

Parte II:

ECOANATOMÍA

Ecoanatomía del xilema secundario de las leñosas arbóreas del chaco argentino

Variables cuantitativas

Giménez A. M.¹ y J. G. Moglia²



Introducción

La presencia de determinadas especies en una región del planeta es el resultado de millones de años de evolución. Uno siempre se pregunta qué hace que una combinación de caracteres se conjugue para poder manifestarse con particularidades y generalidades. ¿Define una región, un conjunto diverso de formas de vida que cohabitan, compiten en armonía y perduran en el tiempo?

Desde lo simple de un pensamiento, a lo escueto de querer ensayar una respuesta, tratando un solo factor, la mente del investigador intenta interpretar su universo y explicar cómo entiende esta multiplicidad de realidades desde lo puntual.

Este capítulo propone analizar el xilema de especies arbóreas del Chaco argentino, una región extensísima, con variaciones climáticas que comprenden desde cálido húmedo a cálido seco, con una transición extensa, donde la salinidad y los anegamientos de zonas bajas, modelan el paisaje.

¿Qué relación hay en las características generales del xilema, con las tendencias generales de las maderas del mundo y de regiones similares?

Hacke (2015) pone en valor cuán importante es la anatomía del leño desde un análisis funcional y ecológico. El xilema de árboles, arbustos juegan un rol especial en la biología vegetal y en ecología (Baas & Miller, 1985). La historia evolutiva de cada especie depende en gran parte del fino balance entre su eficiencia hidráulica y la seguridad en la conducción, con un diseño biomecánico eficiente y de resistencia biológica, todos en equilibrio con los requerimientos específicos determinados por las condiciones físicas y biológicas del ambiente. El leño constituye un archivo histórico de los cambios

¹ Dra. Ing. Ftal, Profesora Titular de la Cátedra de Dendrología, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero. Av. Belgrano (s) 1912. 4200 Santiago del Estero. Argentina. E-mail: amig@unse.edu.ar

² Dra. Ing. Ftal, Profesora Titular de la Cátedra de Dendrología, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero. Av. Belgrano (s) 1912. 4200 Santiago del Estero. Argentina. E-mail: vimog@unse.edu.ar

ambientales y las condiciones climáticas, tanto como situaciones de estrés a las que el árbol está sometido. Así es posible estudiar los cambios ambientales presentes y pasados a través de las plantas e hipotetizar sobre los efectos futuros del cambio climático (Bass *et al.* 2013).

Ya que los bosques, las tierras forestales y los árboles representan una de las más importantes fuentes de Carbono del planeta, son primordiales para mantener niveles de baja entropía y sostener su capacidad productiva. Las plantas leñosas son las mayores productoras de C, que se almacena en la madera. La función del xilema en los árboles, la posición de los árboles en el ecosistema boscoso y el rol de ellos en las interacciones globales, son causas suficientes para darle un nivel superior y prioritario a la investigación de los tejidos xilemáticos (Beeckman, 2016).

La anatomía ecológica del xilema, satisfactoriamente aplicada a partir de 1970 por Carlquist (1975, 1980, 1984) y Baas (1976), permitió comprender los vínculos ecofiléticos del leño correlacionando los rasgos anatómicos característicos de las especies y las condiciones generales de hábitat, donde se desarrollan. En los últimos años, son numerosos los trabajos en los campos de la ecología forestal, biología de los árboles, la evolución de plantas, el cambio climático y la genómica, que han vuelto a redescubrir la enorme importancia de la estructura de madera y sus rasgos funcionales, para merecer una investigación multidisciplinaria aplicada. Las plantas están expuestas a factores ambientales cuya variación puede provocar cambios anatómicos para adaptarla a condiciones externas.

Los estudios ecoanatómicos analizan cómo varían los elementos xilemáticos ante cambios en las condiciones del medio donde crece la planta (Baas, 1973; Carlquist, 1977; Baas *et al.*, 1983; Baas & Carlquist, 1985; Carlquist & Hoekman, 1985; Villagra & Roig 1997; Lindorf, 1994; Moglia & Giménez, 1998; Moglia & López, 2001; León, & Williams, 2005; Sidiyasa y Bass, 1998; Moya y Tomazello, 2008; Chávez-Romero *et al.*, 2010).

La función clave del xilema es la conductividad hidráulica y el control de las propiedades físicas, está bien caracterizado en las plantas vivientes. Las especies modernas capturan solo una fracción de la diversidad de maderas conocidas, las cuales están bien preservadas en las muestras fósiles que se extienden 400 millones de años atrás desde el origen de las plantas vasculares. Los fósiles más primitivos, difieren mucho de los leños modernos de gimnospermas en aspectos como: el tamaño de las traqueidas, la pared secundaria, la química de la lignina, el desarrollo del cambium (Strullu-Derrien *et al.*, 2013). Ello manifiesta los cambios evolutivos y adaptativos a lo largo de millones de años.

En las plantas leñosas, las características de los elementos de vaso se modifican, dependiendo del grado de humedad del suelo y de factores como el clima, la altitud y la latitud (Wodzicki, 2001). Las tendencias ecológicas y evolutivas en cuanto al diámetro de los poros, tipo de placas de perforación, frecuencia de vasos, longitud de elementos vasculares, longitud total de vasos y tipos de fibras han sido discutidas en términos de seguridad y eficiencia en el transporte de agua. Tanto la eficiencia o máxima conductividad como la seguridad están fuertemente relacionadas con el diámetro y frecuencia de vasos, observándose que un aumento del diámetro de los poros incrementa notablemente la eficiencia en cuanto a conducción, pero al mismo tiempo disminuye la seguridad (Sidiyasa & Baas, 1998).

Hacke *et al.* (2001) proponen revisar la estructura del xilema y su relación con en el transporte de agua en altura, desde Zimmermann (1983) a lo estudiado posteriormente.

Los avances permitieron una nueva visión del fenómeno de cavitación en relación con la estructura del xilema, el efecto de los procesos de absorción de agua y de transporte de los estomas, conductancia y transpiración, en la arquitectura hidráulica de las plantas, en la correlación entre la presión en el xilema y la resistencia de los elementos de conducción, y así interpretar las tendencias ecológica de la anatomía de la madera, de forma más significativa.

Los árboles constituyen un valioso archivo de las variaciones de las condiciones ambientales que determinan el crecimiento, dejando impresa su impronta en la estructura de la madera (Fonti *et al.*, 2010). Esencialmente el espesor de los anillos es utilizado como una poderosa variable para el estudio de los impactos climáticos en el crecimiento leñoso. En contraste, los parámetros anatómicos pueden potencialmente reflejar las condiciones del clima al momento de su formación que permite estudiar la relación clima/crecimiento con alto nivel de resolución (Fonti y García Gonzales, 2004). Por ello, parámetros anatómicos como el tamaño de los vasos, están fuertemente relacionados con el metabolismo del árbol y revela consecuencias de limitantes climáticos al crecimiento.

En definitiva, la investigación que ayude a comprender el funcionamiento y las múltiples respuestas de las leñosas a las condiciones del ambiente, abrirá nuevas puertas para el mejor entendimiento de la presencia y gestión de las leñosas arbóreas en una región boscosa.

Maderas del Chaco

Desde la fitogeografía, pocas regiones a nivel Sud América como el Gran Chaco, presentan una superficie tan amplia y con parentescos fitogeográficos tan profundos. Las especies típicas del Chaco argentino, tienen una serie de rasgos evolutivos y adaptativos que definen su mejor performance para dominar y perdurar en el ambiente natural que la región les propone. Poder distinguir estas características, conlleva a interpretar en conjunto la región desde lo específico.

En esta oportunidad se abordará el xilema, con sus estructuras propias y particulares. Es parte de 30 años de investigación sobre las especies de la región, la publicación de dos libros (Roth, Giménez, 1997; 2006) y de un número considerable de trabajos científicos.

