

El continuo suelo-planta-atmósfera como un modelo integrador de la ecofisiología forestal

E. Gil-Pelegrín^{1*}, I. Aranda², J. J. Peguero-Pina¹ y A. Vilagrosa³

¹ Unidad de Recursos Forestales. CITA de Aragón. Gobierno de Aragón. Avda. Montañana 930. 50059 Zaragoza. Spain

² CIFOR-INIA. Ctra. La Coruña, km 7.5. 28040 Madrid. Spain

³ CEAM. C/ Charles Darwin 14. 46980 Paterna (Valencia). Spain

Resumen

La gran complejidad que las plantas exhiben en su estructura y funcionamiento hace necesaria la existencia de modelos teóricos que engloben todos estos aspectos. El modelo SPAC es una buena aproximación teórica y funcional, ya que analiza el flujo de agua en la planta desde el suelo como fuente hasta la atmósfera como sumidero final, teniendo en cuenta las peculiaridades de cada parte de la estructura del vegetal y las limitaciones edáficas y atmosféricas al transporte de agua. La ruptura de este continuo en cualquiera de sus partes, por diversos motivos (regulación estomática, procesos de embolia, etc.), impide el óptimo funcionamiento de la planta, limitando las posibilidades de supervivencia de la misma.

Palabras clave: spac, ecofisiología, potencial hídrico, conductividad hidráulica, embolia.

Abstract

The soil-plant-atmosphere continuous as an integrating model of forest ecophysiology

The great complexity showed by plants in their structure and performance makes necessary the development of theoretical models that include all aspects of this question. The SPAC model is a good theoretic and functional approach because it analyzes water in the plant from soil as source to atmosphere as sink, taking into account the characteristics of the structure of the plant, and the edaphic and atmospheric limitations to water transport. The breaking of this continuous in whatever place, by several causes (stomatal regulation, embolism processes, etc.), prevents the optimal performance of the plant and, therefore, limits the possibilities of survival.

Key words: SPAC, ecophysiology, water potential, hydraulic conductivity, embolism.

Introducción

La información que proporcionan las distintas técnicas ecofisiológicas ha sido considerada una base fiable sobre la que edificar modelos de funcionamiento de los vegetales. No es de extrañar, por lo tanto, la progresiva generalización de las medidas de carácter fisiológico en la ciencia forestal, tanto para explicar procesos de decaimiento masivo del arbolado (Tyree *et al.* 1994) como para establecer mecanismos de mejora genética (Fernández *et al.* 2000) o para explorar las posibilida-

des del empleo de diversas especies en reforestación (Vilagrosa *et al.* 2003a, Vilagrosa *et al.* 2003b). Sin embargo, a pesar de todo lo anteriormente expuesto en cuanto al empleo de técnicas ecofisiológicas, hay que tener en cuenta algunas consideraciones básicas: (i) el funcionamiento de una planta, tanto si demuestra un excelente vigor como si presenta señales de decaimiento, es la manifestación de un complejo entramado de procesos que actúan combinadamente; (ii) no todos estos procesos son propiamente fisiológicos, estando en muchas ocasiones mediados por respuestas fenológicas, morfológicas o anatómicas; (iii) las variables fisiológicas que pueden obtenerse tras el estudio de una planta casi nunca integran esta complejidad, aportando tan sólo visiones parciales sobre procesos puntuales

* Autor para la correspondencia: egilp@aragon.es
Recibido: 06-07-05; Aceptado: 18-07-05.

que afectan a la vida del vegetal; (iv) cada uno de los parámetros funcionales pueden ser a su vez objeto de diferentes interpretaciones, según el estado del vegetal o la escala de estudio.

Es aconsejable, por lo anteriormente expuesto, que el estudio funcional de la planta se realice a partir de un esquema teórico previo, que, a modo de esqueleto, dé forma a los resultados derivados de las distintas medidas realizadas. Aunque la extrema complejidad del funcionamiento de un vegetal cuestione la posibilidad de desarrollar un modelo general, se han sugerido propuestas teóricas que al menos vertebran de una manera elegante aspectos concretos del mismo. Así, en lo relativo al movimiento de agua a través de la planta, es clásica la propuesta de interpretarlo como un proceso físico relativamente sencillo de modelizar. Este modelo es conocido como el *continuo suelo-planta-atmósfera* (SPAC).

