



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas área Botánica

**DISTRIBUCIÓN ACTUAL DE ESPECIES DE *NOTHOFAGUS* EN LOS ANDES
DE CHILE DESDE UNA PERSPECTIVA FUNCIONAL ASOCIADA A LA
SEGURIDAD Y EFICIENCIA EN EL TRANSPORTE DE AGUA**

Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas área Botánica

FERNANDO ANDRÉS CARRASCO URR
CONCEPCIÓN-CHILE
2019

Tutor: Dr. Alfredo Saldaña Mendoza
Departamento de Botánica
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Esta tesis fue desarrollada en el Laboratorio de Ecología Funcional, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

Dr. Alfredo Saldaña Mendoza
Tutor
Laboratorio de Ecología Funcional
Departamento de Botánica
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Dr. Alex Fajardo Yáñez
Co-tutor
Evaluador externo
Centro de Investigación de Ecosistemas
de la Patagonia (CIEP)

Dr. Marcelo Baeza
Director Departamento de Botánica
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Dr. Lohengrin A. Cavieres
Grupo e Investigación en Ecología, Biogeografía y Sistemática
Departamento de Botánica
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Dra. Ángela Sierra Almeida
Departamento de Botánica
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Dr. Pablo Guerrero
Director Programa Doctorado en Botánica
Departamento de Botánica
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Dra. Sandra Saldivia Bórquez
Directora Dirección de Postgrado
Universidad de Concepción

2019

Para Pamela y Cristóbal, pilares de mi amor, esfuerzo e inspiración.

*Para mis padres Miriam, José y mis hermanos José Luis, Víctor y
Juan José, compañeros fieles en este largo andar....*

.....Mis infinitas gracias, los amo con toda mi humanidad.:

AGRADECIMIENTOS

El cerrar exitosamente esta larga etapa doctoral trae consigo agradecer humildemente a todas las personas que directa o indirectamente han participado en esta tesis doctoral.

Primero agradecer a mi compañera de vida Pam y a mi hermoso hijo Cristóbal, quienes fueron pilares fundamentales e inspiración en esta etapa formativa. Sin su amor, ayuda y comprensión brindados no hubiese sido posible haber terminado esta titánica tarea. Son mi mundo y mi alegría de vivir. Los amo con todo mi corazón y este logro también es de ustedes.

Agradecer enormemente a mis padres, José y Miriam, y a mi hermano Juanjo, quienes aunque no están conmigo físicamente hoy, gracias a su amor, esfuerzo, dedicación y visión, fueron capaces de entregarme las mejores herramientas y consejos para transformarme en quien soy. Los amo y los extraño muchísimo.

A mis hermanos José Luis y Víctor Hugo y sus familias, gracias por su ayuda y consejos en este largo andar, que me han permitido terminar este proceso. Los amo y gracias por todos los momentos y recuerdos hermosos que me han brindado.

A mis tías y tíos, Jako, Juan, Nanin, Nancy y familias, agradecerles el amor y compañía en los momentos gratos y no gratos de la vida.

A mis suegros, cuñados y familias, gracias por su ayuda y buenos momentos que me permitieron ver la vida con otros ojos y disfrutarla, como al mismo tiempo aceptarme e integrarme a una hermosa y “achoclonada” familia. Muchas gracias.

Un agradecimiento especial a Camilia Xiamara, que sin su ayuda fundamental en terreno y laboratorio no hubiese sido posible terminar de buena forma las campañas de terreno del doctorado. Muchas gracias.

Agradecer a los profesores del Doctorado en Botánica quienes me enseñaron la pasión por la naturaleza

Agradecer a mi tutor Alfredo Saldaña. Gracias por ser tu alumno y hacerme partícipe del laboratorio de Ecología Funcional. Sin dudas, y hasta el momento, han sido los mejores años en el aspecto formativo, académico y laboral. Ha sido un privilegio trabajar conmigo, valoro enormemente tu calidad humana y por sobre todo tus consejos. Agradecer también a Nicol Fuentes por sus consejos y ayuda laboral en estos años. Muchas gracias a ambos.

A Tim Brodribb, una persona y científico fantástico, que con su ayuda desinteresada aportó enormemente en mi formación doctoral y me mostró el maravilloso mundo de la hidráulica en plantas. Muchas gracias.

A los profesores y profesora integrantes de mi comisión doctoral, gracias por su comentarios y sugerencias constructivas a esta tesis doctoral.

A mis hermanos de crianza, Gonzalo, Javier, Daniel y José Luis, gracias por los mejores y alegres momentos que me han brindado en esta vida, donde hemos aprendido a conocernos y querernos. Un abrazo enorme.

A mis hermanos de vida Fabiano, Leo, Mauro, Deivid, Pipe, Cristián, Hugo y Andrés. Nunca pensé tener “nuevos” amigos que fueran como ustedes. Son personas que sin dudas vale la pena seguir conociendo y amando. Gracias por su apoyo.

A mis amigos y amigas que son o fueron integrantes del laboratorio de Ecolfun: Mary, Naty, Lety, David, Barto, Matías, Iván, Tomachin, María José y Viole. Gracias por los buenos y no tan buenos momentos vividos junto a ustedes. Aprendimos a conocernos y ha extender nueva amistad más allá de la universidad. En mi memoria quedarán las largas conversaciones con ustedes, tanto a lo largo del almuerzo o las ideas locas en las innumerables campañas de terreno que realizamos juntos.

A mis amigos de la vida, Marco M, Beto, Enrique, Gastón, Cesa, Víctor A., Caro, Leo, Michael, Bayron, Cynthia, Pauli, Gigi, Audrey, Tino, Lety C y Maxi, gracias por siempre brindarme una palabra de aliento y creer en mi.

Un agradecimiento especial a la Asociación Koñintu Lafken Mapu, mujeres que me enseñaron que ante toda adversidad en la vida se debe luchar sin descanso para alcanzar los objetivos propuestos.

A mis amigos bibliotecarios Pablo y Patty quienes siempre me prestaron libros y revistas científicas de la biblioteca de la facultad, lo que llevo con el tiempo a transformarnos en buenos amigos. Asimismo, un agradecimiento especial a los auxiliares de la facultad por brindarme las facilidades técnicas para desarrollar los análisis de laboratorio.

A Gloria Morales y Fabiola Gaete, secretarias del Departamento de Botánica y del Postgrado respectivamente, mi enorme agradecimiento por su gestión y mejor voluntad para con las trámites de índole administrativa.

A las fuentes de financiamiento que permitieron el desarrollo de este tesis doctoral: Beca doctoral CONICYT, Proyecto MECESUP UCO-0708, Asignación Anual para Gastos Operacionales de Proyecto de Tesis Doctoral-CONICYT, FONDECYT 11090133 y 1140455, Proyecto EDPG LPR-161 Dirección de Postgrado Universidad de Concepción.

A todos, Gracias Totales!!!

INDICE GENERAL

	Página
• Resumen general	9
• Introducción general	12
• Hipótesis y objetivos de investigación	25
▪ Hipótesis	26
▪ Objetivo general y específicos	27
• Metodología general	28
• Resultados	45
▪ Estatus manuscritos	46
▪ Capítulo I	47
▪ Capítulo II	75
• Discusión general	109
• Conclusiones generales	118
• Bibliografía general	121

INDICE DE FIGURAS

	Página
<ul style="list-style-type: none"> • Figura 1.- Imagen del <i>trade-off triangle</i>” a nivel del xilema de las plantas. Extraído de Baas <i>et al.</i> (2004). 	18
<ul style="list-style-type: none"> • Figura 2.- Imágenes de las distribuciones actuales de <i>N. dombeyi</i> y <i>N. pumilio</i> en el gradiente latitudinal de Chile continental. Extraído de Amigo & Rodríguez-Guitián (2011). 	22
<ul style="list-style-type: none"> • Figura 3.- Imágenes (A) Distribución a lo largo del gradiente latitudinal de Chile Continental (extraído de Amigo & Rodríguez-Guitián 2011), (B) Individuos de <i>N. dombeyi</i> creciendo en ambiente natural, (C) Hojas y flores de <i>N. dombeyi</i>. 	30
<ul style="list-style-type: none"> • Figura 4.- Imágenes (A) Distribución a lo largo del gradiente latitudinal de Chile Continental (extraído de Amigo & Rodríguez-Guitián 2011), (B) Individuos de <i>N. pumilio</i> creciendo en ambiente natural, (C) Hojas de <i>N. pumilio</i>. 	31
<ul style="list-style-type: none"> • Figura 5.- Mapa del centro-sur de Chile con los sitios de muestreo a lo largo de los Andes de Chile. De norte a sur los sitios fueron: Reserva Nacional Altos de Lircay (ADL, 35°35' S-71°01' O), Parque Nacional Puyehue (PNP, 40° 44' S-72° 18' O), Coyhaique (COY, 45° 31' S-72° 03' O) y la Reserva Nacional Magallanes (RNM, 53° 08' S-71°00' O). Círculos verdes son los sitios de muestreo de <i>N. dombeyi</i>, círculos naranjos para <i>N. pumilio</i> y los círculos verde-naranja los sitios de muestreo para ambas especies. 	33
<ul style="list-style-type: none"> • Figura 6.- Esquema de cuantificación del “Método de desplazamiento de agua”. Imagen extraída y modificada de Chave (2005). 	40
<ul style="list-style-type: none"> • Figura 7.- Esquema del método de flow meter o low-pressure steady-state flow meter method (Brodribb & Feild 2000). Simbología: 1) Recipiente con agua filtrada, 2) Conexiones de manguera con agua, 3) Sistema de mariposas y diferencia de potencial, 4) Muestra (rama extraída en terreno), 5) Traductor de señal, 6) Conexiones a través de cables eléctricos, 7) Registrador de datos y 8) Computador. 	42
<ul style="list-style-type: none"> • Figura 8.- Esquema de nuestros resultados de explican desde una perspectiva funcional la distribución actual de la siempreverde <i>N. dombeyi</i> y la decidua <i>N. pumilio</i> en los Andes de Chile. Elaboración propia. 	116

INDICE DE TABLAS

- | | Página |
|---|---------------|
| <ul style="list-style-type: none">• Tabla 1.- Descripción de los sitios de muestreo considerados en este estudio a lo largo de los Andes de Chile. En la tabla se presenta la información de: el sitio de muestreo, coordenadas geográficas, altitud (m.s.n.m.), zona bioclimática y la descripción del bosque. Abreviaciones: ADL (Altos de Lircay), PNP (Parque Nacional Puyehue), COY (Coyhaique), RNM (Reserva Nacional Magallanes), SMN (sitio de muestreo norte), SMC (sitio de muestreo central), SMS (Sitio de muestreo sur), Nd=<i>Nothofagus dombeyi</i>, Np=<i>Nothofagus pumilio</i> | 34 |
| <ul style="list-style-type: none">• Tabla 2.- Variables climáticas consideradas en los sitios de muestreo de estudio. Los nombres y definiciones de las variables fueron obtenidos de O'Donnell & Ignizio (2012) que son utilizados por el programa WordClim en sus capas climáticas | 36 |

RESUMEN GENERAL

RESUMEN

La distribución geográfica de una especie es el resultado de la interacción entre los sucesos históricos y la influencia de los factores abióticos-bióticos sobre la historia de vida de ésta, donde la evaluación a nivel intraespecífico de los atributos fenotípicos de las especies juega un rol explicativo fundamental. Los rasgos funcionales reflejan mecanismos a nivel del individuo que explican patrones ecológicos de las plantas, y por ende pueden ser buenos indicadores o predictores de la distribución de las especies. A lo anterior, se suma que las poblaciones de las especies están distribuidas bajo condiciones climáticas (mayor o menor temperatura, mayor o menor precipitación) que pueden determinar la presencia de compromisos a nivel de rasgos funcionales y generar cambios en la magnitud de éstos. En la presente investigación doctoral evaluamos la variación y relaciones entre los rasgos funcionales de hoja y leño asociados a la seguridad (“LMA” masa foliar por área, “WD” densidad de la madera) y eficiencia (conductividad hidráulica específica de xilema “ K_S ” y de hoja “ K_L ”) en el transporte de agua en sitios con condiciones climáticas contrastantes de precipitación-temperatura a lo largo del gradiente en el piedemonte de los Andes de Chile (33°-56° LS). Para lo anterior, seleccionamos dos especies arbóreas dominantes de los bosques sudamericanos, la siempreverde *Nothofagus dombeyi* y la decidua *Nothofagus pumilio*, las cuales difieren en su rango de distribución, límites septentrionales y meridionales, estrategias ecológicas y hábito foliar. Las preguntas testeadas en esta investigación doctoral fueron: ¿cómo es la variación y correlación de los rasgos funcionales asociados al transporte de agua de la siempreverde *N. dombeyi* a lo largo del gradiente climático de los Andes? (Capítulo I) y ¿hay compromisos y variación en magnitud en los rasgos funcionales asociados al mecanismo funcional de resistencia al embolismo en poblaciones de la siempreverde *N. dombeyi* y la decidua *N. pumilio* distribuidas en condiciones climáticas contrastantes a lo largo

de los Andes de Chile?(Capítulo II). Los resultados muestran que hay una variación a nivel intraespecífico de los rasgos funcionales de seguridad y eficiencia en el transporte de agua considerados en este estudio, donde K_L y K_S mostraron valores promedio menores en los sitios septentrionales (menos fríos y más secos) y meridionales (más fríos y secos) que el sitio de distribución central. Por su parte, WD mostró valores promedios mayores en el sitio septentrional. Lo anterior, nos permiten inferir los mecanismos ecofisiológicos-funcionales que subyacen a los límites de distribución latitudinal actual de *N. dombeyi* (Capítulo 1). En segundo lugar, evidenciamos en los sitios central y meridional (mayor magnitud) una relación negativa y significativa entre WD y K_L para *N. dombeyi*, compromiso asociado al mecanismo de resistencia al embolismo como respuesta a las restricciones ambientales que las poblaciones de esta especie siempreverde experimentan en condiciones climáticas contrastantes. Por su parte, la decidua *N. pumilio* no presentó ningún compromiso entre los rasgos funcionales estudiados en ningún sitio de estudio. A partir de estos resultados, discutimos la importancia de la variación en rasgos funcionales relacionados con la eficiencia y seguridad en la conducción hidráulica, en la capacidad de especies arbóreas de establecerse en condiciones climáticas contrastantes y las estrategias ecológica-hidráulicas de especies con hábito foliar contrastante. De esta manera, las variaciones y correlaciones de estos rasgos (i.e. compromisos) están fuertemente asociados a las características del xilema-leño, de la hoja y su interacción con las condiciones climáticas actuales en los Andes de Chile.

Palabras claves: siempreverde, embolismo, decidua, ecología funcional, xilema, hoja.

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN

Las distribuciones de las especies vegetales han sido ampliamente estudiadas a través de gradientes ambientales y/o rangos geográficos por los ecólogos, debiendo su interés a la multiplicidad de factores que influyen en el alcance geográfico de éstas (Terborgh 1971, Loehle 1998, Davis *et al.* 1999, Bongers *et al.* 1999). Por ejemplo, Thuiller *et al.* (2004) muestran que la aridez (proxy de precipitación o disponibilidad de agua) como la temperatura ambiental influyen en la distribución de 88 especies del género *Leucadendron* a lo largo de la Cape Floristic región en el suroeste de África, enfatizando además que hay rasgos de las plantas asociados a la variación de éstos factores. En los últimos años, ha incrementado el interés de los ecólogos por identificar rasgos claves que sean buenos predictores de la distribución de las especies (*e.g.* Díaz *et al.* 1998, Cornwell & Ackerly 2010), destacándose el estudio de los llamados “rasgos funcionales”.

RASGO FUNCIONAL: DEFINICIÓN Y ECOLOGÍA

Los rasgos funcionales se definen como las características morfológicas, fisiológicas, estructural y/o fenológicas que se expresan en fenotipos de organismos individuales y se consideran relevantes para la respuesta de tales organismos al ambiente (Violle *et al.* 2007, Díaz *et al.* 2013). Esto ha permitido utilizarlos como proxys y predictores robustos de la ecología de las especies (Díaz & Cabido 2001, Lavorel & Garnier 2002, Reich *et al.* 2003, Nicotra *et al.* 2010, Zanne *et al.* 2010). De hecho, en las últimas décadas se han publicado manuales con protocolos establecidos para la cuantificación y muestreo de éstos (*e.g.* Cornelissen *et al.* 2003, Pérez-Haguindeguy *et al.* 2013), destacándose los relacionados con importantes estructuras-órganos, como lo son la hoja, el leño o xilema y el transporte de agua a través de la planta.

Los rasgos funcionales de la hoja están relacionados directamente con la construcción y funcionamiento de ésta, siendo importantes en la asimilación de carbono, relaciones hídricas y

en el balance de energía (Ackerly *et al.* 2002). Un rasgo relevante es la masa foliar por área (LMA, sigla del inglés leaf mass per area) definida como la medida de masa seca por unidad de área de la hoja invertida para la intercepción lumínica (Wright *et al.* 2004). Anatómicamente, indica la razón entre la anatomía foliar y la composición de la hoja en función de su área o superficie, siendo el producto de la densidad de la hoja (LD del inglés leaf density) y la razón entre el volumen foliar y el área (LVA del inglés leaf volume to area ratio) (Poorter *et al.* 2009). Al comparar anatómicamente hábitos foliares contrastantes, *e.g.* siempreverdes *versus* deciduos, muestran que las siempreverdes tienen un alto volumen de mesófilo por unidad de área foliar (altos valores de LMA), asociado a una alta proporción de tejidos lignificados, paredes celulares más gruesas y de menor número de células; teniendo así hojas menos eficientes fotosintéticamente, pero con una mayor longevidad a diferencia de las deciduas (Villar *et al.* 2013). Esta configuración anatómica se asocia fuertemente al transporte de agua en la hoja, ya que una menor área de hoja transpirable (alto LMA), las siempreverdes reducen los requerimientos de agua en condiciones donde la disponibilidad del recurso hídrico es menor (Poorter *et al.* 2009).

Por su parte, los rasgos de leño están asociados directamente con el soporte biomecánico, conducción de agua y nutrientes a través de xilema de las plantas (Ishida *et al.* 2008, Sperry *et al.* 2008). Un rasgo relevante es la densidad de la madera (WD, de su sigla en inglés wood density) definida como la relación entre la masa seca dividida por el volumen fresco de xilema (Chave *et al.* 2009), e interpretándose como la inversión de carbono a tejido estructural xilemático (Preston *et al.* 2006). Altos valores de WD se traduce en el aumento de la densidad del tejido xilemático y a la vez menor diámetro de los elementos xilemáticos (Preston *et al.* 2006, Jacobsen *et al.* 2007). Estudios señalan que una de las propiedades más relevantes del WD es que está asociado fuertemente con las propiedades hidráulicas de las plantas y con el mecanismo

de resistencia al embolismo (Preston *et al.* 2006, Zieminska *et al.* 2015); fenómeno en el cual hay formación de burbujas de aire al interior de la columna de agua, las cuales se expanden llenando vasos o traqueidas del xilema (Vilagrosa *et al.* 2012). Como consecuencia, los conductos xilemáticos se llenan de aire imposibilitando el transporte de agua en la planta (embolismo), lo que a su vez conduce al cierre estomático, abscisión de las hojas, e incluso provocar la muerte del individuo (Tyree & Sperry 1989; Brodribb & Cochard 2009). Este fenómeno se puede producir en las plantas como consecuencia del estrés hídrico o por bajas y altas temperaturas (Sperry *et al.* 1988, Tyree & Sperry 1989, Sperry & Sullivan 1992). Así, altos valores de WD disminuye la probabilidad de formación de burbujas de aire o el quiebre de la columna de agua en el xilema, pero al mismo tiempo reduce la eficiencia de transportar agua al interior de éste tejido (Hacke & Sperry 2001, Preston *et al.* 2006).

RASGO FUNCIONALES HIDRÁULICOS

Debido a que la disponibilidad de agua en el ambiente es un factor limitante tanto a nivel individual como de distribución de las especies vegetales (Sperry *et al.* 2008, Brodribb 2009), es que en las últimas décadas se han incluido en la mirada funcional los “rasgos hidráulicos”, los cuales están asociados directamente con la capacidad de suministrar agua a los procesos fisiológicos de las plantas (Brodribb & Feild 2000, Pockman & Sperry 2000, Tyree & Zimmermann 2002, Holbrook & Zwieniecki 2005, Blackman *et al.* 2010, Brodribb & Feild 2010, Brodribb *et al.* 2010). Además éstos rasgos hidráulicos son altamente sensibles y tienen una rápida aclimatación a los cambios en las condiciones climático-ambientales (*i.e.* variación de temperatura y disponibilidad de agua) (Pivovarovoff *et al.* 2014, Rita *et al.* 2016), siendo utilizados como rasgos útiles para predecir cambios en las dinámicas poblacionales de una especie determinada (Soudzilovskaia *et al.* 2013). Un rasgo asociado al estatus y transporte de agua a

nivel de hoja es la conductividad hidráulica específica de la hoja (K_L , sigla del inglés leaf-specific hydraulic conductivity), definida como la conductividad hidráulica de la rama por unidad de área foliar que contiene una rama (Brodribb & Feild 2000). En tanto, la conductividad hidráulica específica de la rama o xilema (K_S , sigla del inglés stem-specific hydraulic conductivity), es el agua conducida a través del xilema activo de la planta (Brodribb & Feild 2000). Ambos rasgos han sido considerados en muchos estudios previos, donde por ejemplo han permitido diferenciar desempeños hidráulicos entre gimnospermas y angiospermas, siendo éstas últimas las con valores altos de K_L y K_S (Brodribb & Feild 2000), o entre hábitos foliares contrastantes (Chen *et al.* 2009a, Chen *et al.* 2009b, Bucci *et al.* 2012, Krober *et al.* 2014, Krober *et al.* 2015). De hecho, patrones consistentes a nivel de hábito foliar, muestran que ambos rasgos tienen valores bajos para las siemprevivas comparadas con las deciduas (Brodribb *et al.* 2002).

Del párrafo anterior surge la interrogante sobre ¿cuál es la importancia de determinados rasgos funcionales asociados al transporte de agua en la planta?. En este contexto, un aspecto importante de esta tesis doctoral radica en evaluar cómo la estrategia funcional del transporte de agua a través de la planta juega un rol crítico en la distribución de las especies (*e.g.* Sperry *et al.* 2008, Brodribb 2009), para lo cual consideraré a LMA y WD como proxys (medida indirecta) de la seguridad en el transporte de agua a través de la planta. Igualmente, utilizaré los rasgos hidráulicos de K_L y K_S como rasgos vinculados a la eficiencia *in situ* del transporte de agua en la planta. De esta manera, vincularé estructuras-órganos de importancia y su eficiencia a nivel de planta completa.

VARIACIÓN Y RELACIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

Es sabido que la variación entre los rasgos de las plantas pueden representar adaptaciones a la heterogeneidad ambiental que existe tanto local como globalmente (Reich *et al.* 1999). Además,

que las relaciones o interdependencias entre rasgos permiten inferir restricciones funcionales a nivel biofísico y de selección natural que conducen a trade-off ecológicos (Reich *et al.* 1992). De hecho, Reich *et al.* (1999) mencionan que en la asignación de carbono y nitrógeno asignados a funciones estructurales *versus* metabólicas puede ser físicamente imposible construir una hoja con altas características de intercambio de CO₂ y altas tasas fotosintéticas y que al mismo tiempo que sean físicamente robustas y duraderas, generando restricciones o compromisos biofísicos que repercuten a nivel de individuos y especies. Estos compromisos o relaciones negativas (trade-off), directamente asociados a funciones o mecanismos restrictivos para las plantas (Sobrado 1993, Brodribb & Hill 1999, Wheeler *et al.* 2005, Choat *et al.* 2012, Vinya *et al.* 2012, Krober *et al.* 2014), no sólo se circunscriben a la hoja. De hecho, Baas *et al.* (2004) muestran el “*trade-off triangle*” a nivel del xilema de las plantas (**Figura 1**), evidenciando un trade-off entre la eficiencia en la conducción de agua (“eficiencia”; entendida como la tasa de transporte de agua a través de un área dada y a lo largo del xilema (K_s) o xilema-area foliar de la rama (K_L) a una presión de gradiente determinada) y la resistencia al embolismo (“seguridad”; entendida como el porcentaje, valor o probabilidad de sufrir embolismo el tejido), no obstante esta relación no es nueva. Estudios relacionados con esta aproximación evalúan la vulnerabilidad del xilema a embolizar (como un proxy de seguridad en el transporte de agua), utilizando metodologías como el “*air injection method*” o método de inyección de aire. (Sperry *et al.* 1996), o de igual forma, para evaluar la vulnerabilidad de la hoja utilizan el método de “*leaf hydraulic vulnerability curves*” (Brodribb & Holbrook 2003, Blackman *et al.* 2010, Blackman *et al.* 2012). En los últimos años se han desarrollado cuantificaciones hidráulicas tanto en terreno como en laboratorio que permiten incluir rasgos de fácil colecta y cuantificación *in situ*, pero que al mismo tiempo tengan una robustez ecofisiológica (Melcher *et al.* 2012). De lo anterior emerge una de las novedades de esta tesis doctoral, que es evaluar las variaciones y compromisos de los

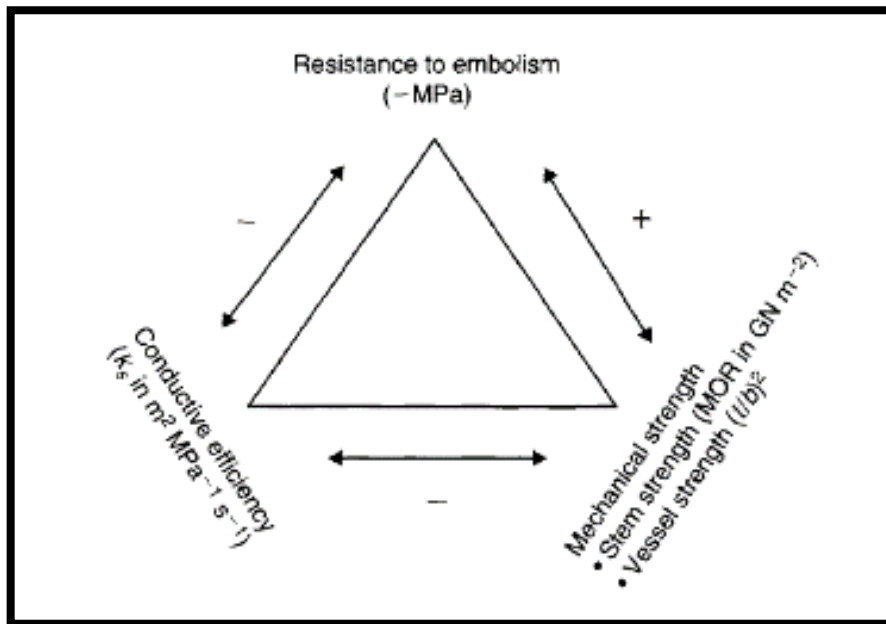


Figura 1.- Imagen del *trade-off triangle* a nivel del xilema de las plantas. Extraído de Baas *et al.* (2004).

rasgos funcionales de seguridad (LMA, WD) y eficiencia (K_L y K_S) en el transporte de agua. A lo anterior se suma que su evaluación se realizará en especies que difieran en hábito foliar, como en condiciones climáticas contrastantes, para inferir las bases mecanicistas que subyacen a la distribución natural de ellas.

HÁBITO FOLIAR Y DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES ARBÓREAS

Las distribuciones naturales de las siempreverdes y deciduas han suscitado la atención de fisiólogos, ecólogos y biogeógrafos, debido a la multiplicidad de factores abióticos que influyen sobre ellos (Chen *et al.* 2009b), y que hasta el día de hoy los patrones no son claros. De hecho, estudios muestran que ambos hábitos foliares co-ocurren en los bosques templados lluviosos de Sudamérica (Donoso *et al.* 2004a), como también que factores ambientales como la sequía estacional favorece a las deciduas, mientras que suelos infértiles favorecen la presencia de especies siempreverdes (Aerts 1995, Givnish 2002). Especies de hábito foliar siempreverde y

deciduo se definen y diferencian estrictamente por su fenología (van Ommen Kloeke *et al.* 2012), siendo las siempreverdes las que mantienen sus hojas funcionales en la copa del árbol durante todo el año en comparación con las deciduas, quienes no tienen hojas durante una parte del ciclo anual, haciendo a las primeras más susceptibles a las condiciones ambientales (Kikuzawa & Lechowicz 2011). A nivel funcional, las siempreverdes tienen hojas con mayores valores de LMA, menores valores de nitrógeno estructural y capacidad fotosintética por masa de hoja comparadas con las deciduas (Reich *et al.* 1997, Shipley *et al.* 2006, Preston *et al.* 2006, Curtis & Ackerly 2008). Asimismo, a nivel xilemático las siempreverdes tienen conductos xilemáticos de menores diámetros y mayor densidad que las deciduas (Davis *et al.* 1999), a lo que subyace que ambos hábitos foliares difieran en sus estrategias de ganancia de carbono, procesos fotosintéticos, transporte y uso del agua (Fu *et al.* 2012, Krober *et al.* 2015). En este último caso, las deciduas tienen en promedio mayores tasas de transporte de agua que las siempreverdes bajo las mismas condiciones ambientales (Gartner *et al.* 1990, Sobrado 1991, 1993, 1997, Gartner & Meinzer 2005), mostrando altos valores de K_s y K_L (Fu *et al.* 2012, Krober *et al.* 2014, Krober *et al.* 2015). En consecuencia, probablemente las diferencias entre especies arbóreas de hábito siempreverde y deciduo tanto en la estructura foliar como xilemática, puede que se traduzcan en diferencias en las respuestas funcionales de conducción y seguridad hidráulica frente a condiciones climáticas contrastantes. En este contexto, poder evaluar especies arbóreas filogenéticamente emparentadas, las cuales presentan una distribución amplia y dominante en los bosques nativos de Chile y al mismo tiempo se distribuyen en condiciones climático-ambientales contrastantes en la macroforma de los Andes de Chile, representa un excelente modelo de estudio para comparar respuestas funcionales hidráulicas vinculadas con el hábito foliar de éstas.

