

FISIOLOGÍA ECOLÓGICA DE ÁRBOLES TROPICALES: AVANCES Y PERSPECTIVAS

J. L. Andrade

Profesor - Investigador Titular, Unidad de Recursos Naturales,
Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., Calle 43 No. 130,
Col. Chuburná de Hidalgo, C. P. 97200, Mérida, Yucatán, México.
Correo-e: andrade@cicy.mx, tel.: (999) 981 3927

RESUMEN

La fisiología ecológica de árboles tropicales ha tenido un avance impresionante en los últimos años, en especial en el área de las relaciones hídricas. Esto ha venido acompañado por el desarrollo extraordinario de técnicas e instrumentos para estudiar y medir la fisiología de los árboles, como el uso de isótopos estables y las sondas para medir el flujo de la savia. Este trabajo incluye aspectos de absorción, transporte de agua y su regulación ambiental, así como de convergencia funcional en arquitectura hidráulica, relaciones hídricas, fotosíntesis, respiración y crecimiento. Además, se discuten aspectos relacionados con las investigaciones fisiológicas y su inserción en los estudios de cambio global.

PALABRAS CLAVE: cambio global, convergencia fisiológica, isótopos estables, fotosíntesis, relaciones hídricas, respiración.

PHYSIOLOGICAL ECOLOGY OF TROPICAL TREES: ADVANCES AND PERSPECTIVES

SUMMARY

Physiological ecology of tropical trees has moved forward remarkably in the last years, especially in the water relations issue. This progress has been accompanied by a notably development of techniques and instrumentation to study and measure the physiology of trees, such as the use of stable isotopes and sap flow probes. This article includes aspects of water uptake and transport, its environmental regulation and the functional convergence in hydraulic architecture, water relations, photosynthesis, respiration and growth. Additionally, aspects related with the physiological research involved in studies on global change are discussed.

KEY WORDS: global change, photosynthesis, physiological convergence, respiration, stable isotopes, water relations.

INTRODUCCIÓN

La diversidad de especies de árboles en los bosques tropicales puede ser de cientos de especies en áreas reducidas donde no existen especies dominantes. Con base en esta diversidad de especies, arquitecturas y morfologías, se esperaría encontrar también una amplia diversidad fisiológica. El desafío es enorme, puesto que se conoce poco de los bosques tropicales y, además, éstos se están deforestando a una tasa extremadamente alta. Al mismo tiempo, la preocupación por los cambios a gran escala del ambiente ha incrementado los estudios de respuesta al ambiente de la transpiración, la fotosíntesis y la respiración de especies y comunidades de ár-

boles pero, dada la gran diversidad en los bosques tropicales aún falta mucho por hacer.

En este artículo se analizan los avances de las investigaciones fisiológicas con árboles tropicales, con énfasis en las relaciones hídricas. En particular, se examinan los patrones de los árboles para adquirir el agua del suelo (por ejemplo, la profundidad de las raíces), el transporte del agua desde el suelo hasta las hojas y la regulación del balance hídrico. A continuación, se analizan los aspectos relacionados con la convergencia fisiológica en los árboles tropicales, una de las tendencias actuales de investigación. Por último, se discuten algunos aspectos fisiológicos importantes que deben tomarse

en cuenta en proyectos multidisciplinarios en un mundo con un clima cambiante.

RAÍCES Y EXTRACCIÓN DE AGUA DEL SUELO

Profundidad de las raíces

En los bosques tropicales, la profundidad máxima del sistema radicular depende del tipo de bosque y, por lo general está en el orden de 2 a 5 m (Canadell *et al.*, 1996), aunque se han reportado profundidades de hasta 18 m en un bosque amazónico (Nepstad *et al.*, 1994). Sin embargo, el conocer la posición de las raíces en el suelo no significa que éstas estén extrayendo agua y nutrientes en ese sitio, por lo cual en los últimos años se han realizado estudios sobre la profundidad a la cual las raíces extraen el agua (Canadell *et al.*, 1996; Dawson, 1996; Dawson y Pate, 1996; Jackson *et al.*, 1996, 2000; Meinzer *et al.*, 1999; Oliveira, 2004; Andrade *et al.*, 2005; Romero-Saltos *et al.*, 2005).

En un bosque tropical la sequía puede tener consecuencias importantes en la distribución de los sistemas radicales. Una de ellas puede ser el desplazamiento de caracteres, es decir, las especies podrían desarrollar sistemas de raíces que exploren horizontes edáficos diferentes para reducir la competencia por recursos (Goldstein *et al.*, 2002). Con el uso de isótopos estables de hidrógeno, se ha señalado que los árboles caducifolios utilizan el agua de los horizontes más superficiales del suelo y los perennifolios usan el agua que se encuentra en los horizontes más profundos (Jackson *et al.*, 1995). En el "cerrado" de Brasil se encontró que varias especies caducifolias tenían acceso al agua de capas profundas del suelo y varias perennifolias adquirían agua principalmente, de capas superficiales (Jackson *et al.*, 1999), por lo que en apariencia el hábito de perder las hojas está relacionado con otros aspectos, además de la disponibilidad de agua. El uso de isótopos estables ha probado ser una buena alternativa para comprender la coexistencia de especies en los bosques tropicales (Santiago *et al.*, 2005)