El modelo SPAC

El concepto de continuo suelo-planta-atmósfera (SPAC) analiza el flujo de agua en los vegetales terrestres como un proceso dinámico a lo largo de una serie de compartimentos, desde la fuente (suelo) hasta el sumidero final (atmósfera) (Figura 1). Este modelo se basa en la propuesta de Huber (1928) y Van den Honert (1948) de aplicar la ley de Ohm al movimiento del agua a través de la planta, mediante el uso de conceptos derivados de la física de circuitos eléctricos. Se habla así de una fuerza motriz del proceso y de resistencias o capacitancias conectadas en serie o en paralelo. El modelo SPAC no es una simple alegoría científica desarrollada con fines académicos. Proporciona un esquema de pensamiento útil y sorprendentemente real que facilita la comprensión del dinamismo del agua en la planta. Así, siguiendo esta propuesta, el flujo de agua a través del vegetal será directamente proporcional a la magnitud del gradiente de potencial entre los extremos e inversamente proporcional a la suma de resistencias que a lo largo del camino limitan el libre movimiento de la misma.

La aplicación de este modelo teórico a la fisiología vegetal considera que la fuerza motriz es el gradiente de potencial hídrico entre los extremos del camino hidráulico (Nobel 1983). Entendemos por potencial hídrico de un sistema (ψ_w) la energía libre específica del agua en dicho sistema. A pesar de tratarse de una ener-

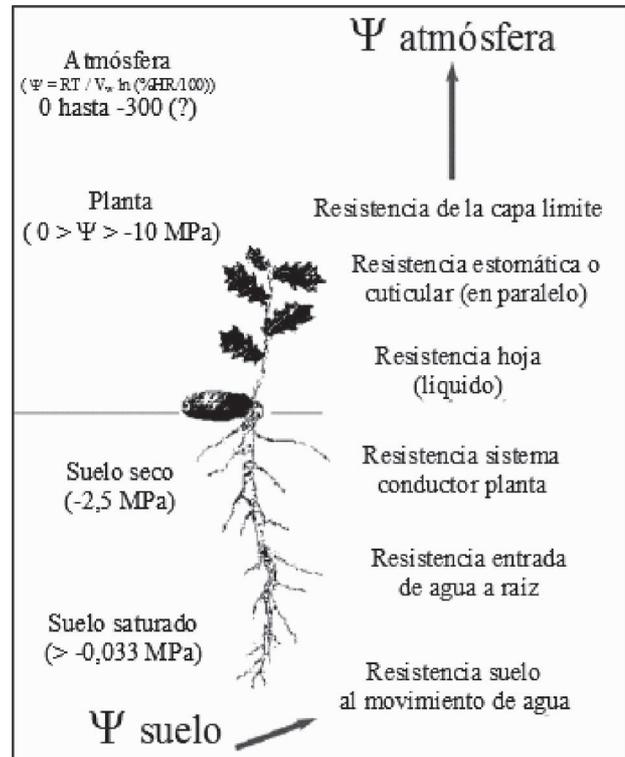


Figura 1. Esquema del continuo suelo-planta-atmósfera

gía por unidad de volumen (J/m^3), ψ_w suele expresarse, por su equivalencia dimensional, en unidades de presión (MPa). Así, con objeto de entender de manera más intuitiva el proceso, podríamos asumir con la debida prudencia conceptual, que el flujo de agua en la planta es la respuesta a un gradiente de presión establecido entre los extremos. Si el vegetal no pudiera establecer regulación alguna de este flujo mediante la intercalación de resistencias, las pérdidas de agua derivadas de la aplicación de esta ley quedarían por encima de cualquier estándar biológico, ya que, como más adelante se analizará, el gradiente de potencial puede ser desproporcionadamente alto en atmósferas secas (Denmead, 1985).

El modelo SPAC no explica el mecanismo por el que la tensión hídrica de la atmósfera se transmite a lo largo del vegetal. Esta fuerza motriz se origina como consecuencia de la evaporación del agua en las paredes celulares de las cavidades subestomáticas (Boyer 1985), estableciéndose en este punto el cambio de fase líquida a fase vapor en el movimiento del agua (Larcher 1995). El equilibrio de ambas fases produce tensiones capilares en los espacios apoplásmicos de las paredes en con-

tacto con la fase gaseosa. La tensión originalmente producida se transmite a lo largo de la columna de agua como consecuencia de la cohesión entre las moléculas de agua y la rigidez de los conductos por donde circula (Steudle 2001).