Un elemento importante en la estructuración biogeográfica de la flora y vegetación del sur de Sudamérica es la Cordillera de los Andes, la cual es considerada una de las cinco macrozonas morfoestructurales presentes en Chile (Charrier *et al.* 2007). Es una cadena montañosa que aparece durante el Mioceno (23.03–5.33 ma) y continúa emergiendo hasta hoy, extendiéndose por el margen oriental desde los 18° S a los 56° S (Moreira-Muñoz 2011). Debido a las diferencias en altitud desde la costa hasta las partes altas de la Cordillera de los Andes como por su extensión latitudinal, se generan una serie de variaciones climáticas altitudinal y latitudinales que influyen en la vegetación de Chile (Moreira-Muñoz 2011). De hecho, Hajek & Di Castri (1975) muestran que a lo largo de ésta macroforma hay marcadas variaciones del gradiente térmico y de precipitación. El estudio actual de Luebert & Pliscoff (2018) muestran un decrecimiento en la temperatura media anual y un incremento en las precipitaciones medias anuales a medida que aumenta en latitud. Bajo estas condiciones climáticas que a lo largo de los Andes de Chile se transforman en contrastes, es que actualmente se distribuyen las poblaciones naturales de las especies del género *Nothofagus*.

La familia Nothofagaceae tiene una distribución delimitada exclusivamente al hemisferio sur (Izco *et al.* 2004). Su género *Nothofagus* Blume (1851) comprende alrededor de 37 especies que se distribuyen en el sur de Sudamérica y Australasia (Marticorena & Rodríguez 2003, Rodríguez *et al.* 2005), y es un grupo conformado por plantas leñosas de hábito foliar siempreverde y deciduo (Marticorena & Rodríguez 2003, Izco *et al.* 2004). Una característica relevante de la distribución de este género es que, con excepción de algunas áreas elevadas en la isla de Tasmania (Sur de Australia), los únicos bosques mixtos de *Nothofagus* siempreverdes y deciduas del mundo se encuentran en los Andes de Chile y Argentina (Veblen *et al.* 1996), siendo

un sistema natural de estudio valioso el cual ofrece la oportunidad de evaluar y comparar las respuestas funcionales de ambos hábitos foliares bajo condiciones climáticas contrastantes.

En Chile, el género *Nothofagus* es un componente florístico y vegetacional de importancia, siendo el género arbóreo con mayor número de especies y algunas de éstas dominantes de los tipos forestales presentes en los bosques del centro-sur del país (Veblen & Schlegel 1982, Kalin Arroyo *et al.* 1995). Hay descritas 10 especies, siendo tres de hábito siempreverde y siete deciduas. De las anteriores, hay dos especies que destacan, la primera es *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. que es la especie siempreverde más ampliamente distribuida latitudinalmente en los bosques templados del centro-sur de Chile (Amigo & Rodríguez-Guitián 2011); y la decidua *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser es la especie más ampliamente distribuida en los bosques sudamericanos alcanzando incluso las latitudes más meridionales, con poblaciones marginales a los 56° S en la cordillera de los Andes (Donoso *et al.* 2004b, Amigo & Rodríguez-Guitián 2011)(**Figura 2**). Asimismo, es la especie dentro de los *Nothofagus* con la distribución geográfica más extensa, cubriendo más de 18° de latitud (2.200 km) (Donoso 2006). Los patrones anteriormente descritos nos permiten proponer a ambas especies como buenos modelos para evaluar las preguntas propuestas en esta tesis doctoral.

PROPUESTA DE INVESTIGACIÓN

En los últimos años ha incrementado el interés de realizar estudios que aborden la importancia de la variación de los rasgos funcionales en la comprensión y definición de los límites del nicho ecológico de las especies (Ackerly & Cornwell 2007, Albert *et al.* 2010a, Albert *et al.* 2010b, Hulshof & Swenson 2010, Albert *et al.* 2011, Richardson *et al.* 2013). En ese contexto, y dado que se reconoce que la variación en la disponibilidad de agua y la temperatura son dos factores ambientales claves que modelan la distribución de las plantas, abordar la variación y relación

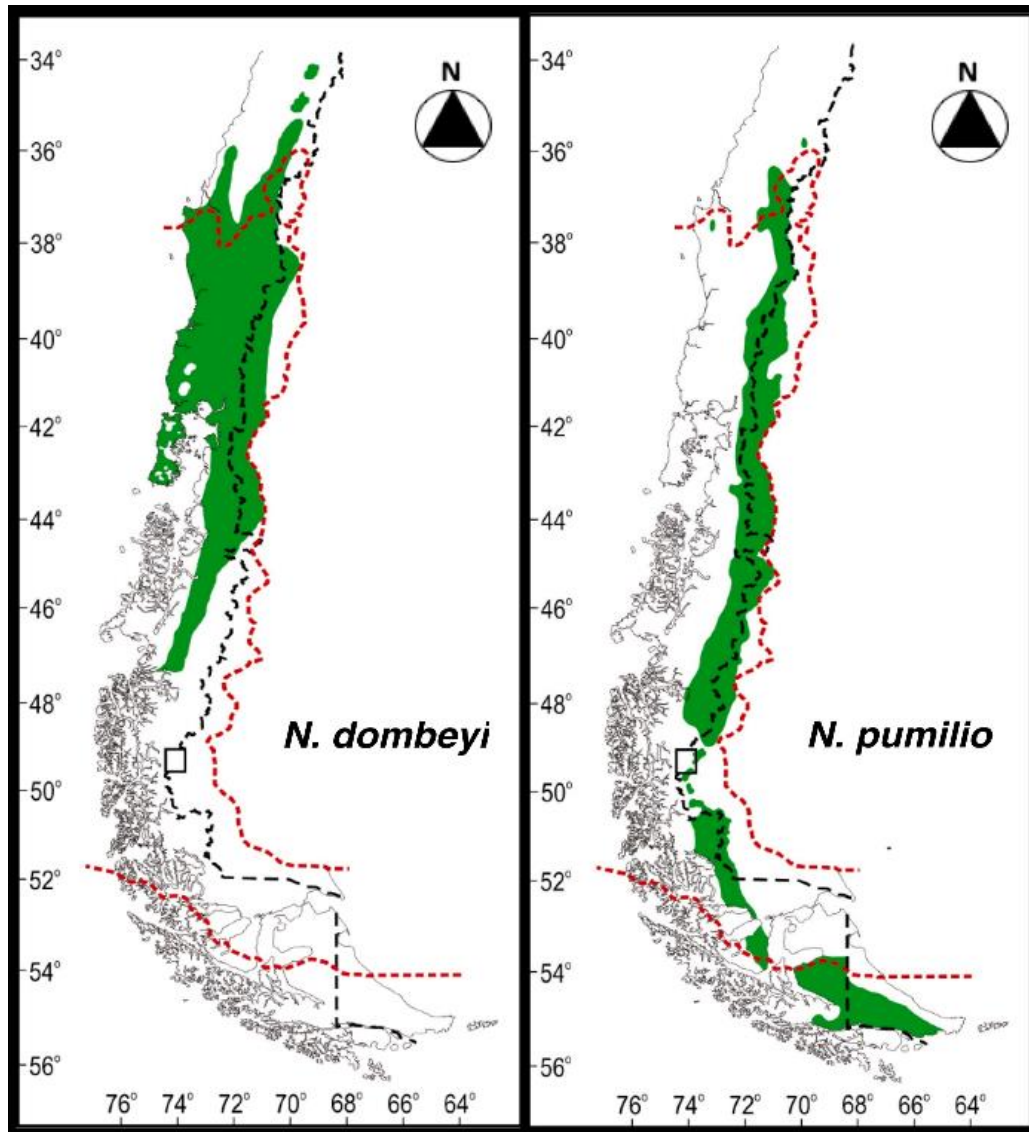


Figura 2.- Imágenes de las distribuciones actuales de *N. dombeyi* y *N. pumilio* en el gradiente latitudinal de Chile continental. Extraído de Amigo & Rodríguez-Gutián (2011).

entre rasgos funcionales asociados al transporte de agua como una aproximación mecanicista para entender los patrones dichos patrones de distribución, resulta de enorme importancia tanto en el valor informativo como predictivo. A lo anterior, se suma que esta evaluación se realizó en los Andes de Chile, el cual presenta a lo largo de su extensión condiciones climáticas contrastantes tanto de la precipitación como de la temperatura, y sumándose que bajo estas condiciones se distribuyen las especies modelos de estudio. De esta manera, esta tesis doctoral

propuso estudiar poblaciones de ambos *Nothofagus* presentes en climas contrastantes, las cuales están cercanas a los límites septentrionales y meridionales del rango de distribución de estas en los Andes de Chile, y donde las condiciones climáticas son extremas llevando al límite los rangos de tolerancia de las especies, afectando así los requerimientos de desarrollo y sobrevivencia de sus individuos (Loehle 1998, Donoso 2004a). Para lo anterior, es que esta tesis propone evaluar la variación de rasgos funcionales asociados a la seguridad (LMA, WD) y eficiencia en el transporte de agua (K_S , K_L), así también como las correlaciones que éstos rasgos puedan presentar entre ellos y en estas poblaciones con condiciones climáticas contrastantes. Lo anterior, se llevo a cabo a través de dos capítulos.

CAPÍTULO I: RELACIÓN ENTRE LA DISTRIBUCIÓN ACTUAL Y LA VARIACIÓN DE RASGOS FUNCIONALES HIDRÁULICOS DE N. DOMBEYI EN LOS ANDES DE CHILE

El presente capítulo tiene por objetivo examinar la variación y covariación de los rasgos funcionales de seguridad (LMA, WD) y de eficiencia hidráulica (K_S y K_L) en el transporte de agua en poblaciones cercanas a los límites septentrional y meridional de la distribución latitudinal actual de *N. dombeyi* en los Andes de Chile, más una población central, con el propósito de inferir la importancia de la variación funcional en la capacidad de *N. dombeyi* de estar presente en distintas zonas climáticas. Esta especie arbórea es una de las más representativas del bosque templado del sur de Sudamérica, y los aspectos funcionales que subyacen a su distribución geográfica han sido escasamente abordados. Las expectativas eran i) encontrar diferencias intraespecíficas en los rasgos de seguridad (LMA, WD) y de eficiencia hidráulica (K_S y K_L) en el transporte de agua, y ii) que también exista una asociación entre las respuestas de los rasgos evaluados y el mecanismo funcional de embolismo ($-K_L$, $-K_S$, +LMA, +WD) en sitios con condiciones climáticas adversas (población septentrional y meridional).

CAPÍTULO II: COMPROMISO DE SEGURIDAD VERSUS EFICIENCIA EN EL TRANSPORTE DE AGUA EN DOS ESPECIES DE NOTHOFAGUS DE DISTINTO HÁBITO FOLIAR A LO LARGO DE LOS ANDES DE CHILE

Los gradientes naturales proporcionan un marco ideal para evaluar los ajustes de las especies a través de condiciones ambientales contrastantes (García-Cervigón *et al.* 2018). En este estudio, nos centramos en dos especies que presentan amplias distribuciones en el centro-sur de Chile, la siempreverde *Nothofagus dombeyi* y la decidua *Nothofagus pumilio* las cuales difieren en sus poblaciones meridionales como en la extensión en latitudinal entre ellas, siendo la decidua la que presenta poblaciones marginales y con una extensión latitudinal mayor. Evaluamos i) si existe un compromiso entre rasgos funcionales asociados a seguridad (LMA, WD) y eficiencia en el transporte de agua (K_L y K_S) en poblaciones con condiciones climáticas contrastantes considerando la variación de la precipitación y temperatura a lo largo de los Andes de Chile. Además, evaluamos ii) si dentro de cada especie hay un cambio significativo en la magnitud del compromiso vinculado con el cambio de las condiciones climáticas. Como hipótesis, y asumiendo que las siempreverdes son mayormente susceptibles a las condiciones climáticas ya que mantienen sus hojas en funcionamiento en temporadas adversas (invierno), proponemos que se verá mayormente afectada teniendo significativos compromisos y de mayor magnitud bajo condiciones climáticas contrastantes en comparación con la decidua en los Andes de Chile.

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS DE INVESTIGACIÓN

HIPÓTESIS

1a.- Las poblaciones cercanas a los límites septentrional y meridional del rango latitudinal de *N. dombeyi*, donde las condiciones climáticas son menos favorables (poca lluvia- temperaturas altas, o temperaturas bajas), muestran respuestas funcionales asociadas a la resistencia al embolismo, *i.e.* en promedio menor K_L y K_S , y mayor WD y LMA (Capítulo I).

1b.- Los individuos de *N. dombeyi* de las poblaciones septentrional y meridional presentan compromisos entre los rasgos de seguridad (WD o LMA) y de eficiencia en el transporte de agua (K_L o K_S), que reflejan una mayor seguridad en el transporte de agua debido a las condiciones climáticas adversas (Capítulo I).

3- Debido a que la siempreverde *N. dombeyi* se ve mayormente influenciada por condiciones climáticas adversas (*i.e.* mantiene hojas en invierno), esta presenta compromisos entre eficiencia y seguridad en el transporte de agua más marcados que la decidua *N. pumilio*. Además, en ambas especies (intraespecíficamente) la magnitud de estos compromisos es mayor en sitios con condiciones climáticas menos favorables (mas frío y/o menos precipitaciones). (Capítulo II).

OBJETIVOS

GENERAL

Evaluar la variación y covariación entre rasgos asociados a la seguridad y eficiencia en el transporte de agua, que permitan inferir las restricciones funcionales que subyacen a la distribución actual de dos especies de *Nothofagus* de hábito foliar siempreverde y deciduo, en condiciones climáticas contrastantes a lo largo de los Andes de Chile.

ESPECÍFICOS

- 1.- Evaluar si los rasgos funcionales de eficiencia y seguridad en el transporte de agua tienen cambios bajo condiciones climáticas contrastantes en los Andes de Chile para la siempreverde *N. dombeyi* (Capítulo I).
- 3.- Determinar si existe covariación entre los rasgos de seguridad y eficiencia de transporte de agua para la especie arbórea siempreverde *N. dombeyi* (Capítulo I).
- 4.- Evaluar si existe un compromiso (trade-off) entre rasgos de seguridad *versus* eficiencia en el transporte de agua para la siempreverde *N. dombeyi* y para la decidua *N. pumilio* (Capítulo II).
- 5.- Inferir si la existencia de compromisos entre seguridad *versus* eficiencia en el transporte de agua, está relacionado con las diferencias en el rango latitudinal como en la distribución de sus poblaciones en los Andes de Chile para ambas especies estudiadas (Capítulo II).

METODOLOGÍA GENERAL

ESPECIES ESTUDIADAS

Nothofagus dombeyi, de nombre común coigüe, crece en Chile desde la provincia de Colchagua hasta la provincia de Aysén (34° 33' - 47° 02' S). Esta especie se encuentra distribuida preferentemente en los faldeos cordilleranos de exposición sur (Marticorena & Rodríguez 2003). Sus árboles pueden alcanzar hasta los 40 m de altura, de troncos cilíndricos, relativamente rectos, de hasta 2.5 m de diámetro, de corteza gris oscura con pequeñas grietas verticales (Rodríguez *et al.* 2005). Su follaje es denso con ramas fuertes, de disposición horizontal con ramas cortamente pubescentes. Hojas persistentes, simples, de 2-3.5 cm de largo, cortamente pecioladas; lámina ovoido-lanceolada a lanceolada-rómbica, coriácea, glabra, aguda en el ápice, con margen finamente aserrado. Es una especie monoica (Rodríguez *et al.* 2005) (**Figura 3**).

Nothofagus pumilio, conocido como lenga, en Chile se distribuye principalmente en la Cordillera de los Andes desde la Provincia de Talca hasta cerca del Archipiélago del Cabo de Hornos (35° 35' -55° 31' S). Los individuos pueden alcanzar hasta los 30 m de altura con copa piramidal. Presentan troncos rectos, cilíndricos de hasta 1.5 m de diámetro. Su corteza es delgada, gris oscura y agrietada longitudinalmente (Marticorena & Rodríguez 2003). De hojas deciduas, alternas, de 2-4 x 1.4-3 cm; pecíolo de 2-6 mm; lámina elíptica, roma, ligeramente cordiforme en la base, a veces cuneada y algo asimétrica; venas pilosas que terminan en el seno de cada dos dientes; margen crenado o dentado-romo, ciliado (Marticorena & Rodríguez 2003) (**Figura 4**). Se distribuye en sitios con altas precipitaciones, temperaturas bajas y suelos de baja calidad, donde la temporada de invierno es particularmente rigurosa; alcanzando altas altitudes como también altas latitudes meridionales en la Cordillera de los Andes (Rodríguez *et al.* 2005). Ambas especies coexisten en ciertos sitios de distribución sobre los Andes entre aproximadamente los 34° y los 47° LS.

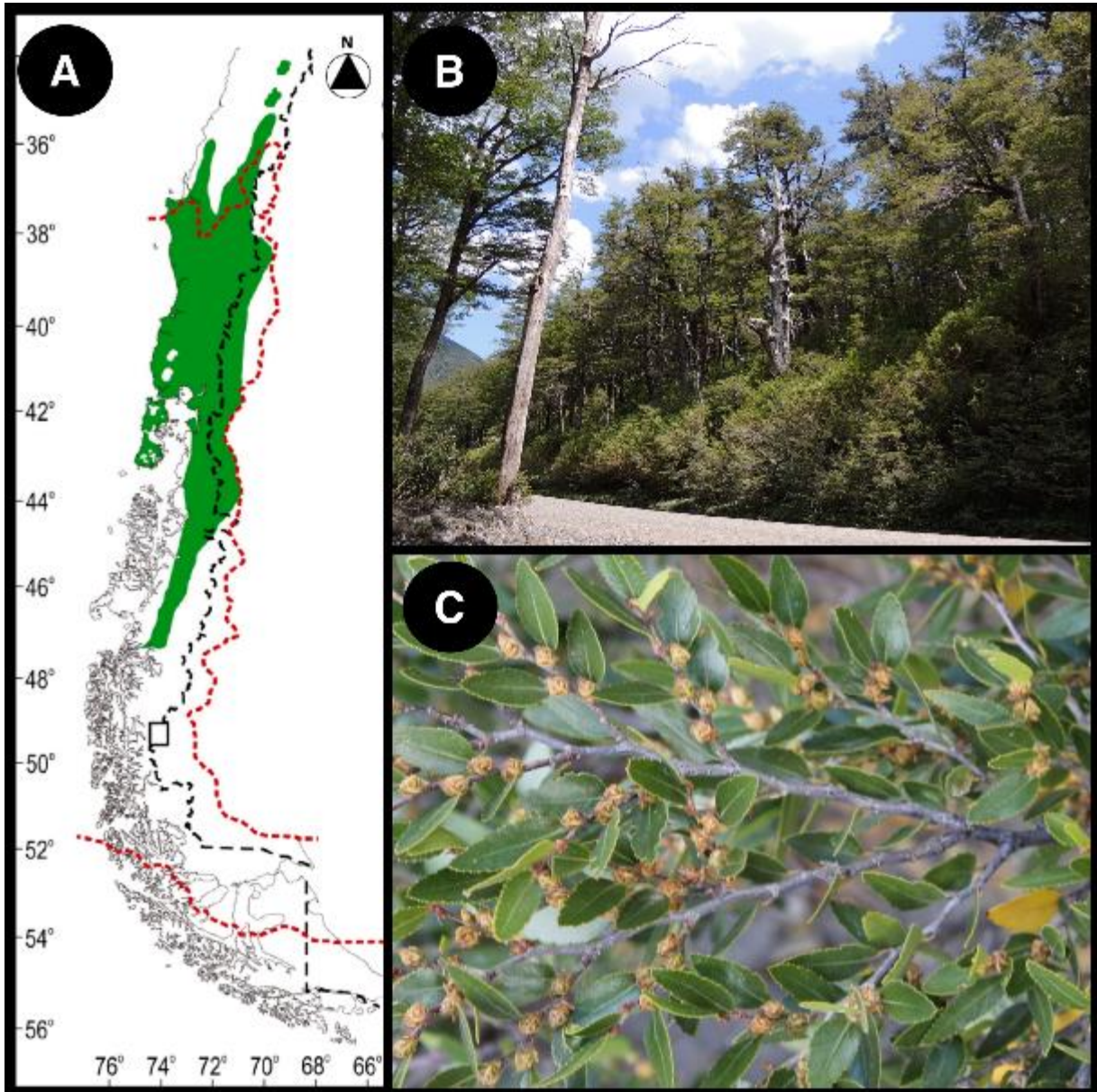


Figura 3.- Imágenes (A) Distribución a lo largo del gradiente latitudinal de Chile Continental (extraído de Amigo & Rodríguez-Gutián 2011), (B) Individuos de *N. dombeyi* creciendo en ambiente natural, (C) Hojas y flores de *N. dombeyi*.

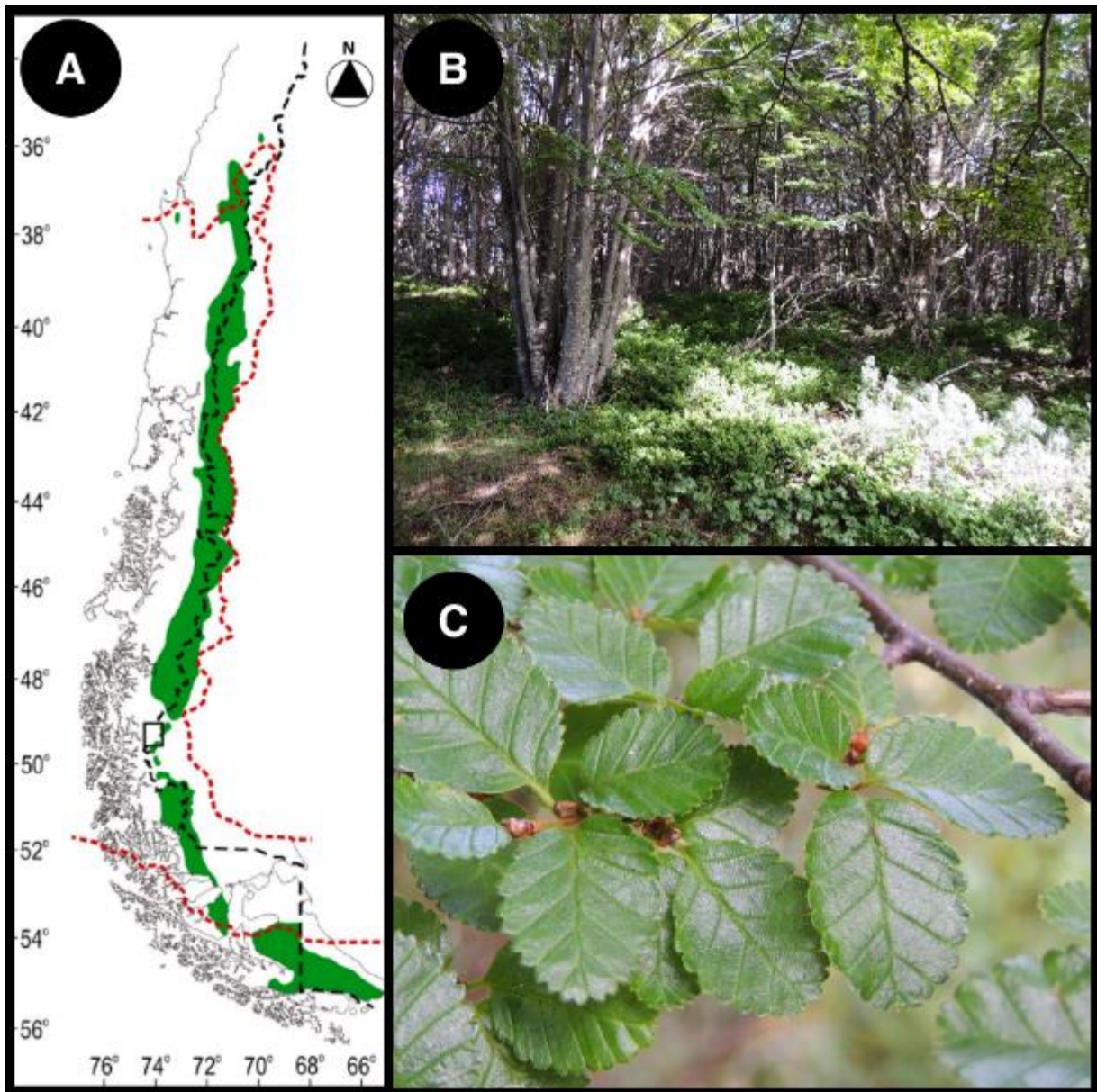


Figura 4.- Imágenes (A) Distribución a lo largo del gradiente latitudinal de Chile Continental (extraído de Amigo & Rodríguez-Gutián 2011), (B) Individuos de *N. pumilio* creciendo en ambiente natural, (C) Hojas de *N. pumilio*.

SITIOS DE MUESTREO Y CARACTERIZACIÓN DE SUS VARIABLES CLIMÁTICAS.

Tres poblaciones de ambas especies fueron muestreadas entre enero y marzo del 2014 (verano en el hemisferio sur), cuyos sitios fueron seleccionados en base a dos criterios: *i*) tres sitios a lo largo del piedemonte de los Andes de Chile que estuvieran cercanos a los límites de distribución septentrional y meridional, y además un sitio central para cada especie de *Nothofagus* en estudio

y *ii*) que en cada sitio seleccionado la o las especies en estudio fueran dominantes, utilizando para esto las clasificaciones de la vegetación de Gajardo (1994) y Luebert & Plissock (2006). Con los criterios anteriores, los sitios seleccionados para la siempreverde *N. dombeyi* fueron: sitio septentrional la Reserva Nacional Altos de Lircay (ADL, 35° 35'S-71° 01' O), ubicado geográficamente en la zona bioclimática oceánica pluviestacional mediterránea, con una capa de vegetación de bosque de hoja caduca dominada por especies de *Nothofagus* (Luebert & Plissock 2018). El sitio central fue el Parque Nacional Puyehue (PNP, 40° 44 'S-72° 18' O) ubicado en una zona bioclimática hiperoceánica templada (Luebert & Plissock 2018), caracterizada por una capa de vegetación de especies siempreverdes de hojas ancha (Saldaña *et al.* 2005, Carrasco-Urra & Gianoli 2009). En tanto, el sitio meridional se encontraba en las proximidades de la ciudad de Coyhaique (a un costado del Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia)(COY, 45° 31' S-72° 03' O) y geográficamente ubicado en la zona bioclimática hiperoceánica templada (Luebert & Plissock 2018) (**Figura 5, detalles ver Tabla 1**). Por su parte, para la decidua *N. pumilio* los sitios seleccionados fueron ADL como septentrional y COY como central. El sitio meridional fue la Reserva Nacional Magallanes (RNM, 53° 08' S-71°00' O), que se encuentra ubicada en las cercanías de la ciudad de Punta Arenas. Este sitio se localiza en una zona bioclimática hiperoceánica templada (Luebert & Plissock 2018) (**Figura 5, detalles ver Tabla 1**).

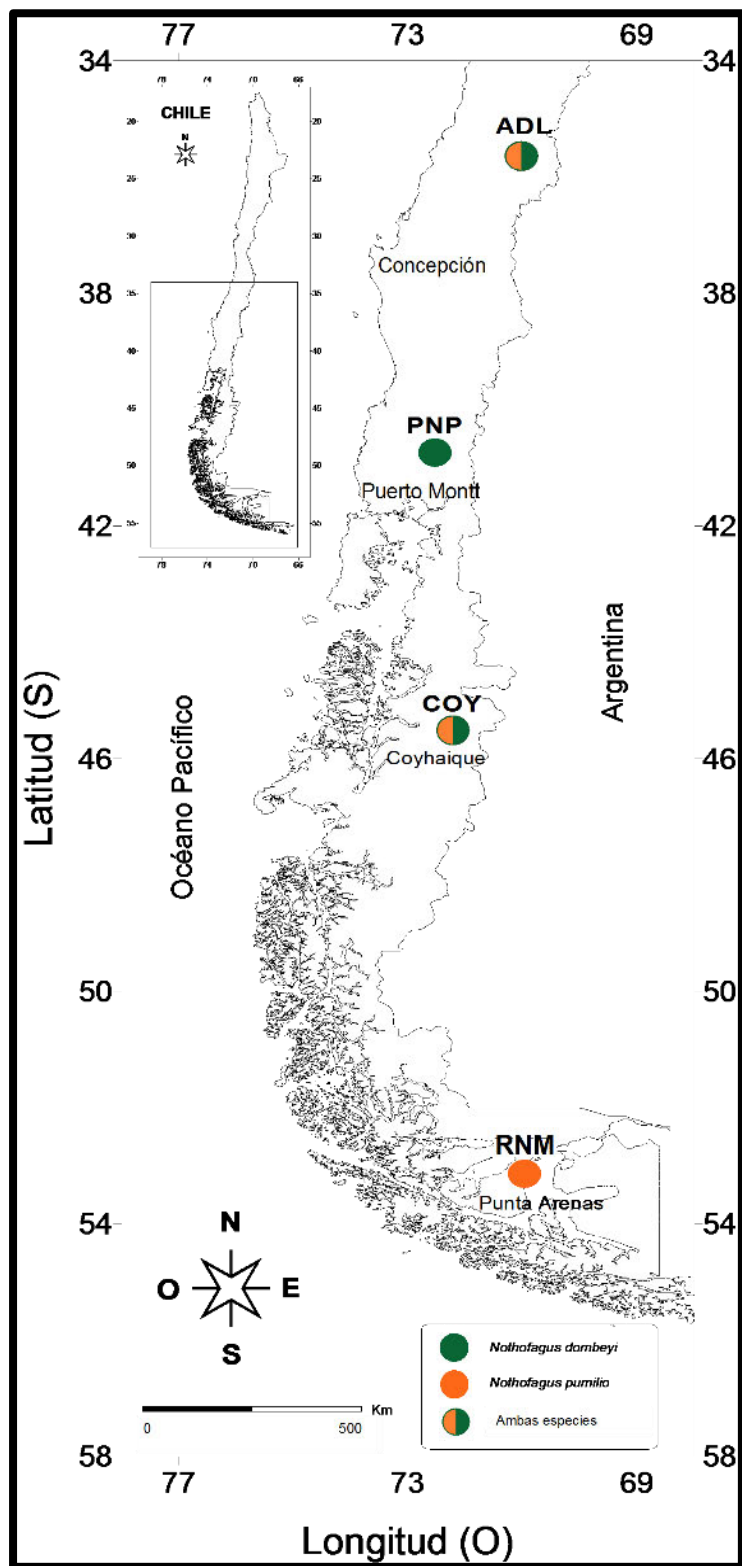


Figura 5.- Mapa del centro-sur de Chile con los sitios de muestreo a lo largo de los Andes de Chile. De norte a sur los sitios fueron: Reserva Nacional Altos de Lircay (ADL, 35°35' S-71°01' O), Parque Nacional Puyehue (PNP, 40° 44' S- 72° 18' O), Coyhaique (COY, 45° 31' S-72° 03' O) y la Reserva Nacional Magallanes (RNM, 53° 08' S-71°00' O). Círculos verdes son los sitios de muestreo de *N. dombeyi*, círculos naranjos para *N. pumilio* y los círculos verde-naranja los sitios de muestreo para ambas especies.