Del todo a lo particular

La distribución de leñosas arbóreas en el Gran Chaco argentino, está signada por la precipitación. Las isohietas disminuyen de E a O entre los 1000 y 400 mm anuales. Ello conlleva la presencia de una matriz básica de especies en los diferentes distritos del Chaco (CS 1: occidental o seco, Ch 2: oriental o húmedo, CSe serrano y CHS 3: Chaco de transición) (Figura 1).

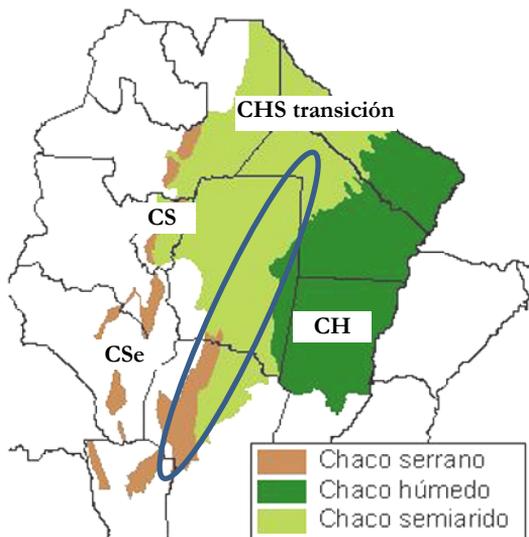


Figura 1. Distritos de la Provincia Chaqueña
 Fuente: Giménez, Moglia, 2003

Pretendemos destacar cuales son los rasgos anatómicos generales que definen las leñosas del Chaco y cuales los rasgos particulares y adaptativos. En primera instancia resulta interesante analizar la presencia de especies en cada distrito. Con la base datos de los proyectos: Ecoanatomía y biodiversidad de bosques del Chaco (CICYT, UNSE) y PICTOS OT 93/11 y PICTO UNSE 06/12, se establece un listado de especies arbóreas según su distribución.

De los inventarios realizados, resultaron comunes a ambos distritos 19 sp arbóreas (CHS), mientras que 26 exclusivas del CH y 10 exclusivas del CS. Las especies del Chaco serrano (CSe) serán consideradas en conjunto con las de CS. Estos datos manifiestan una matriz común importante, con especies excluyentes para los 2 distritos considerados (Figura 2).



Figura 2. Distribución de especies por distritos

¿Qué valor tiene los rasgos evolutivos y adaptativos del xilema en la región?

Las tendencias ecológicas se interpretan como el resultado de adaptaciones funcionales a factores ambientales. Al considerar el transporte de agua como una de las principales funciones del xilema (Zhang *et al.*, 1992), es lógico esperar que los estudios ecoanatómicos estén orientados hacia aspectos relacionados con los elementos de conducción. Los estudios ecoanatómicos buscan conocer cómo varían algunos elementos xilemáticos ante cambios en las condiciones del medio donde crece la planta (Baas, 1973; Baas *et al.*, 1983; Baas & Carlquist, 1985; Carlquist & Hoekman, 1985; Villagra & Roig, 1997; Sidiyasa & Baas, 1998; Moglia & López, 2001, Moglia & Giménez, 1998; Giménez *et al.*, 1997; Giménez, 1993).

Para el análisis se seleccionaron las siguientes variables anatómicas: frecuencia de vasos/mm² (Fv); diámetro tangencial de los vasos (Vd); área neta de vasos (Av), longitud de los elementos vasculares (VI) y longitud de la fibra (Fl).

Se calculó el área promedio de conducción por vaso y área neta de vaso/mm²:

$$ACV = \text{promedio (Diámetro de vasos)}^2 * 3.1416$$

$$ANV = ACV * Fv$$

Se calcularon los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) propuestos por Carlquist (1977) para determinar el tipo de comportamiento (mesomórfico, xeromórfico):

$$\text{Índice de Vulnerabilidad} = \frac{\text{diámetro medio de vasos}}{\text{número de vasos por mm}^2}$$

$$\text{Índice de Mesomorfismo} = IV \times Lev$$

Donde: IV = índice de vulnerabilidad y Lev = longitud de elementos vasculares

De acuerdo a los valores de estos índices (Parra & Jorge, 2010), los individuos se pueden clasificar como de leño mesomórfico (IV > 1; IM > 200) o xeromórficos (IV < 1; IM < 200).

Se aplicaron análisis estadísticos multivariados de Componentes Principales (PCA) y agrupamiento (CA) con el fin de determinar los patrones taxonómicos y generar un sistema de clasificación. Se realizó un análisis no paramétrico de la varianza (ANAVA) para medidas repetidas (Cody & Smith, 1991) y la prueba de Kruskal Wallis ($\alpha = 0,05$) (INFOSTAT, 2008) para diferenciar variables. Las microfotografías fueron tomadas con microscopio Zeiss Axiostar y vídeo cámara Sony Exwave HAD. Se utilizó microscopía electrónica de barrido (SEM).

Se analizaron los rasgos anatómicos de las siguientes especies que se indica en Tabla 1.

Tabla. 1. Caracteres anatómicos

Especies	Distrito	Diámetro vasos (um)	Frecuencia vasos/mm ²	Longitud de vasos (um)	Longitud fibras (um)	IV
<i>Acacia aroma</i>	3	144	25	180	750	5,8
<i>Acacia caven</i>	3	110	21	210	750	5,2
<i>Acanthosyris falcata</i>	2	46	65	217	900	0,7
<i>Arthrosamea polyantha</i>	2	100	32	200	700	3,1
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	3	160	15	253	1000	10,7
<i>Astronium balansae</i>	2	84	21	279	980	4,0
<i>Bulnesia sarmientoi</i>	1	60	56	100	750	1,1
<i>Bumelia obtusifolia</i>	2	65	53	370	1000	1,2
<i>Libidinia paraguayariensis</i>	3	70	19	200	850	3,7
<i>Carica quercifolia</i>	2	143	21	280	1000	6,8
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	3	85	32	250	1000	2,7
<i>Cercidium praecox</i>	3	50	25	180	750	2,0
<i>Chlorophora tinctoria</i>	2	147	22	312	970	6,7
<i>Chorisia speciosa</i>	2	180	5	400	1450	36,0
<i>Diplokeleba floribunda</i>	2	90	22	350	870	4,1
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	2	210	4	230	800	52,5
<i>Erythrina crista-galli</i>	3	210	4	250	1200	52,5
<i>Geoffroea decorticans</i>	1	60	52	150	950	1,2
<i>Geoffroea striata</i>	2	93	24	208	828	3,9
<i>Gleditsia amarpoboides</i>	2	80	18	155	910	4,4
<i>Jodina rhombifolia</i>	1	33	154	214	750	0,2
<i>Litbraea molloides</i>	1	30	305	259	800	0,1
<i>Luehea divaricata</i>	2	90	5	320	810	18,0
<i>Maytenus viscidifolia</i>	1	36	83	113	227,2	0,4
<i>Maytenus cuzcoii</i>	1	32	99	131	229,8	0,3
<i>Maytenus spinosa</i>	1	20	136	84	153,2	0,1
<i>Maytenus vitis-idaea</i>	1	28	68	77	165	0,4
<i>Parkinsonia aculeata</i>	3	147	27	180	720	5,4
<i>Patagonula americana</i>	2	70	45	100	1200	1,6
<i>Peltophorum dubium</i>	2	210	5	100	850	42,0
<i>Phitecellobium scalare</i>	2	100	10	351	800	10,0
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	2	40	100	100	900	0,4
<i>Phytolacca dioica</i>	2	82	41	124	1300	2,0
<i>Pisonia zapallo</i>	2	80	9	180	700	8,9
<i>Prosopis alba</i>	3	120	19	150	850	6,3
<i>Prosopis kuntzei</i>	3	100	17	114	750	5,9
<i>Prosopis nigra</i>	3	108	22	175	800	4,9
<i>Prosopis ruscifolia</i>	3	150	5	200	790	30,0
<i>Prosopis vinalillo</i>	3	92	9	200	765	10,2
<i>Pterogine nitens</i>	2	160	4	237	850	40,0
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	2	60	25	300	1100	2,4
<i>Salix humboldtiana</i>	3	51	44	1300	1500	1,2
<i>Sapindus saponaria</i>	3	90	22	250	1000	4,1
<i>Sapium haematospermum</i>	3	140	15	500	1200	9,3
<i>Schinopsis balansae</i>	2	170	25	110	700	6,8
<i>Schinopsis lorentzii</i>	1	130	20	250	900	6,5
<i>Schinopssis haenkeana</i>	1	87	32	175	850	2,7
<i>Solanum verbascifolium</i>	3	102	8	370	900	12,8
<i>Tabebuia ipe</i>	2	71	41	179	800	1,7
<i>Tabebuia nodosa</i>	3	38	120	150	700	0,3
<i>Tabernamontana australis</i>	2	36	200	524	979	0,2
<i>Terminalia triflora</i>	2	70	24	390	900	2,9
<i>Zizyphus mistol</i>	3	70	21	200	760	3,3

Nota: IV: Índice de vulnerabilidad.