El modelo SPAC también nos sugiere que el potencial hídrico en cada parte del vegetal dependerá del flujo, cuando permanezcan constantes el potencial del suelo y la resistencia total al paso de agua. Dicho de otra manera, bajo condiciones de alta transpiración (alto flujo) podemos esperar la génesis de elevados gradientes de potencial hídrico, con las consecuencias que tal hecho tienen sobre el funcionamiento de la planta (Tyree y Dixon 1986). De este modo, puede comprenderse hasta qué punto el control activo del flujo es un requerimiento imprescindible para evitar situaciones irreversibles en el estado hídrico presente y futuro del vegetal, incorporándose al modelo SPAC mediante la inclusión de una resistencia variable: la resistencia estomática (Larcher 1995, Sperry 2004). A través del grado de apertura de los estomas, la planta puede establecer cambios controlados, rápidos y reversibles en el valor de la resistencia total, alterando de una manera importante el flujo de transpiración y manteniendo dentro de unos límites críticos los valores de potencial hídrico desarrollados en cada uno de sus compartimentos (Tyree y Sperry 1988).

El principal avance de la ecofisiología, en especial en el complejo universo de procesos que han sido tradicionalmente encajados bajo la denominación de *relaciones hídricas*, se ha realizado en gran medida a través del estudio de este continuo, aunque no siempre de un modo explícito.

Los extremos del gradiente. El agua en el suelo y en la atmósfera

El modelo SPAC establece dos extremos claros en el movimiento del agua a través de la planta: el suelo como fuente y la atmósfera como sumidero final. El estado del agua en el suelo aparece descrito de dos formas distintas: en términos de cantidad presente (contenido gravimétrico o contenido volumétrico de agua) y en términos de su estado energético o potencial hídrico (Rundell y Jarrell 1991). Aunque ambas formas de medir el estado del agua en el suelo pueden relacionarse mediante el establecimiento de su curva característica, es este último el que interesa en el modelo SPAC.

Como en las distintas partes del continuo, el agua se mueve en el suelo en respuesta a gradientes de potencial hídrico (Rundell y Jarrell 1991). La tasa de movimiento será consecuencia de la intensidad del gradiente, modulado por una constante de proporcionalidad K o conductividad hidráulica del suelo. En suelos saturados, donde son críticas la porosidad total y la distribución del tamaño de los poros, todos los poros están llenos de agua, garantizando la continuidad del camino hidráulico. La ley de Hagen-Poiseuille nos indica que el flujo a través de un capilar es proporcional a la cuarta potencia de su radio (Nobel 1983). Aplicada al movimiento de agua en los espacios porosos del suelo saturado (Hillel 1980) deducimos, por ejemplo, la magnificación tan extraordinaria de la capacidad de flujo de agua a través de los grandes espacios de un suelo arenoso frente a los característicos de un suelo arcilloso. Suelos arenosos y saturados son propios de muchos sistemas riparios. La presencia de especies altamente demandantes en agua en bosques de ribera (Tabacchi *et al.* 1998) puede asociarse a esta doble condición. No obstante, y en especial en climas que presentan sequías edáficas moderadas o severas, es de mayor trascendencia valorar la relación que se establece entre el valor de K y el potencial hídrico de un determinado suelo, con independencia de su naturaleza (Rundell y Jarrell 1991). Slatyer (1967) ya proporciona datos que documentan cuantitativamente esta relación, para el caso concreto de un suelo de textura limosa: un descenso de potencial hídrico desde casi saturación a $-0,1$ MPa implica un descenso en K que sobrepasa los seis órdenes de magnitud. En términos prácticos, la capacidad de movimiento del agua líquida en el suelo seco es despreciable, imposibilitando el uso de este recurso por la planta a poca distancia de la rizosfera. Bajo condiciones ecológicas que promuevan bajos niveles de humedad en el suelo, cobra especial importancia la capacidad exploratoria del sistema de raíces, compensando mediante una búsqueda activa del recurso la limitación física al movimiento del agua en el suelo (Vilagrosa 2003).