Isótopos estables de hidrógeno y oxígeno

Muchos elementos químicos de interés biológico se presentan en dos o más formas, con el mismo número atómico, pero con diferente masa (isótopos estables); una de estas formas suele ser más abundante en la naturaleza. En el caso del agua, los isótopos estables de hidrógeno (^1H , ^2H o deuterio, D) y los de oxígeno (^{16}O ,

^{18}O) pueden usarse para determinar la procedencia de agua contenida en el xilema de los árboles. Esto parte de la premisa de que durante el proceso de absorción radicular no ocurre fraccionamiento isotópico (no hay variaciones en los isótopos) y que, por lo tanto, la composición isotópica del agua del xilema refleja las fuentes de agua empleadas por las raíces (Goldstein *et al.*, 2002; Santiago *et al.*, 2005). Además, los diferentes tipos de agua (subterránea, pluvial, edáfica, pluvial u oceánica) tienen composiciones isotópicas diferentes, debido a los procesos de evaporación y precipitación, lo que se conoce como firmas isotópicas (Gat, 1996).

La evaporación de un tipo de agua afecta la abundancia absoluta de los diferentes isótopos estables, pero esta variación es de sólo 1 o 2%. Por esto, es más conveniente usar las diferencias isotópicas entre la muestra y un estándar. La notación está dada por: $\delta(\text{‰}) = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \times 1000$, donde $\delta(\text{‰})$ indica la razón isótopo pesado a isótopo liviano expresado en unidades delta, R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ se refieren a la abundancia de D/H ($\text{O}^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) en la muestra y en el estándar, respectivamente. El estándar para hidrógeno y oxígeno se llama agua oceánica promedio estándar (SMOW, siglas en inglés). Para medir los isótopos se usa el espectrómetro de masas, el cual puede procesar muestras muy pequeñas y, por lo tanto, es una metodología no destructiva, ya que una pequeña muestra de tejido (albura, raíz u hoja) es suficiente para el análisis. Para la determinación de las fuentes de agua de los árboles, se colectaron muestras de tejido, agua subterránea y suelo (a varias profundidades) de manera simultánea para comparar las firmas isotópicas (Figura 1). Asimismo, las muestras deben colectarse luego de un periodo largo sin lluvias, pues los horizontes más superficiales del suelo se enriquecen con los isótopos más pesados cuando el agua se evapora (Figura 1) (Goldstein *et al.*, 2002; Santiago *et al.*, 2005).

Con esta metodología se puede conocer la partición del agua entre diferentes especies en una comunidad (Jackson *et al.*, 1995, 1999; Meinzer *et al.*, 1999; Oliveira, 2004; Andrade *et al.*, 2005), el efecto de los cambios ambientales en los ciclos hidrológicos regionales y globales (Moreira *et al.*, 1997; Henderson-Sellers *et al.*, 2002; Martinelli *et al.*, 2004), y los procesos físico-químicos y bioquímicos a nivel de hoja y otros órganos (Cernusak *et al.*, 2003; Sternberg *et al.*, 2003). Además, existe una correlación entre los valores de $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de los anillos de crecimiento de los árboles y la temperatura media anual de ciertas regiones (Burk y Stuiver, 1981), lo que ayuda a predecir climas pasados y la periodicidad de sequías o huracanes, principalmente en bosques estacionales.