Tabla 1.- Descripción de los sitios de muestreo considerados en este estudio a lo largo de los Andes de Chile. En la tabla se presenta la información de: el sitio de muestreo, coordenadas geográficas, altitud (m.s.n.m.), zona bioclimática y la descripción del bosque. Abreviaciones: ADL (Altos de Lircay), PNP (Parque Nacional Puyehue), COY (Coyhaique), RNM (Reserva Nacional Magallanes), SMN (sitio de muestreo norte), SMC (sitio de muestreo central), SMS (Sitio de muestreo sur), Nd=*Nothofagus dombeyi*, Np=*Nothofagus pumilio*.

Sitio de muestreo	Coordenadas	Altitud (m.s.n.m.)	Zona bioclimática	Descripción del bosque
Reserva Nacional Altos de Lircay (ADL) (SMN-Nd, SMN-Np)	35° 35' S 71° 01' O	1450	Oceánica pluviestacional mediterránea	Bosque caducifolio dominado por especies de <i>Nothofagus</i> , principalmente una mezcla de <i>N. dombeyi</i> y <i>N. pumilio</i> , acompañada por individuos de <i>Austrocedrus chilensis</i> , <i>N. antarctica</i> y <i>N. glauca</i> .
Parque Nacional Puyehue (PNP) (SMC-Nd)	40° 44' S 72° 18' O	700	Hiperoceánica templada	Bosque siempreverde con dominancia de especies de hoja ancha. Las especies dominantes son <i>N. dombeyi</i> , <i>Laureliopsis philippiana</i> , <i>Aextoxicon punctatum</i> y <i>Eucryphia cordifolia</i> .
Coyhaique (COY) (SMS-Nd, SMC-Np)	45° 31' S 72° 03' O	510	Templado	Bosque caducifolio templado andino dominado por <i>N. pumilio</i> y <i>Berberis ilicifolia</i> , muestra una mezcla de especies, siendo las más abundantes <i>N. betuloides</i> , <i>Ribes magellanicum</i> y <i>Chusquea montana</i> .
Reserva Nacional Magallanes (RNM) (SMS-Np)	53° 08' S 71° 00' O	325	Hiperoceánica templada	Bosque mixto templado-antiboreal Andino de <i>N. betuloides</i> y <i>N. pumilio</i> . El estrato herbáceo dominado por especies de las familias Poaceae y Asteraceae.

La caracterización de las condiciones climáticas de los sitios de muestreo se realizó a partir de bases de datos desde capas climáticas del programa WordClim con una resolución de trama de 1 x 1 km, y trabajadas en el programa DIVA-GIS (<http://www.diva-gis.org>), dependiendo si el transecto se extendía por más de la grilla, los valores de las variables climáticas se promediaron con la grilla más cercana. Para cada sitio de muestreo obtuvimos seis variables climáticas, tres de ellas relacionadas con la temperatura y otras tres para la precipitación. Las variables asociadas con la temperatura fueron: temperatura media anual, temperatura máxima del mes más cálido y la temperatura mínima del mes más frío; mientras que las variables asociadas con la precipitación fueron: la precipitación anual, la precipitación del mes más seco y la precipitación del mes más lluvioso. Sumadas a éstas, incluimos dos índices predictores para la temperatura y precipitación que muestran una variación bioclimática a una escala local. El primero fue el rango anual de temperatura, mientras que el segundo fue la precipitación estacional (O'Donnell & Ignizio 2012) (**Tabla 2**). En tanto, los tipos de suelos asociados a los sitios de muestreo fueron caracterizados basado en el libro *The Soils of Chile* (Casanova *et al.* 2013).

Tabla 2.- Variables climáticas consideradas en los sitios de muestreo de estudio. Los nombres y definiciones de las variables fueron obtenidos de O'Donell & Ignizio (2012) que son utilizados por el programa WordClim en sus capas climáticas.

Variable Climática	O'Donell & Ignizio (2012)	Definición
Temperatura Media Anual	Annual Mean Temperature (Bio 1)	Es la temperatura media anual, la cual se obtiene del promedio de temperatura de cada mes. Su interpretación es la aproximación de entrada de energía total para un ecosistema determinado.
Temperatura Máxima del Mes más Cálido	Max Temperature of Warmest Month (Bio 5)	Es la ocurrencia de temperaturas máximas mensuales durante un año determinado o un promedio de varios años. Esta variable se calcula seleccionando el valor más bajo de temperatura mínima de los meses dentro de un año. Esta información es útil cuando se examinan si las distribuciones de las especies son afectadas por las anomalías de temperaturas cálidas a lo largo del año.
Temperatura Mínima del Mes más Frío	Min Temperature fo Coldest Month (Bio 6)	Es la ocurrencia de temperaturas mínimas mensuales durante un año determinado o un promedio de varios años. Esta variable se calcula seleccionando el valor más alto de temperatura máxima de los meses dentro de un año. Esta información es útil cuando se examinan si las distribuciones de las especies son afectadas por las anomalías de temperaturas frías a lo largo del año.
Rango Anual de Temperatura	Annual Temperature Range (Bio 7)	Medida de la variación de la temperatura durante un período determinado. Se calcula restando Bio5-Bio6. Esta información es útil cuando se examina si las distribuciones de las especies se ven afectadas por rangos de condiciones de temperaturas extremas.

Tabla 2.- Continuación de las variables climáticas consideradas en los sitios de muestreo de estudio. Los nombres y definiciones de las variables fueron obtenidos de O'Donnell & Ignizio (2012) que son utilizados por el programa WordClim en sus capas climáticas.

Variable Climática	O'Donnell & Ignizio (2012)	Definición
Precipitación Anual	Annual Precipitation (Bio 12)	Es la suma total de la precipitación en un período de tiempo. Su interpretación es el aporte anual de agua de un ecosistema, siendo útil para determinar la importancia de la disponibilidad de agua para la distribución de las especies.
Precipitación del Mes más lluvioso	Precipitation of Wettest Month (Bio 13)	Este índice identifica la precipitación total caída durante el mes más lluvioso. Se estima a partir del mes con mayor precipitación acumulada total a través de un año o período de tiempo. Su interpretación es que el mes más lluvioso es útil si las condiciones de precipitación extrema durante el año influyen en el rango potencial de una especie.
Precipitación del Mes más Seco	Precipitation of Driest Month (Bio 14)	Este índice identifica la precipitación total caída durante el mes más seco. Se estima a partir del mes con menor precipitación acumulada total a través de un año o período de tiempo. Su interpretación es que el mes más seco es útil si las condiciones de precipitación extrema durante el año influyen en el rango potencial de una especie.
Estacionalidad de la Precipitación	Precipitation Seasonality (Bio 15)	Esta es una medida de la variación en los totales mensuales de la precipitación a lo largo del año. Este índice es la relación entre la desviación estándar de la precipitación total mensual y el promedio de la precipitación total mensual. Se estima a partir de la desviación estándar de los 12 totales mensuales de precipitación, y luego se divide por la precipitación mensual promedio. Finalmente, este valor se expresa en porcentaje. Dado que las distribuciones de las especies pueden verse fuertemente influenciadas por la variabilidad en la precipitación, este índice proporciona un porcentaje de la variabilidad de la precipitación donde los porcentajes más grandes representan una mayor variabilidad.

TRANSECTOS DE MUESTREO

En cada sitio de muestreo realizamos un transecto perpendicular a la altitud donde encontramos individuos de la o las especies en estudio. Luego, muestreamos entre 25 y 30 árboles para cada especie. Además, los individuos seleccionados debieron cumplir con los siguientes criterios: *i)* diámetros entre 30 y 45 cm a la altura del pecho, cuantificado con una forcípula Silvanus modelo 1208; *ii)* árboles monofustales, *iii)* distancia mínima entre individuos de 10 m asegurado el muestreo de diferentes genets; y *iv)* “buena salud del árbol”, es decir que no tuviera ramas o el fuste dañado, y sin presencia de fitopatógenos u hongos en las hojas, ramas o fuste seleccionado. A los individuos que cumplieron con los anteriores criterios, se les extrajo una rama de 1-1.5 m de largo que estuviese en un ambiente lumínico de sol, las cuales fueron utilizadas para la cuantificación de los rasgos funcionales considerados en esta tesis doctoral.

CUANTIFICACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES ASOCIADOS A LA SEGURIDAD EN EL TRANSPORTE DE AGUA

MASA FOLIAR SECA POR ÁREA (LMA)

Para la cuantificación de la masa foliar seca por área (LMA, del inglés leaf mass per area) colectamos 5 hojas por individuo desde cinco diferentes ramas expuestas a ambientes lumínicos de luz, cuantificando este último a través de fotografías hemisféricas tomadas para cada rama con la Cámara Nikon FCE8 y procesadas con el programa HemiView Canopy Analysis versión 2.1. Debido a que la edad de las hojas es un importante factor en el proceso de la fotosíntesis (Bielczynski 2017), extrajimos hojas desde la quinta posición desde el ápice de la rama hacia el tronco. Además, las hojas escogidas debían estar sanas (sin presencia de ataque de herbívoros) y totalmente expandidas. Las hojas colectadas fueron rotuladas e insertadas en bolsas plásticas y almacenadas al interior de recipientes plásticos para

su posterior traslado a laboratorio o lugar de procesamiento. Para mantener las características de las hojas en el laboratorio (e.g. turgor, humedad, etc.), estas fueron almacenadas en refrigeradores a temperaturas entre 2 y 4°C por no más de 24 horas (Cornelissen *et al.* 2003). Posteriormente, a cada hoja se le estimó el área foliar, considerando su lámina y pecíolo. Para esto, las hojas fueron escaneadas (Canon, CanonScan LIDE100 model) y las imágenes obtenidas fueron procesadas utilizando el programa Image J (<http://imagej.nih.gov/ij/>, National Institute of Health, Bethesda, MD, USA), obteniéndose valores de área foliar en cm². Finalmente, las mismas hojas escaneadas fueron secadas a 70°C por 72 h en una estufa (marca MEMMET model 100-800). Transcurrido este tiempo, fueron pesadas en una balanza digital analítica (marca CHYO modelo MP-400G, precisión 0.001), obteniendo así el peso seco de las muestras (g) y calculando el LMA (g cm⁻²).

DENSIDAD DE LA MADERA (WD)

Para la cuantificación de la densidad de la madera (WD, del inglés wood density) a cada individuo de los *Nothofagus* considerados en este estudio (25-30 X sitio de muestreo), se le extrajeron 2 piezas de pequeño tamaño (tarugos) con un largo de entre 2-5 cm desde las ramas utilizadas para la cuantificación de los rasgos funcionales de eficiencia en el transporte de agua, los que posteriormente fueron insertados en bolsas plásticas y llevados a laboratorio. Luego, a cada tarugo se le extrajo el súber o corcho quedando el xilema a cuantificar. Para esto, se estimó el volumen fresco de cada muestra, utilizando el “*método de desplazamiento de agua*” el cual permite la medición fácil y fiable de muestras de formas irregulares (Chave 2005). El método consta de una balanza digital analítica (marca CHYO modelo MP-400G, precisión 0.0001), sobre la cual se coloca un vaso de precipitado de 250 mL con agua filtrada en su interior. El tarugo fue sumergido completamente al interior del agua contenida en el vaso de precipitado con la ayuda de un soporte universal al cual se encontraba adherido una aguja fina, aplicándose una fuerza constante (**Figura 6**). El método se basa que el peso medido de agua desplazada

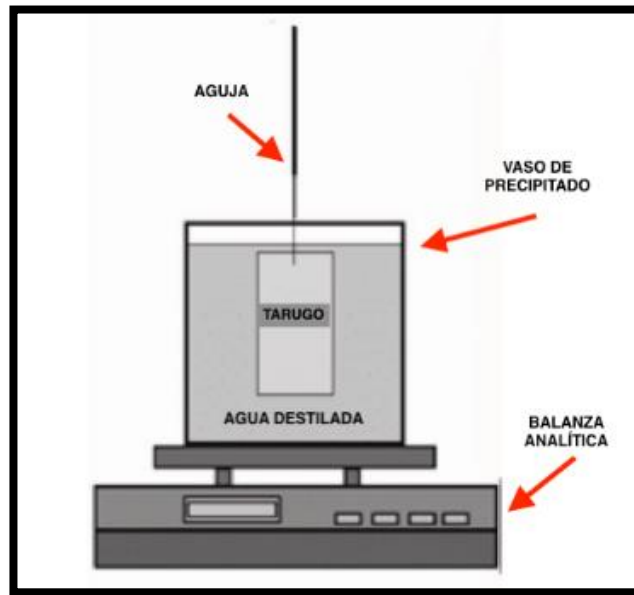


Figura 6.- Esquema de cuantificación del “Método de desplazamiento de agua”. Imagen extraída y modificada de Chave (2005).

es igual al volumen de la muestra, ya que la densidad del agua es igual a 1, conocido como el teorema de Pitágoras, y obteniendo así el volumen fresco de la muestra (Chave 2005). Posterior a la cuantificación volumétrica, los tarugos fueron insertados en bolsas de papel y almacenados en una estufa de secado (marca Memmert modelo 100-800) por 72 h a 70°C, para luego cuantificar el peso seco en una balanza digital analítica, cuantificándose el WD (g cm^{-3}).

CUANTIFICACIÓN DE RASGOS FUNCIONALES ASOCIADOS A LA EFICIENCIA EN EL TRANSPORTE DE AGUA.

CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA DE HOJA (K_L) Y DE TALLO-XILEMA (K_S)

Para la evaluación de K_L y K_S se seleccionaron entre 15-20 individuos ya cuantificados para LMA y WD de los transectos realizados por sitio y por especie. A cada individuo se le extrajo una rama, la cual cumplió con los siguientes criterios de selección: *i*) rama de tercer orden desde el fuste del individuo, *ii*) de extensión entre 1-1.4 m de largo, *iii*) rama expuesta a condiciones lumínicas de sol (70-100% apertura de dosel), *iv*) rama no tenía daños físicos (*e.g.* presentar quiebre en su estructura), *v*) rama sin

ramificación excesiva hacia ramas de cuarto orden, y vi) sin presencia de patógenos u hongos. Además, las ramas fueron extraídas entre las 07:00 hasta 10:00 h, evitando así un posible embolismo en las muestras. Inmediatamente cortadas, las ramas fueron almacenadas en bolsas plásticas oscuras con toallas absorbentes embebidas en agua filtrada evitando el embolismo de las muestras y siendo transportadas al lugar adecuado para realizar las mediciones hidráulicas (i.e. laboratorio montado en terreno). Primero se realizó la estimación de las longitudes máximas de los vasos xilemáticos (*Brodribb* comunicación personal). Para esto, se utilizaron ramas extraídas de los mismos individuos y condiciones que las ramas que se utilizaron para la cuantificación de los rasgos hidráulicos. A partir de 10 ramas por especie y por sitio, se insertó en su extremo basal una jeringa de 100ml con aire y por su extremo distal se fue cortando bajo agua hasta que salieran burbujas en el corte. Lo anterior permitió estimar el largo del vaso xilemático (cm), la cual es una medida importante ya que influye en la conductividad hidráulica, donde sabiendo el largo real del vaso xilemático, la estimación de los rasgos hidráulicos tiene mayor certeza. Además, todas las mediciones de los rasgos de eficiencia (K_S y K_L) se realizaron en un tiempo no mayor a 15 horas post-corte de la rama en terreno, para la confiabilidad y exactitud de las cuantificaciones y teniendo siempre la precaución que la parte basal de las ramas estuvieran totalmente sumergidas en cubetas con agua filtrada y “encerradas” al interior de bolsas negras de doble grosor (*Vinya et al.* 2012), evitando así nuevamente el embolismo de las mismas.

Para la cuantificación “*in situ*” de la conductividad hidráulica se utilizó el método de *flow meter* o método *low-pressure steady-state flow meter* (ver *Brodribb & Feild* 2000), el cual estaba compuesto por registrador de datos (modelo CR800, Campbell Scientific, USA) adherido a una batería de 12V, al cual estaba conectado a un transductor de señal (PX26 series, Omega, USA), con una salida USB a una laptop en la cual, por intermedio de los programas PCTDR versión 2.07 y Shot Cut (Campbell Scientific, USA), se visualizan los potenciales eléctricos medidos en mV. El sistema además estaba compuesto en un extremo por una columna de agua la cual se elevaba (en promedio 100-150 cm) para dar el flujo y presión constante al sistema. El extremo opuesto del *flow meter* constaba de tres llaves en

forma de mariposa, en la cual una de ellas tenía una manguera plástica transparentes en donde se insertaba la muestra de la rama obtenida en terreno. Al interior del sistema del *flow meter* circulaba agua filtrada con KCl de concentración 0.001 M (Brodrribb *et al.* 2002)(ver esquema **Figura 7**). Así, *in situ* se obtuvo la conductividad hidráulica (K_H , $\text{kg s}^{-1}\text{MPa}^{-1} \text{ m}$) que se define como la tasa de flujo de la masa de agua a través de un segmento de rama cortado por unidad de presión de gradiente (Sperry *et al.* 1988), la cual considera el flujo del agua (m/s), el largo del segmento de la rama (cm) y ambos fueron divididos por la presión de gradiente, que fue una constante con un valor de 9.8 KPa (Lusk *et al.* 2007). Luego cuantificamos la conductividad hidráulica específica de xilema (K_S ; $\text{kg MPa}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$) definida como la conductividad hidráulica corregida por área de xilema, siendo estimada dividiendo la K_H por el área de sección transversal de xilema (Brodrribb & Feild 2000). El área de sección transversal de xilema activo se obtuvo desde un corte transversal de la parte media del segmento del cual se cuantificó el K_H , el cual fue teñido con Safranina (0.1 %) y fotografiado con una cámara CANON (modelo Rebel T3) con una escala de referencia. Luego, las imágenes fueron procesadas con el programa ImageJ estimándose así el área transversal del xilema.

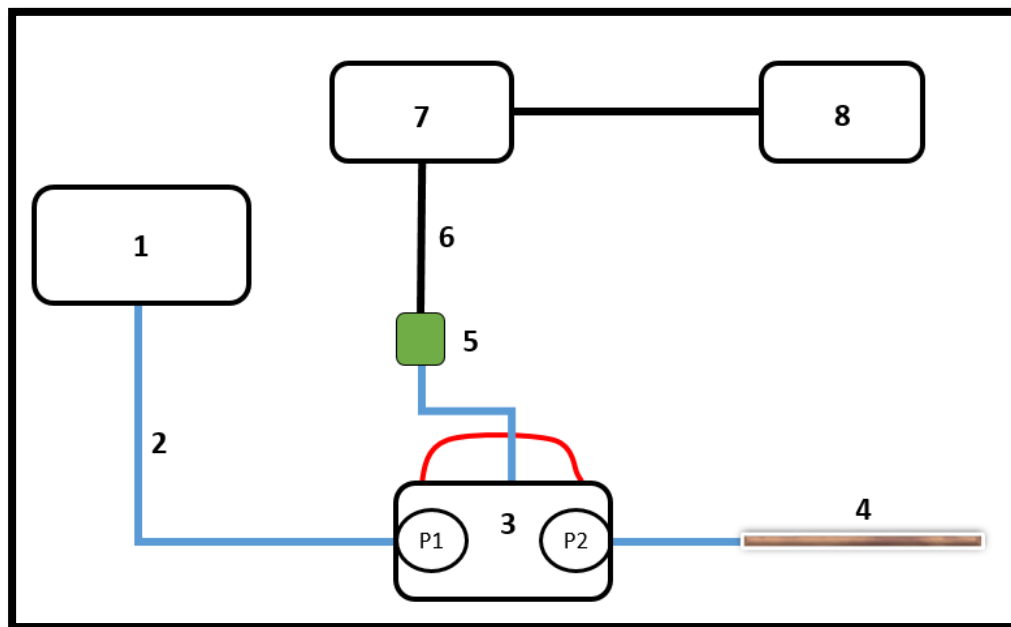


Figura 7.- Esquema del método de flow meter o low-pressure steady-state flow meter method (Brodrribb & Feild 2000). Simbología: 1) Recipiente con agua filtrada, 2) Conexiones de manguera con agua, 3) Sistema de mariposas y diferencia de potencial, 4) Muestra (rama extraída en terreno), 5) Traductor de señal, 6) Conexiones a través de cables eléctricos, 7) Registrador de datos y 8) Computador.

De igual forma determinamos la conductividad hidráulica foliar (K_L , $\text{kg MPa}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$), definida como la conductividad hidráulica de la rama corregida por el área foliar de ésta, que fue la relación entre K_H dividido por el área total foliar soportada por esa rama (Brodribb & Feild 2000). Por último, para estimar el área foliar total de la rama, se colectaron todas las hojas de las ramas por sitio de muestreo y por individuo por especie, las que se escanearon y se les estimó el área foliar con el programa ImageJ. Luego las hojas por individuo y por especies fueron pesadas y se realizaron curvas de relación peso-área foliar, estimando así el K_L .

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

CAPITULO I

Para cuantificar las diferencias promedio de los rasgos funcionales-hidráulicos (K_S , K_L , WD y LMA) entre sitios de muestreo, llevamos a cabo un análisis de varianza de una vía (ANOVA), después de evaluar la normalidad y la homogeneidad de la varianza de nuestros datos utilizando pruebas de Shapiro-Wilks y Levene (Zar 1999). Cuando los resultados de ANOVA fueron significativos ($P < 0.05$), realizamos una prueba *post hoc* de Tukey. Para cada rasgo funcional se evaluó la autocorrelación de los residuos con el prueba de Durbin-Watson, con el fin de sustentar la independencia espacial de las replicas. Para determinar la covariación intraespecífica entre los rasgos considerados en este capítulo realizamos regresiones lineales. Los valores de los rasgos fueron transformados logarítmicamente para realizar los análisis de regresión lineal de rasgo-rasgo. Cuando una covariación dada entre los rasgos fue significativa en más de una población, se aplicó un ANCOVA (sitios como efecto principal y rasgos funcionales como variable dependiente y covariable, respectivamente) para probar las diferencias entre las poblaciones en la magnitud de la covariación de los rasgos. Todos los análisis estadísticos se realizaron en Statistica 7.0 (Statsoft, EE. UU.) Todos los gráficos se realizaron en SigmaPlot 10.0 (Systat Software, EE. UU.).

CAPITULO II

Se realizaron ANCOVAS (Análisis de Covarianza) (sitio como predictor categórico, variables dependientes los rasgos de eficiencia y como predictores continuos los rasgos de seguridad) para probar las diferencias de las pendientes de los compromisos entre los sitios para cada especie. En este análisis la interacción significativa entre Sitio X (WD o LMA) indicaría que los compromisos responden diferencialmente dependiendo del sitio. Además, se realizaron regresiones lineales de Pearson, obteniendo los valores de significancia y sus r respectivos. A esto se agrega que las relaciones no fueron realizadas al azar, sino que estaban relacionadas con la independencia de los rasgos y relaciones de estructuras diferentes. Así, los potenciales trade-off se realizaron entre leño versus hoja, y que un rasgo estuviera asociado a la seguridad y el otro a la eficiencia (*e.g.* LMA- K_S - y WD- K_L). Para todas las regresiones se utilizaron datos normalizados ($\log(x+1)$). Finalmente, todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa Statistica 7.0 (Statsoft, EE.UU.) y los gráficos se realizaron con el programa SigmaPlot 10.0 (Systat Software, EE.UU.).

RESULTADOS

ESTATUS DE LOS MANUSCRITOS

CAPITULO I:

VARIATION IN TRAITS RELATED TO WATER TRANSPORT IN *NOTHOFAGUS DOMBEYI* HELPS TO EXPLAIN ITS LATITUDINAL DISTRIBUTION LIMIT IN THE CHILEAN ANDES **(PUBLICADO EN PLANT ECOLOGY AND DIVERSITY, CARRASCO-URRA, F, QUEZADA, I. M & A. SALDAÑA.2018. 11(3) 307-317).**

CAPITULO II:

¿HAY COMPROMISOS Y DIFERENCIAS EN MAGNITUD ENTRE RASGOS FUNCIONALES DE SEGURIDAD *VERSUS* EFICIENCIA EN EL TRANSPORTE DE AGUA DE DOS *NOTHOFAGUS* CON HÁBITO FOLIAR CONTRASTANTE A LO LARGO DE LOS ANDES DE CHILE? **(EN REVISIÓN EN GAYANA BOTÁNICA).**

CAPITULO I

Variación en los rasgos relacionados con el transporte de agua en *Nothofagus dombeyi* ayuda a explicar su límite de distribución latitudinal en los Andes chilenos.

Variation in traits related to water transport in *Nothofagus dombeyi* helps to explain its latitudinal distribution limit in the Chilean Andes

Fernando Carrasco-Urra*^a, Iván M. Quezada^a & Alfredo Saldaña^a

^a *Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile*

*Corresponding author. Email: fercarrasco.urra@gmail.com

ABSTRACT

Background: Functional traits related to water transport in plants, their variations and correlations can be related to the latitudinal range limits of tree species.

Aims: We evaluated whether the variation and covariation of traits related to safety and efficiency in water transport in *Nothofagus dombeyi* could help to explain its climatic and geographic limits along the Chilean Andes.

Methods: We quantified and correlated the intraspecific variations of leaf mass per area, wood density (WD), and leaf and xylem hydraulic conductivities in three populations of *N. dombeyi* near its northern and southern range limits and in its mid-latitudinal distribution.

Results: *N. dombeyi* showed a considerable intraspecific variation in traits related to safety and efficiency of water transport. These traits showed functional restrictions both in the northern and southern distribution limits, where climatic conditions could be considered stressful. We found a negative covariation between safety and efficiency traits (*e.g.* WD vs. leaf specific hydraulic conductivity) in the southern population, while hydraulic conductivity traits (xylem and leaf conductivities) showed a positive covariation along the three populations.

Conclusions: Functional traits allow the potential specific filter mechanisms underlying the current range limits of *N. dombeyi* along the climatic-gradient, where their individuals exhibit variations in strategies for acquiring water resources associated with embolism resistance.

Keywords: efficiency of water transport, embolism resistance, hydraulic conductivity, hydraulic safety, tree species range limits.

INTRODUCTION

The geographical ranges of tree species are determined by both historical processes and climatic factors, especially by combinations of precipitation and temperature (Loehle 1998, Bongers *et al.* 1999, Davis *et al.* 1999). Climatic conditions determine the distribution not only of species, but also of the life form and function of its individuals (Hulshof and Swenson 2010). This is due to the fact that climate constitutes the overall physical constraint under which plants must establish themselves and reproduce, subject to biotic interactions modulating plant fitness (Stahl *et al.* 2014). Functional traits, defined as morpho - physio - phenological traits which impact fitness indirectly via their effects on growth, reproduction and survival (*sensu* Violle *et al.* 2007), have been used to understand the relationship between plant traits and climate, and more specifically to infer the mechanisms underlying plants distribution under particular climate conditions (Díaz and Cabido 2001, Westoby and Wright 2006). Thus, the intraspecific variations of plant functional traits can help us understand the underlying mechanisms that drive plant species distribution at different spatial scales (Díaz *et al.* 2004, Thuiller *et al.* 2004, Cornwell and Ackerly 2009). The role of intraspecific trait variations and their relationships with climatic conditions have been little studied in terms of explaining the geographical distribution limits of species (Mitchell and Bakker 2014). Therefore, characterising the variations and relationships of functional traits and understanding their climatic constraints can be seen as a first step to understanding the current and future distribution of plant species, as well as the consequences for ecosystems on a more functional basis (Stahl *et al.* 2014).

Several studies have proposed morpho-functional-traits appropriate to understanding the functional variations and distribution ranges of species (*e.g.* Reich *et al.* 1999, Westoby *et al.* 2002, Cornelissen *et al.* 2003, Wright *et al.* 2004). Traits related to water transport in woody plants are particularly interesting, since these traits are highly sensitive to abiotic factors or environmental

stresses such as freezing temperatures and drought, which significantly influence species distributions (Brodribb and Hill 1999, Cavender-Bares and Holbrook 2001, Choat *et al.* 2007, Chen *et al.* 2009a, Chen *et al.* 2009b, Markesteijn *et al.* 2011, Bucci *et al.* 2012). Among these traits, those associated with the safety and efficiency of water transport are particularly informative of the functional strategies of plant species (*e.g.* Brodribb *et al.* 2010). Leaf mass per area (LMA) and wood density (WD) are two functionally relevant traits that reflect safety in water transport because their variation is related to the vulnerability of xylem to cavitation and embolism (Tyree and Zimmermann 2002, Baas *et al.* 2004, Fu *et al.* 2012). It is expected, for example, that plants with high mean values of LMA will have thick laminae and high tissue density (Niinemets 1999), contributing to a reduction in water loss and reduced susceptibility to desiccation under drought conditions (Ackerly *et al.* 2002, Westoby and Wright 2006). Trees growing under dry, cold conditions show higher mean values of WD (associated with a high embolism resistance) than those growing under hot and wet environmental conditions (Preston *et al.* 2006). In the meanwhile, leaf specific conductivity (K_L) and xylem specific conductivity (K_S) are indicators of hydraulic conductivity and efficiency of water transport in leaf and wood structures at the individual level (Brodribb *et al.* 2002, Bass *et al.* 2004). Recent studies have often focused on hydraulic conductivity traits that predict growth rates and adult sizes in tree species of Asian tropical (Fan *et al.* 2011), correlations between K_L and K_S among species of the same family and leaf habit (Chen *et al.* 2009a), or different leaf habit and species performance (Chen *et al.* 2009b). Although the functional relevance of each of these traits is well accepted in terms of potentially explaining distribution limits of species, evidence regarding the variations and correlations among LMA, WD, K_S and K_L as a way to determine the potential mechanistic bases of range limits is less understood.