Si el suelo es el punto de comienzo del continuo, la atmósfera es el sumidero final del agua transportada a través de la planta. El estado hídrico de la misma definirá la intensidad del gradiente final establecido a través del vegetal. Al igual que el agua en el suelo, podemos definir un potencial para el agua en la atmósfera. Si el agua atmosférica en fase vapor se comporta como un gas ideal podemos asumir que, en una atmósfera

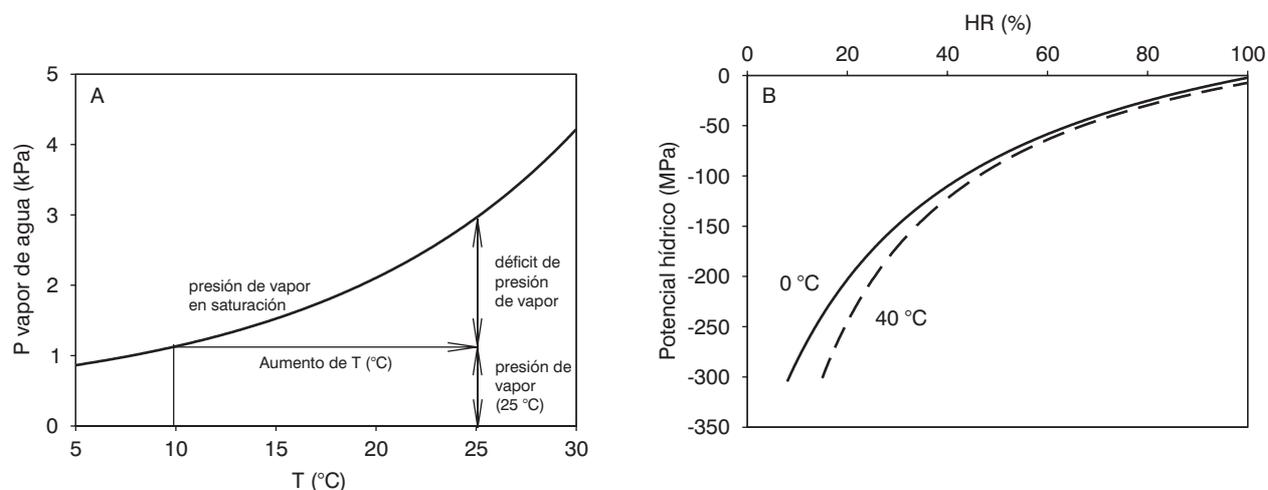


Figura 2. (A) Relación entre la presión de vapor de agua en la atmósfera y la temperatura. (B) Relación entre el potencial hídrico del aire y su Humedad Relativa (%). Las curvas a 0°C y 40°C pretenden ilustrar el escaso efecto de la temperatura en esta relación.

confinada y en contacto con una superficie de agua pura, se establecerá un equilibrio líquido-vapor. En esta situación, la presión de vapor de agua se denomina presión de vapor a saturación (en adelante e_{sat}), siendo su valor muy dependiente de la temperatura (Nobel 1983). Por otro lado, si el aire sufre un calentamiento isobárico, se produce una ruptura del equilibrio líquido-vapor (Figura 2). Bajo esta nueva temperatura, la e_{sat} debería ser más alta. La diferencia entre e y e_{sat} para una determinada temperatura se denomina déficit de presión de saturación (*DPS*), utilizado como estimador de la intensidad del gradiente en numerosos estudios relacionados con transpiración (Gil-Peigrín 1993).

Si seguimos analizando el comportamiento del vapor de agua contenido en la atmósfera como el de un gas ideal asumiremos que $PV = nRT$, donde P es la presión (parcial) del vapor de agua en la atmósfera, V es el volumen del sistema, n es el número de moles de agua, R la constante universal de los gases ($8,3143 \text{ J K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$) y T la temperatura absoluta (K). Si tenemos presente que n es el cociente entre la masa (m) y el peso molecular (M) del gas, la ley del gas ideal puede ser expresada como:

$$P = \rho R / M T \rightarrow \rho = P / RT M \rightarrow \rho = e \cdot 2.17 / T$$

Donde ρ sería la densidad de vapor de agua en la atmósfera, lo que se denomina *humedad absoluta*, parámetro clásico en el estudio de la transpiración como fenómeno de difusión (Larcher 1995). En el caso del agua

atmosférica e es la presión de vapor y 2,17 la consecuencia de dividir el peso molecular del agua por R .