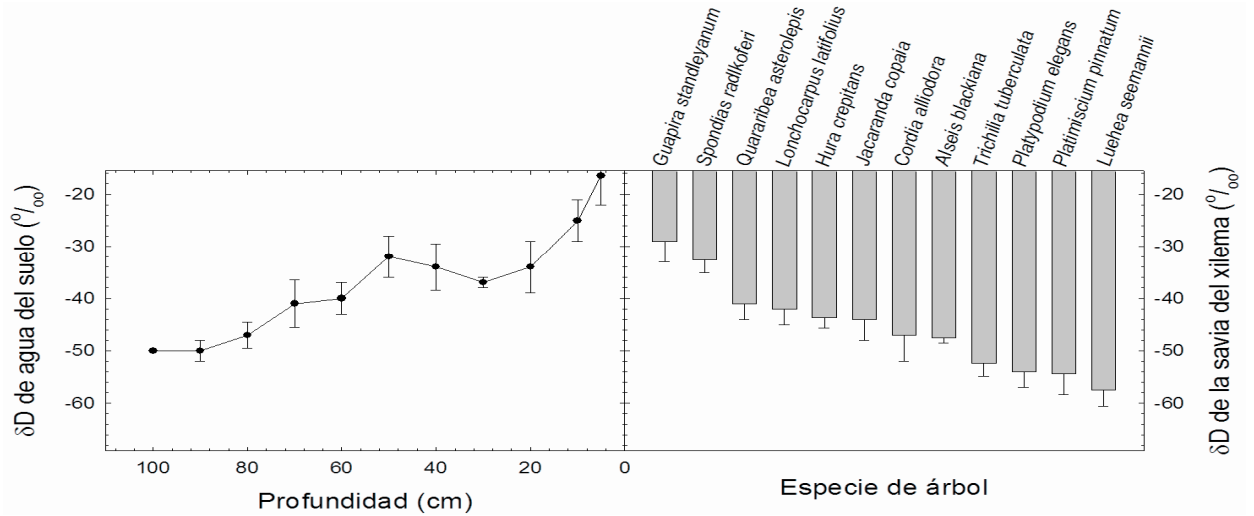


Figura 1. Contenido isotópico (δD) del suelo con relación a la profundidad del suelo (panel izquierdo) y δD del xilema de 12 especies de árboles en un bosque de Panamá (panel derecho) (adaptado de Meinzer *et al.*, 1999).

La redistribución hidráulica

Las raíces profundas de los árboles y otras plantas leñosas pueden llevar el agua hidráulicamente desde los horizontes profundos o del manto freático hasta las porciones más secas del suelo, donde se libera. Así, esta agua puede ser reabsorbida por la misma planta o por plantas vecinas que tengan raíces activas en esta capa del suelo. Como este proceso ocurre no sólo hacia arriba, sino lateralmente e incluso hacia abajo (pues es un proceso físico que sólo requiere un gradiente de potencial hídrico en el suelo), se le conoce actualmente como redistribución hidráulica (Burgess *et al.*, 1998; Scholz *et al.*, 2004).

Este proceso ocurre por la noche, cuando la transpiración es baja o nula y el potencial hídrico de las raíces excede a aquél de las porciones secas del suelo. La redistribución hidráulica se ha caracterizado mediante cursos diarios de potencial hídrico del suelo o por la inyección de agua pesada (marcada con deuterio) en raíces profundas (Caldwell *et al.*, 1998; León y Squeo, 2004). Se ha reportado en varios ecosistemas y recientemente en los trópicos (Scholz *et al.*, 2002; Moreira *et al.*, 2003) y se cree que es común porque contribuye al balance hídrico, no sólo de la especie responsable de la redistribución, sino de las plantas vecinas de otras especies (Jackson *et al.*, 2000). Asimismo, la redistribución hidráulica permite la disponibilidad de nutrientes en capas superficiales y facilita su absorción por las raíces finas, aunque aún falta evaluar su significado a nivel de flujos de agua en comunidades y ecosistemas.

REGULACIÓN DEL TRANSPORTE DEL AGUA

¿Cómo se mide el flujo de la savia en el xilema?

En la actualidad se cuenta con una metodología de bajo costo (sondas de calor constante) para medir el movimiento de la savia en el xilema que permite estimar la transpiración que tiene lugar en ramas individuales o en todo el árbol (Smith y Allen, 1996; Goldstein *et al.*, 2002; Lu *et al.*, 2004). Esta técnica tiene la ventaja de ser automatizada y no altera de forma significativa los árboles, por lo que se pueden obtener registros continuos de un individuo, una plantación o varios individuos de varias especies. La Figura 2B muestra la variación diaria en el flujo de agua de dos especies de árboles de un bosque estacional de Panamá (Andrade *et al.*, 2005), se observa que el flujo basal tiene un retraso de casi una hora, con respecto al flujo de fotones para fotosíntesis (FFF; Figura 2A), alcanza un máximo alrededor del mediodía y continúa aún después de que el FFF es cero, lo que indica la repleción de agua de los tejidos internos durante la noche. Con esta metodología se ha descubierto que, en los bosques tropicales, el flujo basal diario está directamente relacionado con el diámetro y el área de la albura, y que los árboles más grandes mantienen la transpiración por mayor tiempo durante el día y tienen mayores reservorios internos de agua (Goldstein *et al.*, 1998; Meinzer *et al.*, 2001). Asimismo, la eficiencia del transporte de agua no sólo depende de las características del sistema vascular, sino también de la superficie foliar que soportan los tallos (Meinzer *et al.*, 1997; Andrade *et al.*, 1998). Por último, se debe destacar la falta de estudios coordinados del movimiento del agua en el xilema y del balance hídrico de los árboles de diferentes

ecosistemas tropicales, para predecir los efectos del manejo, la fragmentación o los cambios climáticos globales.

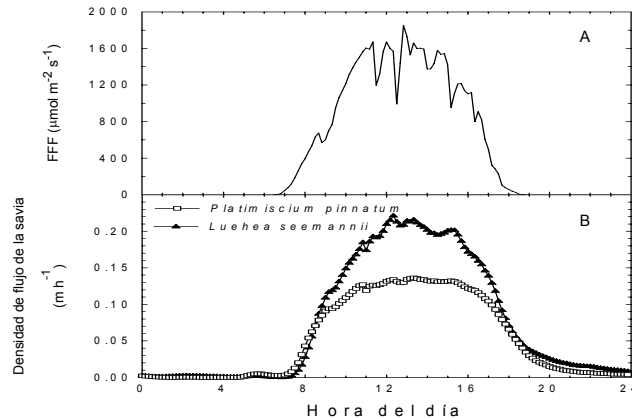


Figura 2. (A) Curso diario de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) y (B) densidad de flujo de la savia en el xilema de dos especies de árboles en un bosque de Panamá (adaptado de Andrade *et al.*, 2005).