Distrito 1: Chaco Seco CS; 2: Chaco Húmedo CH; 3: Chaco HS transición CHS

Sobre las variables de conducción

Los vasos son los elementos básicos en el transporte de agua. Su distribución, tamaño, frecuencia, longitud, constituyen caracteres de gran valor taxonómico y ecológico. El diámetro y frecuencia de vasos/mm², se manifiesta en diferentes relaciones que se simplifican en la Figura 3.

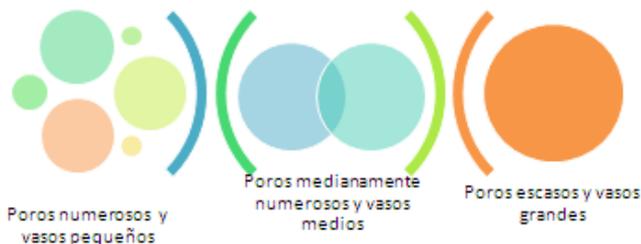


Figura 3. Esquema de la relación diámetro y frecuencia de vasos

Analizando la correlación diámetro y frecuencia de vasos/mm² ($R^2: 0.7$) hay una importante concordancia entre variables y su área de distribución. Las especies se discriminan según los distritos a los que pertenecen (Figura 4).

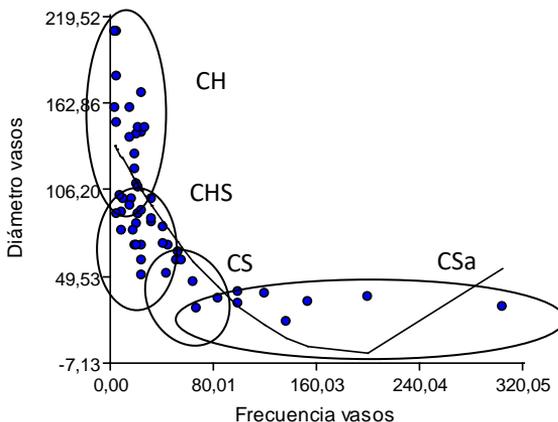


Figura 4. Diámetro y frecuencia de vasos

Al analizar la función que relaciona el diámetro de vasos y su frecuencia/mm², se puede definir cuáles son las características que predominan en las especies excluyentes de cada una de las regiones. Baja frecuencia y diámetro elevado, corresponde a las especies típicas del CH. En el otro extremo, las especies arbustivas propias del CS árido (Giménez, *et al.*, 1998), se caracterizan por alta frecuencia y escaso diámetro de vasos. Las especies arbóreas exclusivas del CS se caracterizan por frecuencia media y vasos pequeños a medianos (Giménez, 2000; Giménez *et al.*, 1999, Giménez, 2004).

Existe una fuerte correlación negativa entre el tamaño del vaso y la frecuencia de vasos según Carlquist (1975), Zanne *et al.* (2010).

Vasos entre 50-100 μ . y frecuencia entre 5 y 40 son típicos de la matriz común de especies de la transición. Los vasos son la mayor expresión de la adaptación a las variables climáticas, que en este caso es la precipitación (Figura 5).





Figura 5. Variación del número y diámetro de vasos, para igual aumento. *Geoffroea decorticans*, *Celtis ebrembergiana*, *Ziziphus mistol*, *Prosopis alba*, *Libidivia paraguarienses*, *P.ruscifolia*, *Sch lorentzii*, *Sch balansae*, *Maytenus cneezzoii*, *Vallesia glabra*, *Bulnesia sarmientoi* y *Salix humboldtiana*

El significado del área de conducción

La eficiencia en la conducción del agua depende del caudal (en función del diámetro del vaso a la cuarta potencia) y seguridad de la conducción que se refiere a evitar la embolia del vaso, o interrupción de la columna de agua. Las plantas realizan diferentes estrategias (Figura 6).

1. Vasos grandes, transportan gran caudal, aunque la seguridad de la conducción es altamente vulnerable. Estructura típica de zonas húmedas.

2. Vasos pequeños, numerosos y agregados, el caudal es restringido, pero está asegurado el transporte del agua escasa.
3. Vasos pequeños, numerosos y solitarios, el caudal es restringido, pero está asegurado el transporte del agua escasa, por elementos de conducción de transición como traqueidas vasicéntricas y vasculares, o fibrotraqueidas.

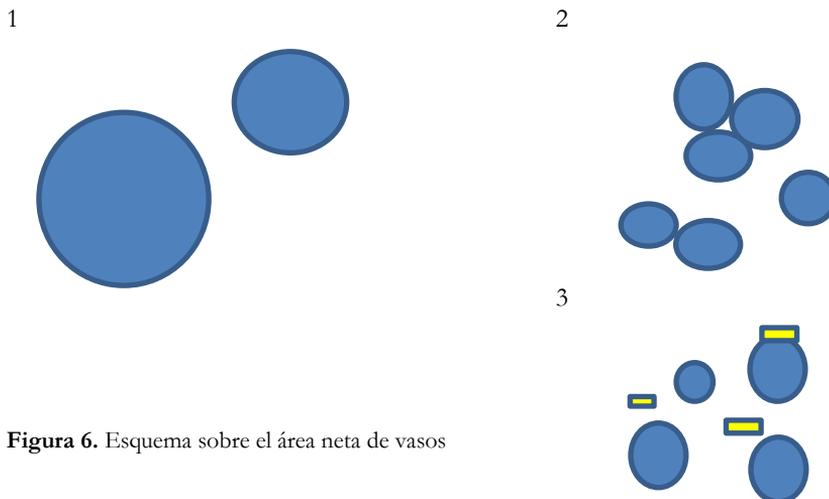


Figura 6. Esquema sobre el área neta de vasos

La funcionalidad de la conectividad de la red del xilema, especialmente en el caso de vasos solitarios y agrupados, es de sumo interés para los investigadores. Vasos agrupados proveen integración hidráulica e incrementan la resiliencia a la cavitación. Un alto grado de integración hidráulica puede facilitar la propagación de la cavitación en los vasos vecinos. (Arx *et al.*, 2013). En general, las maderas de zonas secas presentan mayor cantidad de vasos agrupados y menos solitarios.

Los vasos de mayor diámetro conducen mayor caudal de agua mientras que vasos pequeños y agrupados aseguran el ascenso de agua, pues evitan la embolia y aseguran la conducción. Existen caracteres que dan información sobre la tolerancia de las especies a la sequía, como es el caso de los vasos agrupados que confieren una mayor seguridad en la conducción de agua (Mogliá y Giménez, 1998).

El área promedio de conducción por vaso, está correlacionado con el número de vasos/mm² (frecuencia). Área elevada para conducir se correlaciona con baja frecuencia de vasos (Figura 7).