Del mismo modo que para el agua edáfica, se puede calcular el estado energético del agua en la atmósfera en términos de potencial hídrico (MPa). En su forma clásica, el potencial hídrico del aire se expresa como función de su densidad y de la ratio de presiones de vapor: $\Psi = (\rho / M) RT \ln (e/e_{sat})$ (Slavik 1974) o $\Psi = RT/V_w \ln (e/e_{sat})$ (Nobel 1983), siendo V_w el volumen molal parcial del agua en la atmósfera ($1.805 \times 10^{-5} \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$ a 20°C).

Desde el momento en que la ratio e/e_{sat} refleja la *humedad relativa* del aire, ambas expresiones pueden presentarse de la forma $\Psi = (\rho/M)RT \ln (HR \% / 100)$ ó $\Psi = RT/V_w \ln (HR \% / 100)$. En esta expresión se deduce la gran influencia de HR (%), que es una medida del grado de alejamiento del equilibrio líquido-vapor, sobre Ψ (Figura 2). Observando la Figura 2 se ve hasta qué punto se magnifica el gradiente de potencial en el continuo en atmósferas secas. Valores tan bajos como -100 MPa, inimaginables en otros compartimentos del mismo (suelo o planta), son alcanzados en la atmósfera tan pronto ésta se encuentra a humedades relativas próximas al 50%. Basta apelar a los valores habituales de este parámetro registrados durante los meses estivales en muchos puntos del área mediterránea para comprender hasta qué extremo puede ser severo el gradiente de potencial al que se enfrenta la planta. No es sorprendente que se haya sugerido la puesta en funcionamiento de sistemas eficaces de impermeabilización (con una alta

resistencia al flujo) de las partes aéreas de la planta, como uno de los requerimientos básicos que han garantizado la colonización de los ambientes terrestres por parte del mundo vegetal (Gil-Pelegri 1993).

Mientras que la humedad edáfica, o su equivalente energético, ha sido objeto de una extrema atención por parte de los fisiólogos vegetales (en especial por aquellos vinculados al universo de las plantas cultivadas) se ha prestado mucha menos atención al potencial hídrico atmosférico (Sisó *et al.* 2001b), pudiendo ser un parámetro que defina la transición de los paisajes típicamente templados (sin sequía edáfica o atmosférica) a los genuinamente mediterráneos (con sequía edáfica y atmosférica). Los paisajes de transición podrían responder a situaciones donde la disponibilidad de agua en el suelo es alta pero donde se desarrollan elevados gradientes de potencial entre la hoja y el aire. En estas condiciones, los «derrochadores de agua», en el sentido que les da Levitt (1972), podrían ser adecuados como alternativa a los «ahorradores» estrictos (Sisó *et al.* 2001b, Vilagrosa *et al.* 2003b).

El movimiento de agua en la planta

Si en una parte del continuo el modelo SPAC ha resultado especialmente útil como herramienta conceptual ha sido en la explicación del movimiento del agua a través del vegetal, con el conjunto de resistencias en serie y paralelo que frenan el avance del recurso y limitan el libre tránsito del mismo desde el suelo a la atmósfera.

Los mecanismos de absorción y transporte del agua en la raíz son uno de los aspectos más complejos, constituyendo una parte de la fisiología de las plantas en constante discusión y actualización (Stuedle y Peterson 1998). Tan diversos son los mecanismos que se han sugerido como mediadores de esta parte del continuo que imposibilitan, en la práctica, alcanzar una visión ecofisiológica general del problema. Algunos trabajos que pretenden ofrecer una visión integradora de las relaciones hídricas de las plantas aportan una imagen simplificada del funcionamiento radical, proponiendo su estudio a partir de la consideración de un único valor de resistencia que modula la entrada de agua a la planta, como constante de proporcionalidad entre el flujo y el gradiente de potencial raíz-suelo (Larcher 1995). Desde una perspectiva práctica esta simplificación rinde buenos resultados, ya que integra en un único valor todo un universo de procesos (cf. Tyree *et al.* 1994). El estudio

del valor global de la resistencia de la raíz (R_{raiz}) ha proporcionado algunas evidencias de hasta qué punto puede ser alterado dicho parámetro, para una misma especie, mediante prácticas habituales en la producción de planta en vivero. Así, Nardini *et al.* (2000) muestran cómo la micorrización con *Tuber melanosporum* modifica sensiblemente la resistencia hidráulica de la raíz en plantas de *Quercus ilex*, con un aumento de R_{raiz} en plantas con máxima micorrización como consecuencia del desarrollo completo del manto. Otro efecto de las prácticas de vivero sobre el valor de R_{raiz} ha sido detectado al comparar la resistencia de sistemas completos de raíces en plantas de *Q. ilex* y *Q. coccifera* cultivadas con y sin restricciones al desarrollo vertical de las mismas. Las plantas cultivadas bajo condiciones que promovían el repicado a 20 cm produjeron sistemas radicales con R_{raiz} mayores que aquéllas cultivadas bajo condiciones que no inducían el repicado en profundidad (Pemán, comunicación personal).