Regulación de la transpiración

En el continuo suelo-árbol-atmósfera, el agua se mueve en estado líquido hasta que llega a las cámaras subestomáticas de las hojas, en donde pasa a estado gaseoso y se mueve por difusión por los poros estomáticos y luego a través de la capa límite. El grosor de la capa límite depende del tamaño de la hoja y de la velocidad del viento (Nobel, 1991). Las hojas grandes tienen una capa límite de mayor espesor que las hojas pequeñas, lo que significa una mayor resistencia a la difusión del vapor de agua de las hojas hacia la atmósfera. Una capa límite gruesa representa una resistencia grande al paso del agua (conductancia de la capa límite pequeña), y los estomas tienen poco control sobre la pérdida de agua de la hoja. Por otro lado, si la resistencia de la capa límite es pequeña (capa límite delgada) la transpiración estará regulada por la apertura y el cierre de los estomas, porque el gradiente de presión de vapor de agua (la fuerza motriz de la transpiración) es percibido directamente por los estomas. Es decir, la superficie foliar se encuentra acoplada a la atmósfera.

Se ha propuesto el coeficiente omega (Ω) para indicar el grado de desacoplamiento que pueda existir entre la superficie de la hoja y la atmósfera (Jarvis y McNaughton, 1986; Jones, 1992; Meinzer *et al.*, 1993). Los valores de Ω (oscilan entre 0 y 1) pueden determinarse midiendo la transpiración y la resistencia estomática de manera independiente. Un valor cercano a 1 indica un desacoplamiento con la atmósfera y un control de la transpiración débil de parte de los estomas (resistencia de la capa límite mucho mayor que la resistencia esto-

mática). En cambio, un valor cercano a 0 sugiere un buen acoplamiento entre la hoja y la atmósfera.

El Cuadro 1 muestra los valores de Ω para cuatro especies de árboles tropicales con un alto grado de desacoplamiento (0.82 – 0.90), lo que indica que las capas límite de las hojas son relativamente gruesas en estos árboles. Especies africanas de hoja grande también presentan un desacoplamiento similar (Jarvis y McNaughton, 1986). En contraste, *Anacardium excelsum*, otro árbol de un bosque tropical de Panamá, presenta valores de Ω de 0.5 (Meinzer *et al.*, 1993) y en un bosque amazónico se encontraron valores de Ω de 0.28 (Roberts *et al.*, 1990). El estimar Ω es importante para predecir cambios de la transpiración en un bosque después de un cambio en la estructura o composición de las especies (por fragmentación o cambio global).

CUADRO 1. Conductancia estomática (g_s) promedio y máxima, conductancia de la capa límite (g_b) y coeficiente de desacoplamiento (Ω) para cuatro especies de árboles tropicales de Panamá (n = 39 a 61) (adaptado de Meinzer *et al.*, 1997).

Especie	g_s mmolm ⁻² s ⁻¹	g_s máxima mmolm ⁻² s ⁻¹	g_b mmolm ⁻² s ⁻¹	Ω
<i>Cecropia longipes</i>	339 ± 12	555	116 ± 35	0.90 ± 0.01
<i>Ficus insipida</i>	431 ± 15	671	410 ± 18	0.82 ± 0.02
<i>Luehea seemannii</i>	369 ± 16	609	140 ± 18	0.88 ± 0.01
<i>Spondias bomin</i>	344 ± 13	611	105 ± 14	0.90 ± 0.01

La regulación del transporte de agua en estado líquido depende de las características de su sistema vascular y de la superficie foliar que los tallos soportan. Si la planta se enfrenta a un déficit hídrico puede responder reduciendo el área foliar total; al tener una superficie de transpiración menor, reduce la resistencia hidráulica en las hojas y queda así más agua disponible por hoja. Esto también puede explicarse por el aumento en el cociente entre el área foliar (AF) y el área transversal del tejido del xilema o albura (AA), el cual es un índice que relaciona la demanda potencial de agua y la capacidad de transporte de la planta (Meinzer *et al.*, 1997; Andrade *et al.*, 1998). Cuando se usa este índice (AF/AA), se reducen las diferencias de transpiración observadas entre las especies de árboles (Andrade *et al.*, 1998), lo que invalida las comparaciones en los estudios de intercambio de gases (transpiración, conductancia y fotosíntesis) a nivel de hoja, ya que el tamaño de la rama donde está unida la hoja (y el tamaño del tallo donde está unida la rama) determina los cambios en las hojas.