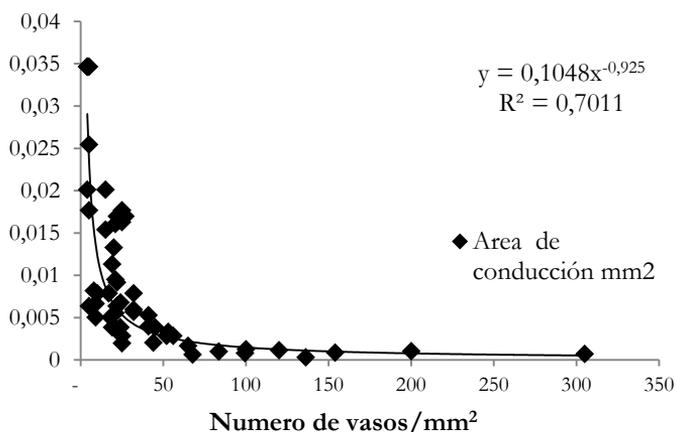


Figura 7. Área de conducción promedio/frecuencia

El área neta de vasos/mm² varía entre 0.45 y 0.03. Ello implica un área neta de vasos entre el 50 % (*Scb. balansae*) y el 3.2 % (*Maytenus vitis-idaea*) para los valores extremos analizados (Figura 8).

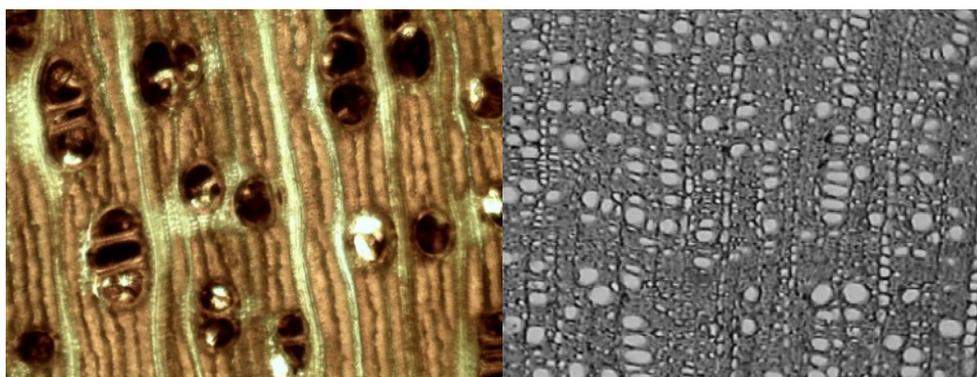


Figura 8. Sección transversal del leño de *Scb. balansae* y *Maytenus vitis-idaea*

El área neta de vasos representa la capacidad conductora expresada en superficie. Depende de dos variables (diámetro interno y frecuencia de vasos) con todas las combinaciones posibles según lo expresan las especies (Figura 9).

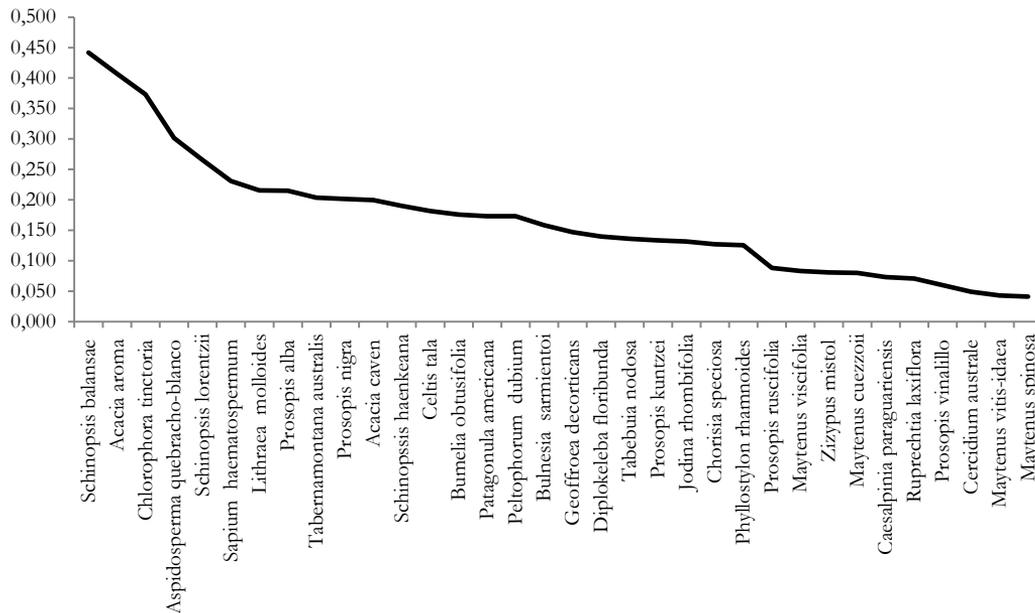


Figura 9. Área neta de vasos/mm²

El diámetro del vaso está entre los caracteres anatómicos de madera más importantes que determinan la adaptación de las plantas a la sequía. Según la Ecuación de Hagen-Poiseuille, en el sistema hidráulico, la conductividad aumenta proporcionalmente al diámetro del vaso elevado a la cuarta potencia (Tyree y Zimmermann, 2002). Los diámetros de las especies fueron más bajos en CS que en CH, demostrando diferentes formas de optimizar la eficiencia hidráulica y la seguridad.

Las características de los elementos conductores de las especies estudiadas son en términos generales: vasos mediados y medianamente numerosos en algunas especies del Chaco Húmedo. Vasos pequeños y muy numerosos (baja área neta), pero de excelente seguridad para conducir, especialmente si los vasos son agregados, común en arbustivas y arbóreas del Chaco seco y serrano.

Índice de Vulnerabilidad (IV) y Mesomorfía (IM)

Carlquist (1977) propuso índices para evaluar la vulnerabilidad a la sequía; estimó índices en plantas de sitios con diferente precipitación, estableciendo que una planta con un índice de vulnerabilidad (IV) > 1 es vulnerable al estrés hídrico. Estos índices son criticados y se proponen otros que consideran la ecuación Hagen-Poiseuille (Zimmerman, 1983) a partir de la ecuación de conductividad hidráulica, que ha sido diseñada para capilares ideales. No obstante son de usos frecuentes.

El IM expresa la cantidad de agua disponible para las plantas, valores bajos (<100) caracterizan las plantas que crecen en ambientes secos (xerófilas) o en regiones con un largo período seco que dura varios meses, mientras que valores más altos son típicas de las plantas que crecen en hábitats más húmedos (mésicas). Este tipo de estudios permite conocer la resistencia de las especies a una baja precipitación. En las zonas donde el agua es uno de los factores limitantes, las leguminosas se encuentran entre los elementos dominantes (De la Barrera y Andrade, 2005).

Moglia y Giménez (1998) interpretaron las estrategias adaptativas del xilema de 46 especies correspondientes a diferentes familias (Boraginaceae, Leguminosae, Simarubaceae y Ulmaceae). Determinaron los IV en especies de los ge. *Acacia* y *Prosopis*, así como de *Erythrina crista-galli*, *Chorisia insignis* y *Ch. speciosa.*, registrando para todas las especies vulnerabilidad a la sequía. Por su parte, Giménez (2004) describe la madera de *Geoffroea decorticans* y *G. striata*, señalando que, ambas son vulnerables al estrés hídrico por presentar un IV de 3.8 y de 2.1, respectivamente.

El Índice de Vulnerabilidad (IV) permite definir el carácter de las especies en cada región. En CS las especies son xerofíticas por excelencia, mientras que en la transición CHS y CH son mesofíticas. En Figura10 se indica los valores medios y extremos del IV por distritos.

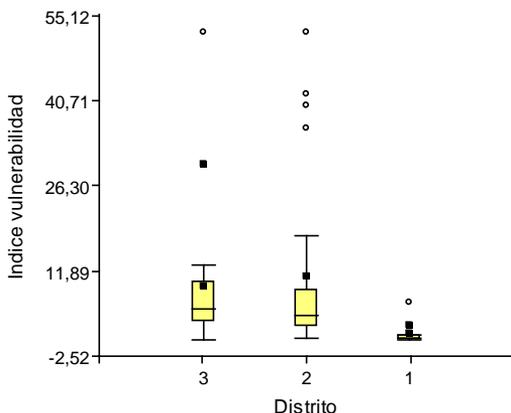


Figura 10. Distribución de frecuencias del IV por regiones.

