas en función de la clasificación del PMG– fue clara la relación positiva entre tasa de crecimiento y $k_{s\text{max}}$. Así, las progenies que más crecieron durante el ensayo (las BC) fueron las de mayor $k_{s\text{max}}$, pudiendo ser explicadas estas diferencias en eficiencia de conducción, no por un distinto tamaño medio de traqueidas dentro de cada tipo de leño, sino por una diferente proporción de leños temprano y tardío entre progenies, lo que se reflejó también en el cálculo teórico de la k_s . En este sentido, Zimmermann (1983) menciona que, según la ley de Hagen-Poiseuille, los mayores diámetros de las traqueidas del leño temprano son los responsables de los mayores flujos de agua dentro de un anillo de

crecimiento, coincidiendo con el comportamiento encontrado en las progenies estudiadas. En este sentido, las progenies BC1 y BC2 con una tendencia a mayores k_{smax} presentaron mayores proporciones de leño temprano en el tallo de la planta. Esta menor proporción de leño tardío se reflejó asimismo en una menor densidad de la madera (estimada). Así como la proporción de leños resultó ser el parámetro con más variación entre progenies (AC vs. BC), fue asimismo la más plástica frente al déficit hídrico (ver próximo apartado). Por otro lado, no se verificó la hipótesis de un compromiso entre eficiencia y seguridad del sistema conductivo. Por el contrario, las progenies de mayor k_{smax} (las BC) fueron las menos vulnerables a la cavitación (Figuras 5 y 6). Domec & Gartner (2002) han encontrado que la vulnerabilidad a la cavitación no necesariamente está ligada a la eficiencia en la conducción, dado que para estos autores el leño temprano con mayor eficiencia en la conducción resultó en una menor vulnerabilidad a la cavitación a potenciales hídricos normales en condiciones de campo para *Pseudotsuga menziesii*, mencionando que no existe un compromiso entre ambas variables para esa especie. No se han encontrado antecedentes que describan la vulnerabilidad diferencial del leño temprano y tardío para el caso de *P. taeda* en particular, pero a partir de los resultados del presente estudio se puede postular como hipótesis que el leño temprano también sería más resistente a la cavitación que el tardío en esta especie debido a que las progenies con mayor proporción de este leño, fueron las menos vulnerables.

Un resultado interesante que hemos encontrado son las diferencias en el diámetro del torus entre las progenies AC y BC, si bien éstas son contrarias a las indicadas por la bibliografía que postula que torus de mayor tamaño se asocian a una mayor seguridad del sistema conductivo (Domec et al., 2006). En este estudio las familias más vulnerables a la cavitación, es decir las AC, fueron las que presentaron mayores diámetros de torus. Se requieren estudios complementarios de las características del margo para comprender el rol funcional que esta estructura anatómica estaría teniendo en *P. taeda*.

Respecto a los valores de P_{50} para otros géneros de la familia Pinaceae, éstos variaron entre -3 y -6 MPa (Hacke & Jansen, 2009). Sin embargo, los valores reportados para la especie en estudio también fueron inferiores a -3 MPa, correspondiendo a estudios realizados en la zona de origen de la especie (Hacke et al., 2000; Ewers et al., 2000). Hacke et al. (2000) determinaron valores promedios de vulnerabilidad a la cavitación (P_{50}) de *P. taeda* entre -3,2 y -3,8 MPa en función del tipo de suelo, coincidiendo con Ewers et al. (2000) quienes determinaron un valor promedio de P_{50} de -3,5 MPa. Hacke et al. (2004) mencionan un valor de P_{50} de -3,8 MPa para esta misma especie. Todos estos trabajos han sido desarrollados en individuos alrededor de 15 años de edad. Comparando los valores de vulnerabilidad a la cavitación reportados anteriormente con los determinados para las progenies por nosotros analizadas, se observa que en general todas ellas son muy vulnerables a la cavitación en la región de estudio, al menos en el estadio de vida analizado (menor de 2 años de vida). Estos resultados sugieren una gran