Historically, the Andes range in southern South America has been characterised by the predominance of *Nothofagus* species. Their Quaternary distribution has been associated with the

climatic, geomorphological and edaphic conditions resulting from the glacial history and different disturbance regimes (Villagrán 1991). In fact, the temperate Chilean Andes was glaciated and affected by volcanism during this period (Stern 1990, Veblen 1981). Currently in Chile, along the Andes, there is a major variation in climatic conditions from the north to the south, with a decrease in the mean annual temperature and an increase in the mean annual precipitation (Hajek and Di Castri 1975, Luebert and Pliscoff 2006). The *Nothofagus* species are currently distributed along this gradient, where *N. dombeyi* stands out for being the most widely distributed evergreen tree throughout the temperate forests of Chile (Amigo and Rodríguez-Gutián 2011), from 34° 33'S to 47° 02'S (Marticorena and Rodríguez 2003), spanning a wide range of climatic conditions (Donoso *et al.* 2004a). Its northern limit shows a minimum temperature of the coldest month of 5.6°C, maximum temperature of the warmest month of 19.6°C, precipitation in the wettest month of 196 mm and a precipitation in the driest month of 8 mm (WorldClim database, Hijmans *et al.* 2005). Meanwhile, at the southern limit of the species the minimum temperature of the coldest month of -1.7°C, maximum temperature of the warmest month of 15.6°C, precipitation of the wettest month is 106 mm, and precipitation in the driest month is 53. over this climatic-gradient, *N. dombeyi* shows high variation in leaf area, seed size, seed number (Donoso *et al.* 2004a, Donoso *et al.* 2004b) and in its physiological responses, differently from other evergreen *Nothofagus* species (Alberdi 1987, Premoli 1996). In addition, *N. dombeyi* has higher values of water-use efficiency and net photosynthesis (Piper *et al.* 2007), and consequently, higher drought tolerance than *N. nitida*, another evergreen species of the same genus which coexists with *N. dombeyi* in the southern part of its distribution range. These data suggest that *N. dombeyi* is a good model species to study functional mechanisms underlying the range limits.

The main goal of our study was to evaluate whether the variation and covariation of the functional traits related to safety and efficiency in water transport (LMA, WD, K_L and K_S) in *N.*

dombeyi could help to explain its climatic and geographic distribution limits along the Chilean Andes. In this study, we focused on these plant functional traits to infer their limiting effect on the climate range of *N. dombeyi*, an evergreen temperate tree species, by studying its populations across its distribution. We hypothesised that populations near the northern and southern extremes of the range of *N. dombeyi*, where climatic conditions are less favourable (with low rainfall or high-low temperatures, respectively), may display functional trait responses associated with embolism resistance (lower K_L and K_S , and higher WD and LMA). Regarding the covariation among traits, we hypothesised negative and significant relationships between safety (WD or LMA) and efficiency traits (K_L or K_S) in the populations of *N. dombeyi* at the extremes of its distribution.

MATERIALS AND METHODS

STUDY SPECIES AND SAMPLING SITES

Nothofagus dombeyi is an angiosperm tree species endemic to the forests of Chile and Argentina. In Chile, it grows from 34° 33'S - 47° 02'S (Colchagua to Aysén provinces) (Marticorena and Rodríguez 2003). Trees can reach up to 40 m in height with dense foliage on their horizontally spreading branches (Marticorena and Rodríguez 2003). It is one of the most common species within the temperate Chilean forest, growing near rivers and lakes and on mountainsides where it can reach elevations of up to 1000 m.a.s.l. (Rodríguez *et al.* 2005). In this study, fieldwork was carried out between January and March 2014 (the austral summer). Three sites with different climatic conditions along a latitudinal climate gradient were sampled near the northern and southern limits of the natural distribution range of *N. dombeyi*, and in the centre of its distribution area. Sites were selected to represent a high relative frequency of *N. dombeyi* (Figure 1, Table 1). The information about the vegetation description and plant species present at the sampling sites were obtained from Saldaña *et al.* (2005), Carrasco-Urra and Gianoli (2009) and Luebert and Plischoff (2006).

CLIMATIC VARIABLES AND SOIL TYPES

The climatic variables were compiled from the WorldClim database and analysed by DIVA-GIS software (<http://www.diva-gis.org>). For each sampling site, we obtained six climatic variables with a raster cell resolution of 1 km x 1 km. These variables were three related to temperature (annual mean temperature, maximum temperature of the warmest month and minimum temperature of the coldest month) and three to rainfall (annual precipitation, precipitation in the wettest month and precipitation in the driest month). Additionally, we included two predictor indices, one for temperature and one for precipitation. These showed the climatic variations of local sites: annual temperature range — defined as a measurement of the temperature variation over a given period of time (O'Donnell and Ignizio 2012), and precipitation seasonality— defined here as a measurement of the variation in the total monthly precipitation over the course of the year (O'Donnell and Ignizio 2012). From an ecological point of view, the annual temperature range is beneficial when examining whether species' distributions are affected by ranges of extreme temperature conditions (O'Donnell and Ignizio 2012). Meanwhile, the precipitation seasonality index is relevant since species distributions can be strongly influenced by rainfall variability, where larger percentages represent a greater variability in rainfall (O'Donnell and Ignizio 2012). Meanwhile, the soil types associated with the sampled sites were characterised according to Casanova *et al.* (2013).

SAMPLING OF INDIVIDUAL PLANTS AND MEASUREMENT OF FUNCTIONAL TRAITS RELATED TO WATER TRANSPORT SAFETY

For each site, we set a sampling line perpendicular to the slope and every 10 m along this line 25-30 trees (diameters between 30 and 45 cm at breast height) were selected for sampling. Only individuals that were not overtopped by other trees were sampled. LMA was determined for five leaves from five different sun-exposed branches for each individual tree. Healthy, mature, fully expanded leaves were

extracted from the fifth position, from the apex of the branch towards the trunk of each tree. Leaves were scanned (Canon, CanoScan LIDE100 model) to determine leaf area, using ImageJ software (<http://imagej.nih.gov/ij/>, National Institute of Health, Bethesda, MD, USA), and subsequently dried at 70°C for 72 h to obtain the leaf dry mass for calculating LMA. Also, two stem sapwood xylem cores (3-5 cm) were used to estimate WD per individual trees. After using the cores to estimate the fresh wood volume with the water-displacement method (Chave 2005), they were dried at 70°C for 72 h, weighed to obtain wood dry mass for calculating WD (Chave *et al.* 2009; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

FUNCTIONAL TRAIT RELATED TO WATER TRANSPORT EFFICIENCY

To estimate hydraulic conductivity, we collected branch samples from 15 to 20 individual trees per site (ca. 1.4 m in length), from sun-exposed, healthy branches. These were taken from the same trees sampled for leaf and wood functional traits. First, we estimated the maximum vessel length in *N. dombeyi* from a subset of branches collected from 10 trees per sampling site. Secondly, we took samples to estimate hydraulic traits. Samples were taken from branches that were cut-off in the early morning (between 07:00 and 10:00 h) to reduce potential embolism. The samples were immediately covered with wet paper towels at their distal ends, and then placed in opaque plastic bags with water, after which they were transported to the field station (Vinya *et al.* 2012, Pivovarovoff *et al.* 2014). At the field station, the distal ends of each branch were re-cut (ca. 20 cm) under water and covered with opaque plastic bags before estimating their hydraulic traits within 10 h from sampling, at an ambient temperature of 20°C. Finally, the branch segments were measured using the low-pressure steady-state flow meter method (SSFm) (*see* Melcher *et al.* 2012). This was done by measuring the decrease in water pressure across a capillary tube of known resistance connected with the branch segment that was being measured (Brodribb *et al.* 2002). The water flowed from a head pressure of around 0.01

MPa, resulting in delivery pressures to the stems of about half this value. To avoid ions affecting hydraulic measurements, the branch segment solution was filtered and KCl was added to reach a concentration of 0.001 M (Brodribb *et al.* 2002). Lastly, branch segments were attached to the flow meter and the head pressure and delivery pressure values were recorded (Brodribb *et al.* 2002).

We then used the hydraulic measurements obtained from the flow meter to estimate the mass flow rate of water through an excised stem segment per unit gradient or stem hydraulic conductivity (K_H) (Brodribb and Field 2000). Then, we standardised the flow of water per unit sapwood area and estimated the xylem specific hydraulic conductivity (K_S ; $\text{kg MPa}^{-1} \text{ m s}^{-1}$), dividing the K_H by the sapwood cross-section area (Salgado-Negret *et al.* 2015). The cross-section area was cut from the middle part of the branch segment used to quantify K_H and perfused with safranin dye to visualise the conductive xylem area (Brodribb *et al.* 2002). Then, the segment of the sapwood cross-section area was photographed using a Canon Reflex Rebel T3 camera (Canon Corporation, Japan), and the image was processed using the image-processing software ImageJ to determine the conductive xylem area. Finally, we estimated the leaf specific hydraulic conductivity (K_L), dividing K_H by the total leaf area supported per branch (Brodribb and Field 2000). Leaves were extracted from the same branches used to estimate the hydraulic conductivity, after which they were scanned and analysed using ImageJ to determine the total leaf area per branch.

STATISTICAL ANALYSES

To quantify average differences in functional traits among sites, we carried out a one-way analysis of variance (ANOVA), after evaluating the normality and homogeneity of the variance of our data using Shapiro-Wilks and Levene tests (Zar 1999). When ANOVA results were significant ($P < 0.05$), we carried out a post-hoc Tukey test. For each functional trait, we used a spatial Durbin–Watson test for residual autocorrelation (Seber and Wild 1989). We did not find any significant spatial

autocorrelation among the residuals of our analysis of the functional traits (Table 3). To determine the intraspecific covariation among functional traits, we carried out linear regressions for all functional traits. All plant traits were log-transformed prior to analysis to linearise trait-to-trait relationships. When a given covariation between traits was significant in more than one population, an ANCOVA was applied (sites as main effect and functional traits as dependent variable and covariate, respectively) to test differences among populations in the magnitude of covariation of traits. All statistical analyses were conducted in Statistica 7.0 (Statsoft, USA) and all graphs were made in SigmaPlot 10.0 (Systat Software, USA).

RESULTS

CLIMATE GRADIENT

Differences in climatic variables were found among the three sampled sites (Table 2). In particular, the northern site of Altos de Lircay was the driest and demonstrated the highest variation in annual rainfall compared to the southern sites. The central site, in Puyehue National Park, was the wettest and warmest site. Finally, the southern site, near the city of Coyhaique, was the coldest and showed the least variation in rainfall (Table 2). The indices showed that from north to south the sampled sites decreased their variation.

FUNCTIONAL TRAITS AND VARIATION AMONG SAMPLED SITES

Nothofagus dombeyi individuals at their northern limit had significantly higher mean WD values than those located in the southern extreme ($F_{2,77} = 6.388$; $P < 0.005$; Figure 2; Table 3). This result provided evidence that trees growing under dry conditions or at high temperatures have a denser wood structure. The populations located at the extremes of the latitudinal gradient (with low rainfall or high-low temperatures) showed lower hydraulic conductivities (Figure 2). Individuals from the

population in the central site had significantly higher mean values of K_L than those in the north ($F_{2,47}=5.846$; $P < 0.005$; Figure 2). The same for K_S , in the central population this trait was significantly higher than either in the north or south ($F_{2,47}=4.117$; $P < 0.05$; Figure 2, Table 3).

RELATIONSHIPS BETWEEN FUNCTIONAL TRAITS

The analysis of the linear regression showed a significant negative relationship between WD and K_S in trees growing at the southern site (Coyhaique: $r = -0.512$; $P = 0.05$; Table 4). A similar negative relationship was found between WD and K_L both at the central and southern sites (Puyehue National Park and Coyhaique: $r = -0.508$; $P = 0.052$; $r = -0.519$; $P = 0.05$, respectively). LMA was not related to any other functional trait among the sampled sites. Finally, there was a positive and significant correlation between K_S and K_L in trees growing on all sampled sites (ADL, $r = 0.847$; $P < 0.001$; PNP, $r = 0.920$; $P < 0.001$; COY, $r = 0.900$; $P < 0.001$). The magnitude of the covariation between WD and K_L showed significant differences between the central and southern populations of *N. dombeyi* ($F_{2,32}=5.649$, $P < 0.001$). Thus, although both populations displayed low K_L at higher WD values, this decrease in K_L was less marked in the southern population. ANCOVA showed significant differences in slope among the three populations only for the covariation between K_L and K_S ($F_{2,46}=51.848$, $P < 0.001$). In this case, the central *N. dombeyi* population showed a steep increase in K_L with K_S .

DISCUSSION

Our results suggest that the functional traits related to the safety and efficiency of water transport allow to infer the potential specific filter mechanisms underlying the current range limits of *N. dombeyi* along the climatic-gradient in the Chilean Andes. Along this gradient, we found considerable

intraspecific trait variation, covariation and functional restrictions in this widespread evergreen tree species. Differences in functional trait values (WD, K_L and K_S) occurred among sampling sites that differed in climatic conditions (Figure 2; Tables 2 and 3), reflecting that *N. dombeyi* individuals exhibit variation in their strategies for acquiring water associated with their embolism resistance. These functional responses to prevailing climatic conditions along its latitudinal distribution suggest that specific abiotic filters shape the range limits of *N. dombeyi*. The highest mean value of WD at the northern extreme may be related to the climatic conditions, including low annual precipitation, low precipitation in the driest month and low minimum temperature in the coldest month, because high values of this trait confer resistance to xylem failure (Preston *et al.* 2006). Recent studies have shown similar functional responses of WD under comparable conditions for species of the same genus (Fajardo and Piper 2011; Richardson *et al.* 2013). One reason for this result may be that WD is a complex functional trait related to the vessel area, the transverse lumen area of individual vessels, vessel density and the number of vessels per transverse area, all of which are negatively associated with one another (Preston *et al.* 2006). When trees grow denser wood, it implies they have higher vessel density, but with less vessel area (Enquist *et al.* 1999; Hacke *et al.* 2001; Ackerly 2004; Jacobsen *et al.* 2005; Jacobsen *et al.* 2007). This is a typical functional response associated with dry soils or sites that undergo frequent freezing (Carlquist and Hoekman 1985; Pockman and Sperry 2000), which causes trees to have a denser wood structure less vulnerable to embolism, maximising safety but decreasing the efficiency of their water transport (Tyree and Sperry 1989). Surprisingly, we did not find significant differences in LMA among *N. dombeyi* populations along the same climatic-gradient. We expected to find leaves of higher LMA, meaning smaller transpiring surfaces and denser leaves, in trees growing in the southern and northern sampling sites in comparison with the site located in the middle of the distribution range of the species. This could be explained by the high intrapopulation variation in LMA within each population along the gradient. It is likely that the degree of local environmental variation determines a high phenotypic variation in traits like LMA at

each site. In this vein, although light exposure has been proposed as the primary driver of LMA variation (Poorter *et al.* 2009), we controlled the light environment by collecting only sun-exposed leaves. Thus, the potential influence of environmental heterogeneity on LMA variation could be related to some other resource or condition that we did not consider in this study (*e.g.* nutrient availability, Silla and Escudero 2004).

The responses of the hydraulic traits (K_S and K_L) reflected processes operating at intraspecific-local scales, most notably the safety and efficiency of the water transport in the xylem and leaf structures, which were responding to the environmental conditions of the sites during our measurements. Thus, at the northern limit, our results could be related to embolism due to drought and at the southern limit to the risk of freeze-law embolism. These results agree with previous studies, which affirmed that when embolism resistance was found to be higher, the hydraulic conductivities of stem and leaf structure were therefore lower, considering the intraspecific or interspecific level (Brodribb and Hill 1999; Choat *et al.* 2005; Vinya *et al.* 2012; Dettman *et al.* 2013). Functionally, this implies that trees growing in sites with ‘stressful climatic conditions’ are associated with a sufficient acquisition of water resources because they are able to delay the occurrence of drought- or frost-induced embolism.

RELATIONSHIPS AMONG FUNCTIONAL TRAITS RELATED TO THE SAFETY AND EFFICIENCY OF WATER TRANSPORT

Consistent correlations were found among the functional traits related to the safety and efficiency of water transport within our sampling sites. Specifically, we found negative and significant relationships or trade-offs between $WD-K_S$, and $WD-K_L$ in trees growing at the southern sampling sites (Puyehue National Park and Coyhaique, Table 3). According to these results, *N. dombeyi* individuals with high wood densities had lower values of K_S and K_L ; they therefore had less water

transport. Our results agree with recent studies that also showed a trade-off between the two functional traits such as that by Bucci *et al.* (2012) who have found a similar relationship between $WD-K_L$ and $WD-K_S$ in *Nothofagus* species across sites with differing water availability in Chile and Argentina. Dettman *et al.* (2013) have also found a negative relationship between WD and the total cross-sectional area of the xylem (a proxy of K_S) in the co-occurring evergreen and deciduous *Nothofagus* species (*N. dombeyi*, *N. obliqua*, *N. alpina* and *N. antarctica*) in the Conguillío National Park of southern-central Chile. Functionally, individuals of *N. dombeyi* growing in southern sites showed a strong functional correlation between efficiency (K_S or K_L) and safety (WD) of water transport, suggesting a clear ecological strategy associated with embolism resistance. Thus, this functional constraint may have a strong predictive relationship or ‘bottleneck to water flow’ that affects the growth and range distribution of *N. dombeyi* in specific habitats or sites along its latitudinal extent.

The positive relationship between traits related to the efficiency of water transport (K_S and K_L) in *N. dombeyi* individuals distributed throughout the Chilean Andes is an important result that coincides with our hypothesis. Specifically, a strong correlation of these traits occurred at the central distribution sites, where the climatic conditions were considered less stressful (Table 1 and Table 3). This pattern indicates that trees with high xylem specific hydraulic conductivities also have higher leaf specific hydraulic conductivities, suggesting a high hydraulic coordination of stem and leaf structure. A similar correlation has been suggested in other studies at the interspecific and interpopulation scale in *Nothofagus* species (*e.g.* Bucci *et al.* 2012), although opposite results have also been found in recent studies. For instance, Pivovarovoff *et al.* (2014) have shown that species in a Californian Mediterranean climate region exhibited a negative correlation between K_S and K_L . They proposed that this may allow plants from this region to limit their water loss and help to maintain the water status across plant structures. However, our positive correlation between K_L and K_S or efficiency

of water transport suggests that a high vulnerability to embolism may exist within species (Rosner *et al.* 2006). Thus, we could have individuals with leaves that have a xylem with wider vessels capable of increasing their potential transpiratory demand, and opening stomata. These characteristics of *N. dombeyi* could be a problem at the intraspecific level in terms of distribution patterns, since trees that grow on a site with low precipitation (a proxy of low availability of water) or high temperatures were more likely to have deficient stomatal closure control or a poor water-use strategy, making them more likely to suffer from embolism. This could indicate, from a functional approach, that a positive correlation between K_S and K_L could also represent a ‘restrictive relationship’ which may affect the overall water transport of *N. dombeyi*.

Although several studies have discussed how temperature is one of the most important abiotic factors determining the range limits of tree species, a general trend in our study showed that it is not the only key factor; rainfall and its variations also proved to be a relevant factor. Thus, the two abiotic factors that influenced the functional responses within the latitudinal distribution range limits of *N. dombeyi* could even be synergistic. For example, Donoso *et al.* (2004b) have described how trees in the Mediterranean climate zone, on the northern limit of the distribution range of *N. dombeyi*, grow next to watercourses or in slow-draining soils and form forests of low density. Meanwhile, in the central sites where the climatic conditions are less stressful (*e.g.* Puyehue National Park), trees grow in great abundance, inhabiting well-drained soils, wet soils, and forming forests with high density. Therefore, our results support the hypothesis that in sites near the northern and southern limits of the species, where climatic conditions are less favorable, embolism resistance is the potential functional mechanism that limits the latitudinal range distribution of this species. Further research on the functional basis of evergreen tree species distribution in southern temperate forests should also include other ecological factors (biotic and abiotic) not considered in this study. For example, Körner *et al.* (2016) have commented that other drivers that influence the current species distribution and

range limits as (1) biotic interactions (competition, pathogens, herbivory); (2) disturbances (*e.g.* wind-throw, fire, erosion) and (3) dispersal limitations, related to habitat connectivity or seed and vector traits.

Finally, studies related to climate change scenarios in Chile have shown a general trend of an increase in mean temperatures and a decrease in rainfall (CONAMA 2006). This scenario would cause a decrease in the expected future distribution range of *Nothofagus* species that dominate the temperate forests of southern South America (Alarcón and Cavieres 2015). In fact, previous studies have discussed that populations at the periphery or extremes of their distribution range are at greater risk of extinction due to climate change (Hardie and Hutchings 2010). Thus, we suggest that the functional approach and functional hydraulic traits should be considered as baseline information for refine habitat models for projecting future distributions of plant species.

CONCLUSIONS

We successfully related variation and covariation of functional traits to the climatic variability in the range of a temperate evergreen tree species in southern South America. The trait expressions obtained suggest that the underlying filter mechanisms are related to the latitudinal distribution range of the species in the Chilean Andes. Namely, *N. dombeyi* individuals exhibit different strategies for acquiring water and these are associated with the potential functional mechanism of embolism resistance related to less favourable climatic conditions at its Mediterranean edge of distribution range. Thus, we recommend that our functional approach be used for testing the niche-based projections of current and future distribution of tree species along climatic-geographic gradients.

ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank Pamela Barrientos, Cristóbal Carrasco, and Camila Pedreros for their valuable help in both the field and the laboratory. We thank CONAF for granting permits to work in Altos de Lircay National Reserve and Puyehue National Park. The first author thanks Timothy Brodribb, Giselle Astorga, Audrey Quentin and Greg Jordan for their valuable help during his doctoral stay at the University of Tasmania (UTAS). Finally, we thank an anonymous referee and Ph.D. Laszlo Nagy for their very constructive comments.

FUNDING

The first author was supported by a CONICYT doctoral fellowship, MECESUP UCO-0708, Asignación Anual para Gastos Operacionales de Proyecto de Tesis Doctoral-CONICYT, FONDECYT 11090133 and 1140455, Proyecto EDPG LPR-161 Dirección de Postgrado Universidad de Concepción.

DISCLOSURE STATEMENT

The authors declare that do not have any financial interest or benefit from the direct applications of this research.

NOTES ON CONTRIBUTORS

Fernando Carrasco-Urra is a Ph.D. student whose research interests include the ecology and functional ecology of *Nothofagus* species and climbing plants of the Chilean forests.

Iván M. Quezada is interested in the effects of climate on the phenotypic responses biogeography of plants.

Alfredo Saldaña is an Associate Professor; his research interests include plant species distribution and plant ecophysiology.

REFERENCES

- Ackerly D, Knight C, Weiss S, Barton K, Starmer K. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130:449-457.
- Ackerly D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* 74:25-44.
- Alarcón D, Cavieres LA. 2015. In the right place at the right time: Habitat representation in protected areas of South American *Nothofagus*- Dominated plants after a dispersal constrained climate change scenario. *PLoS ONE* 10(3):e0119952. doi:10.1371/journal.pone.0119952.
- Alberdi M. 1987. Ecofisiología de especies chilenas del género *Nothofagus*. *Bosque* 8:77-84.
- Amigo J, Rodríguez-Gutián MA. 2011. Bioclimatic and phytosociological diagnosis of the species of the *Nothofagus* genus (Nothofagaceae) in South America. *International Journal of Geobotanical Research* 1:1-20.
- Baas P, Ewers FW, Davis SD, Wheeler EA. 2004. Evolution of xylem physiology. Pages 273-296 in Hemsley AR, Poole I, eds. *The evolution of plant physiology*. London, UK: Elsevier Academic Press
- Bongers F, Poorter L, van Rompaey R, Parren MPE. 1999. Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Cote d'Ivoire: response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science* 10:371-382.
- Brodribb T, Hill RS. 1999. The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. *New Phytologist* 143:365-372.
- Brodribb TJ, Feild TS. 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant Cell and Environment* 23:1381-1388.
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Gutierrez MV. 2002. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell and Environment* 25:1435-1444.
- Brodribb, TJ, Field TS, Sack L. 2010. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Functional Plant Biology* 37:488-498.
- Bucci SJ, Scholz FG, Campanello PI, Montti L, Jimenez- Castillo M, Rockwell FA, La Manna L, Guerra P, Lopez Bernal P, Troncoso O, Enricci J, Holbrook MN, Goldstein G. 2012. Hydraulic differences along the water transport system of South American *Nothofagus* species: do leaves protect the stem functionality? *Tree Physiology* 32:880-893.
- Carlquist S, Hoekman DA. 1985. Ecological wood anatomy of the wood southern Californian flora. *IAWA Bulletin* 6:319-347.
- Carrasco-Urra F, Gianoli E. 2009. Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability? *Journal of Vegetation Science* 20:1155-1162.
- Casanova M, Salazar O, Seguel O, Luzio W. 2013. *The soils of Chile*. 1st ed. Springer Science+Business Media Dordrecht. Netherlands.
- Cavender-Bares J, Holbrook NM. 2001. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with, contrasting habitats. *Plant Cell and Environment* 24:1243-1256.

- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351-366.
- Chave J. 2005. Measuring wood density for tropical forest trees: A field manual for the CTFS sites. Pages 6 Pages ([http://www.rainfor.org/upload/ManualsEnglish/wood_density_english\[1\].pdf](http://www.rainfor.org/upload/ManualsEnglish/wood_density_english[1].pdf)).
- Chen J-W, Zhang Q, Cao K-F. 2009a. Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in south-western China *Ecological Research* 24:65-73.
- Chen JW, Zhang Q, Li XS, Cao KF. 2009b. Independence of stem and leaf hydraulic traits in six Euphorbiaceae tree species with contrasting leaf phenology. *Planta* 230:459-468.
- Choat B, Sack L, Holbrook NM. 2007. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New Phytologist* 175:686-698.
- Choat B, Ball MC, Lully JG, Holtum AM. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees-Structure and Function* 19:305-311.
- CONAMA. 2006. Estudio de la Variabilidad Climática en Chile Para el Siglo XXI. Santiago: Comisión Nacional de Medio Ambiente. Chile.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Cornwell WK, Ackerly DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.
- Davis SD, Sperry JS, Hacke UG. 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany* 86:1367-1372.
- Dettmann S, Perez CA, Thomas FM. 2013. Xylem anatomy and calculated hydraulic conductance of four *Nothofagus* species with contrasting distribution in South-Central Chile. *Trees-Structure and Function* 27:685-696.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646-655.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.
- Donoso C, Premoli AC, Donoso P. 2004a. Variación en *Nothofagus* siempreverdes sudamericanos. Pages 189-214 in Donoso C, Premoli AC, Gallo L, Ipinza R, eds. Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.

- Donoso C, Premoli AC, Gallo L, Ipinza R. 2004b. Variación intraespecífica en especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401:907-911.
- Fajardo A, Piper FI. 2011. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist* 189:259-271.
- Fan DY, Jie SL, Liu CC, Zhang XY, Xu XW, Zhang SR, Xie ZQ. 2011. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiology* 31:865-877.
- Fu P-L, Jiang Y-J, Wang A-Y, Brodribb TJ, Zhang J-L, Zhu S-D, Cao K-F. 2012. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany* 110:189-199.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126:457-461.
- Hajek E, Di Castri F. 1975. Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile Santiago de Chile. Chile.
- Hardie DC, Hutchings JA. 2010. Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews* 18:1-20.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 25:1965-1978.
- Hulshof CM, Swenson NG. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* 24:217-223.
- Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA, Davis SD. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* 139:546-556.
- Jacobsen AL, Pratt RB, Ewers FW, Davis SD. 2007. Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California. *Ecological Monographs* 77:99-115.
- Körner C, Basler D, Hoch G, Kollas C, Lenz A, Randin CF, Vitasse Y, Zimmermann NE. 2016. Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *Journal of Ecology* 104: 1076-1088.
- Loehle C. 1998. Height growth rate tradeoffs determine Northern and Southern range limits for trees. *Journal of Biogeography* 25: 735-742.
- Luebert F, Pliscoff P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. 1st ed. Editorial Universitaria S.A. Santiago de Chile. Chile.
- Markesteyn L, Poorter L, Paz H, Sack L, Bongers F. 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant Cell and Environment* 34:137-148.
- Marticorena C, Rodríguez R. 2003. Flora de Chile: Berberidaceae-Betulaceae. 1st ed. Volumen 2 (2). Universidad de Concepción. Concepción. Chile.

- Melcher PJ, Holbrook NM, Burns MJ, Zwieniecki MA, Cobb AR, Brodribb TJ, Choat B, Sack L. 2012. Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods in Ecology and Evolution* 3:685-694.
- Mitchell RM, Bakker JD. 2014. Intraspecific trait variation driven by plasticity and ontogeny in *Hypochoeris radicata*. *Plos One* 9(10): e109870.
- Niinemets U. 1999. Components of leaf dry mass per area - thickness and density - alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist* 144:35-47.
- O'Donnell M, Ignizio D. 2012. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. U.S. Geological Survey Data Series 691:10p.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier B, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234.
- Piper FI, Corcuera LJ, Alberdi M, Lusk CH. 2007. Differential photosynthetic and survival responses to soil drought in two evergreen *Nothofagus* species. *Annals of Forest Science* 64:447-452.
- Pivovarov AL, Sack L, Santiago LS. 2014. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. *New Phytologist* 203:842-850.
- Pockman WT, Sperry JS. 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of sonoran desert vegetation. *Journal of Botany* 87:1287-1299.
- Poorter H, Niinemets U, Poorter L, Wright IJ, Villar R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA) a meta-analysis. *New Phytologist* 182:565-588.
- Premoli AC. 1996. Leaf architecture of South American *Nothofagus* (Nothofagaceae) using traditional and new methods in morphometrics. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121:25-40.
- Preston KA, Cornwell WK, Denoyer JL. 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170:807-818.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80(6):1955-1969.
- Richardson SJ, Allen RB, Buxton RP, Easdale TA, Hurst JM, Morse CW, Smissen RD, Peltzer DA. 2013. Intraspecific relationships among wood density, leaf structural traits and environment in four co-occurring species of *Nothofagus* in New Zealand. *Plos One* 8(3):DOI10.1371/journal.pone.0058878.
- Rodríguez R, Ruiz E, Elissetche JP. 2005. Árboles en Chile. Editorial Universidad de Concepción. Concepción. Chile.
- Rosner S, Klein A, Wimmer R, Karlsson B. 2006. Extraction of features from ultrasound acoustic emissions: a tool to assess the hydraulic vulnerability of Norway spruce trunkwood? *New Phytologist* 171:105-116.