La conductancia estomática (g_s) también responde a cambios en la conductancia total del árbol (G_t : conductancia del agua en estado líquido desde el suelo hasta la hoja). Lo que todavía se desconoce es como ocurre

la comunicación entre los estomas y el resto de la planta. Se ha sugerido que existen señales químicas (por ejemplo, ácido abscísico) desde la raíz hasta las hojas (Meinzer y Grantz, 1990; Davies y Zhang, 1991); sin embargo, el agua se desplaza en los tallos de manera lenta (Goldstein *et al.*, 2002; en árboles grandes el agua tarda varios días en desplazarse desde el suelo hasta las hojas) como para que los mensajeros químicos lleguen a los estomas.

CONVERGENCIA MORFOLÓGICA Y FUNCIONAL

Uso del agua

La gran diversidad de especies de árboles en los trópicos predice una divergencia en atributos fisiológicos relacionada con la multitud de tamaños, formas y arquitecturas. No obstante, recientemente se ha mostrado que puede haber un número finito de soluciones a las diferentes adaptaciones de las plantas al ambiente, en especial en los aspectos de transporte de agua, fotosíntesis y crecimiento (Meinzer, 2003). Por ejemplo, se ha reportado que el uso del agua en plantas de varios ecosistemas está relacionado con la producción de biomasa aérea (Enquist *et al.*, 1998; Meinzer *et al.*, 2005). También se han encontrado correlaciones fuertes entre el diámetro del tronco o el área de la albura de árboles y el uso diario total de agua en 20 especies de árboles tropicales con diferencias taxonómicas y de arquitectura (Meinzer *et al.*, 2001), y entre lianas y árboles del mismo bosque tropical (Figura 3) (Andrade *et al.*, 2005).

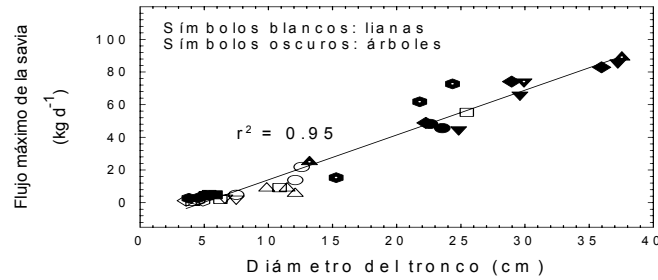


Figura 3. Flujo máximo de la savia en el xilema con relación al diámetro del tronco para varias especies de lianas y árboles. (adaptado de Andrade *et al.*, 2005).

En la actualidad se conoce que la densidad de la madera de un árbol está relacionada con una serie de características morfológicas y fisiológicas (Meinzer, 2003). Por ejemplo, existe una relación entre la diferencia del potencial hídrico foliar diario ($\Delta\Psi_f$) y la densidad de la madera entre diversas especies de varios ecosistemas (Figura 4) (relación polinomial, $r^2 = 0.97$) y es lógico suponer que la liberación de agua del tallo de las especies con baja densidad de madera ayuda a disminuir las fluctuaciones de Ψ_f , ya que la densidad de madera está relacionada inversamente con el contenido de agua de saturación (Meinzer, 2003). Recientemente, se ha determinado una serie de correlaciones entre la densidad de la madera y el Ψ_f mínimo, la transpiración diaria, la conductividad hidráulica, G_t , g_s , el área foliar específica y la hora del flujo máximo de la savia para seis especies de árboles de sabana no relacionadas filogenéticamente (Bucci *et al.*, 2004).

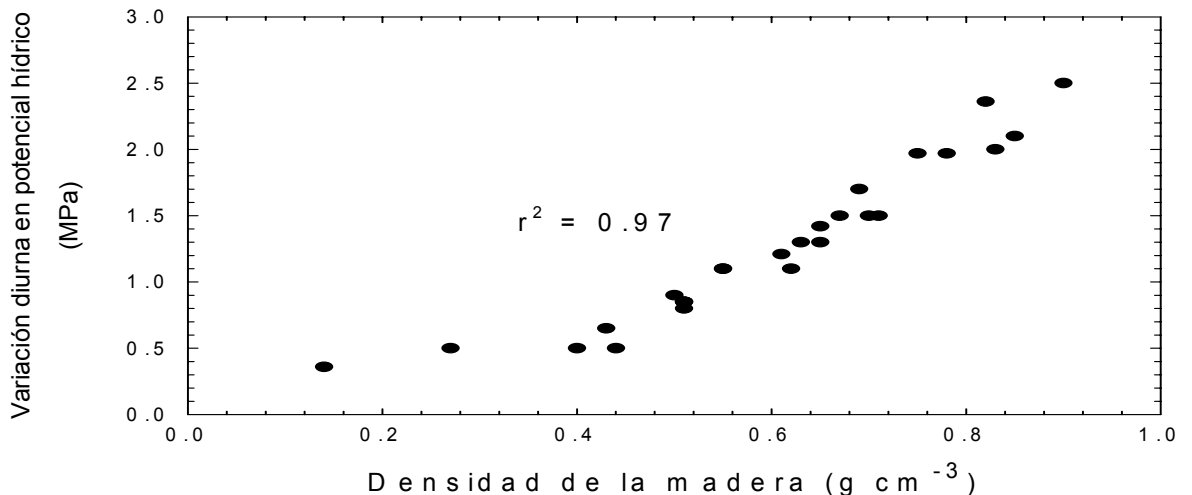


Figura 4. Variación diaria del potencial hídrico con relación a la densidad de la madera de 27 especies de árboles de distintos ecosistemas (adaptado por Meinzer, 2003).