Nota: Distritos: 1- Chaco Seco (S); 2- Chaco Húmedo (CH), 3- Chaco de Transición (CHS)

Si se analiza el índice de Vulnerabilidad total de la región, hay un alto predominio de especies altamente seguras en la conducción (70 %) (Figura 11).

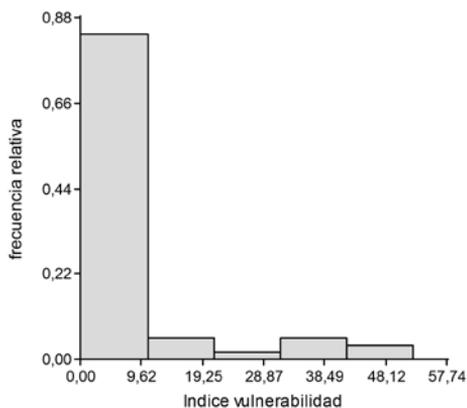


Figura 11. Histograma de IV.

Según IM, el 50 % son especies xerofíticas con IM <200 y el resto mesofíticas (Figura 12).

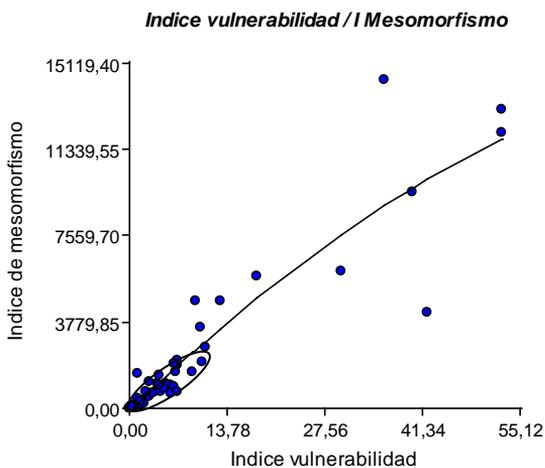


Figura 12. Relación IV/IM

Se modela la relación entre IV e IM para las 54 especies estudiadas, que ajusta a la siguiente función con R²: 0,85:

$$IM=1.4IV^2+300IV-134.93$$

Según Carlquist & Hoekman (1985), los principales indicadores de mesomorfía son número reducido de vasos por mm², amplio diámetro de poros, elementos vasculares largos y ausencia tanto de traqueidas como de engrosamientos espiralados. Lindorf (1994)

señala que las especies con rasgos mesomórficos desarrollan una estructura conectada con una alta eficiencia, pero una baja seguridad de conducción, lo cual se manifiesta con vasos o poros de mayor tamaño y en menor número por unidad de superficie.

Estas características coinciden con lo observado en el presente estudio. Mientras más se aleja el índice de vulnerabilidad del valor correspondiente a la unidad, significa una mayor orientación hacia condiciones que garanticen la eficiencia de la conductividad en sacrificio de la seguridad. Cerca de 26 % de las especies mostraron índices de vulnerabilidad menores de 10, lo que indica eficiencia en conducción combinada con cierto grado de seguridad. El 74 % restante se ubicó en valores superiores y aproximadamente 12 % de los individuos presentaron índices de vulnerabilidad mayores de 100 lo que indica su mayor orientación hacia la eficiencia en la conducción hidráulica.

El análisis multivariado por CP en función a los distritos y las variables anatómicas, se indican en Figura 13.

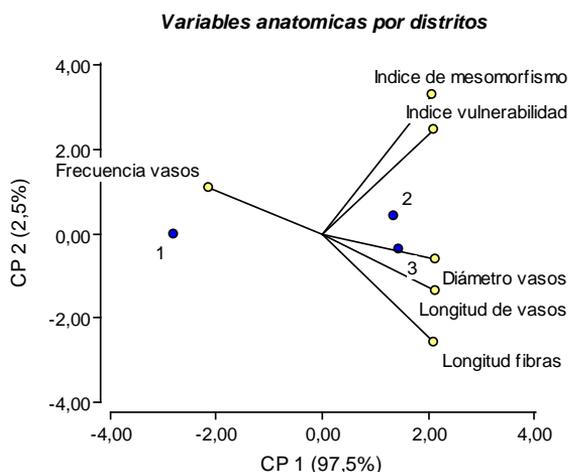


Figura 13. CP en función a los distritos y las variables anatómicas
 Nota: 1- Chaco Seco (S); 2: Chaco Húmedo (CH), 3: Chaco de Transición (CHS).

El componente C1 explica 97.5 % de la variabilidad. Las especies exclusivas del CS están relacionadas exclusivamente con Frecuencia de vasos/mm². Ello indica un importante valor para la seguridad de la conducción. En cambio las especies del CH y las comunes a ambos distritos se relacionan con: Diámetro de vasos, Área de vasos/mm², Longitud de vasos y Longitud de fibras.

Realizado el ANAVA por distrito, para cada variable independientemente: Diámetro vasos, Longitud fibras, Frecuencia vasos, Longitud de vasos, el modelo fue significativo.

Según el Test Tukey (para Alfa=0,05), hay diferencias significativas entre las especies exclusivas del CS y CH, para diámetro de vaso y frecuencia de vaso, no así para Longitud de vasos y de fibra. Las especies compartidas a ambos distritos, presentan caracteres más similares al CH (Figura 14).

La relación longitudinal de las células axiales, son importantes para el comportamiento de la madera y las propiedades mecánicas. A mayor longitud de los elementos, las características de flexibilidad mejoran. La longitud de los elementos de vaso está relacionada con el grado de aridez, a menor longitud de vasos, mayor aridez (Moglia y Giménez, 1998). En contraste, especies como *Chorisia speciosa* y *Bumelia obtusifolia*, representantes de ambientes húmedos presentan elementos de vaso largos (> 350 μm).

Los elementos de vaso cortos, confieren una mayor seguridad en la conducción de agua al disminuir los embolismos; mientras que elementos de vaso largos, otorgan una mayor eficacia conductora (Zimmerman, 1983). Los elementos de vaso de longitud corta, son considerados los más fuertes a causa de la constricción formada por cada pared del elemento de vaso (Montano-Arias *et al.*, 2013).

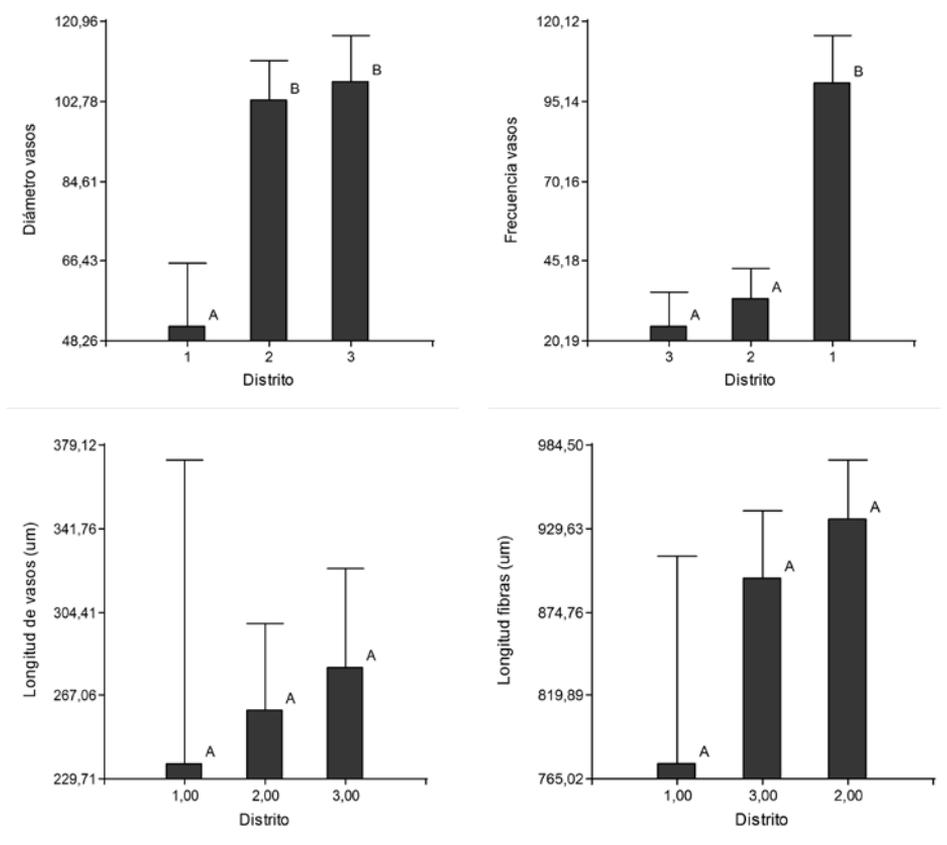


Figura 14. Test Tukey para variables anatómicas.
 Nota: 1- Chaco Seco (CS); 2: Chaco Húmedo (CH), 3: Chaco de Transición (CHS).