variación en este carácter entre progenies de *P. taeda*, y/o que podría presentar diferentes valores promedios de vulnerabilidad a la cavitación en relación a la edad y/o al ambiente en el cual se encuentre la especie, resultando ser ésta una variable de alta plasticidad fenotípica. En términos generales, y considerando las progenies evaluadas, éstas serían catalogadas como de vulnerabilidad a la cavitación moderada a alta. Estos resultados sugieren que la selección genética llevada a cabo a lo largo de los años favoreciendo la productividad en las condiciones subtropicales de Sudamérica ha sido en detrimento de la resistencia a la cavitación, variable íntimamente relacionada con la resistencia al estrés hídrico en las especies leñosas (Sperry et al., 2006; Mahelari et al., 2006; Sperry et al., 2008). Si bien dentro de los rangos acotados de variación de las progenies estudiadas se observó la no existencia de un compromiso entre eficiencia de conducción/crecimiento y seguridad del sistema conductivo, sino la tendencia contraria, considerando mayores rangos de variación de estas variables a nivel de especie, este compromiso se torna evidente. Las condiciones de clima húmedo de la región de estudio y la plantación mayoritaria en suelos rojo profundos con alta capacidad de retención hídrica (Martiarena et al., 2014; Von Wallis et al., 2016) han contribuido a que la resistencia al estrés hídrico no haya sido un carácter de relevancia en la selección de los genotipos plantados hasta la actualidad. Sin embargo, las tendencias previstas en el marco del cambio climático global, con mayor recurrencia de periodos de sequía, sumados a la expansión de las plantaciones a suelos pedregosos con menor capacidad de retención de agua (Martiarena et al., 2014), sugieren que existiría una mala adaptación de los actuales genotipos a las nuevas condiciones ambientales con un mayor riesgo productivo, o como mínimo, que las brechas entre productividad potencial y real aumentarían considerablemente. En este sentido, la vulnerabilidad a la cavitación así como la capacidad de regulación estomática de los potenciales hídricos mínimos (márgenes de seguridad hidráulica) deberían ser tomados en consideración en los materiales genéticos existentes en la región Mesopotámica argentina dentro de los programas de mejoramiento genético, ya que podrían contribuir con información para la adecuada selección de sitios de plantación, optimizando de esta manera la interacción entre productividad y ambiente para la especie.

Efecto del déficit hídrico sobre la anatomía de la madera de *Pinus taeda*

Como consecuencia del déficit hídrico se esperaba observar variación en caracteres anatómicos de la madera que tuvieran implicancias en la seguridad del sistema conductivo, a favor de un aumento potencial en esta seguridad. En la primera parte de este estudio se verificó una relación –a nivel de promedios de progenies- entre el tamaño de las puntuaciones y del torus con el P_{50} , y entre la k_s máxima y la densidad de la madera –ambas relacionadas con la mayor proporción de tipos de leños- y el P_{50} . Así, puntuaciones más grandes, torus más pequeños, mayor k_s máxima, menor densidad de madera y mayor proporción de leño temprano se asociaron con una mayor resistencia a la cavitación (P_{50} más negativo).

Todas estas tendencias son contrarias a las esperadas según los antecedentes para otras especies, y parte de estas variables se modificaron en respuesta al estrés, pero no necesariamente en el sentido que permita hipotetizar un aumento de la seguridad hidráulica.

A nivel celular se pudo observar que la variable que mayor plasticidad manifestó fue el diámetro del torus. Así, en promedio para todas las progenies, se evidenció que el déficit hídrico moderado produjo una disminución en el diámetro del torus respecto al testigo, tendencia que podría significar un aumento en la seguridad conductiva de acuerdo a las relaciones entre anatomía y función encontradas. Sin embargo, el estrés severo no tuvo el mismo impacto en el tamaño medio del torus. Por otro lado, la progenie más resistente a la cavitación ante condiciones control, la BC1, se caracterizó por presentar un comportamiento opuesto, es decir, aumentó el diámetro del torus a medida que aumentó la intensidad del estrés. Es difícil explicar cómo un torus más pequeño puede contribuir a una mayor seguridad del sistema conductivo de acuerdo a la teoría actual de cómo el torus ocluye la apertura de la puntuación durante la aspiración de la membrana cuando una traqueida conductiva está en contacto con una cavitada (Pittermann et al., 2006a). Esto, sumado a la tendencia contraria entre progenies o entre intensidades de sequía encontradas en la plasticidad del tamaño del torus, sugieren que no sería el tamaño del torus en sí el responsable de la vulnerabilidad diferencial a la cavitación entre progenies, y que la relación observada en la Figura 3 no estaría reflejando causalidad, sino más bien una correlación derivada de otra variable no medida en este trabajo.