Balance de carbono y crecimiento

La fotosíntesis se ha estudiado principalmente, a nivel de hoja y se sabe que la capacidad fotosintética está relacionada con el contenido de nitrógeno y con la duración de la hoja. Reich *et al.* (1997), demostraron que las relaciones entre características foliares fundamentales (contenido de nitrógeno, duración de la hoja, capacidad fotosintética y peso foliar específico) se aplican a cientos de especies nativas de múltiples ecosistemas (de la tundra a los trópicos). Es más, también Reich *et al.* (1998), demostraron que la tasa de respiración foliar (con base en masa) también se predice por el contenido de nitrógeno (con base en masa), el peso foliar específico y la duración foliar en un gran número de especies. Estos resultados representan herramientas importantes para interpretar y modelar la productividad vegetal.

En otro orden, Enquist *et al.* (1999), demostraron que la tasa de crecimiento de 45 árboles tropicales, tiene una relación potencial con la biomasa (coeficiente = $\frac{3}{4}$) y las relaciones entre especies se acentúan si se considera la densidad de la madera. Este último resultado refuerza lo que se ha anotado en la sección precedente: una propiedad física de los tejidos de los árboles puede estar relacionada con una serie de propiedades fisiológicas y morfológicas, y revela una convergencia funcional entre una amplia gama de especies.

FISIOLOGÍA ECOLÓGICA Y CAMBIO GLOBAL

Aproximadamente, la mitad de todos los carbohidratos producidos al día por fotosíntesis se respiran en el mismo periodo (Lambers *et al.*, 1998). También la respiración vegetal es sensible a la temperatura (aumenta al doble por cada 10 °C de aumento en la temperatura), de forma que las plantas que no puedan aclimatarse al aumento de la temperatura serán las más vulnerables (Atkin y Tjoelker, 2003). El aumento de la temperatura vendrá acompañado de mayores periodos de sequía, inundaciones o carencia de nutrimentos, factores que afectan la respiración. Un ejemplo, en este contexto, es el descubrimiento reciente del aumento en la liberación de CO₂ por ecosistemas europeos en el verano de 2003, cuando las temperaturas se elevaron más de lo normal (Ciais *et al.*, 2005).

La respiración de las raíces de especies de crecimiento rápido prácticamente se cuadruplica cuando existe estrés nutrimental e hídrico (Lambers *et al.*, 1998). Asimismo, estas especies almacenan menos carbono por unidad de superficie, comparadas con las especies

de crecimiento lento. Varias especies de lianas son especies de crecimiento rápido, para poder acceder al dosel y predominar en un bosque. De hecho, se ha reportado que ha habido un aumento considerable de lianas en bosques amazónicos en las últimas décadas (Phillips *et al.*, 2002) y algunas especies muestran un realce considerable de crecimiento y fotosíntesis bajo condiciones de CO₂ elevado (Granados y Körner, 2002; De la Barrera y Andrade, 2005). De seguir esta tendencia, los bosques tropicales podrían ser una fuente activa de carbono y no un sumidero a largo plazo. Igualmente, la reforestación con especies de crecimiento rápido promovería un aumento de bosques secundarios que actúen como fuente de carbono para la atmósfera, en especial si crecen en suelos pobres de nutrimentos o no irrigados. En nuestras manos están los estudios necesarios para negar esta hipótesis.

CONCLUSIONES

En definitiva, ya no se puede soslayar el enfoque fisiológico en las investigaciones forestales, ya que aporta aspectos básicos del crecimiento y desempeño de los árboles en un ecosistema. A pesar de que en la actualidad existen los instrumentos y la posibilidad de acceso al dosel, el problema principal sigue siendo el costo de la investigación fisiológica en el campo, pues los instrumentos portátiles para las mediciones no son fácilmente asequibles. En México se carece de estudios fisiológicos de bosques tropicales, a pesar de que hay varios ecosistemas que se han caracterizado ecológicamente, no por falta de recursos financieros, sino de formación de profesionales en ese campo.