- Saldaña A, Gianoli E, Lusk CH. 2005. Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia* 145:252-257.
- Salgado-Negret B, Canessa R, Valladares F, Armesto JJ, Pérez F. 2015. Functional traits variation explains the distribution of *Aextoxicon punctatum* (Aextoxicaceae) in pronounced moisture gradients within fog-dependent forest fragments. *Frontiers in Plant Science* 6:511. doi: 10.3389/fpls.2015.00511.
- Seber GAF, Wild CJ. 1989. Nonlinear regression. New York (NY): John Wiley and Sons.
- Silla F, Escudero A. 2004. Nitrogen-use efficiency: trade-offs between N productivity and mean residence time at organ, plant and population levels. *Functional Ecology* 18(4):511-521.
- Stahl U, Reu B, Wirth C. 2014. Predicting species' range limits from functional traits for the tree flora of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:13739-13744.
- Stern CHR. 1990. Tephrochronology of Southern- most Patagonia. *National Geographic Research* 6:110-126.
- Thuiller W, Brotons L, Araujo MB, Lavorel S. 2004. Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography* 27:165-172.
- Tyree MT, Sperry JS. 1989. The vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Reviews Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40:19-38.
- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. New York, NY: Springer-Verlag.
- Veblen TT, Donoso C, Schlegel FM, Escobar B. 1981. Forest dynamics in South-central Chile. *Journal of Biogeography* 8:211-247.
- Villagrán C. 1991. Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:447-460.
- Vinya R, Malhi Y, Brown N, Fisher JB. 2012. Functional coordination between branch hydraulic properties and leaf functional traits in miombo woodlands: implications for water stress management and species habitat preference. *Acta Physiologiae Plantarum* 34:1701-1710.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.
- Westoby M, Wright IJ. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:261-268.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125-159.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
- Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. Fourth edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River.

Figure 1. - Map of Southern-Central Chile with the sampling sites used in this study distributed along the Chilean Andes foothills. Sampled sites from north to south: Altos de Lircay National Reserve (ADL, 35°35'S-71°01'W), Puyehue National Park (PNP, 40° 44'S- 72° 18'W), and Coyhaique city (COY, 45° 31' S-72° 03' W).

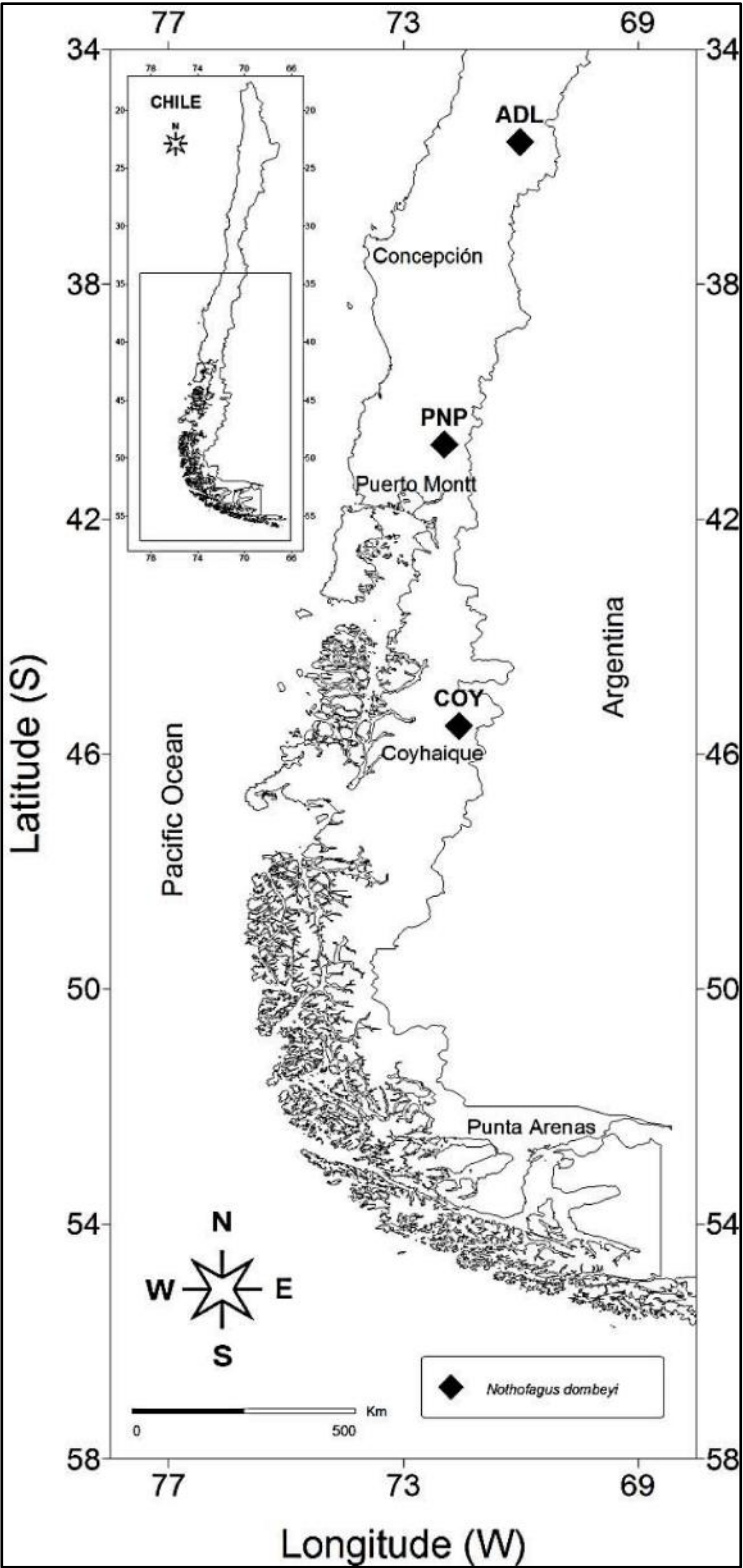


Figure 2. –Analyses of variance (ANOVA) of functional traits for *N.dombeyi* individuals growing on sampling sites considered in this study along Chilean Andes foothills. Functional traits: LMA (A), leaf specific hydraulic conductivity (K_L) (B), wood density (WD) (C), and xylem specific hydraulic conductivity (K_S) (D). Mean values (\pm SE) are shown. Significant differences among sampled sites are denoted with different letters and asterisks (a posteriori Tukey test $\alpha = 0.05$). Sampled sites: Altos de Lircay National Reserve (ADL), Puyehue National Park (PNP) and Coyhaique city (COY).

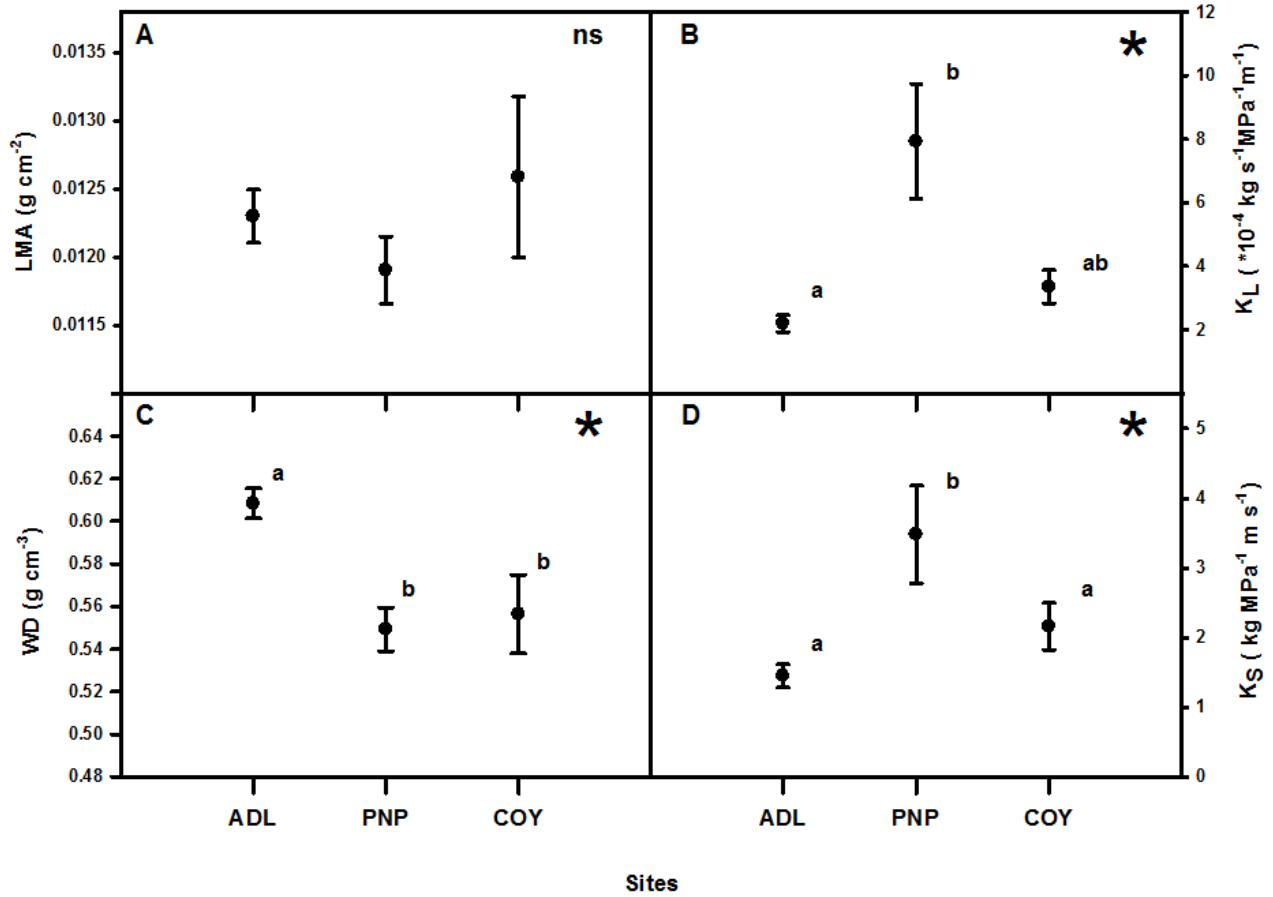


Table 1.- Description of sampling sites included in this study, coordinates, altitude, bioclimatic zone and forest description from north to south along the foothills of the Chilean Andes.

Sampling site	Coordinates	Altitude (m.a.s.l.)	Bioclimatic zone	Forest description
Altos de Lircay National Reserve (ADL, north site)	35° 35' S 71° 01' W	1450	Mediterranean pluviseasonal oceanic	Deciduous forest dominated by <i>Nothofagus</i> species, principally a mix of <i>N. dombeyi</i> and <i>N. pumilio</i> , accompanied by individuals of <i>Austrocedrus chilensis</i> , <i>N. antarctica</i> and <i>N. glauca</i> .
Puyehue National Park (PNP, middle site)	40° 44' S 72° 18' W	700	Temperate hyperoceanic	Evergreen broad-leaved forest, with species such as <i>N.dombeyi</i> , <i>Laureliopsis philippiana</i> , <i>Aextoxicon punctatum</i> , and <i>Eucryphia cordifolia</i> .
Coyhaique (COY, south site)	45° 31' S 72° 03' W	510	Temperate	Andean deciduous temperate forest of <i>N. pumilio</i> and <i>Berberis ilicifolia</i> , showed a mix of <i>N.dombeyi</i> and <i>N. nitida</i> as dominant species, such as <i>N. betuloides</i> , <i>Ribes magellanicum</i> , and <i>Chusquea montana</i> .

Table 2. - Climatic variables and soil types of the sampling sites considered in this study. Abbreviations: Altos de Lircay National Reserve (ADL), Puyehue National Park (PNP) and Coyhaique (COY).

CLIMATIC VARIABLES	SITES		
	ADL	PNP	COY
Annual mean temperature (mm)	6.8	9.6	6.5
Maximum temperature of the warmest month (°C)	22	21.7	16.3
Minimum temperature of the coldest month (°C)	-3.9	0.9	-1.7
Annual temperature range (°C)	25.9	20.8	18
Annual precipitation (mm)	965	2344	1172
Precipitation in the wettest month (mm)	204	349	174
Precipitation in the driest month (mm)	14	84	57
Precipitation seasonality (%)	89.2	47.1	42.1
Soil type	Volcanic	Volcanic	Volcanic

Table 3. Summary of mean values and standard errors of functional traits measured in the sampling sites of *N. dombeyi* populations along its latitudinal distribution ADL, PNP, and COY, Chilean Andes.; LMA, leaf mass per area, WD, wood density, K_L , leaf specific hydraulic conductivity; K_s , xylem specific hydraulic traits; p values refer to a Durbin-Watson test.

TRAITS	SITES			D-W test
	ADL	PNP	COY	
LMA (g cm ⁻²)	0.012±0.0002	0.0119±0.0003	0.0126±0.0006	0.21
WD (g cm ⁻³)	0.608±0.0071	0.549±0.0102	0.556±0.0185	0.84
K_L (kg s ⁻¹ MPa ⁻¹ m ⁻¹) *10 ⁻⁴	2.200±0.2600	7.930±1.8100	3.350±0.5200	0.89
K_s (kg MPa ⁻¹ m s ⁻¹)	1.448±0.1676	3.482±0.6978	2.162±0.3352	0.69

Table 4. -Intraspecific correlations between functional traits at ADL, PNP, COY, Chile. Values are Pearson correlation coefficients. All plant traits were \log_{10} transformed before analysis. Correlations in bold are significant at $\alpha = 0.005$. WD, wood density, LMA, leaf mass per area, K_L , leaf specific hydraulic conductivity; K_S , xylem specific hydraulic traits

TRAIT 1	TRAIT 2	SITES		
		ADL	PNP	COY
WD	LMA	0.110	-0.245	-0.186
	K_S	-0.198	-0.412	-0.512
	K_L	-0.296	-0.508	-0.519
LMA	K_S	0.067	-0.008	0.098
	K_L	0.193	-0.030	0.009
K_S	K_L	0.847	0.920	0.900

CAPITULO II

¿Hay compromisos y diferencias en magnitud entre rasgos funcionales de seguridad *versus* eficiencia en el transporte de agua de dos *Nothofagus* de hábito foliar contrastante en los Andes de Chile?

Fernando Carrasco-Urra* & Alfredo Saldaña¹

¹ *Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.*

Fax:+56(0) 412246005

Email de contacto: F.C-U (fecarrasco@udec.cl); A.S (asaldana@udec.cl).

*Autor de correspondencia: fecarrasco@udec.cl

RESUMEN

La evaluación de compromisos entre rasgos funcionales asociados al transporte de agua como explicación mecanicistas de la distribución de especies arbóreas es un enfoque poco utilizado. Pocos gradientes climáticos-geográficos del mundo presentan especies emparentadas filogenéticamente, que difieran en sus hábitos foliares y que formen bosques mixtos como lo es el género *Nothofagus* en la Cordillera de los Andes de Chile; y que al mismo tiempo en este gradiente se presenten condiciones climáticas contrastantes. El presente estudio evaluó la presencia de compromisos entre rasgos asociados a la seguridad (densidad de la madera, masa foliar por área) y eficiencia en el transporte de agua (conductividades hidráulicas de hoja y xilema) que permitan entender las restricciones funcionales a nivel de especie y sitio-población a lo largo del gradiente latitudinal. Hipotetizamos, i) debido a que la siempreverde *N. dombeyi* se ve mayormente influenciada por condiciones climáticas adversas (*i.e.* mantiene hojas en invierno), esta presenta compromisos entre eficiencia y seguridad en el transporte de agua mas marcados que la decidua *N. pumilio*, y ii) en ambas especies (intraespecíficamente) la magnitud de estos compromisos es mayor en sitios con condiciones climáticas menos favorables (frío y/o menos precipitaciones). Seleccionamos tres sitios por especies, poblaciones cercanas al límite septentrional y meridional de la distribución latitudinal y una población central. Los resultados muestran un trade-off entre rasgos de seguridad y eficiencia en el transporte de agua para la siempreverde *N. dombeyi*, donde hubo una relación negativa entre la densidad de la madera y la conductividad hidráulica de hoja en sus sitios de distribución centro y sur, siendo éste último el con mayor magnitud de compromiso. Por su parte, la decidua no presentó ningún compromiso funcional entre las relaciones consideradas en este estudio. Estos resultados permiten definir relaciones claves y restrictivas que modelan las distribuciones actuales de ambas especies en estudio, como también de las posibles consecuencias bajo escenarios de cambio climáticos. Se concluye la importancia de la mirada funcional a través de rasgos asociados a la

eficiencia y seguridad en el transporte de agua, lo que permitiría entender no sólo la distribución actual, sino también la futura bajo el escenario de cambio climático para los *Nothofagus* sudamericanos.

Palabras claves: siempreverde, deciduo, mecanismo funcional, embolismo, cavitación, transporte de agua.

INTRODUCCIÓN

Los patrones de distribución de las plantas han interesado a los ecólogos vegetales por décadas, aunque aún en la actualidad no hay un completo entendimiento de éstos (Woodward *et al.* 2004, Westoby & Wright 2006). A lo anterior, se suma que durante los últimos siglos se observa una serie de cambio en las condiciones climáticas del planeta, lo que actualmente conocemos como cambio climático global (Walther 2003). Proyecciones climáticas predicen cambios como aumento de la temperatura (IPCC 2014), combinados con cambios en los regímenes de precipitación y humedad del suelo (Dai 2013) los cuales causarían una mortalidad de árboles y cambios biogeográficos en la vegetación en muchas partes del mundo (Adams *et al.* 2009; Allen *et al.* 2010). Es sabido que la disponibilidad de agua en el ambiente es un factor limitante tanto a nivel individual como en la distribución de las especies vegetales (Sperry *et al.* 2008, Brodribb 2009), influyendo directamente en la capacidad de suministrar agua a los procesos fisiológicos de las plantas (Brodribb & Feild 2000, Tyree & Zimmermann 2002, Holbrook & Zwieniecki 2005, Blackman *et al.* 2010, Brodribb & Feild 2010, Brodribb *et al.* 2010). Uno de los mecanismos explicativos asociados a la seguridad y eficiencia en el transporte de agua y a la vez limitante en la distribución en las plantas es el embolismo (Sperry *et al.* 2008).

La cavitación, un cambio de fase del agua de líquido a vapor, ocurre en las plantas debido al transporte de agua en el xilema bajo presiones negativas (Pockman & Sperry 2000), teniendo como resultado el bloqueo de los conductos del xilema o embolismo, reduciendo así la capacidad de la planta para mover el agua desde las raíces hacia las hojas (Tyree & Sperry 1989). Estudios que evalúan el embolismo en xilema utilizan principalmente metodologías como el “*air injection method*” (*e.i.* Sperry *et al.* 1996) o de igual forma para evaluar la vulnerabilidad de la hoja, utilizan el método de “*leaf hydraulic vulnerability curves*” (Brodribb & Holbrook 2003). Sin embargo, en los últimos años, se han desarrollado cuantificaciones hidráulicas *in situ* que permiten incluir

rasgos de fácil colecta y cuantificación, evaluando también sus variaciones y relaciones con una fuerte robustez ecofisiológica (Melcher *et al.* 2012). Por otra parte, es sabido que la variación entre los rasgos de las plantas pueden representar adaptaciones a la heterogeneidad ambiental que existe tanto local como globalmente (Reich *et al.* 1999). Además, que las relaciones entre rasgos permiten inferir restricciones funcionales a nivel biofísico y de selección natural que conducen a trade-off ecológicos (Reich *et al.* 1992). Dentro de los compromisos de rasgos asociados con el transporte de agua a nivel xilemático, y que desde los trabajos seminales de Zimmerman & Brown (1977) y Carlquist (1988) muestran que son claves para las especies, es la resistencia al embolismo (seguridad) y la eficiencia en el transporte de agua (eficiencia)(Baas *et al.* 2004, Brodersen 2016). Aunque varios estudios muestran una coordinación funcional entre la estructura hidráulica del xilema y otros rasgos funcionales entre y dentro de las especies (Brodribb *et al.* 2002, Bucci *et al.* 2012, Pivovarov *et al.* 2014), nuestro conocimiento de la asociación entre la seguridad y eficiencia en el transporte de agua a nivel de planta completa (individual) aún es ambiguo. Por lo anterior, es de relevancia evaluar este compromiso a nivel xilemático propuesto por Bass *et al.* (2004) integrando otras estructura-órganos de importancia como las hojas-hábitos foliares de las especies.

Los hábitos siempreverde y deciduo muestran ser morfológica y funcionalmente diferentes traduciéndose en estrategias de ganancia y asignación de carbono como en el transporte de agua diferentes (Fu *et al.* 2012). Las deciduas al perder sus hojas en estaciones adversas, *e.g.* invierno en el hemisferio sur, evitan bajas temperaturas; mientras que las siempreverdes que co-ocurren con ellas, mantienen el transporte de agua y funcionalidad del tejido fotosintético (Kikuzawa & Lechowicz 2011, Piper & Fajardo 2014). En cuanto a seguridad de los tejidos y estructura de las plantas, las especies con hábito foliar siempreverdes tienen una mayor inversión de masa foliar por área de hoja desplegada, teniendo altos valores de masa foliar por área (LMA, de su sigla en inglés leaf mass per area), reduciendo así los requerimientos de agua en condiciones donde la

disponibilidad del recurso hídrico es menor (Poorter *et al.* 2009), comparadas con las deciduas (Villar & Merino, 2001, Wright *et al.* 2004, Villar *et al.* 2013). A nivel xilema-leño, varios estudios mencionan que las siempreverdes tienen altos valores de densidad de la madera (WD, de su sigla en inglés wood density) asociado a una mayor resistencia al embolismo comparado con las deciduas (Reich *et al.* 1992, Cornelissen *et al.* 1996, Chave *et al.* 2009; Preston *et al.* 2006, Zanne *et al.* 2010). En cuanto a la eficiencia en el transporte de agua, varios estudios muestran que las conductividades hidráulicas de xilema y de hoja (K_s , sapwood-specific hydraulic conductivity, y K_L , leaf-specific hydraulic conductivity, de sus siglas en inglés respectivamente) de las especies deciduas tienen mayores valores promedio para ambos rasgos en comparación con las siempreverdes bajo las mismas condiciones climáticas (Gartner *et al.* 1990, Sobrado 1991, 1993, 1997, Krober *et al.* 2015).

Los gradientes naturales proporcionan un marco ideal para evaluar los ajustes de las especies a través de condiciones ambientales contrastantes (García-Cervigón *et al.* 2018). Pocos gradientes climáticos-geográficos del mundo presentan especies emparentadas filogenéticamente, que difieran en sus hábitos foliares y que formen bosques mixtos como lo es el género *Nothofagus* en la Cordillera de los Andes de Chile y Argentina (Amigo & Rodríguez-Guitián 2011), y que al mismo tiempo este gradiente geográfico posea condiciones climáticas contrastante a lo largo de su extensión latitudinal (Hajek & Di Castri 1975, Luebert & Pliscoff 2006). En este estudio, nos centramos en dos especies que presentan amplias distribuciones en el centro-sur de Chile, *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. que es la siempreverde más ampliamente distribuida latitudinalmente en los bosques templados de Chile (Amigo & Rodríguez-Guitián 2011) y la decidua *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser que es la especie más ampliamente distribuida en los bosques sudamericanos alcanzando incluso las latitudes más meridionales, con

poblaciones marginales a los 56° S en los Andes (Donoso *et al.* 2004, Amigo & Rodríguez-Gutián 2011), cubriendo más de 18° de latitud (2.200 km) (Donoso 2006).

En este estudio evaluamos (1) la existencia de compromiso entre rasgos funcionales asociados a seguridad y eficiencia en el transporte de agua en poblaciones con condiciones climáticas contrastantes considerando la variación de la precipitación y temperatura a lo largo de los Andes de Chile. Para lo anterior evaluamos compromisos entre rasgos de hoja y leño (WD *vs.* K_L y LMA *vs.* K_S). Además, evaluamos (2) si la magnitud de los compromisos en cada especie considerando su hábito foliar (intraespecíficamente) varía entre poblaciones con condiciones climáticas contrastante en los Andes de Chile. Hipotetizamos, i) debido a que la siempreverde *N. dombeyi* se ve mayormente influenciada por condiciones climáticas adversas (*i.e.* mantiene hojas en invierno), esta presenta compromisos entre eficiencia y seguridad en el transporte de agua mas marcados que la decidua *N. pumilio*, y ii) en ambas especies (intraespecíficamente) la magnitud de estos compromisos es mayor en sitios con condiciones climáticas menos favorables (frío y/o menos precipitaciones).

MATERIALES Y MÉTODOS

ESPECIES EN ESTUDIO

Nothofagus dombeyi, de nombre común coigüe, crece en Chile desde la provincia de Colchagua hasta la provincia de Aisén (34° 33' - 47° 02' S). Se encuentra distribuida preferentemente en los faldeos cordilleranos de exposición sur (Marticorena & Rodríguez 2003) y es la especie más ampliamente distribuida en los bosques templados de Chile (Amigo & Rodríguez-Gutián 2011). Sus árboles pueden alcanzar hasta los 40 m de altura, de troncos cilíndricos, relativamente rectos, de hasta 2.5 m de diámetro, la corteza gris oscura con pequeñas grietas verticales (Rodríguez *et al.*

2005). Su follaje es denso con ramas fuertes, de disposición horizontal con ramas cortamente pubescentes. Hojas persistentes, simples, de 2-3.5 cm de largo, cortamente pecioladas; lámina ovoido-lanceolada a lanceolada-rómbica, coriácea, glabra, aguda en el ápice, con margen finamente aserrado. Especie monoica (Rodríguez *et al.* 2005).

Por su parte *Nothofagus pumilio*, conocido como lenga, en Chile exhibe una distribución natural en la Cordillera de los Andes desde la Provincia de Talca hasta cerca del Archipiélago del Cabo de Hornos (35° 35' -55° 31' S), siendo la especie arbórea más ampliamente distribuida en el territorio de Sudamérica extratropical (Amigo & Rodríguez-Gutián 2011). Sus individuos pueden alcanzar hasta los 30 m de altura con copa piramidal. Presentan troncos rectos, cilíndricos de hasta 1.5 m de diámetro. Su corteza es delgada, gris oscura y agrietada longitudinalmente (Marticorena & Rodríguez 2003). De hojas deciduas, alternas, de 2-4 x 1.4-3 cm; pecíolo de 2-6 mm; lámina elíptica, roma, ligeramente cordiforme en la base, a veces cuneada y algo asimétrica; venas pilosas que terminan en el seno de cada dos dientes; margen crenado o dentado-romo, ciliado (Marticorena & Rodríguez 2003). Se distribuye en sitios con altas precipitaciones, temperaturas bajas y suelos de baja calidad, donde la temporada de invierno es particularmente rigurosa; alcanzando altas altitudes como también altas latitudes meridionales en la Cordillera de los Andes (Rodríguez *et al.* 2005).

SITIOS DE MUESTREO

Los sitios de muestreo, en los cuales se realizó el trabajo de terreno entre Enero y Marzo del 2014 (verano en el hemisferio sur), se seleccionaron en base a dos criterios: *i*) tres sitios a lo largo del piedemonte de los Andes de Chile que estuvieran cercanos a los límites de distribución septentrional y meridional, como un sitio central para cada especie de *Nothofagus* en estudio y *ii*)

que en cada sitio seleccionado las especies en estudio fueran dominantes. Para este segundo criterio, utilizamos la clasificación de la vegetación de Gajardo (1994) y de Luebert & Pliscoff (2006). De esta manera, los sitios seleccionados para la siempreverde *N. dombeyi* fueron: sitio septentrional la Reserva Nacional Altos de Lircay (ADL, 35° 35'S-71° 01'O), la cual se encuentra ubicada geográficamente en la zona bioclimática oceánica pluviestacional mediterránea con una capa de vegetación de bosque de hoja caduca dominada por especies de *Nothofagus* (Luebert & Pliscoff 2006). El sitio central fue el Parque Nacional Puyehue (PNP, 40° 44 'S- 72° 18'O) ubicado en una zona bioclimática hiperoceánica templada (Luebert & Pliscoff 2006), caracterizada por una capa de vegetación de especies siempreverdes de hojas ancha (Saldaña *et al.* 2005, Carrasco-Urra & Gianoli 2009). En tanto, el sitio meridional se encontraba en las proximidades de la ciudad de Coyhaique (COY, 45° 31'S-72° 03'O) y geográficamente ubicado en la zona bioclimática hiperoceánica templada (Luebert & Pliscoff 2006) (ver Tabla 1, Fig. 1).

Por su parte, para la decidua *N. pumilio* los sitios seleccionados fueron ADL como septentrional y COY como central. Finalmente, el sitio meridional fue la Reserva Nacional Magallanes (RNM, 53° 08'S-71°00'O), que se encuentra ubicada en las cercanías de la ciudad de Punta Arenas. Este sitio se localiza en una zona bioclimática hiperoceánica templada con una capa de vegetación denominada bosque mixto templado-antiboreal Andino de *N. betuloides* y *N. pumilio* (Luebert & Pliscoff 2006) (ver Tabla 1).