A nivel de tejido, la variable que fue modificada en mayor medida en respuesta al déficit hídrico, fue la composición de los diferentes tipos de leño dentro del anillo de crecimiento. Como consecuencia de ello, se modificaron también la densidad estimada de la madera y la k_s máxima teórica y medida. En este estudio, se observó un marcado aumento en la proporción de leño tardío frente al déficit hídrico, tendencia que ha sido reportada en la bibliografía aunque no para *P. taeda*. La formación de distintos tipos de leños dentro del xilema depende de procesos de división, expansión celular – que determina el diámetro del lumen- y de engrosamiento de la pared celular (e.g. Fritts et al., 1991; Antonova & Stasova, 1997), procesos que pueden ser diferencialmente afectados por la intensidad del déficit hídrico y por el momento de ocurrencia del mismo. Por ello, es posible encontrar en la literatura distintos patrones, que van desde el cambio en el tamaño medio de las células sin cambios en la proporción de leños (ej. Abe & Nakai, 1999), el cambio en la proporción de leños (ej. Rigling et al., 2002) o la aparición de falsos anillos o fluctuaciones en la anatomía y densidad de la madera dentro de una porción del xilema (ej. Campelo et al., 2006). Para el caso particular de *P. taeda*, se ha reportado que en árboles jóvenes el estrés hídrico en condiciones de campo, como producto de una temporada de crecimiento cálida y seca, induce la formación de leño tardío antes en el tiempo, en forma comparada a una temporada húmeda (Cregg et al., 1988). Sin embargo, la división de células en el periodo seco es menor a las que se forman en un periodo húmedo, resultando en

una proporción de leño tardío *menor* en el conjunto del anillo en la temporada seca (Cregg et al., 1988), lo que contrasta con nuestros resultados para la misma especie, pero en estadios más tempranos de su desarrollo. Por otro lado, comparando las diferentes progenies analizadas, se ha encontrado una tendencia a un mayor aumento de esta proporción de leño tardío en la progenie AC1 frente al déficit hídrico. En el otro extremo se destaca la progenie BC2 con una tendencia a un menor aumento de esta proporción de leño tardío frente a una situación de deficiencia hídrica, denotando un grado de plasticidad fenotípica diferencial entre progenies. De acuerdo a las relaciones observadas entre anatomía y función en el tratamiento control, dadas por la variación genética entre progenies, la mayor proporción de leño tardío y densidad de madera no resultaría necesariamente en una mayor seguridad del sistema conductivo en las situaciones de mayor déficit hídrico. Se requieren estudios particulares de variables funcionales, especialmente la vulnerabilidad a la cavitación en función del estrés, a fin de determinar con seguridad el significado funcional y adaptativo de los cambios plásticos observados en el xilema de *P. taeda*.

CONCLUSIONES

En este estudio se trabajó con progenies clasificadas, según el Programa de Mejoramiento Genético que proveyó los materiales, como de alta (AC) y baja (BC) tasa de crecimiento, combinando con alta y baja densidad de madera dentro de cada tasa de crecimiento. Sin embargo, si bien las plantas AC tenían un tamaño inicial más grande que las BC, presentaron una menor tasa de crecimiento durante el periodo de estudio. Asimismo, la densidad de madera de las plantas madres no se reflejó en los valores de las progenies, que mostraron –como producto de diferencias entre las proporciones de leños temprano y tardío- una menor densidad en ambas progenies BC que en las AC. El mayor crecimiento de las BC en el periodo de estudio se relacionó con una mayor capacidad de conducción de agua (k_s máxima medida y teórica), y contrariamente a lo hipotetizado, con una menor vulnerabilidad a la cavitación del xilema. Esta vulnerabilidad diferencial se relacionó con el tamaño de las puntuaciones y del torus, aunque con tendencias opuestas a las reportadas en la literatura.

Considerando la plasticidad de las variables anatómicas frente al déficit hídrico, el tamaño del torus y la proporción de leños temprano y tardío mostraron ser los caracteres más plásticos. Sin embargo, la dirección del cambio no sugiere un aumento de la seguridad del sistema conductivo. Se requieren estudios específicos de parámetros funcionales del xilema a fin de confirmar estas conclusiones.