Por otra parte, en Latinoamérica, existe un divorcio entre los fisiólogos y los forestales, y los pocos investigadores que realizan investigación fisiológica en árboles no tienen una formación fisiológica adecuada para coleccionar los datos e interpretar los resultados. Como se ha visto, existe una serie de características morfológicas que están relacionadas intrínsecamente con la fisiología de los árboles y que pueden aportar datos novedosos acerca del estado del bosque; sin embargo, para una buena interpretación de los resultados, es necesario que se establezcan grupos multidisciplinarios.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento para la realización de este trabajo al Fondo Sectorial CONAFOR-CONACYT, proyecto 2003-C03-9765. Asimismo, se agradece a Carlos Cervera, Claudia Medina, Fernanda Ricalde, Mirna Valdez y Gustavo Vargas por la revisión del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ANDRADE, J. L.; MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; HOLBROOK, N. M.; CAVELIER, J.; JACKSON, P. C.; SILVERA, K. 1998. Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia* 115: 463-471.
- ANDRADE, J. L.; MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; SCHNITZER, S. A. 2005. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees* 19: 282-289.
- ATKIN, O. K.; TJOELKER, M. G. 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science* 8: 343-351.
- BUCCI, S. J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; SCHOLZ, F. G.; FRANCO, A. C.; BUSTAMANTE, M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891-899.
- BURGESS, S. S. O.; ADAMS, M. A.; TURNER, N. C.; ONG, C. K. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311.
- BURK, R. L.; STUIVER, M. 1981. Oxygen isotope ratios in trees reflect mean annual temperature and humidity. *Science* 211: 1417-1419.
- CALDWELL, M. M.; DAWSON, T. E.; RICHARDS, J. H. 1998. Hydraulic lift - consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113: 151-161.
- CANADELL, J.; JACKSON, R. B.; EHLERINGER, J. R.; MOONEY, H. A.; SALA, O. E.; SCHULZE, E. D. 1996. Maximum rooting depth for vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: 583-595.
- CERNUSAK, L. A.; ARTHUR, D. J.; PATE, J. S.; FARQUHAR, G. D. 2003. Water relations link carbon and oxygen isotope discrimination to phloem sap sugar concentration in *Eucalyptus globulus*. *Plant Physiology* 131: 1544-1554.
- CIAIS P.; REICHSTEIN, M.; VIOVY, N.; GRANIER, A.; OGÉE, J.; ALLARD, V.; AUBINET, M.; BUCHMANN, N.; BERNHOFER, C.; CARRARA, A.; CHEVALLIER, F.; DE NOBLET, N.; FRIEND, A. D.; FRIEDLINGSTEIN, P.; GRÜNWARD, T.; HEINESCH, B.; KERONEN, P.; KNOHL, A.; KRINNER, G.; LOUSTAU, D.; MANCA, G.; MATTEUCCI, G.; MIGLIETTA, F.; OURCIVAL, J. M.; PAPAIE, D.; PILEGAARD, K.; RAMBAL, S.; SEUFERT, G.; SOUSSANA, J. F.; SANZ, M. J.; SCHULZE, E. D.; VESALA, T.; VALENTINI, R. 2005. Europe-wide reduction in primary productivity by the heat and drought in 2003. *Nature* 437: 529-533.
- DAVIES, W. J.; ZHANG, J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 42: 55-76.
- DAWSON, T. E. 1996. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analysis: the roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiology* 16: 263-272.
- DAWSON, T. E.; PATE, J. S. 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phraeatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia* 107: 13-20.
- DE LA BARRERA, E.; ANDRADE, J. L. 2005. Challenges to plant megadiversity: how environmental physiology can help. *New Phytologist* 167: 5-8.
- ENQUIST, B. J.; BROWN, J. H.; WEST, G. B. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395: 163-165.
- ENQUIST, B. J.; WEST, G. V.; CHARNOV, E. L.; BROWN, J. H. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401: 907-911.
- GAT, J. R. 1996. Oxygen and hydrogen isotopes in the hydrological cycle. *Annual Review of Earth Planetary Sciences* 24: 225-262.
- GOLDSTEIN, G.; ANDRADE, J. L.; MEINZER, F. C.; HOLBROOK, N. M.; CAVELIER, J.; JACKSON, P. C.; CELIS, A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment* 21: 397-406.
- GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; ANDRADE, J. L. 2002. El flujo de agua en los árboles del dosel: mecanismos y patrones. En: Guariguata, M. R. y G. H. Kattan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica. pp. 251-270
- GRANADOS, J.; KÖRNER, C. 2002. In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biology* 8: 1109-1117.
- HENDERSON-SELLERS, A.; MCGUFFIE, K.; ZHANG, H. 2002. Stable isotopes as validation tools for global climate model predictions of the impact of Amazonian deforestation. *Journal of Climate* 15: 2664-2677.
- JACKSON, P. C.; CAVELIER, J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; HOLBROOK, N. M. 1995. Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest. *Oecologia* 101: 197-203.
- JACKSON, P. C.; MEINZER, F. C.; BUSTAMANTE, M.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A.; RUNDEL, P. W.; CALDAS, L.; IGLER, E.; CAUSIN, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717-724.
- JACKSON, R. B.; CANADELL, J.; EHLERINGER, J. R.; MOONEY, H. A.; SALA, O. E.; SCHULZE, E. D. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389-411.
- JACKSON, R. B.; SPERRY, J. S.; DAWSON, T. E. 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global prediction. *Trends in Plant Science* 5: 482-488.