CARACTERIZACIÓN DE LAS VARIABLES CLIMÁTICAS DE LOS SITIOS DE MUESTREO

La caracterización de las condiciones climáticas para cada sitio de muestreo se realizó a partir de bases de datos desde capas climáticas del programa WordClim con una resolución de trama de 1 x 1 km y trabajadas en el programa DIVA-GIS (<http://www.diva-gis.org>). Para cada sitio de

muestreo obtuvimos seis variables climáticas, tres de ellas relacionadas con la temperatura y otras tres para la precipitación. Las variables asociadas con la temperatura fueron: temperatura media anual, temperatura máxima del mes más cálido y la temperatura mínima del mes más frío; mientras que las variables asociadas con la precipitación fueron: la precipitación anual, la precipitación del mes más seco y la precipitación del mes más lluvioso. Sumadas a éstas, incluimos dos índices predictores para la temperatura y precipitación que muestran una variación bioclimática a una escala local. El primero fue el rango anual de temperatura mientras que el segundo fue la precipitación estacional (O'Donnell & Ignizio 2012). En tanto, los tipos de suelos asociados a los sitios de muestreo fueron caracterizados basado en el libro *The Soils of Chile* (Casanova *et al.* 2013).

TRANSECTOS DE MUESTREO

Para cada sitio, establecimos un transecto de muestreo perpendicular a la altitud y cada 10 m a lo largo de esta línea, se seleccionaron entre 25 y 30 árboles para su muestreo y cuantificación de los rasgos considerados en este estudio. Los individuos seleccionados de cada especie debieron cumplir con los siguientes criterios: *i*) diámetros entre 30 y 45 cm a la altura del pecho, cuantificado con una forcípula Silvanus modelo 1208; *ii*) los árboles eran monofustales, *ii*) los individuos debían tener una distancia mínima entre sí de 10 m, asegurado el muestreo de diferentes genets; y *iii*) “buena salud del árbol”, es decir que no tuviera ramas o el fuste cortado, y sin presencia de fitopatógenos u hongos en las hojas, ramas o fuste del árbol seleccionado. A los individuos que cumplieran los anteriores criterios se les procedió a extraer una rama de 1-1.5 m de largo que estuviese en un ambiente lumínico de sol.

CUANTIFICACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES ASOCIADOS A LA SEGURIDAD DEL TRANSPORTE DE AGUA

MASA FOLIAR SECA POR ÁREA (LMA)

Para la cuantificación de la masa foliar seca por área (LMA) colectamos 5 hojas por individuo desde cinco diferentes ramas expuestas a ambientes lumínicos de luz, cuantificando este último a través de fotografías hemisféricas tomadas para cada rama con la Cámara Nikon FCE8 y procesadas con el programa HemiView Canopy Analysis versión 2.1. Debido a que la edad de las hojas es un importante factor en el proceso de la fotosíntesis (Bielczynski 2017), extrajimos hojas desde la quinta posición desde el ápice de la rama hacia el tronco. Además, las hojas escogidas debían estar sanas (sin presencia de ataque de herbívoros) y totalmente expandidas. Las hojas colectadas fueron rotuladas e insertadas en bolsas plásticas y almacenadas al interior de recipientes plásticos para su posterior traslado a laboratorio o lugar de procesamiento. Para mantener las características de las hojas en el laboratorio (*e.g.* turgor, humedad, etc.), estas fueron almacenadas en refrigeradores a temperaturas entre 2 y 4°C por no más de 24 horas (Cornelissen *et al.* 2003). Posteriormente, a cada hoja se le estimó el área foliar, considerando su lámina y pecíolo. Para esto, las hojas fueron escaneadas (Canon, CanonScan LIDE100 model) y las imágenes obtenidas fueron procesadas utilizando el programa Image J (<http://imagej.nih.gov/ij/>, National Institute of Health, Bethesda, MD, USA), obteniéndose valores de área foliar en cm². Finalmente, las mismas hojas escaneadas fueron secadas a 70°C por 72 h en una estufa (marca MEMMET model 100-800). Transcurrido este tiempo, fueron pesadas en una balanza digital analítica (marca CHYO modelo MP-400G, precisión 0.001), obteniendo así el peso seco de las muestras (g) y calculando el LMA (g cm⁻²).

DENSIDAD DE LA MADERA (WD)

Para la cuantificación de la densidad de la madera (WD, del inglés wood density), piezas de pequeño tamaño (tarugos) fueron extraídos desde las ramas obtenidas para la cuantificación de los rasgos funcionales hidráulicos. Para esto, a cada individuo de los *Nothofagus* en estudio (25-30 X sitio de muestreo), se le extrajeron dos tarugos entre 2-5 cm de largo los cuales fueron insertados en bolsas plásticas y llevados a laboratorio. Posteriormente, a cada tarugo se le extrajo el súber o corcho quedando el xilema a cuantificar. Para esto, se estimó el volumen fresco de cada muestra, utilizando para esto el “*método de desplazamiento de agua*” (Chave 2005). Esta metodología se realizó un sinnúmero de veces como numero de tarugos se consideraron en este estudio.

Finalmente, los tarugos fueron insertados en bolsas de papel rotuladas, secados en una estufa (marca Memmert modelo 100-800) por 72 h a 70°C, y finalmente pesados en una balanza digital analítica, obteniendo así el peso seco de la muestra, cuantificándose el WD (g cm^{-3}).

CUANTIFICACIÓN DE RASGOS FUNCIONALES ASOCIADOS A LA EFICIENCIA EN EL TRANSPORTE DE AGUA

CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA DE HOJA (K_L) Y DE LEÑO-XILEMA (K_S)

Para evaluar los rasgos asociados al transporte de agua, se tomaron desde 15-20 individuos de las transectas realizadas por sitio y por especie. Además, las ramas debieron cumplir con los siguientes criterios de selección: *i*) rama de tercer orden desde el fuste del individuo, *ii*) ramas de extensión entre 1-1.5 m de largo, *iii*) la rama debía estar expuesta a condiciones lumínicas de sol, *iv*) la rama no debía presentar daño físico (e.g presentar quiebre en su estructura), *v*) las ramas no debían presentar mucha ramificación hacia ramas de cuarto orden y *vi*) sin presencia de patógenos u hongos. Las ramas fueron extraídas entre las 07:00 hasta 10:00 h evitando así posibles embolismos

en las muestras. Una vez extraídas, las ramas fueron almacenadas en una bolsa plástica oscuras y transportadas al laboratorio o a un lugar adecuado para realizar las mediciones hidráulicas.

Para la cuantificación “*in situ*” de la conductividad hidráulica se utilizó el método de flow meter o low-pressure steady-state flow meter method (ver Brodribb & Feild 2000). De esta manera, *in situ* se obtuvo la conductividad hidráulica (K_H , $\text{kg s}^{-1}\text{MPa}^{-1} \text{ m}$) que se define como la tasa de flujo de la masa de agua a través de un segmento de rama cortado por unidad de presión de gradiente (Sperry *et al.* 1988), la cual considera el flujo del agua (m/s), el largo del segmento de rama (cm) y ambos fueron divididos por la presión de gradiente. Esta presión de gradiente fue constante con un valor de 9.8 KPa (Lusk *et al.* 2007). Luego cuantificamos la conductividad hidráulica específica (K_S ; $\text{kg MPa}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$) definida como la conductividad hidráulica del tallo corregida por área de xilema, siendo estimada dividiendo la K_H por el área de sección transversal de xilema (Brodribb & Field 2000). El área de sección transversal de xilema fue obtenida de un corte transversal en la parte media del segmento de rama de la cual se cuantificó el K_H . Posteriormente, éste corte fue teñido con Safranina (0.1 %) y fotografiado con una cámara CANON (modelo Rebel T3) con una escala de referencia. Luego, las imágenes fueron procesadas con el programa ImageJ obteniéndose así el área transversal final.

De igual forma determinamos la conductividad hidráulica foliar (K_L , $\text{kg MPa}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$), definida como la conductividad hidráulica de la rama corregida por el área foliar, que fue la relación entre K_H dividido por el área total de la hoja soportada por esa rama (Brodribb & Feild 2000). Por último, cuantificamos la conductividad hidráulica específica foliar (K_L , $\text{kg MPa}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$), definida como la conductividad hidráulica de la rama corregida por el área foliar, que es la relación entre K_H dividido por el área total de las hojas soportada por esa rama (Brodribb & Feild 2000). Para estimar el área foliar total de la rama, se colectaron todas las hojas de las ramas por sitio de muestreo y por especie. Luego, las hojas fueron escaneadas y las imágenes se procesaron

con el ImageJ (www.imagej.nih.gov/ij) obteniéndose el área foliar de la rama. Luego las hojas fueron rotuladas y secadas a 70°C por 72 h, para posteriormente, ser pesadas en una balanza digital analítica (marca CHYO modelo MP-400G, precisión 0.001), obteniendo así el peso seco de las muestras.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se realizaron ANCOVAS (Análisis de Covarianza) (sitio como predictor categórico, variables dependientes los rasgos de eficiencia y como predictores continuos los rasgos de seguridad) para probar las diferencias de las pendientes de los compromisos entre los sitios para cada especie. En este análisis la interacción significativa entre Sitio X (WD o LMA) indicaría que los compromisos responden diferencialmente dependiendo del sitio. Además, se realizaron regresiones lineales de Pearson, obteniendo los valores de significancia y sus r respectivos. A esto se agrega que las relaciones no fueron realizadas al azar, sino que estaban relacionadas con la independencia de los rasgos y relaciones de estructuras diferentes. Así, los potenciales trade-off se realizaron entre leño versus hoja; *e.g.* K_S -LMA y K_L -WD, y que un rasgo estuviera asociado a la seguridad y el otro a la eficiencia. Para todas las regresiones se utilizaron datos normalizados ($\log(x+1)$). Finalmente, todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa Statistica 7.0 (Statsoft, EE.UU.) y los gráficos se realizaron con el programa SigmaPlot 10.0 (Systat Software, EE.UU.).

RESULTADOS

CONDICIONES CLIMÁTICAS DE LOS SITIOS DE MUESTREO

Los resultados del análisis de los datos muestran que encontramos diferencias en las variables climáticas para los sitios de muestreo considerados en este estudio y para cada especie.

Específicamente, para *N. dombeyi* el sitio septentrional de Altos de Lircay y el sitio meridional de la Reserva Nacional Magallanes tuvieron los valores promedios más bajos de temperatura media anual, temperatura mínima del mes más frío, precipitación anual, precipitación en el mes más húmedo y precipitación en el mes más seco; comparados con el sitio central de distribución que fue el Parque Nacional Puyehue. Los índices climáticos mostraron que de norte a sur los sitios muestreados disminuyen su variación en temperatura y precipitación (ver Tabla 2). Por su parte, para *N. pumilio* el sitio septentrional de Altos de Lircay y el meridional de la Reserva Nacional Magallanes mostraron valores promedios bajos de la temperatura mínima del mes más húmedo, precipitación anual y precipitación en el mes más seco en comparación con los valores del sitio central de distribución. Asimismo, de norte a sur, hay una disminución de la temperatura media anual, la mínima temperatura del mes más frío, el rango de temperatura anual y la estacionalidad de la precipitación. De esta manera, los datos climáticos muestran que los límites septentrional y meridional para cada especie son restrictivos o más adversos comparados con los sitios centrales de distribución a lo largo del gradiente de los Andes de Chile.

TRADE-OFF ENTRE RASGOS DE EFICIENCIA Y SEGURIDAD EN EL TRASPORTE DE AGUA

Los resultados de los compromisos entre rasgos de seguridad y eficiencia varían entre ambas especies. Para la siempreverde *N. dombeyi*, la única relación negativa tanto para el rasgo, el sitio y la interacción entre ambos fue para el compromiso de $WD-K_L$ en los sitios considerados en este estudio (Tabla 3, Figura 2). En tanto, para la decidua *N. pumilio*, el mismo análisis no fue significativo para los compromisos evaluados en los sitios seleccionados (Tabla 3 y Figura 2).

CORRELACIONES INTRAESPECIFICAS EN LOS SITIOS DE MUESTREO.

Estas correlaciones mostraron diferencias tanto en las especies, en los sitios evaluados como en los compromisos considerados. Así, para la siempreverde *N. dombeyi*, la única relación significativa y negativa fue entre WD-KL para los sitios centro y sur a lo largo de los Andes de Chile (Tabla 4). A este resultado se suma que la mayor magnitud la tuvo la población cercana a su límite meridional de distribución en los Andes de Chile (Tabla 4). Por su parte, para la decidua *N. pumilio* los compromisos no fueron significativos para los rasgos evaluados ni para los sitios considerados (Tabla 4).

DISCUSIÓN

Encontramos que las especies de *Nothofagus* de hábitos foliares contrastantes y que coexisten en ciertos sitios a lo largo del piedemonte de los Andes de Chile, difieren en sus compromisos funcionales de seguridad y eficiencia en el transporte de agua, donde sólo la siempreverde *N. dombeyi* tuvo relaciones negativas significativas en sitios con condiciones climáticas contrastantes comparada con la decidua *N. pumilio* (Tabla 3 y 4), permitiendo aceptar nuestra hipótesis de estudio. Específicamente, encontramos un compromiso entre WD-KL para la *N. dombeyi* en los sitios de distribución sur (PNP y COY). Funcionalmente éste compromiso indica que si incrementa la densidad del tejido xilemático (seguridad) la conductividad específica foliar decrece (eficiencia). Esto se debe ya que al aumentar la seguridad en el transporte de agua (*e.i.* mayor densidad del leño, vasos xilemáticos con diámetros pequeños y en alta frecuencia) disminuye la probabilidad de formación de burbujas de aire o el quiebre de la columna de agua en el xilema (cavitación-embolismo)(Preston *et al.* 2006), lo que a su vez reduce la eficiencia o capacidad de transportar agua al interior de éste tejido (Hacke & Sperry 2001, Sperry *et al.* 2008). Lo anterior, permite

sugerir que el $WD-K_L$ es un compromiso fuertemente relacionado con la resistencia al embolismo, limitando el funcionamiento y distribución de la siempreverde *N. dombeyi* desde una mirada funcional en los Andes de Chile. Sugerimos además que las estrategias ecológicas-funcionales de ambas especies son opuestas a lo largo del gradiente latitudinal, donde los individuos de la siempreverde *N. dombeyi* privilegian mantener el flujo de agua constante, pero maximizando la seguridad evitando así el embolismo; mientras que los individuos de la decidua *N. pumilio* muestran una tendencia a maximizar la eficiencia no importando la seguridad del transporte de agua.

CONDICIONES CLIMÁTICAS CONTRASTANTES Y COMPROMISOS.

Los gradientes geográficos son considerados “experimentos naturales” donde podemos analizar las respuestas de los individuos y especies a la variación de las condiciones físicas en ciertos lugares (Premoli & Mathiasen 2011). Dentro de este contexto, nuestros resultados muestran relaciones negativas y significativas para $WD-K_L$ en las poblaciones sureñas de *N. dombeyi* consideradas en este estudio. Lo primero es señalar, que para el gradiente latitudinal de Chile se ha documentado que la precipitación media anual incrementa de norte a sur y patrón opuesto tiene la temperatura media anual (Hajek & Di Castri 1975, Luebert & Pliscoff 2006). No obstante, nuestros datos climáticos obtenidos de las capas de WorldClim y asociado al piedemonte de los Andes, es que para cada especie y sitio considerado, ambas variables climáticas presentan sus menores valores en los sitios norte y sur, y que las condiciones más estables se encuentran en los sitios centrales de distribución. Con esto podemos argumentar que en este gradiente hay una mezcla entre los factores de temperatura y precipitación responsables de las respuestas y relaciones funcionales para ambas especies *Nothofagus*. Así, tanto los individuos de *N. dombeyi* y *N. pumilio* deben lidiar con el

embolismo por congelación-descongelación y estrés por sequía en estos sitios contrastantes, y siendo afectada más fuertemente la siempreverde bajo ciertas condiciones climáticas. En el desarrollo del xilema, Choat *et al.* (2012) plantean que si bien la estructura del xilema se puede aclimatar a la variación ambiental durante su crecimiento y desarrollo, la resistencia al embolismo a las condiciones climáticas-ambientales estresantes o limitantes, el xilema no puede aclimatarse debido a que los conductos xilemáticos están muertos en su madurez. Lo anterior resulta informativo e importante bajo nuestros resultados, ya que los compromisos significativos en los sitios sureños podrían tener dos explicaciones. Para el caso del sitio de distribución central (PUY) donde las condiciones climáticas son estables (mayor precipitación y temperatura media anual) se puede proyectar una mayor tasa de crecimiento en los individuos de *N. dombeyi*, comparados con los sitios norte y sur. Si la tasa de crecimiento es mayor, llegan a estadios ontogenéticos adultos más rápido donde el xilema estaría compuesto por elementos muertos en su madurez. Esto, sumado a un hábito foliar en funcionamiento permanente, la interacción entre el hábito foliar y el xilema asociados a la seguridad y transporte de agua es de enorme relevancia en este sitio. En tanto, para el sitio sur de distribución de *N. dombeyi* (COY), el cual tuvo una mayor magnitud y considerando que en las temporadas de invierno se produce la interacción entre temperaturas bajas y baja disponibilidad de agua (el agua esta en estado sólido o hielo)(invierno); mientras que en verano temperaturas altas y baja disponibilidad del recurso hídrico, los cuales afectan y hacen que el compromiso de $WD-K_L$ sea negativo asociado a la resistencia al embolismo (Tabla 3 y 4). Esto es respaldado por estudios que muestran que el embolismo es inducido por ciclos de congelación o sequía (Tyree & Sperry 1989, Sperry *et al.* 2008), siendo los factores climáticos como bajas temperaturas, baja disponibilidad de agua, interacción temperaturas altas-bajas disponibilidad de agua; los cuales determinarían la distribución de las especies (Swenson & Weiser 2010) y en el caso los *Nothofagus*, en especial las siempreverdes no escaparían a tal afirmación.

En gradientes ambientales el plantear que un factor es más importante que otro es tema de discusión. Por ejemplo, Swenson & Enquist (2007) discuten que la temperatura ha sido la fuerza selectiva importante en la hidráulica de las plantas. Sin embargo, afirmar que sólo la temperatura es el único “driver” responsable de los trade-off en las distribuciones latitudinales actuales de los *Nothofagus* en estudio es discutible. No podemos desconocer que el gradiente de los Andes chilenos varía tanto la temperatura como la precipitación en los sitios muestreados para este estudio (Tabla 2). Con esto, podemos argumentar que en este gradiente hay una mezcla entre los factores de temperatura y precipitación responsables de las respuestas funcionales para ambas especies *Nothofagus*. Estos cambios en las dinámicas climáticas a lo largo del gradiente latitudinal, nos permiten entender los patrones naturales de distribución de ambas especies. Por ejemplo, Donoso *et al.* (2004a) menciona que en la parte norte de la distribución natural de *N. dombeyi*, sus individuos crecen junto a cursos de agua o en suelos de drenaje lento formando bosques de baja densidad; mientras tanto, en los sitios de distribución sur, donde las condiciones climáticas son menos estresantes, sus individuos crecen en gran abundancia, habitando suelos bien drenados y húmedos, formando así bosques de alta densidad, los que incluso son dominantes en ciertos pisos vegetacionales formando bosques mixtos con otros *Nothofagus* y/o especies de hojas latifoliadas adaptadas a condiciones de alta humedad. En tanto, *N. pumilio* muestra a través de nuestros resultados que a lo largo de sus 2000 km de extensión, su ecología funcional estaría dada por las características de su interacción xilema-hoja, donde el primero tiene una eficiencia alta y con hojas menos costosas pero que requieren una mayor demanda de agua. El hecho de no presentar compromisos funcionales en este estudio, nos permiten plantear que esta especie tendría una alta variación de sus rasgos xilemáticos foliares asociados a su amplia distribución en el gradiente latitudinal de Chile. No obstante a lo anterior, no siempre las relaciones negativas son limitantes, ya que Carrasco-Urra *et al.* (2018) muestran que relaciones positivas en la eficiencia en el

transporte de agua como K_L y K_S , y considerando las características intrínsecas de las especies, también pueden afectar la ecología funcional de los *Nothofagus*. No obstante a lo anterior, no se debe desconocer que estudios señalan que hay una reparación del embolismo. Brodersen & McElrone (2013) señalan que dinámicas de interacción entre las paredes de los vasos y elementos del xilema, la disminución de las presiones negativas al interior del xilema o la acumulación de compuestos como carbohidratos, pueden reparar el embolismo en las plantas y que podrían ocurrir en las especies estudiadas y en especial en la decidua *N. pumilio*.

Por último, si bien hay estudios como Gleason *et al.* (2016) que muestran una débil relación entre la seguridad y eficiencia en el transporte de agua en especies de plantas leñosas del mundo, nuestros resultados se suman a estudios previos que muestran que el mecanismo funcional de resistencia del embolismo está tras las distribuciones de las plantas a diferentes escalas ecológicas (*e.g.* Tyrre & Sperry 1989, Fan *et al.* 2011, Vinya *et al.* 2012, Krober *et al.* 2014). Además, los rasgos utilizados como proxys de este mecanismo y la escala ecológica en los cuales se realizó este estudio no se habían utilizado ni menos en un contexto de distribución de especies.

CONCLUSIONES

En conclusión, la especie de hoja siempreverde *N. dombeyi* mostró un fuerte compromiso entre rasgos de seguridad y eficiencia en el transporte de agua en sitios de condiciones climáticas contrastantes de los Andes de Chile, el cual limitaría y sería uno de los motivos de la restricción en su distribución desde un enfoque funcional de esta especie, comparada con la decidua *N. pumilio*. De esto subyace que la comparación y relaciones entre rasgos funcionales asociados al transporte de agua en los individuos de determinadas especies y que co-existen en gradientes climático-geográfico, es una mirada válida para entender el mecanismo funcional y las distribuciones

latitudinal actuales de las especies. Asimismo, la integración entre los rasgos funcionales hidráulicos y el hábito foliar da relevancia a la mirada funcional permitiendo un mejor entendimiento de las distribuciones naturales de las especies dominantes en los bosques sudamericanos. Por último, las diferentes estrategias ecológicas entre ambas especies de *Nothofagus* en estudio pueden contribuir al mantenimiento de la coexistencia de especies en el gradiente latitudinal, como también predecir dinámicas futuras en las distribuciones latitudinales en base a modelos de cambio climático, para los cuales se prevén cambios en las condiciones climáticas de este gradiente. De hecho, Alarcón & Cavieres (2015) modelan y discuten que para las especies del género *Nothofagus* que dominan los bosques templados lluviosos de Sudamérica habrá cambios en los tamaños de sus hábitats, sin embargo, no variaría en la misma magnitud y dependerá de las especies dominantes. Así, nuestro estudio entrega el lineamiento de base para cuantificar esa variación no tan solo a nivel de especies, sino de sus poblaciones decidoras de su distribución latitudinal en un gradiente de gran importancia como lo es los Andes de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Pamela Barrientos, Cristóbal Carrasco y Camila Pedreros por su invaluable e incondicional ayuda en los trabajos de terreno y laboratorio. El primer autor agradece al Dr. Timothy Brodribb, Dra. Giselle Astorga, Dra. Audrey Quentin y Dr. Greg Jordan por su invaluable entrega de conocimientos y ayuda en mi estadía doctoral en la University of Tasmania, School of Plant Science (Hobart). Se agradece a CONAF por permitir trabajar en el Parque Nacional Puyehue y en las Reservas Nacionales de Altos de Lircay y Magallanes. Esta investigación fue financiada por la beca doctoral CONICY, Proyecto MECESUP UCO0708 y la Asignación anual para gastos operacionales del proyecto de tesis doctoral (CONICYT).

BIBLIOGRAFIA

- ADAMS H.D., GUARDIOLA-CLARAMONTE M., BARRON-GAFFORD G.A., VILLEGAS J.C., BRESHEARS D.D., ZOU C.B., TROCH P.A. & T.E. HUXMAN. 2009. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:7063-7066.
- ALLEN C.D., MACALADY A.K., CHENCHOUNI H., BACHELET D., MCDOWELL N., VENNETIER M, ET AL. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660-684.
- ALARCÓN, D., CAVIERES, L.A. 2015. In the right place at the right time: Habitat representation in protected areas of South American *Nothofagus*-dominated plants after a dispersal constrained climate change scenario. *Plos One* 10(3): e0119952.
doi:10.1371/journal.pone.0119952.
- AMIGO, J., RODRÍGUEZ-GUITIÁN, M.A. 2011. Bioclimatic and phytosociological diagnosis of the species of the *Nothofagus* genus (Nothofagaceae) in South America. *International Journal of Geobotanical Research* 1:1-20.
- BAAS, P., EWERS, F.W., DAVIS S. D., WHEELER E. A. 2004. Evolution of xylem physiology. Pages 273-296 in A. R. HEMSLEY and I. POOLE, editors. *The evolution of plant physiology*. Elsevier Academic Press, London, UK.
- BIELCZYNSKI L.W., M.K. ŁĄCKI, I. HOEFNAGELS, A. GAMBIN, & R. CROCE. 2017. Leaf and plant age affects photosynthetic performance and photoprotective capacity. *Plant Physiology* DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.17.00904>
- BLACKMAN, C.J. T.J. BRODRIBB, & G.J. JORDAN. 2010. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*. 188: 1113-1123.
- BRODERSEN. C.R. 2016. Finding support for theoretical tradeoffs in xylem structure and function. *New Phytologist* 209(1):8-10.
- BRODERSEN C.R., MCELDRONE A.J. 2013. Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science* 4:108
- BRODRIBB, T.J. 2009. Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177:245–251.
- BRODRIBB, T.J., & N.M. HOLBROOK. 2003. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology* 132(4) 2166-73.
- BRODRIBB, T.J., FEILD, T.S. 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant Cell and Environment* 23:1381-1388.
- BRODRIBB T.J., & T.S. FEILD. 2010. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters* 13:175–183.
- BRODRIBB T.J., T.S. FEILD, & L. SACK. 2010. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Functional Plant Biology* 37:488–498.

- BRODRIBB, T. J., HOLBROOK, N.M. GUTIÉRREZ, M.V. 2002. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell and Environment* 25:1435-1444.
- BUCCI, S.J., SCHOLZ, F.G., CAMPANELLO, P.I., MONTTI, L., JIMÉNEZ-CASTILLO, M., ROCKWELL, F.A., LA MANNA, L., GUERRA, P., BERNAL, P.L., TRONCOSO, O., ENRICCI, J., HOLBROOK, M.N., GOLDSTEIN, G. 2012. Hydraulic differences along the water transport system of South American *Nothofagus* species: do leaves protect the stem functionality? *Tree Physiology* 32:880-893.
- CARLQUIST, S. 1988. Comparative wood anatomy. Springer, Berlin. 436 pp.
- CARRASCO-URRA, F. GIANOLI, E. 2009. Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability? *Journal of Vegetation Science* 20:1155-1162.
- CARRASCO-URRA, F., QUEZADA I.M., & A. SALDAÑA. 2018. Variation in traits related to water transport in *Nothofagus dombeyi* helps to explain its latitudinal distribution limit in the Chilean Andes. *Plant Ecology and Diversity* 11(3):307-317.
- CASANOVA, M., O. SALAZAR, O. SEGUEL, & W. LUZIO. 2013. The soils of Chile, Netherlands.
- CORNELISSEN, J.H.C., DIEZ, P.C., HUNT, R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* 84:755-765.
- CORNELISEN, J.H.C. , S. LAVOREL, E. GARNIER, S. DÍAZ, N. BUCHMANN, D.E. GURVICH, P.B. REICH, H. TER STEEGE, H.D. MORGAN, M.G.A. VAN DER HEIJDEN, J.G. PAUSAS & H. POORTER. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- CHAVE, J. 2005. Measuring wood density for tropical forest trees: A field manual for the CTFS sites. Page 6 p.
- CHAVE, J., COOMES, D., JANSEN, S., LEWIS, S. L., SWENSON, N.G., ZANNE, A. E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351-366.
- CHOAT, B., JANSEN, S., BRODRIBB, T. J., COCHARD, H., DELZON, S., BHASKAR, R., BUCCI, S.J., FEILD, T. S., GLEASON, S.M., HACKE, U.G., JACOBSEN, A.L., LENS, F., MAHERALI, H., MARTINEZ-VILALTA, J., MAYR, S., MENCUCCINI, M., MITCHELL, P.J., NARDINI, A., PITTERMANN, J., PRATT, R.B., SPERRY, J.S., WESTOBY, M., WRIGHT, I.J., ZANNE. A.E. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752-755.
- DAI, A.2013. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Clim. Change* 3:52-58.
- DONOSO, C. 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Marisa Cuneo Ediciones. Valdivia, Chile. 678 pp.
- DONOSO, C., PREMOLI, A. C., GALLO, L., IPINZA, R. 2004. Variación intraespecífica en especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile.