Finalmente, si bien no se observó un compromiso entre crecimiento (en el periodo de estudio) y eficiencia de conducción (k_{smax}) con la seguridad del sistema conductivo (P_{50}) en las progenies evaluadas, su alta vulnerabilidad a la cavitación, comparativamente con antecedentes de la especie en su región de origen en Norteamérica, sugieren que los genotipos usados en áreas subtropicales de Sudamérica poseen altas tasas

de crecimiento (aún los clasificados como de bajo crecimiento) a expensas de la resistencia al estrés hídrico. Las implicancias productivas de estos compromisos funcionales deberían ser estudiadas en mayor detalle a la luz de los desafíos que impone el cambio climático.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el PNFOR 1104073 (Bases silvícolas para sustentar la productividad de las plantaciones y los recursos del ambiente) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Argentina.

A la Tec. Iris Figueredo por su valiosa colaboración en la obtención de muestras histológicas. Al grupo de mejoramiento forestal del INTA - EEA Montecarlo por facilitarnos el material genético para el estudio.

BIBLIOGRAFÍA

Abe, H. & T. Nakai. 1999. Effect of the water status within a tree on tracheid morphogenesis in *Cryptomeria japonica* D. Don. *Trees* 14: 124-129

Antonova, G.F. & V.V. Stasova. 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. *Trees - Structure and Function* 11: 462-468

Bouche, P.S., M. Larter, J.C. Domec, R. Burlett, P. Grasson, S. Jansen & S. Delzon. 2014. A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers. *Journal of Experimental Botany* 65: 4419-4431

Bulfe, N.M.L. & M.E. Fernández. 2016. Morphophysiological response to drought of *Pinus taeda* L. genotypes of contrasting in mean growth rate. *New Forests* 47: 431-451

Burgess, S.S.O., J. Pittermann & T.E. Dawson. 2006. Hydraulic efficiency and safety of branch xylem increases with height in *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns. *Plant, Cell and Environment* 29: 229-239

Campelo, F., C. Nabais, H. Freitas & E. Gutierrez. 2006. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Annals of Forest Science* 64: 229-238

Cregg, B.M., P.M. Dougherty & T.C. Hennessey. 1988. Growth and good quality of young loblolly pine trees in relation to stand density and climatic factors. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 851-858

Dalla-Salda, G., M.E. Fernández, A.S. Sargent, P. Rozenberg, E. Badel & A.M. Meier. 2014. Dynamics of cavitation in douglas-fir tree-ring: transition-wood, the lord of the ring? *Journal of Plant Hydraulics* 1: e-0005

Domec, J.C. & B.L. Gartner. 2002. How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *Journal of experimental botany* 53: 2369-2379

Domec, J.C., B. Lachenbruch & F.C. Meizner. 2006. Bordered pit structure and function determine spatial Patterns of air-seeding thresholds in xylem of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*; Pinaceae) trees. *American Journal of Botany* 93: 1588-1600

Ewers, B.E., R. Oren & J.S. Sperry. 2000. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*. *Plant, Cell and Environment* 23: 1055-1066

Faustino, L.I., N.M.L. Bulfe, M.A. Pinazo, S.E. Monteoliva & C. Graciano. 2013. Dry partitioning and hydraulic traits in young *Pinus taeda* trees fertilized with nitrogen and phosphorus in a subtropical area. *Tree Physiology* 33: 241-251

Fritts, H.C., E.A. Vaganov, I.V. Sviderskaya, A.V. Shashkin. 1991. Climatic variation and tree-ring structure in conifers: empirical and mechanistic models of tree-ring width, number of cells, cell size, cell-wall thickness and wood density. *Climate Research* 1: 97-116

García Esteban, L., A. Guindeo Casasús, C. Peraza Oramas & P. de Palacios. 2003. Estructura microscópica de la madera de coníferas. En: *La madera y su anatomía*. Mundi-Prensa. Madrid, España. 49-69 pp

Gyenge, J. & G. Dalla Salda. 2010. Curvas de vulnerabilidad a la cavitación. En: *Técnicas de medición en Ecofisiología vegetal: Conceptos y procedimientos*. Ed.: Fernández, M.E. & J. Gyenge. Pp. 70-83

Hacke, U.G. & S. Jansen. 2009. Embolism resistance of three boreal conifer species varies with pit structure. *New Phytologist* 182: 675-686