En Figura15 se expresa la relación entre longitud de vasos y de fibras.

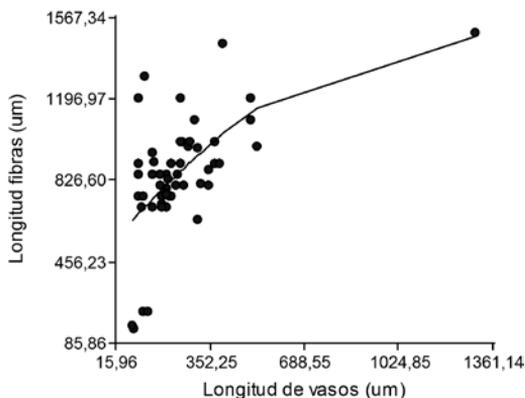


Figura 15. Relación longitudinal de vasos y fibras

Con el fin de profundizar el análisis de comportamiento de los atributos anatómicos, se seleccionan las variables con diferencias significativas: diámetro de vasos, frecuencia y longitud de fibras, se hace el dendrograma en función de especies y distritos. Hay afinidad entre el CH y las especies comunes para los IV y IM. Las especies exclusivas del CS son diferentes. Hay predominio en el Chaco H de las especies mesomórficas. Las xeromórficas son las exclusivas del CS.

Finalmente, para confirmar el grado de similaridad entre distritos, se realizó un análisis de agrupamiento para longitud fibras, de vasos, frecuencia y diámetro de vasos (Figura 16), lo que reafirma la diferencia de las estructuras del CS.

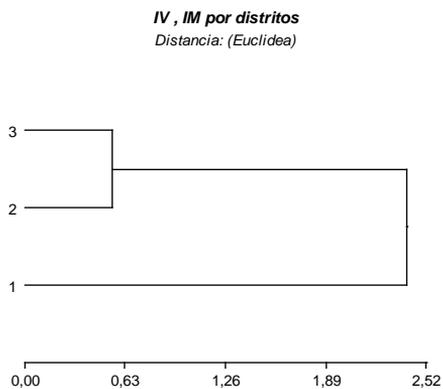


Figura 16. Análisis de agrupamiento para variables anatómicas y distritos
Nota: 1- Chaco Seco (S); 2: Chaco Húmedo (CH), 3: Chaco de Transición (CHS).

Todas las tendencias observadas en esta región son similares a las descriptas en otras regiones con características de humedad similares. En Mamo, Venezuela, una zona con precipitaciones anuales de 558 mm en bosque muy seco tropical, Lindorf (1994) encontró que predominaban las especies con maderas xeromórficas representadas por vasos numerosos agrupados en múltiples, con diámetros pequeños, muy pequeños, vasos muy

cortos y puntuaciones pequeños. Estas características se manifiestan en otras especies de zonas áridas (Baas, Carlquist, 1985; Baas *et al.*, 1983; Carlquist, 1980).

Las tendencias para miembros de vasos se resumen en acortamiento de elementos y diámetros, caracteres estos ventajosos en la prevención del colapso bajo las condiciones de presiones negativas. Moglia y Giménez (1998) resaltan como indicadores de xerofitismo la predominancia de: numerosos vasos por mm², elementos de vasos pequeños, cortos, número grande de vasos por grupo, presencia de traqueidas vasicéntricas, espesamientos helicoidales y anillos de crecimiento demarcados.

Tendencias adaptativas del xilema de las principales especies arbóreas argentinas, según las regiones fitogeográficas

Se analiza el sistema de conducción de las especies arbóreas argentinas para observar si está relacionado con su distribución geográfica. Para ello se examinó el sistema de conducción de 136 especies arbóreas argentinas discriminadas por regiones fitogeográficas: selva misionera, tucumana-boliviana, parque chaqueño y bosques andino-patagónicos (Tortorelli, 2009; Roth, Giménez, 1998, 2006).

El estudio xilemático se basó en caracteres cuantitativos del sistema conductor: diámetro, frecuencia/mm², longitud de vasos, área neta/mm² e índice de vulnerabilidad (IV).

Para este estudio se clasifica el IV en 6 categorías: 1: 0/10; 2: 10/20; 3: 30/40; 4: 40/50; 5: 50/60; 6 < 60. La categoría 1 representa las especies menos vulnerables al transporte de agua y 6 las más vulnerables. En Figura 17 se expresa el IV discriminado por regiones.

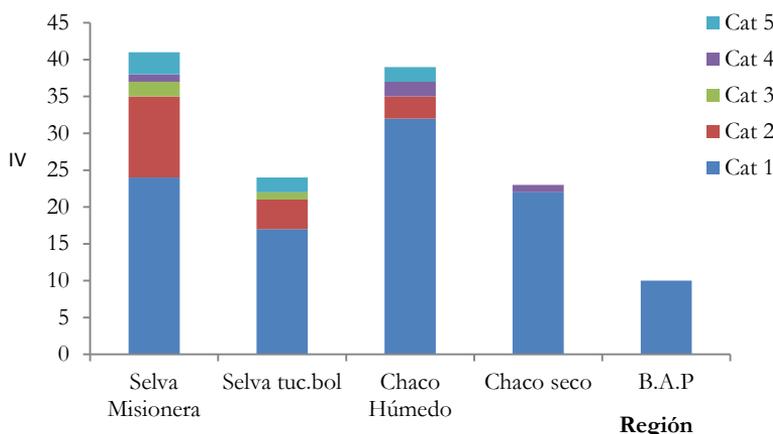


Figura 17. Índice de vulnerabilidad (IV) por regiones, según categorías.

Los leños de la selva misionera presentan todos los tipos de IV, ello indica de la diversidad de estrategias adaptativas de las especies, desde las típicas de la pluvisilva, a las deciduas que se extienden por el Chaco húmedo.

La selva Tucumano-boliviana, si bien es altamente diversa, hay un incremento de especies de menor vulnerabilidad (cat.1). La tendencia del Chaco húmedo presenta variabilidad de categorías en menor grado que las selvas. En el Chaco seco, el 90 % de las especies son muy resistentes y seguras a la conducción (menos vulnerables), el factor que limita la misma es la escasa disponibilidad de agua. Vasos pequeños y cortos, en disposición agrupada, incrementa la seguridad de la conducción disminuyendo la vulnerabilidad (Giménez *et al.*, 2014; Figueroa *et al.*, 2011).

Por último, en los bosques andinos patagónicos, todas las especies presentan alta seguridad a la conducción. El factor limitante es el frío, por lo que las estructuras de conducción tanto en gimnospermas como en angiospermas son de escaso diámetro y elevada longitud para evitar el congelamiento del agua en el lumen de los elementos. El 66 % de las especies son eficientes en seguridad, sólo 5 % son inseguras y son exclusivamente de la selva.

Para la variable frecuencia de vasos/mm² en la Figura 18 se indica clases de frecuencia por región.