- FAN, D.Y., JIE, S.L., LIU, C.C., ZHANG, X.Y., XU, X.W., ZHANG, S.R., XIE, Z.Q. 2011. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiology* 31:865-877.
- FU, P. L., JIANG, Y. J., WANG, A. Y., BRODRIBB, T. J., ZHANG, J. L., ZHU, S. D., CAO, K. F. 2012. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany* 110:189-199.
- GAJARDO, R. 1994. *La Vegetación Natural de Chile. Clasificación y Distribución Geográfica.* Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- GARCIA-CERVIGÓN, A.I, J.M. OLANO, G. VON ARX & A. FAJARDO. 2018. Xylem adjusts to maintain efficiency across a steep precipitation gradient in two coexisting generalist species. *Annals of Botany* 122:461-472.
- GARTNER, B. L., BULLOCK, S. H., MOONEY, H. A., BROWN, V. B., WHITBECK, J. L. 1990. Water Transport-Properties of Vine and Tree Stems in a Tropical Deciduous Forest. *American Journal of Botany* 77:742-749.
- GLEASON, S.M., WESTOBY M., JANSEN S., CHOAT B., ET AL. 2016 Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* 209:123-136.
- HACKE, U. G., SPERRY, J. S. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 4:97-115.
- HAJEK, E., DI CASTRI, F. 1975. *Bioclimatología de Chile.* Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile, Chile.
- HOLBROOK, N.M. & M.A. ZWIENIECKI. 2005. *Vascular transport in plants.* Elsevier Academic
- IPCC. 2014. *Synthesis Report.* Cambridge University Press, Cambridge. UK.
- KIKUZAWA, K., LECHOWICZ, M. J. 2011. *Ecology of Leaf Longevity.* Springer, Tokyo Dordrecht Heidelberg London New York.
- KROBER, W., HEKLAU, H., BRUELHEIDE, H. 2015. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biology* 17:373-383.
- KROBER, W., S., ZHANG, R. EHMIG, M., BRUELHEIDE, H. 2014. Linking Xylem Hydraulic Conductivity and Vulnerability to the Leaf Economics Spectrum-A Cross-Species Study of 39 Evergreen and Deciduous Broadleaved Subtropical Tree Species. *Plos One* 9.
- LUEBERT, F. PLISCOFF, P. 2006. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile,* Santiago de Chile, Chile.
- LUSK, C. H., JIMÉNEZ-CASTILLO, M., SALAZAR-ORTEGA, N. 2007. Evidence that branches of evergreen angiosperm and coniferous trees differ in hydraulic conductance but not in Huber values. *Canadian Journal of Botany* 85:141-147.
- MARTICORENA, C., RODRÍGUEZ, R. 2003. *Flora de Chile: Berberidaceae-Betulaceae.* Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

- MELCHER, P.J., N.M. HOLBROOK, M.J. BURNS, M.A. ZWIENIECKI, A.R. COBB, T.J. BRODRIBB, B. CHOAT, & L. SACK. 2012. Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods in Ecology and Evolution* 3:685-694.
- O'DONNELL, M., IGNIZIO, D. 2012. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. U.S. Geological Survey Data Series 691:10 p.
- PIPER, F. I., FAJARDO, A. 2014. Foliar habit, tolerance to defoliation and their link to carbon and nitrogen storage. *Journal of Ecology* 102:1101-1111.
- PIVOVAROFF, A. L., SACK, L., SANTIAGO, L. S. 2014. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. *New Phytologist* 203:842-850.
- POCKMAN W.T. & SPERRY J.S. 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *American Journal of Botany* 87:1287-1299.
- POORTER, H., Ü. NIINEMETS, L. POORTER, I.J. WRIGHT, & R. VILLAR. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182:565-588.
- PREMOLI, A. C., MATHIASSEN, P. 2011. Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes. *Ecología Austral* 21:251-269.
- PRESTON, K. A., CORNWELL, W. K., DENOYER, J. L. 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170:807-818.
- REICH, P. B., WALTERS, M. B., ELLSWORTH, D. S. 1992. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365-392.
- REICH, P. B., ELLSWORTH, D. S., WALTERS, M. B., VOSE, J. M., GRESHAM, C., VOLIN, J. C., BOWMAN, W. D. 1999. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.
- RODRÍGUEZ, R., RUIZ, E., ELISSETCHE, J. P. 2005. Árboles en Chile. Editorial Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- SALDAÑA, A., GIANOLI, E., LUSK, C. H. 2005. Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia* 145:252-257.
- SOBRADO, M. A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology* 5:608-616.
- SOBRADO, M. A. 1993. Trade-offs between water transport efficiency and leaf life span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96:19-23.
- SOBRADO, M. A. 1997. Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 18:383-391.
- SPERRY, J. S., MEINZER, F. C., MCCULLOH, K. A. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant Cell and Environment* 31:632-645.

- SPERRY J.S., N.Z. SALIENDRA, W.T. POCKMAN, H. COCHARD, P. CRUIZIAT, S.D. DAVIS, F.W. EWERS, & M.T. TYREE. 1996. New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant, Cell and Environment* 19:427–436.
- SWENSON, N. G., ENQUIST, B. J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94:451-459.
- SWENSON, N. G., WEISER, M. D. 2010. Plant geography upon the basis of functional traits: an example from eastern North American trees. *Ecology* 91:2234-2241.
- TYREE, M. T., ZIMMERMANN, M. H. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- TYREE, M. T., SPERRY, J. S. 1989. The vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Reviews Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40:19-38.
- VILLAR, R., MERINO, J. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151:213-226.
- VILLAR, R., RUIZ-ROBLETO, J., UBERA, J. L., POORTER, H. 2013. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany* 100:1969-1980.
- VINYA, R., MALHI, Y., BROWN, N., FISHER, J. B. 2012. Functional coordination between branch hydraulic properties and leaf functional traits in miombo woodlands: implications for water stress management and species habitat preference. *Acta Physiologiae Plantarum* 34:1701-1710.
- WALTHER, G.R. 2003. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics* 6(3):169-185.
- WESTOBY, M., WRIGHT, I. J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:261-268.
- WOODWARD, F.I., LOMAS, M.R., KELLY, C.K. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359:1465–1476.
- WRIGHT, I. A., REICH P.B., WESTOBY, M., ACKERLY, D.D., BARUCH, Z., BONGERS, F., CAVENDER-BARES, J., CHAPIN, T., CORNELISSEN J.H.C., DIEMER J.F.M., GARNIER, E., GROOM, P.K., GULIAS, J., HIKOSAKA, K., LAMONT, B.B., LEE, T., LUSK, C., MIDGLEY, J.J., NAVAS M-L., NIINEMETS, U., OLEKSYN, J., OSADA, N., POORTER, H., POOT, P., PRIOR, L., PYANKOV, V.I., ROUMET, C., THOMAS, S.C., TJOELKER, M.G., VENEKLAAS, E.J., VILLAR, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
- ZANNE, A. E., FALSTER, D. S. 2010. Plant functional traits – linkages among stem anatomy, plant performance and life history. *New Phytologist* 185:348–351.
- ZIMMERMANN, M.H., BROWN, C.L. 1977. *Trees: structure and function*. Springer, New York

FIGURAS

Fig 1.- Mapa del centro-sur de Chile con los sitios de muestreo a lo largo de los Andes de Chile.

De norte a sur los sitios fueron: Reserva Nacional Altos de Lircay (ADL, 35°35'S-71°01'O), Parque Nacional Puyehue (PNP, 40° 44'S- 72° 18'O), Coyhaique (COY, 45° 31 'S-72° 03 'O) y la Reserva Nacional Magallanes (RNM, 53° 08'S-71°00'O). Círculos verdes son los sitios de muestreo de *N. dombeyi*, círculos naranjos para *N. pumilio* y los círculos verde-naranja los sitios de muestreo para ambas especies

Fig. 2.- Correlaciones intraespecíficas de los compromisos de LMA- K_S y WD- K_L evaluados en sitios contrastantes a lo largo de los Andes de Chile para la siempreverde *Nothofagus dombeyi* y la decidua *N. pumilio*. Abreviaciones: densidad de la madera (WD), masa foliar por area (LMA), conductividad hidráulica de xilema (K_S), conductividad hidráulica de hoja (K_L), Norte, centro y sur son los sitios-poblaciones de muestreo a lo largo del gradiente latitudinal. *** valores significativos, $p \leq 0.05$ del ANCOVA realizado.

TABLAS

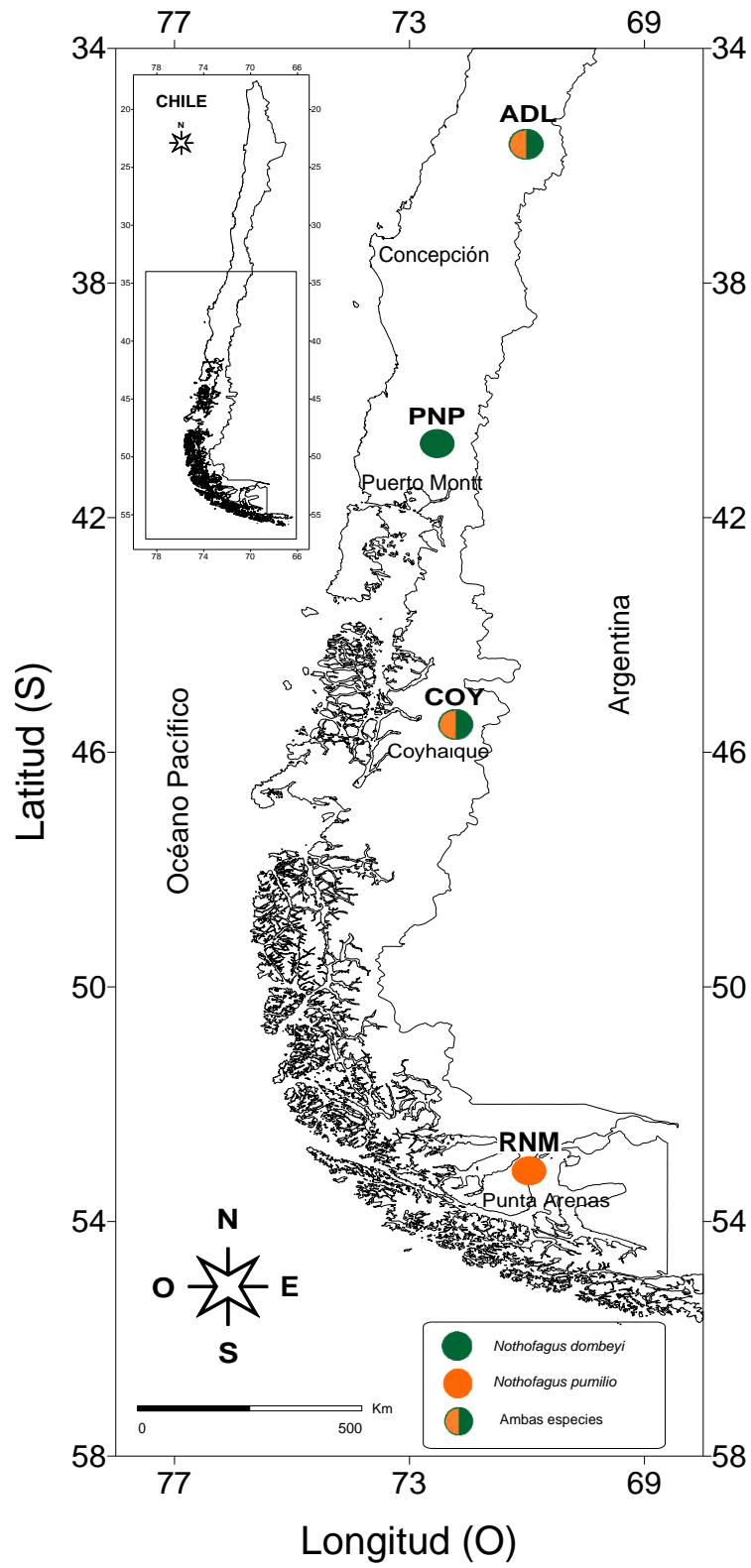
Tabla 1.- Descripción de los sitios de muestreos considerados en este estudio a lo largo del gradiente latitudinal del piedemonte de los Andes de Chile. En la tabla se presenta la información de: el sitio de muestreo, coordenadas geográficas, altitud (m.s.n.m), zona bioclimática del sitio de muestreo y la descripción del bosque. Abreviaciones: ADL (Altos de Lircay), PNP(Parque Nacional Puyehue), COY (Coyhaique), RNM (Reserva Nacional Magallanes), SMN (sitio de muestreo norte), SMC (sitio de muestreo central), SMS (Sitio de muestreo sur), Nd=*Nothofagus dombeyi*, Np=*Nothofagus pumilio*.

Tabla 2.- Variables climáticas de los sitios de muestreo para los *Nothofagus* en estudio a lo largo del gradiente latitudinal de los Andes de Chile. Abreviaciones sitios de norte a sur: ADL (Reserva Nacional Altos de Lircay), PNP (Parque Nacional Puyehue), COY (ceranía ciudad de Coyhaique) y RNM (Reserva Nacional Magallanes).

Tabla 3.- ANCOVA de los compromisos entre WD- K_L y LMA- K_S para *Nothofagus dombeyi* y *N. pumilio* en poblaciones con condiciones contrastantes a lo largo del gradiente latitudinal de los Andes de Chile. En negro se destacan los valores significativos ($\alpha \leq 0.005$)

Tabla 4.- Correlaciones lineales entre los compromisos de WD- K_L y LMA- K_S para *Nothofagus dombeyi* y *N. pumilio* en poblaciones con condiciones contrastantes a lo largo del gradiente latitudinal de los Andes de Chile. En negro los valores significativos ($\alpha \leq 0.005$). Los valores de la tabla son los de Pearson. WD (densidad de la madera), LMA (masa foliar por área), K_L (conductividad hidráulica específica de la hoja), K_S (conductividad hidráulica específica del xilema)

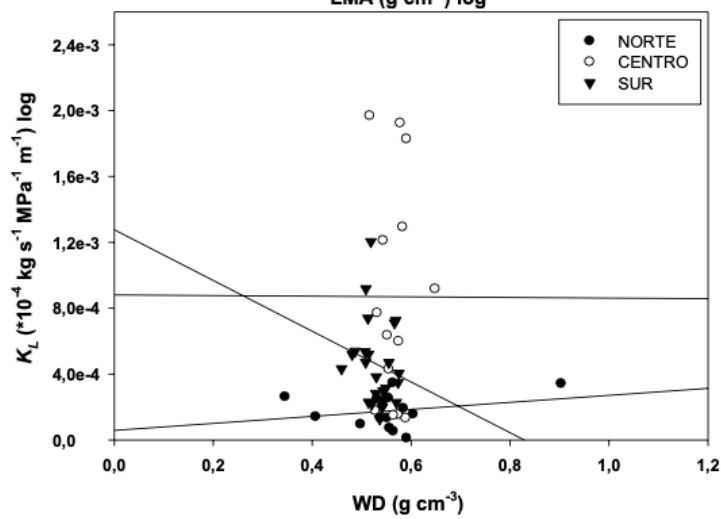
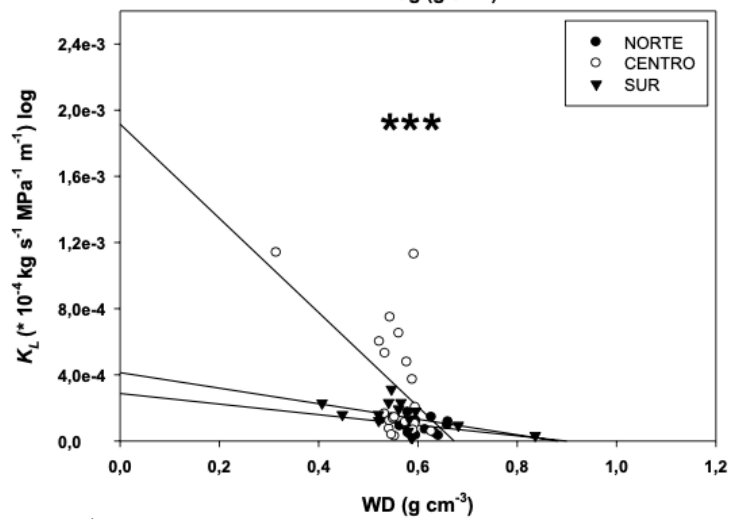
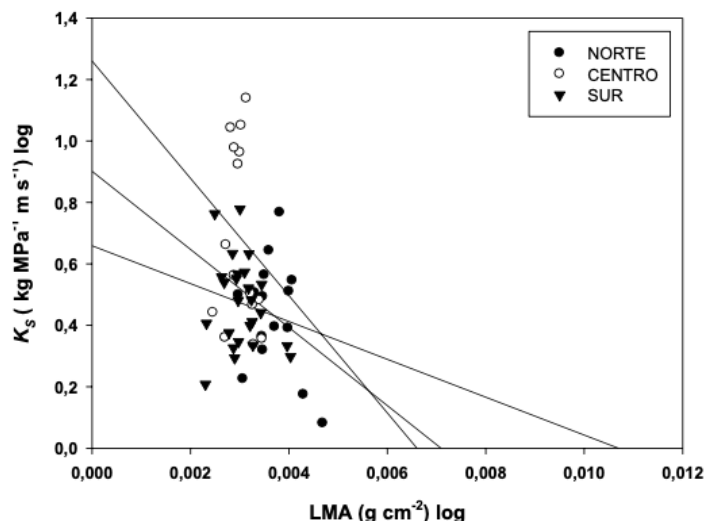
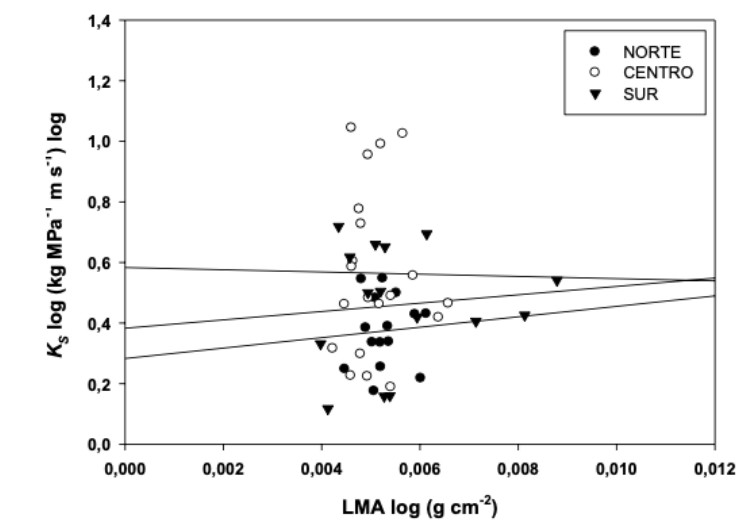
Figura 1



1 **Figura 2**

Nothofagus dombeyi

Nothofagus pumilio



2
3
4

Tabla 1.-

Sitio de muestreo	Coordenadas	Altitud	Zona bioclimática (m.s.n.m.)	Descripción del bosque
Reserva Nacional Altos de Lircay (ADL) (SMN-Nd, SMN-Np)	35° 35' S 71° 01' O	1450	Oceánica pluviestacional mediterránea	Bosque caducifolio dominado por especies de <i>Nothofagus</i> , principalmente una mezcla de <i>N. dombeyi</i> y <i>N. pumilio</i> , acompañada por individuos de <i>Austrocedrus chilensis</i> , <i>N. antarctica</i> y <i>N. glauca</i> .
Parque Nacional Puyehue (PNP) (SMC-Nd)	40° 44' S 72° 18' O	700	Hiperoceánica templada	Bosque siempreverde con dominancia de especies de hoja ancha. Las especies dominantes son <i>N.dombeyi</i> , <i>Laureliopsis philippiana</i> , <i>Aextoxicon punctatum</i> y <i>Eucryphia cordifolia</i> .
Coyhaique (COY) (SMS-Nd, SMC-Np)	45° 31' S 72° 03' O	510	Templado	Bosque caducifolio templado andino dominado por <i>N. pumilio</i> y <i>Berberis ilicifolia</i> , muestra una mixtura de especies, siendo las más abundantes <i>N. betuloides</i> , <i>Ribes magellanicum</i> y <i>Chusquea montana</i> .
Reserva Nacional Magallanes (RNM) (SMS-Np)	53° 08' S 71°00' O	325	Hiperoceánica templada	Bosque mixto templado-antiboreal A Andino de <i>N. betuloides</i> y <i>N. pumilio</i> . El estrato herbáceo dominado por especies de las familias Poaceae y Asteraceae.

Tabla 2.-

VARIABLES CLIMÁTICAS	SITIOS DE MUESTREO			
	ADL	PNP	COY	RNM
Temperatura media anual (°C)	6.8	9.6	6.5	4.8
Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	22	21.7	16.3	13.7
Temperatura mínima del mes más frío (°C)	-3.9	0.9	-1.7	-1.9
Rango anual de temperatura (°C)	25.9	20.8	18	15.6
Precipitación anual (mm)	965	2344	1172	515
Precipitación en el mes más húmedo (mm)	204	349	174	53
Precipitación en el mes más seco (mm)	14	84	57	33
Precipitación estacional (%)	89.2	47.1	42.1	14

Tabla 3.-

	df	SS	F	P
<i>Nothofagus dombeyi</i> (siempreverde)				
LMA- K_s				
LMA	1	0.001	0.029	0.864
Sitio	2	0.011	0.108	0.898
Sitio X LMA	2	0.001	0.020	0.981
Error	44	2.158		
WD- K_L				
WD	1	0.000	4.694	0.036
Sitio	2	0.000	4.279	0.020
Sitio X WD	2	0.000	3.391	0.043
Error	44	0.000		
<i>Nothofagus pumilio</i> (decidua)				
LMA- K_s				
LMA	1	0.096	2.284	0.137
Sitio	2	0.036	0.427	0.655
Sitio X LMA	2	0.017	0.205	0.816
Error	49	2.079		
WD- K_L				
WD	1	0.000	0.865	0.357
Sitio	2	0.000	1.059	0.354
Sitio X WD	2	0.000	0.883	0.419
Error	49	0.000		

Predictor categórico Sitio, variables dependientes K_L y K_s , predictores continuos LMA y WD.

Tabla 4.-

		SITIO		
RASGO 1	RASGO 2	NORTE	CENTRO	SUR
<i>Nothofagus dombeyi</i>				
WD	K_L	-0.296	-0.508	-0.519
LMA	K_S	0.067	-0.008	0.098
<i>Nothofagus pumilio</i>				
WD	K_L	0.249	0.009	-0.186
LMA	K_S	-0.322	-0.181	-0.177

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN

Los resultados de la presente tesis doctoral muestran la importancia de las variaciones y correlaciones de los rasgos funcionales asociados al transporte de agua, pero que al mismo tiempo dan una respuesta a nivel de planta completa, los cuales se vinculan con la ecología de las especies y sus individuos-poblaciones bajo condiciones climáticas contrastantes. Aquí es donde radica la relevancia de este estudio, que desde un enfoque del individuo contribuye a entender de manera mejor la distribución actual en sitios con condiciones climáticas contrastantes en los Andes de Chile para la siempreverde *N. dombeyi* y la decidua *N. pumilio*. Para lo anterior, encontramos fuertes evidencias que las condiciones climáticas de los sitios en particular, son los factores que modelan e influyen en las distribuciones de las especies en estudio. Finalmente, las respuestas y compromisos funcionales limitantes para las especies, con énfasis en la siempreverde *N. dombeyi*, están fuertemente vinculados con el mecanismo de resistencia al embolismo.

¿ES IMPORTANTE LA VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA DE LOS RASGOS FUNCIONALES ASOCIADOS AL TRANSPORTE DE AGUA?

Por muchos años, los estudios científicos no consideraron la variación intraespecífica en el contexto de la distribución geográfica de las especies. La primera razón es que se asumió que la variación intraespecífica a nivel de rasgos era significativamente menor que la variación interespecífica (Kraft *et al.* 2008), y por lo tanto no era utilizada para inferir patrones ecológicos. Otra razón fue que la composición de las especies cambiaba a lo largo de los gradientes ambientales, por lo tanto, se asumía que la variación de los rasgos estaba estrechamente asociada a la especie y no al individuo (Jung *et al.* 2010). Por último, cuando se ha reconocido que la

variación de los rasgos a nivel intraespecífico es fundamental para comprender y predecir las respuestas de las plantas al cambio climático, se reconoce también la falta de conocimiento de éstos (Parmesan 2006). No obstante a lo anterior, estudios recientes evidencian que la variación de rasgos funcionales a nivel intraespecífico hasta la escala comunitaria, son altamente efectivos para abordar problemáticas ecológicas contemporáneas (Liu *et al.* 2018). Por ejemplo, estudios muestran que la variación intraespecífica de rasgos funcionales puede ocurrir en gradientes ambientales estrechos, por ejemplo, a lo largo de múltiples ambientes microclimáticos que se forman en comunidades forestales locales (*e.g.* Albert *et al.* 2010a, Hulshof & Swenson 2010). Otros estudios muestran que incluso la variación y los efectos del nivel intraespecífico permite entender la remoción o reemplazo de las especies a nivel ecosistémico (Des Roches *et al.* 2017), donde mecanismos como la plasticidad fenotípica o a la adaptación local son de importancia.

Así, los resultados del Capítulo I muestran la relevancia del enfoque funcional a nivel intraespecífico, considerando para esto poblaciones marginales con condiciones climáticas contrastantes a lo largo de la distribución actual de *N. dombeyi* en el piedemonte de los Andes. Esto permite evidenciar el rol fundamental de la mirada funcional e incluirla en futuros estudios como un enfoque importante en la comprensión de los patrones de distribución y rango climático-geográfico de una especie arbórea, permitiéndonos evidenciar que independiente de las bases mecanicistas, la manifestación de los rasgos funcionales a nivel fenotípico y funcional genera impactos a nivel ecológico en las especies y sus poblaciones.

¿QUÉ TAN IMPORTANTE ES EL COMPROMISO ENTRE EFICIENCIA Y SEGURIDAD EN EL TRANSPORTE DE AGUA Y SU VÍNCULO CON EL MECANISMO FUNCIONAL?

El Capítulo II nos muestra los compromisos o trade-offs entre los rasgos hidráulicos relacionados con la seguridad y eficiencia en el transporte de este recurso a través de la planta.

Trabajos relacionados con esta aproximación de la evaluación de la vulnerabilidad del xilema a embolizar (como un proxy de seguridad en el transporte de agua), utilizan metodologías como el “*air injection method*” o método de inyección de aire (Sperry *et al.* 1996), o de igual forma, para evaluar la vulnerabilidad de la hoja, utilizan el método de “*leaf hydraulic vulnerability curves*” (Brodrribb & Holbrook 2003). Ambos métodos han sido validados y sus cuantificaciones son ampliamente aceptadas (*e.g.* Blackman *et al.* 2010, Blackman *et al.* 2012). No obstante en los últimos años, se han desarrollado cuantificaciones hidráulicas tanto en terreno como en laboratorio que permiten incluir rasgos de fácil colecta y cuantificación *in situ*, pero que al mismo tiempo tengan una robustez ecológica (Melcher *et al.* 2012), incluyendo así a los rasgos funcionales en esta aproximación (Bucci *et al.* 2012). Si a lo anterior se suma lo que plantean Baas *et al.* (2004) a través del “*trade-off triangle*”, en base a las diferentes adaptaciones de estructura-función del xilema en función de las demandas de condiciones ambientales determinadas, siendo relevante el trade-off entre la eficiencia en conducción de agua (eficiencia) y resistencia al embolismo (seguridad); la consideración de las relaciones negativas entre rasgos funcionales asociados al transporte de agua y su limitación en la distribución de las especies es donde subyace la importancia de los resultados del presente capítulo.

Nuestros resultados muestran que hay relaciones negativas o compromisos entre seguridad y eficiencia en el transporte de agua para la siempreverde *N. dombeyi* en sitios con condiciones climáticas contrastantes a diferencia de la decidua *N. pumilio*. Específicamente, hubo para *N. dombeyi* un compromiso entre WD y K_L que podría ayudar a explicar aspectos ecológicos en sitios determinados. Este compromiso (trade-off) se traduce en que, si incrementa la densidad del tejido xilemático, la conductividad específica foliar decrece, siendo un proxy fuertemente asociado al mecanismo funcional de resistencia al embolismo. Esto se debe ya que al aumentar la seguridad en el transporte de agua (*e.i.* mayor densidad del leño, de vasos con

diámetros pequeños y de alta frecuencia) disminuye la probabilidad de formación de burbujas de aire o del quiebre la columna de agua en el xilema, lo que genera al mismo tiempo una reducción en la eficiencia del transporte de agua en el interior de este tejido (Hacke & Sperry 2001, Preston *et al.* 2006). Este resultado es opuesto al encontrado para la decidua *N. pumilio*, la cual no mostró ningún compromiso funcional de las relaciones evaluadas en este estudio. Los resultados anteriormente expuestos nos permiten evidenciar aspectos relevantes de los trade-off funcionales. Uno de ellos, es que hay trade-off funcionales que ayudan a explicar la distribución de una especie (WD- K_L), donde los individuos de la siempreverde *N. dombeyi* privilegian mantener el flujo de agua constante, pero maximizando la seguridad sobre todo en la población cercana al límite meridional, mientras que los individuos de la decidua *N. pumilio* muestran una tendencia a maximizar la eficiencia no importando la seguridad del transporte de agua en los sitios contrastante climáticamente de los Andes. Lo anterior puede traducirse en estrategias ecológicas diferentes en ambas especies, y que permitan desde un aspecto funcional, la coexistencia de ambos *Nothofagus* a lo largo del gradiente geográfico considerado en este estudio. Claramente, el trade off WD- K_L esta asociado al mecanismo de resistencia embolismo, donde varios estudios muestran que este mecanismo esta tras las distribuciones de las plantas a diferentes escalas ecológicas (Meinzer 2003, Fan *et al.* 2011, Vinya *et al.* 2012, Krober *et al.* 2014, Anderegg 2015). La resistencia al embolismo, descrito como la relación entre la presión xilemática y la pérdida de la conductividad debido a la oclusión de los conductos xilemáticas por burbujas de gas (Choat *et al.* 2012), sería parte importante del mecanismo funcional tras las diferencias de los rangos de distribución de ambas especies, limitando fuertemente a la siempreverde *N. dombeyi*. La novedad de los compromisos funcionales considerados en este capítulo fue la aproximación de utilizar el LMA y WD como rasgos funcionales de seguridad en el transporte de agua y relacionarlos con rasgos de eficiencia cuantificados *in situ*, siendo una aproximación poco evaluada en el contexto de la distribución de especies arbóreas. No

obstante, el compromiso entre eficiencia y seguridad en el transporte de agua no siempre es robusto. Por ejemplo, Gleason *et al.* (2016) evaluaron éste trade-off en 335 especies de angiospermas y 89 gimnospermas, encontrando correlaciones débiles ($r^2 < 0.086$), e incluso encontraron un gran número de especies con baja eficiencia y poca seguridad. Sin embargo, el estudio anterior consideró especies que no necesariamente estaban emparentadas filogenéticamente, o bien con hábitos de crecimiento diferentes, con historias biogeográficas distintas, e incluso a una escala ecológica diferente, siendo diferentes y una potencialidad de nuestro estudio.

¿ES DECIDOR EL ENFOQUE ENTRE LA INTERACCIÓN DE GRADIENTES CLIMÁTICOS-GEOGRÁFICOS, MECANISMO FUNCIONAL Y DISTRIBUCIÓN NATURAL DE LOS NOTHOFAGUS EN CHILE?