Hacke, U.G., J.S. Sperry, B.E. Ewers, D.S. Ellsworth, K.V.R. Schäfer & R. Oren. 2000. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* 124: 495-505

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

Hacke, U.G., J.S. Sperry & J. Pittermann. 2004. Analysis of circular bordered pit function. II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. *American journal of Botany* 91: 386-400

Hajek, P., C. Leuschner, D. Hertel, S. Delzon & B. Schuldt. 2014. Trade-off between xylem hydraulic properties, wood anatomy and yield in *Populus*. *Tree Physiology* 34: 744-756

López, J.A. 2005. Mejoramiento genético de la calidad de la madera. I Jornada sobre potencialidad Foresto-Industrial del Eucalipto en Santiago del Estero, 16 y 17 de junio de 2005

López, J.A. & P.Y. Genes. 2009. Análisis genético de la densidad de la madera de 3 Huertos Semilleros Clonales de *Pinus taeda* en el Nordeste de Argentina. XIII Congreso Forestal Mundial. 18 al 23 de octubre. Buenos Aires, Argentina

López, J.A. & G.M. Staffieri. 2003. Interacción genotipo-ambiente y heredabilidad de la densidad de la madera de *Pinus Elliottii* var. *elliottii* en el Nordeste de Argentina. XVIII Jornadas Forestales de Entre Ríos. 23 y 24 de octubre. Concordia, Entre Ríos. Actas en CD

MAGyP. 2016. Mapa de Plantaciones Forestales, Inventario de Plantaciones Forestales Provinciales y Nacionales, Ley de Promoción Forestal 25.080. En: <https://datos.magyp.gob.ar/reportes.php?reporte=ForestalProduccion>. Último acceso 3 de mayo de 2017

Maherali, H., C.F. Moura, M.C. Caldeira, C.J. Willson & R.B. Jackson. 2006. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem

cavitation in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment* 29: 571-583

Martiarena R., J.L. Frangi, A. Von Wallis, M.F. Arturi, H.E. Fassola & R.A. Fernández. 2014. Propiedades del suelo y sus relaciones con el IS en plantaciones de *Pinus taeda* L. en la Mesopotamia Argentina. *AUGMDOMUS* 6: 47-65

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

Pittermann, J., J.S. Sperry, U.G. Hacke, J.K. Wheeler & E.H. Sikkema. 2006a. Inter-tracheid pitting and the hydraulic efficiency of conifer wood: the role of tracheid allometry and cavitation protection. *American journal of Botany* 93: 1265-1273

Pittermann, J., J.S. Sperry, J.K. Wheeler, U.G. Hacke & E.H. Sikkema. 2006b. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant, cell and Environment* 29: 1618-1628

Rigling, A., O. Bräker, G. Schneiter & F. Schweingruber. 2002. Intra-annual tree-ring parameters indicating differences in drought stress of *Pinus sylvestris* forests within the Erico-Pinion in the Valais (Switzerland). *Plant Ecology* 163: 105–121

Sperry, J.S. & M.T. Tyree. 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment* 13: 427-436

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

Sperry, J.S., U.G. Hacke & J. Pittermann. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* 93: 1490–1500

Sperry, J.S., F.C. Meinzer & K.A. McCulloh. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* 31: 632-645

Tyree, M.T. 2003. Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees* 17: 95-100

Von Wallis, A., R. Martiarena, N. Pahr & M.A. Taboada. 2016. Stock de carbono y condición física de un Kandiudult bajo distintos manejos forestales en la Provincia de Misiones. *Ciencia del Suelo* 34: 253-261

Wang, T., S.N. Aitken & K.L. Kavanagh. 2003. Selection for improved growth and wood quality in lodgepole pine: effects on phenology, hydraulic architecture and growth of seedlings. *Trees* 17: 269-277

Winck, R.A., H.E. Fassola & M.C. Área. 2015. Efecto del raleo sobre las propiedades anatómicas de la madera de *Pinus taeda*. *Maderas. Ciencia y Tecnología* 17: 391-406

Zhu, J.Y., D.W. Wahey & C.T. Scott. 2008. Some observations of wood density and anatomical properties in a Douglas-fir sample with suppressed growth. *Wood and Fiber Science* 40: 225-232

Zimmermann, M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin. 141 p

Zobel, B. & J.B. Jett. 1995. Genetics of wood production. Berlin-Heidelberg, Germany. Springer-Verlag. 337 p