- JARVIS, P. G.; MCNAUGHTON, K. G. 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research* 15: 1-49.
- JONES, H. G. 1992. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge. 428 p.
- LAMBERS, H.; CHAPIN III, F. S.; PONS, T. L. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York.
- LEÓN, M. F.; SQUEO, F. A. 2004. Levantamiento hidráulico: la raíz del asunto. En: Marino-Cabrera, H. (ed.). *Fisiología ecológica en plantas*. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso, Chile. pp. 99-109
- LU, P.; URBAN, L.; ZHAO, P. 2004. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: theory and practice. *Acta Botanica Sinica* 46: 631-646.
- MARTINELLI, L. A.; GAT, J. R.; PLÍNIO, B.; DE CAMARGO, P. B.; LARA, L. L.; OMETTO, J. P. H. B. 2004. The Piracicaba river basin: Isotope hydrology of a tropical river basin under anthropogenic stress. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 40: 45-56.
- MEINZER, F. C. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134: 1-11.
- MEINZER, F. C.; ANDRADE, J. L.; GOLDSTEIN, G.; HOLBROOK, N. M.; CAVELIER, J.; JACKSON, P. C. 1997. Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant, Cell and Environment* 20: 1242-1252.
- MEINZER, F. C.; ANDRADE, J. L.; GOLDSTEIN, G.; HOLBROOK, N. M.; CAVELIER, J.; WRIGHT, S. J. 1999. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. *Oecologia* 121: 293-301.
- MEINZER, F. C.; BOND, B. J.; WARREN, J. M.; WOODRUFF, D. R. 2005. Does water transport scale universally with tree size. *Functional Ecology* 19: 558-565.
- MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; ANDRADE, J. L. 2001. Regulation of water flux through tropical forest canopy trees: Do universal rules apply? *Tree Physiology* 21: 19-26.
- MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; HOLBROOK, N. M.; JACKSON, P.; CAVELIER, J. 1993. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical tree. *Plant, Cell and Environment* 16: 429-436.
- MEINZER, F. C.; GRANTZ, D. A. 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: Stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant, Cell and Environment* 13: 383-388.
- MOREIRA, M. Z.; SCHOLZ, F. G.; BUCCI, S. J.; STERNBERG, L. S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FRANCO, A. C. 2003. Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573-581.
- MOREIRA, M. Z.; STERNBERG, L. S.; MARTINELLI, L. A.; VICTORIA, R. L.; BARBOSA, E. M.; BONATES, L. C. M.; NEPSTAD, D. C. 1997. Contribution of transpiration to forest ambient vapour based on isotopic measurements. *Global Change Biology* 3: 439-450.
- NEPSTAD, D. C.; DE CARVALHO, C. R.; DAVIDSON, E. A.; JIPP, P. H.; LEFEBVRE, P. A.; NEGREIROS, G. H.; DA SILVA, E. D.; STONE, T.; TRUMBORE, S. E.; VIEIRA, S. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372: 666-669.
- NOBEL, P. S. 1991. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press, San Diego. 635 p.
- OLIVEIRA, R. S. 2004. Comparative water use and water acquisition strategies of trees from the Brazilian Cerrado and Amazonia. Ph. D. diss. University of California, Berkeley, CA, USA..
- PHILLIPS, O. L.; VÁSQUEZ-MARTÍNEZ, R.; ARROYO, L.; BAKER, T. R.; KILLEEN, T.; LEWIS, S. L.; MALHI, Y.; MONTEAGUDO-MENDOZA, A.; NEILL, D.; NUÑEZ-VARGAS, P.; ALEXIADES, M.; CERÓN, C.; DI FIORE, A.; ERWIN, T.; JARDIM, A.; PALACIOS, W.; SALDIAS, M.; VINCETI, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770-774.
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 13730-13734.
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S.; VOSE, J. M.; VOLIN, J. C.; GRESHAM, C.; BOWMAN, W. D. 1998. Relationship of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114: 471-482.
- ROBERTS, J.; CABRAL, O. M. R.; DE AGUIAR, L. F. 1990. Stomatal and boundary-layer conductances in an Amazonian terra firme rain forest. *Journal of Applied Ecology* 27: 336-353.
- ROMERO-SALTOS, H.; STERNBERG, L. S.; MOREIRA, M. Z.; NEPSTAD, D. C. 2005. Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *American Journal of Botany* 92: 443-455.
- SANTIAGO, L. S.; SILVERA, K.; ANDRADE, J. L.; DAWSON, T. E. 2005. El uso de isótopos estables en biología tropical. *Inter ciencia* 30: 536-542.
- SCHOLZ, F. G.; BUCCI, S. J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FRANCO, A. C. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- SCHOLZ, F. G.; BUCCI, S. J.; GOLDSTEIN, G.; MOREIRA, M. Z.; STERNBERG, L.; MEINZER, F. C. 2004. Redistribución hidráulica de agua del suelo por árboles de sabanas neotropicales. En: Marino-Cabrera, H. (ed.). *Fisiología ecológica en plantas*. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso, Chile. pp. 207-219
- SMITH, D. M.; ALLEN, S. J. 1996. Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany* 47: 1833-1844.

STERNBERG, L. d. S. L.; ANDERSON, W. T.; MORRISON, K. 2003.
Separating soil and leaf water ^{18}O isotopic signals in plant
stem cellulose. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 67:
2561-2566.