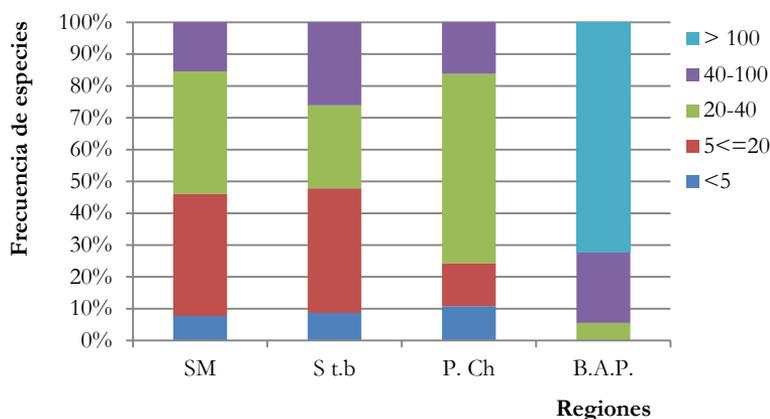


Figura 18. Frecuencia de vasos/m² según regiones

En selvas los poros son poco numerosos a moderadamente numerosos (>5, 5-20); en el Chaco el 80 % de las especies presentan frecuencia superior 20 poros/mm²; en bosques del sur el 80 % con vasos extremadamente numerosos (>100). Del total de maderas comprendidas en este estudio el 38 % tienen vasos entre 20 y 40.

Este carácter está relacionado con la tolerancia al estrés hídrico o sequía. Un alto número de vasos/mm² es frecuentemente registrado en plantas de ambientes secos (Carlquist y Hoekman, 1985, Giménez *et al.*, 1998, Giménez *et al.*, 2014). Giménez *et al.* (2014) en *Maytenus* citan frecuencias entre 130 a 170 vasos/mm², diámetros entre

15-30 um y la presencia de vasos agrupados y múltiples constituyendo una estructura vascular con alta especialización a los ambiente áridos.

El diámetro de los vasos es variable (Figura 19). En las selvas: predominan los vasos medianos a moderadamente grandes (entre 50-100 a 100 a 200). En el CH la variabilidad es aún mayor por su un área de transición. En BAP predominan los vasos y elementos de conducción (traqueidas axiales) de dimensiones muy pequeño a pequeña (>50, 50-100). El 54 % de las maderas tienen vasos medianamente pequeños.

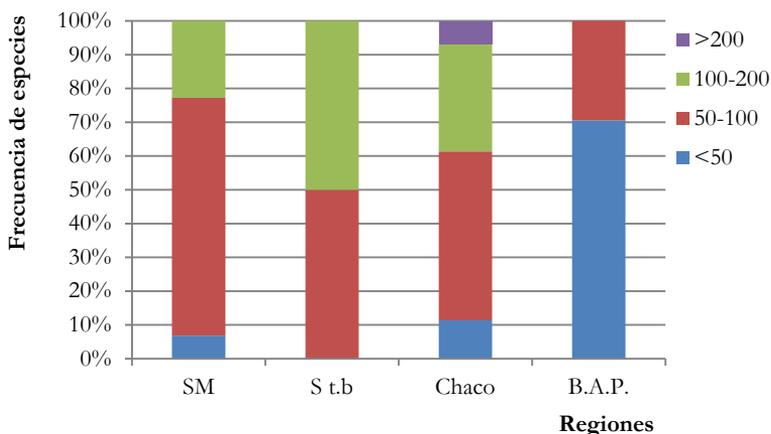


Figura 19. Distribución de diámetros de vasos por tipos y regiones

Existe alta correlación (0.78) entre el diámetro de vasos y frecuencia de vasos (Figura 20).

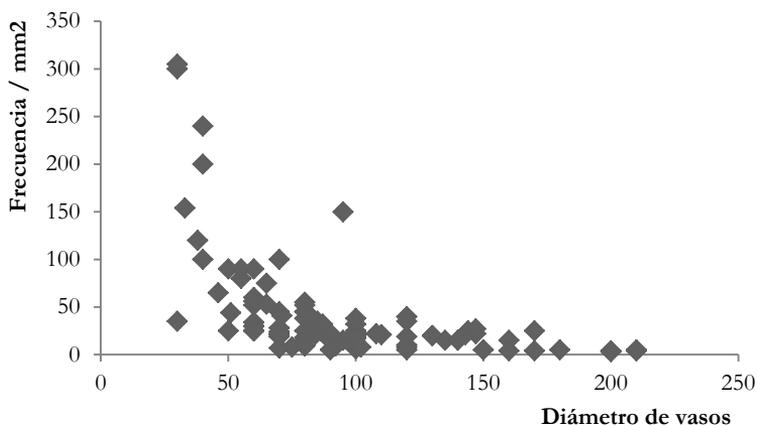


Figura 20. Relación diámetro y frecuencia de vasos

Se calcula la correlación entre IV e IM, al aumentar la vulnerabilidad, aumenta mesomorfismo (Figura 21).

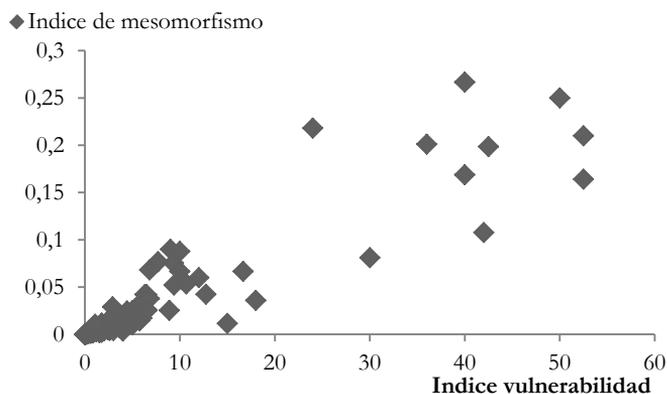


Figura 21. Índice de vulnerabilidad (IV) e Índice de Mesomorfía (IM)

Se evalúa la variable área neta de poros/mm², resultando la mayor de disponibilidad de área conductora la de BAP (Figura 22). Esto puede interpretarse que en zonas frías donde el agua se congela en el interior de los elementos de conducción durante la estación lluviosa y fría, deben agudizar las estrategias de conducción mediante estructuras de escaso diámetros, muy numerosas muy agrupadas.

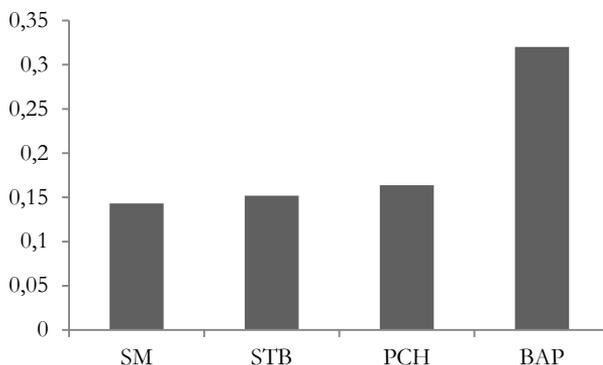


Figura 22. Área neta de poros/mm²

Este simple análisis permite concluir que: el xilema de las especies arbóreas adaptan básicamente a la carencia de agua y a las bajas temperaturas.

Wheeler *et al.* (2007), realiza un análisis de las tendencias mundiales de los caracteres anatómicos de las maderas. Los diferentes climas del planeta, condicionan la vida de las plantas, expresándose en rasgos típicos en cada una de estos climas. Para la variable diámetro de vasos, en el hemisferio norte hay predominio de los vasos pequeños a

medianos (> 50 y $50-100\mu$). En el hemisferio sud, con alto predominio de climas tropicales y subtropicales predominan los vasos medianos a moderadamente grandes ($100-200$ y <200), pero con una distribución de frecuencia repartida entre todos los tipos de vasos.