Si se pretende alcanzar un grado de comprensión del flujo hídrico a través de la raíz más cercano a la extrema complejidad del proceso deberemos, al menos, considerar la resistencia global al paso de agua desde el suelo hasta el tallo a través de la raíz como la consecuencia de dos procesos que actúan en serie: la resistencia al flujo radial y la resistencia al flujo axial (Tyree 1999). Desde una perspectiva del continuo, esta consideración cobra sentido, desde el momento en que sobre ambos pueden constatarse los efectos tanto del estado del vegetal como de su ambiente.

La resistencia al flujo radial en la raíz está influida por un conjunto de barreras simplásmicas y apoplásmicas que actúan en serie o en paralelo (cf. Schreiber *et al.* 1999). Sin embargo algunas de estas barreras actúan también como elementos de impermeabilización que restringen la pérdida de agua de la raíz bajo condiciones de fuerte sequía edáfica (North y Nobel 1991) Esto conduce a un fuerte descenso en la capacidad para la entrada de agua en el sistema de raíces de plantas sometidas a sequía, como consecuencia del aumento de las barreras apoplásmicas de las capas externas de la estela (Gretchen y Nobel 1992). Este proceso de suberificación de la raíz y el efecto sobre la resistencia al paso de agua es parcialmente reversible, pero reduce significativamente la entrada de agua a la planta tras la rehidratación del suelo durante un periodo de tiempo importante. El tiempo de respuesta obedece, en gran medida, a la necesidad de reconstruir el sistema radical, con la formación de uno nuevo mejor adaptado al funciona-

miento bajo condiciones de alta humedad edáfica (Lo-Gullo *et al.* 1998).

Este hecho invita a establecer las siguientes conjeturas: (i) la llegada de lluvias (bien por tormentas o por frentes) tras periodos prolongados de sequía puede no tener un reflejo inmediato en la captación de agua por las raíces en plantas mediterráneas; (ii) la habitual práctica de «endurecer» a las plantas en vivero mediante el empleo de sequías periódicas puede generar un sistema de raíces menos eficaz que el óptimo en la especie cuando se forma bajo condiciones de alta disponibilidad de agua en el sustrato.

Una vez superadas las barreras al flujo radial, el agua discurrirá a lo largo del sistema vascular (flujo axial) del vegetal. La evolución ha dotado a las plantas de un tejido especializado (xilema) capaz de encargarse de este flujo. El desarrollo de este tejido ha sido considerado uno de los aspectos básicos en la colonización del medio terrestre por parte de los vegetales (Weatherly 1976). El xilema está constituido por conductos interconectados: los *vasos* y las *traqueidas*. Ambos sistemas están formados a partir de la aposición terminal de células con pared lignificada que mueren tras la diferenciación. Mientras que en las coníferas el xilema está constituido exclusivamente por traqueidas, las angiospermas pueden presentar ambos tipos de elementos conductores. Las traqueidas son los restos lignificados de células alargadas que se conectan en sus partes finales a través de espacios ricos en punteaduras, por las que necesariamente debe circular el agua a lo largo de su camino. Los vasos están formados por las paredes residuales de elementos celulares (elementos de vaso) normalmente más cortos y anchos que las traqueidas y que pueden conectarse en sus extremos de un modo directo, por la pérdida parcial o total de las paredes distales entre dos elementos contiguos. Este mecanismo de conexión genera caminos hidráulicos sin restricciones intermedias, llegando a alcanzar varios metros de longitud (Zimmermann 1983). La conexión entre un vaso y el siguiente se establece a través de las paredes no perforadas de elementos contiguos, de un modo semejante a lo que ocurre con las traqueidas.