Los gradientes geográficos son considerados “laboratorios naturales” donde podemos analizar las respuestas de los individuos y especies a la variación de las condiciones ambientales (Premoli & Mathiasen 2011). Para el caso específico de los Andes de Chile, hay una relación que a la variación en el gradiente geográfico está asociado una variación en factores climáticos como la temperatura y la precipitación (disponibilidad de agua). Por ejemplo, Swenson y Enquist (2007) discuten que la temperatura ha sido la fuerza selectiva importante en la hidráulica de las plantas. Sin embargo, probablemente la temperatura no es el único “driver” responsable de los trade-off en las distribuciones latitudinales actuales de los *Nothofagus* en estudio. Con esto, podemos argumentar que en este gradiente hay una mezcla entre los factores de temperatura y precipitación responsables de las respuestas funcionales para ambas especies *Nothofagus*, a lo cual sugerimos que ambos factores climáticos son sinérgicos, y que podrían incluso hacer más restrictivas las respuestas funcionales. A lo anterior se suma que varios estudios demostraron que las especies siempreverdes tienen un xilema denso que permite

mantener el transporte de agua a las hojas bajo condiciones de déficit hídrico en una estación seca o en una estación de baja temperatura (e.g. Sperry *et al.* 2008, Fu *et al.* 2012). De esta manera, a lo largo de los Andes de Chile, los individuos de *N. dombeyi* deben lidiar con el embolismo por congelación-descongelación y estrés por sequía; ya que las condiciones climáticas cambian a lo largo del año y temporadas. Estos cambios en las dinámicas climáticas a lo largo del gradiente latitudinal, nos permiten entender los patrones naturales de distribución de ambas especies. Donoso *et al.* (2004a) describen los patrones de distribución para ambas especies, mencionando que en la parte norte de la distribución natural de *N. dombeyi*, sus individuos crecen junto a cursos de agua o en suelos de drenaje lento formando bosques de baja densidad; mientras tanto, en los sitios de distribución sur, donde las condiciones climáticas son menos estresantes, sus individuos crecen en gran abundancia, habitando suelos bien drenados y húmedos, formando así bosques de alta densidad, los que incluso son dominantes en ciertos pisos vegetacionales formando bosques mixtos con otros *Nothofagus* y/o especies de hojas latifoliadas adaptadas a condiciones de alta humedad. En tanto, *N. pumilio* a lo largo de sus más de 2000 km de extensión, la distribución de sus poblaciones están sujetas principalmente a la marcada estacionalidad del gradiente latitudinal (Donoso *et al.* 2004b), pero que desde un aspecto funcional esto no tendría mayor relevancia. En resumen, con lo anteriormente discutido, proponemos un modelo basado en nuestros resultados integrados desde una aproximación funcional basada en rasgos funcionales asociados al transporte de agua.

En la **Figura 8** se puede apreciar los resultados a nivel intraespecífico-poblacional, que se traducen en respuestas a nivel de especies asociadas al trade off de $WD-K_L$ relacionado con la siempreverde *N. dombeyi*. A destacar son las variaciones de los rasgos de eficiencia en el transporte de agua en los sitios norte y sur de distribución para esta especie. De esto se podría hipotetizar, que las condiciones climáticas de baja disponibilidad de agua y bajas y altas temperaturas, dependiendo de la temporada, serían condiciones que afectan la distribución de

N. dombeyi desde un aspecto funcional. Lo anterior no significa que no hayan individuos de *N. dombeyi* más al norte o más al sur de estos sitios, sino que podrían haber en menor cantidad debido al funcionamiento y a las relaciones xilema-hoja-seguridad-eficiencia. En tanto para la decidua de *N. pumilio*, sus resultados indican que no presentó compromisos funcionales en este estudio. No obstante, estudios asociados al transporte de agua mencionan que las especies de hábitos foliar deciduo son más susceptibles a embolizar su xilema debido a la composición de sus elementos (Sobrado 1993), lo cual no necesariamente pueda expresarse en un compromiso o relación negativa entre los rasgos funcionales relacionados con el transporte de agua (Carrasco-Urra *et al.* 2018).

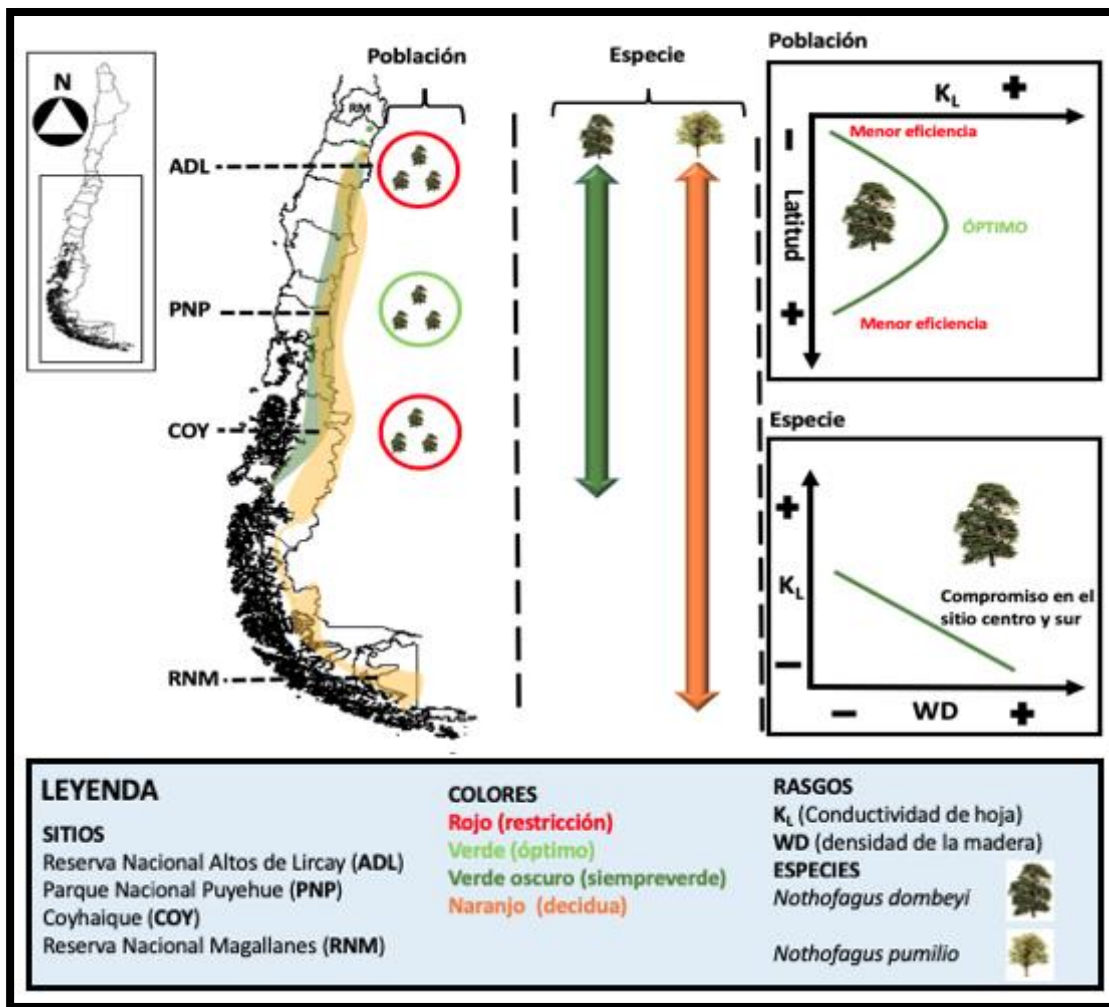


Figura 8.- Esquema de nuestros resultados de explicar desde una perspectiva funcional la distribución actual de la siempreverde *N. dombeyi* y la decidua *N. pumilio* en los Andes de Chile. Elaboración propia.

Por último, las variaciones y compromisos funcionales evidenciados en este estudio, permiten contribuir al conocimiento y mantenimiento de la coexistencia de las especies en estudio en el gradiente latitudinal. También los patrones de variación de los rasgos funcionales evaluados pueden ayudar a predecir dinámicas futuras en las distribuciones latitudinales en base a modelos de cambio climático, para los cuales se prevén cambios en las condiciones climáticas de este gradiente. De hecho, Alarcón & Cavieres (2015) modelan y discuten que para las especies del género *Nothofagus* que dominan los bosques templados lluviosos de Sudamérica habrá cambios en los tamaños de sus hábitats, los cuales no variaran en la misma magnitud y dependerá de la especie dominante de la formación, es decir que se puede interpretar que dependiendo de las características de las especies dominantes es lo que influirá en la variación y magnitud del cambio de hábitat de una especie.

Finalmente, esta investigación doctoral entrega una evaluación empírica de variación de rasgos asociados al transporte de agua, información sobre la cual se pueden modelar las respuestas de árboles a cambios ambientales, no tan solo a nivel de especies, sino de sus poblaciones decidoras de su distribución latitudinal en un gradiente de gran importancia como lo es los Andes de Chile.

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de esta tesis doctoral destacan la importancia de la aproximación funcional basada en rasgos para entender la distribución latitudinal en sitios con condiciones climáticas contrastantes de la siempreverde *N. dombeyi* y de la decidua *N. pumilio* en los Andes de Chile, como también la importancia de éste gradiente latitudinal como “laboratorio natural” para llevar a cabo estas preguntas a nivel funcional e inferir patrones de escalas ecológicas superiores. Lo anterior nos permite concluir que:

I.- *N. dombeyi* tiene diferencias marcadas en rasgos funcionales de eficiencia y seguridad en el transporte de agua entre sus poblaciones distribuidas en condiciones climáticas contrastantes (septentrional y meridional) y la población central, lo cual permite inferir la importancia de la escala a nivel de individuo considerando rasgos asociados al transporte de agua y las implicancias en la ecología funcional de la especie en el gradiente climático-geográfico de los Andes de Chile.

II.- El compromiso (trade-off) entre $WD-K_L$ para la siempreverde *N. dombeyi* esta fuertemente asociado a la restricción desde un aspecto funcional-hidráulico a la distribución actual de ésta en sitios con condiciones climáticas contrastantes. No esta demás recordar que las siempreverdes se ven fuertemente afectadas por las condiciones climáticas y ambientales en sus respuestas de sus rasgos a nivel ecológico. A su vez, la decidua *N. pumilio* no presentó compromisos funcionales, lo cual puede explicar, desde la ecología funcional, su amplia distribución latitudinal.

III.- Al igual que en algunos estudios previos realizados con especies leñosas en otras zonas templadas del planeta, el mecanismo de resistencia al embolismo es fundamental para entender desde una mirada funcional los patrones actuales de distribución de especies de *Nothofagus* en

el gradiente geográfico-climático de los Andes de Chile, entregando información base para modelar posibles patrones ecológicos de estas especies en el futuro.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- ACKERLY, D.D. & W.K. CORNWELL. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* 10:135-145.
- ACKERLY, D., C. KNIGHT, S. WEISS, K. BARTON, & K. STARMER. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130:449-457.
- AERTS, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution* 10:402–407.
- ALARCÓN, D., & L.A. CAVIERES. 2015. In the right place at the right time: habitat representation in protected areas of South American *Nothofagus* – dominated plants after a dispersal constrained climate change scenario. *PLoS ONE*. 10(3):e0119952.
- ALBERT, C.H., F. GRASSEIN, F. M. SCHURR, G. VIEILLEDENT, & C. VIOLLE. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 13:217-225.
- ALBERT, C.H., W. THUILLER, N.G. YOCCOZ, R. DOUZET, S. AUBERT, & S. LAVOREL. 2010a. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology* 24:1192-1201.
- ALBERT, C.H., W. THUILLER, N. G. YOCCOZ, A. SOUDANT, F. BOUCHER, P. SACCONI, & S. LAVOREL. 2010b. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98:604-613.
- AMIGO, J. & M.A. RODRÍGUEZ-GUITIÁN. 2011. Bioclimatic and phytosociological diagnosis of the species of the *Nothofagus* genus (Nothofagaceae) in South America. *International Journal of Geobotanical Research* 1:1-20.
- ANDEREGG, W.R.L. 2015. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*. 205:1008-1014.
- BAAS, P., F.W. EWERS, S. D. DAVIS, & E.A. WHEELER. 2004. Evolution of xylem physiology. Pages 273-296 in A. R. Hemsley and I. Poole, editors. *The evolution of plant physiology*. Elsevier Academic Press, London, UK.
- BIELCZYNSKI L.W., M.K. ŁĄCKI, I. HOEFNAGELS, A. GAMBIN, & R. CROCE. 2017. Leaf and plant age affects photosynthetic performance and photoprotective capacity. *Plant Physiology* DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.17.00904>
- BLACKMAN, C.J. T.J. BRODRIBB, & G.J. JORDAN. 2010. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*. 188: 1113-1123.
- BLACKMANN, C.J., T.J. BRODRIBB, & G.J. JORDAN. 2012. Leaf hydraulic vulnerability influences species' bioclimatic limits in a diverse group of woody angiosperms. *Oecologia* 168:1-10.
- BONGERS, F., L. POORTER, R. VAN ROMPAEY, & M.P.E. PARREN. 1999. Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Cote d'Ivoire: response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science* 10:371-382.

- BRODRIBB, T.J. 2009. Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177:245–251.
- BRODRIBB, T.J., H. COCHARD. 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in bwater-stressed conifers. *Plant Physiol* 149:575–584
- BRODRIBB T.J., & T.S. FEILD. 2010. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters* 13:175–183.
- BRODRIBB T.J., T.S. FEILD, & L. SACK. 2010. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Functional Plant Biology* 37:488–498.
- BRODRIBB, T., & R.S. HILL. 1999. The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. *New Phytologist* 143:365-372.
- BRODRIBB, T.J., & T.S. FEILD. 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant Cell and Environment* 23:1381-1388.
- BRODRIBB, T.J., N.M. HOLBROOK, & M.V. GUTIERREZ. 2002. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell and Environment* 25:1435-1444.
- BRODRIBB, T.J., & N.M. HOLBROOK. 2003. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology* 132(4) 2166-73.
- BUCCI SJ, SCHOLZ FG, CAMPANELLO PI, MONTTI L, JIMENEZ- CASTILLO M, ROCKWELL FA, LA MANNA L, GUERRA P, LOPEZ BERNAL P, TRONCOSO O, ENRICCI J, HOLBROOK MN, GOLDSTEIN G.2012. Hydraulic differences along the water transport system of South American *Nothofagus* species: do leaves protect the stem functionality? *Tree Physiology* 32:880-893
- CARRASCO-URRA, F. AND E. GIANOLI. 2009. Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability? *Journal of Vegetation Science* 20:1155-1162.
- CARRASCO-URRA, F. I.M. QUEZADA, & A. SALDAÑA. 2018. Variation in traits related to water transport in *Nothofagus dombeyi* helps to explain its latitudinal distribution
- CASANOVA, M., O. SALAZAR, O. SEGUEL, & W. LUZIO. 2013. The soils of Chile, Netherlands.
- CHARRIER, R., L. PINTO, & M RODRÍGUEZ. 2007. Tectono-stratigraphic evolution of the Andean orogen in Chile. En: MORENO, T. & W. GIBBONS (eds) *The geology of Chile*. The Geological Society, London, 21-116 pp.
- CHAVE, J. 2005. Measuring wood density for tropical forest trees A field manual for the CTFS sites. Page 6 p.
- CHAVE, J., D. COOMES, S. JANSEN, S.L. LEWIS, N.G. SWENSON, & A.E. ZANNE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351-366.
- CHEN, J.-W., Q. ZHANG, & K.-F. CAO. 2009a. Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae
- CHEN, J.W., Q. ZHANG, X.S. LI, AND K.F. CAO. 2009b. Independence of stem and leaf hydraulic traits in six Euphorbiaceae tree species with contrasting leaf phenology. *Planta* 230:459-468.

- CHOAT, B., S. JANSEN, T.J. BRODRIBB, H. COCHARD, S. DELZON, R. BHASKAR, S.J. BUCCI, T.S. FEILD, S.M. GLEASON, U.G. HACKE, A.L. JACOBSEN, F. LENS, H. MAHERALI, J. MARTINEZ-VILALTA, S. MAYR, M. MENCUCCINI, P. J. MITCHELL, A. NARDINI, J. PITTERMANN, R.B. PRATT, J.S. SPERRY, M. WESTOBY, I.J. WRIGHT, & A.E. ZANNE. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752.
- CORNELISEN, J.H.C. , S. LAVOREL, E. GARNIER, S. DÍAZ, N. BUCHMANN, D.E. GURVICH, P.B. REICH, H. TER STEEGE, H.D. MORGAN, M.G.A. VAN DER HEIJDEN, J.G. PAUSAS & H. POORTER. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- CORNWELL, W.K., & D.D. ACKERLY. 2010. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.
- CURTIS P.S., & D.D. ACKERLY. 2008. Introduction to a Virtual Special Issue on plant ecological strategy axes in leaf and wood traits. *New Phytologist* 179:901–903.
- DAVIS, S.D., J.S. SPERRY, & U.G. HACKE. 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany* 86:1367-1372.
- DES ROCHES, S., D.M. POST, N.E. TURLEY, *ET AL.* 2017. The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology & Evolution* <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>
- DÍAZ, S., & M. CABIDO. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646-655.
- DÍAZ, S., M. CABIDO, & F. CASANOVES. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9:113-122.
- DÍAZ, S., A. PURVIS, J.H.C. CORNELISSEN, G.M. MACE, M.J. DONOGHUE, R.M. EWERS, P. JORDANO & W.D. PEARSE. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3(9)2958-2975.
- DONOSO, C. 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. *Autoecología*. Marisa Cuneo Ediciones. Valdivia, Chile. 678 pp.
- DONOSO, C., A.C. PREMOLI, & P. DONOSO. 2004a. Variación en *Nothofagus* siempreverdes sudamericanos. Pages 189-214 in C. Donoso, A. C. Premoli, L. Gallo, and R. Ipinza, editors. *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile.
- DONOSO, C., A.C. PREMOLI, L. GALLO, AND R. IPINZA. 2004b. Variación intraespecífica en especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile.
- FAN, D-Y, S-L JIE, C-C. LIU, X-Y. ZHANG, X-W. XU, S-R. ZHANG, & Z-Q. XIE. 2011. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiology* 31:865-877.
- FU, P.L., Y.J. JIANG, A.Y. WANG, T.J. BRODRIBB, J.L. ZHANG, S.D. ZHU, & K.F. CAO. 2012. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf

- phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany* 110:189-199.
- GAJARDO, R. 1994. *La Vegetación Natural de Chile. Clasificación y Distribución Geográfica*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 165 pp.
- GARCIA-CERVIGÓN, A.I, J.M. OLANO, G. VON ARX & A. FAJARDO. 2018. Xylem adjusts to maintain efficiency across a steep precipitation gradient in two coexisting generalist species. *Annals of Botany* 122:461-472.
- GARTNER, B. & F.C. MEINZER. 2005. Relationships in sapwood water transport and storage. Pages 307-332 in M. Holbrook and M. A. Zweiniecki, editors. *Vascular Transport in Plants*. Elsevier Academic Press, Stanford University, Stanford, California.
- GARTNER, B.L., S.H. BULLOCK, H.A. MOONEY, V.B. BROWN, & J.L. WHITBECK. 1990. Water Transport-Properties of Vine and Tree Stems in a Tropical Deciduous Forest. *American Journal of Botany* 77:742-749.
- GIVNISH, T.J. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36(3): 703-743.
- GLEASON, S.M, M. WESTOBY, S. JANSEN, B. CHOAT, U.G. HACKE, R.B. PRATT, ET AL. 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* 209:123-136.
- HACKE, U.G., & J.S. SPERRY. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 4:97-115.
- HAJEK, E., & F. DI CASTRI. 1975. *Bioclimatología de Chile*. Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile, Chile.
- HOLBROOK, N.M. & M.A. ZWIENIECKI. 2005. *Vascular transport in plants*. Elsevier Academic
- HULSHOF, C.M., & N.G. SWENSON. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* 24:217-223.
- ISHIDA, A., T. NAKANO, K. YAZAKI, S. MATSUKI, N. KOIKE, D.L. LAUENSTEIN, M. SHIMIZU, & N. YAMASHITA. 2008. Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia* 156:193-202.
- IZCO, J., E. BARRENO, M. BRUGUÉS, M. COSTA, J.A. DEVESA, F. FERNÁNDEZ, T. GALLARDO, X. LLIMONA, C. PRADA, S. TALAVERA, & B. VALDÉS. 2004. *Botánica. Segunda Edición* edition. McGraw Hill Interamericana, Madrid, Spain.
- JACOBSEN, A.L, R.B. PRATT, F.W. EWERS & S.D. DAVIS. 2007. Cavitation resistance among 26 chaparral species of Southern California. *Ecological Monographs* 77(1):99-115.
- JUNG, V., C. VIOLLE, C. MONDY, L. HOFFMAN, & S. MULLER. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98:1134-1140.
- KALIN ARROYO, M., L. CAVIERES, A. PEÑALOZA, M. RIVEROS, & A.M. FAGGI. 1995. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de sudamérica. Pages 71-99 *Ecología de los Bosques Naticos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile.
- KIKUZAWA, K., & M.J. LECHOWICZ. 2011. *Ecology of Leaf Longevity*. Springer, Tokyo Dordrecht Heidelberg London New York.

- KRAFT, N.J.B., R. VALENCIA, & D.D. ACKERLY. 2008. Functional traits and niche based tree community assembly in an amazonian forest. *Science* 322:580–582.
- KROBER, W., H. HEKLAU, & H. BRUELHEIDE. 2015. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biology* 17:373-383.
- KROBER, W., S.R. ZHANG, M. EHMIG, & H. BRUELHEIDE. 2014. Linking Xylem Hydraulic Conductivity and Vulnerability to the Leaf Economics Spectrum-A Cross-Species Study of 39 Evergreen and Deciduous Broadleaved Subtropical Tree Species. *Plos One* 9.
- LAVOREL, S., & E. GARNIER. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- LIU, R., S. LIANG, W. LONG & Y. JIANG. 2018. Variations in leaf functional traits across ecological scales in riparian plant communities of the Lijiang River, Guilin, Southwest China. *Tropical Conservation Science* 11:1-12.
- LOEHLE, C. 1998. Height Growth Rate Tradeoffs Determine Northern and Southern Range Limits for Trees. *Journal of Biogeography* 25:735-742.
- LUEBERT, F., & P. PLISCOFF. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile, Santiago de Chile, Chile.
- LUEBERT, F., & P. PLISCOFF. 2018. Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile, Santiago de Chile, Chile.
- LUSK, C.H., M. JIMÉNEZ-CASTILLO, & N. SALAZAR-ORTEGA. 2007. Evidence that branches of evergreen angiosperm and coniferous trees differ in hydraulic conductance but not in Huber values. *Canadian Journal of Botany* 85:141-147.
- MARTICORENA, C., & R. RODRÍGUEZ. 2003. Flora de Chile: Berberidaceae-Betulaceae. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- MEINZER, F.C. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134:1-11.
- MELCHER, P.J., N.M. HOLBROOK, M.J. BURNS, M.A. ZWIENIECKI, A.R. COBB, T.J. BRODRIBB, B. CHOAT, & L. SACK. 2012. Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods in Ecology and Evolution* 3:685-694.
- MOREIRA-MUÑOZ, A. 2011. *Plant Geography of Chile*. Springer. 343 pp.
- NICOTRA, A.B., O.K. ATKIN, S.P. BONSER, A.M. DAVIDSON, E.J. FINNEGAN, U. MATHESIU, P. POOT, M.D. PURUGGANAN, C.L. RICHARDS, F. VALLADARES, & M. VAN KLEUNEN. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci* 15:684-692.
- O'DONNELL, M., & D. IGNIZIO. 2012. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. *U.S. Geological Survey Data Series* 691:10 p.
- PARMESAN, C. 2006. Ecological and Evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-669.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DÍAZ, E. GARNIER, S. LAVOREL, H. POORTER, P. JAUREGUIBERRY, M.S. BRET-HARTE, W.K. CORNWELL, J.M. CRAINE, DE. GURVICH,

- C. URCELAY, E.J. VENEKLAAS, P. B. REICH, L. POORTER, I. J. WRIGHT, P. RAY, L. ENRICO, J. G. PAUSAS, A. C. DE VOS, N. BUCHMANN, G. FUNES, F. QUETIER, J.G. HODGSON, K. THOMPSON, H.D. MORGAN, H. TER STEEGE, M.G.A. VAN DER HEIJDEN, L. SACK, B. BLONDER, P. POSCHLOD, M.V. VAIERETTI, G. CONTI, A.C. STAVES, S. AQUINO, & J.H.C. CORNELISSEN. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234.
- PIVOVAROFF, A.L., L. SACK, & L.S. SANTIAGO. 2014. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. *New Phytologist* 203:842-850.
- POCKMAN, W.T. & J.S. SPERRY. 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of sonoran desert vegetation. *Journal of Botany* 87:1287-1299.
- POORTER, H., Ü. NIINEMETS, L. POORTER, I.J. WRIGHT, & R. VILLAR. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182:565-588.
- PREMOLI, A.C., & P. MATHIASSEN. 2011. Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes. *Ecología Austral* 21:251-269.
- PRESTON, K.A., W.K. CORNWELL, & J.L. DENOYER. 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170:807-818.
- REICH, P.B., D.S. ELLSWORTH, M.B. WALTERS, J.M. VOSE, C. GRESHAM, J.C. VOLIN, & W.D. BOWMAN. 1999. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.
- REICH, P.B., I.J. WRIGHT, J. CAVENDER-BARES, J.M. CRAINE, J. OLEKSYN, M. WESTOBY, & M.B. WALTERS. 2003. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164:S143-S164.
- REICH, P. B., M. B. WALTERS & D. S. ELLSWORTH. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365–392.
- REICH, P.B., M.B. WALTERS, & D.S. ELLSWORTH. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94:13730-13734.
- RICHARDSON, S.J., R.B. ALLEN, R.P. BUXTON, T.A. EASDALE, J.M. HURST, C.W. MORSE, R.D. SMISSEN, & D.A. PELTZER. 2013. Intraspecific Relationships among Wood Density, Leaf Structural Traits and Environment in Four Co-Occurring Species of *Nothofagus* in New Zealand. *Plos One* 8.
- RITA, A., M. BORGHETTI, L. TODARO, & A. SARACINO. 2016. Interpreting the climate effects on xylem functional traits in two Mediterranean Oak species: The role of extreme climatic events. *Frontiers in Plant Science* 7:1126.
- RODRÍGUEZ, R., E. RUIZ, & J.P. ELISSETCHE. 2005. Árboles en Chile. Editorial Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

- SALDAÑA, A., E. GIANOLI, & C.H. LUSK. 2005. Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia* 145:252-257.
- SHIPLEY, B., M.J. LECHOWICZ, I. WRIGHT, & P.B. REICH. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87(3):535-541.
- SOBRADO, M.A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology* 5:608-616.
- SOBRADO, M.A. 1993. Trade-offs between water transport efficiency and leaf life span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96:19-23.
- SOBRADO, M.A. 1997. Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 18:383-391.
- SOUDZILOVSKAIA, N.A, T.G. ELUMEEVAB, V.G. ONIPCHENKOB, I.I. SHIDAKOV, F.S. SALPAGAROVAD, A.B. KHUBIEVD, D.K. TEKEEVC, & J.H.C. CORNELISSEN. 2013. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. *PNAS* 110(45):doi/10.1073/pnas.1310700110.
- 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.K. WHEELER. 2005. Comparative analysis of end wall resistance in xylem conduits. *Plant, Cell and Environment* doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01287.
- 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.
- SPERRY J.S., N.Z. SALIENDRA, W.T. POCKMAN, H. COCHARD, P. CRUIZIAT, S.D. DAVIS, F.W. EWERS, & M.T. TYREE. 1996. New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant, Cell and Environment* 19:427-436.
- SPERRY, J.S. & J.E. M. SULLIVAN. 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water-stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiology* 100:605-613.
- SPERRY, J.S. & M.T. TYREE. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88:581-587.
- 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.
- SWENSON, N.G. & B.J. ENQUIST. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94:451-459.
- TERBORGH, J. 1971. Distribution on Environmental Gradients: Theory and a Preliminary Interpretation of Distributional Patterns in the Avifauna of the Cordillera Vilcabamb, Perú. *Ecology* 52(1):23-40.

- THUILLER, W., L. BROTONS, M.B. ARAUJO, & S. LAVOREL. 2004. Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography* 27:165-172.
- TYREE, M.T. & J.S. SPERRY. 1989. The vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Reviews Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40:19-38.
- TYREE, M.T., & M.H. ZIMMERMANN. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- VAN OMMEN KLOEKE, A.E.E., J.C. DOUMA, J.C. ORDONEZ, P. B. REICH, & P.M. VAN BODEGOM. 2012. Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. *Global Ecology and Biogeography* 21:224-235.
- VEBLEN, T.T. & F.M. SCHLEGEL. 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 4:73-115.
- VEBLEN, T.T., R. HILL, & J. READ. 1996. The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* forests. Yale University, United States.
- VILAGROSA A., E. CHRINO, J.J PEGUERO-PINA ET AL. 2012. Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems in R. Aroca (ed.) *Plant Responses to drought stress*. DOI: 10.1007/978-3-642-32653-0_3, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- VILLAR R., J RUIZ-ROBLETO, J.L. UBERA & H. POORTER. 2013. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany* 100(10)1969-1980.
- VINYA, R., Y. MALHI, N. BROWN, & J.B. FISHER. 2012. Functional coordination between branch hydraulic properties and leaf functional traits in miombo woodlands: implications for water stress management and species habitat preference. *Acta Physiologiae Plantarum* 34:1701-1710.
- VIOLLE, C., M.-L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL, & E. GARNIER. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.
- WESTOBY, M., & I.J. WRIGHT. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:261-268.
- WHEELER, J.K., J.S. SPERRY, U.G. HACKE, & N. HOANG. 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell and Environment* 28:800-812.
- WRIGHT, I.A., P. B. REICH, M. WESTOBY, D.D. ACKERLY, Z.BARUCH, F.BONGERS, ET AL. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
- WRIGHT, I.J., P.B. REICH, & M. WESTOBY. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology* 15:423-434.
- ZANNE, A.E., M. WESTOBY, D.S. FALSTER, D.D. ACKERLY, S.R. LOARIE, S.E. ARNOLD, & D.A. COOMES. 2010. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany* 97:207-215.

ZAR, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Upper Saddle River.

ZIEMINSKA, K., M. WESTOBY, & J. WRIGHT. 2015. Broad Anatomical Variation within a narrow wood density range—A study of twig wood across 69 Australian angiosperms. PLoS ONE 10(4): e0124892. doi:10.1371/journal.pone.0124892.