La frecuencia de vasos/ mm^2 , en el hemisferio norte hay predominio de los vasos muy numerosos (>100). En el hemisferio sud, con alto predominio de climas tropicales y subtropicales predominan los vasos medianamente numerosos ($5-20$), pero con una distribución de frecuencia repartida entre todos los tipos de frecuencia. En el mundo predominan las maderas con miembros de vasos de $300-800 \mu$. Los parámetros anatómicos del xilema, constituyen un valioso archivo para estudiar las limitaciones de crecimiento del árbol y actúa como un link entre la dendrocronología y la ecofisiología.

En definitiva, el xilema es un sistema de tejidos altamente especializado, que se acumula y expresa según los condicionantes biológicos y ambientales, resultando un extraordinario registro del pasado, que permite predecir aspectos futuros.

Referencias Bibliográficas

- Baas, P. & E. Miller, 1985. Functional and ecological Wood anatomy, some inductive comments. *LAWA Bull.* n.s. 6: 281-282.
- Baas, P. & S. Carlquist. 1985. A comparison of ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. *LAWA Bull.* n.s. 8: 245-274.
- Baas, P. 1973. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21: 193-258.
- Baas, P. 1976. *Some Functional and adaptive aspects of vessel member morphology*. In: Baas P., Bolton A.J. and Catling D.M. (eds), Leiden Botanical Series 3 p.157-181.
- Baas, P.; E. Werker & A. Fahn. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *LAWA Bull.* n.s. 4: 141-159.
- Baas, P.; G. Battipaglia; V. De Micco; F. Lens and E. Wheeler. 2013. Wood Structure in Plant Biology and Ecology. *LAWA Journal* 34 (4) 509 p.
- Beeckman, H. 2016. Wood anatomy and trait based Ecology. *LAWA* 37 (2): 127-151.
- Carlquist, S. & D. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern flora. *LAWA Bull.* n.s. 6: 319-347.
- Carlquist, S. 1975. *Ecological strategies of xylem evolution*. Univ. of California Press, Berkeley.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J. Bot.* 64: 887-896.
- Carlquist, S. 1980. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments of recent work in wood anatomy. *Aliso* 11: 37-68.
- Chávez-Romero; D. Aguilar-Rodríguez S. y T. Terrazas. 2010. Variación anatómica en la madera de *Quercus obtusata* (Fagaceae). *Madera y bosques* 16(2): 69-87.
- De la Barrera, E. & J. L. Andrade. 2005. Challenges to plant megadiversity: how environmental physiology can help. *New Phytologist* 167: 5-8.
- Figuroa, M. E.; A. Giménez; P. Hernández; C. Gaillard y G. Lorenz. 2011. Ecología Austral. Ecoanatomía del leño de *Allenrolfea vaginata* (grises.) Kuntze (Chenopodiaceae) en ambientes salinos de Santiago del Estero. *Sociedad Argentina de Ecología* 21(3): 339-352.

- Fonti, P. y I. García-González. 2004. Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies. *New Phytol.* 163: 77-86.
- Fonti, P.; G. Von Arx; I. Garcia-Gonzalez; B. Eilmann; U. Sass-Klaassen; H. Gartner and D. Eckstein. 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist* 185: 42-53.
- Giménez, A. M. 2000. Gradiente radial de los elementos anatómicos del leño en *Schinopsis quebracho-colorado* (Schlecht.) Barkl. et Meyer, Anacardiaceae. *Bosque* 21: 37-45.
- Giménez, A. M.; M. E. Figueroa; J. Díaz Zírpolo, B. Agüero y F. Calatayu. 2014. Anatomía del leño de *Ziziphbus mistol* griseb (Rhamnaceae). Relación albura/duramen. *Quebracho* 23 (1,2): 81-89. ISSN: 0328-0543. Facultad de Ciencias Forestales. UNSE.
- Giménez, A.; N. Ríos y J. G. Moglia. 1997. Leño y corteza de *Prosopis kuntzei* en relación a algunas magnitudes dendrométricas. *Revista de Investigaciones Agrarias, Sistemas y Recursos Forestales* 6 (1-2): 163-182.
- Giménez, A.; N. Ríos; G. Moglia y C. López. 1999. Leño y corteza de *Prosopis alba* Griseb., algarrobo blanco, en relación con algunas magnitudes dendrométricas. *Bosque* 19 (2): 53-62.
- Giménez, A.; J. Moglia; M. E. Figueroa; J. A. Díaz Zírpolo; F. Calatayu. 2014. Comparative wood anatomy of Maytenus in northwestern Argentina (South America). *Madera y Bosques* Vol. 20, núm. 2: 95-110, México.
- Giménez, A. M. 2004. Anatomía de leño y corteza de *Tabernaemontana catharinensis* A. DC (Apocinaceae). *Quebracho*. 11: 22-32.
- Giménez, A. M. 1993. Rasgos estructurales característicos del xilema secundario de las principales especies arbóreas de la región Chaqueña Seca. *Quebracho* 1: 5-14.
- Giménez, A. M.; J. G. Moglia y J. H. Femenia. 1998. Anatomía del leño y corteza de *Monttea aphylla* (Miers) Beneth et Hook, Scrophulariaceae. *Quebracho* 6: 42-62.
- Giménez, A.; P. Hernández; C. Spagarino; J. G. Moglia; N. A. Ríos. 2008. Calidad de Madera y potencialidad de crecimiento de Palo santo (*Bulnesia sarmientoi* Lorentz ex Griseb.). *Revista Científica YVYRARETA*, Universidad Nacional de Misiones ISSN: 0328-8854. Año 14, N:15. 13:55-60.
- Hacke, U (ed.). 2015. *Functional and ecological xylem anatomy*. XII.
- Hacke, U. G.; J. S. Sperry; W. T. Pockman; S. D. Davis. & K. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457-461.
- León, H. y J. Williams. 2005. Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Bot. Venezolana* 28 (2): 257-274.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *LAWA J.* 15: 361-376
- Moglia, J. y C. López. 2001. Estrategia adaptativa del leño de *Aspidosperma quebracho-blanco*. *Madera y Bosques* 7(2): 13-25.
- Moglia, J. G. y A. M. Giménez. 1998. Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región chaqueña argentina. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* 7 (1,2): 53-71.
- Montano-Arias, S.; S. Camargo-Ricalde y C. Perez-Olvera. 2013. Ecoanatomía de los elementos de vaso de la madera de cinco especies del género Mimoso (Leguminosae-Mimosoideae). *Bot. Science* vol.91 (1): 1-10.
- Moya, R. y M. Tomazello F. 2008. Variation in the wood anatomical structure of *Gmelina arborea* (Verbenaceae) trees at different ecological conditions in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 56(2): 689-704.
- Roth, I. & A. M. Giménez. 1997. *Argentine Chaco forests. Dendrology, tree structure, and economic use.1- The semiarid Chaco*. Encyclopedia of plant anatomy. XIV/5. 180 p. Gerbruder-Borntraeger-Berlin-Stuttgart.

- Roth, I. & A. M. Giménez. 2006. *Argentine Chaco forests. Dendrology, tree structure, and economic use. 2- The humid Chaco*. Encyclopedia of plant anatomy. XIV/5. 204 p.
- Sidiyasa, K. & P. Baas. 1998. Ecological and systematic wood anatomy of *Alstonia* (Apocynaceae). *LAWA J.* 19: 207-229
- Tyree, M. & M.H. Zimmermann. 2002. *Xylem structure and the ascent of sap*. Ed. 2. SpringerVerlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Villagra, P. & F. Roig. 1997. Wood structure of *Prosopis alata* y *P. argentina* growing under different edaphic conditions. *LAWA J.* 18: 37-51.
- Wheeler, E.; P. Baas & S. Rodgers. 2007. Variations in dicot wood anatomy – A global analysis based on the InsideWood database. *LAWA J.* 28 (3): 229-258.
- Zanne AE.; Westoby , M.; Falster, D.; Ackerly D.; Loarie, S.; Arnold, S.; & D. Coomes. 2010. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *Amer. J. Bot.* 97: 207–215.
- Zimmermann, M. H. 1983 *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer, Berlin. *Springer*, ISBN 978-3-319-15782-5.