El hecho de que, en su movimiento, el agua deba atravesar las punteaduras entre extremos de cada elemento conductor limita notablemente la eficacia del transporte, por la existencia a lo largo del camino de resistencias intermedias al flujo hídrico (Comstock y Sperry 2000). La eliminación de estas resistencias intermedias aproximan el movimiento del agua por el xi-

lema al flujo de la misma a través de un capilar, permitiendo así el empleo de la ley de Hagen-Poiseuille (Nobel 1983) en el análisis cuantitativo de este proceso (Zimmermann 1983, Pallardy 1989). Así, según enuncia esta ley:

$$F = -\pi r^4/8 \eta \delta P/\delta t$$

Donde F sería el flujo ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$), $-\delta P/\delta t$ el gradiente de presión y η la viscosidad dinámica de la disolución o, por aproximación, la del agua (MPa s), ya que la baja concentración de solutos en el xilema permite esta aproximación. De la aplicación de esta ley se alcanza una de las primeras conclusiones evidentes en lo relativo a la diferente eficacia del sistema conductor en plantas vasculares: la extrema importancia del radio del elemento conductor sobre el flujo que a través de él puede establecerse, para un gradiente dado de presión. En la Figura 3a se aprecia la magnificación que establece una diferencia de 4 veces en el radio del capilar sobre el flujo (256 veces) frente a la sección efectiva (16 veces). Si extendemos el análisis al conjunto de la sección de la estructura conductora (eje de la raíz o tallo) llegamos a la conclusión de que la producción de capilares de pe-

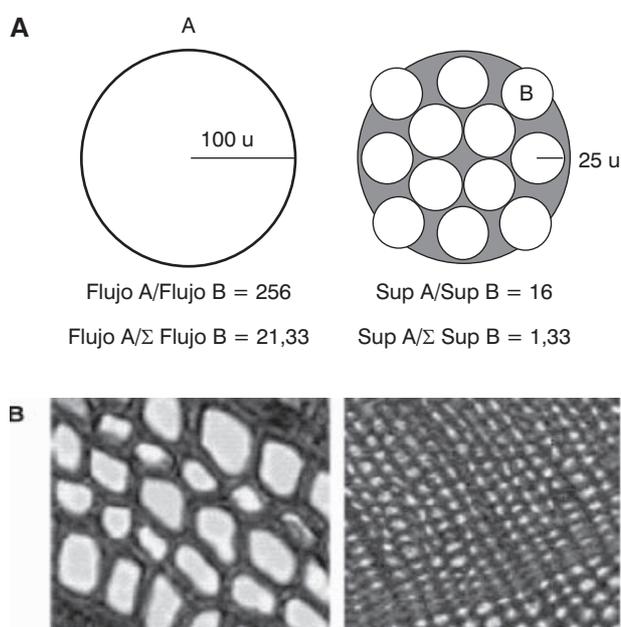


Figura 3. (A) Representación gráfica de la influencia del tamaño del elemento conductor sobre el flujo a su través (para detalles ver texto). (B) Corte transversal del xilema de *Abies alba* y *Juniperus phoenicea*, mostrando el diferente diámetro de las traqueidas.

queño diámetro conlleva una pérdida clara de la eficacia general del tejido conductor del vegetal. En el ejemplo ilustrado se constata que se requieren 256 conductos de 25 micras de radio para igualar el flujo a través de un único vaso de 100. La solución inmediata, para compensar este déficit, es la producción de mayor cantidad de vasos, lo que tiene un límite biológico evidente. Siguiendo con el ejemplo anterior, 256 conductos de 25 micras de radio ocupan unas 16.66 veces más superficie que uno de 100 micras de radio ($0,5 \text{ mm}^2$ frente a $0,03 \text{ mm}^2$). Este factor de amplificación, en términos de madera producida, exigiría un aumento proporcional del radio del órgano conductor y una mayor inversión en pared celular, lo que afectaría negativamente a la tasa de crecimiento relativo (Hacke *et al.* 2001).

Por último, no debe olvidarse que la génesis de los elementos que conforman el tejido conductor es dependiente de procesos de división y diferenciación celular. Tales procesos deben culminarse a lo largo de un tiempo y bajo unas condiciones tanto externas como internas al vegetal sobre las que éste no siempre tiene control. La formación de anillos anuales de crecimiento en leñosas bajo estacionalidad climática es un claro ejemplo de esto último.

Por todo lo anteriormente explicado puede deducirse que la eficacia en el transporte de agua a través del xilema está muy condicionada por aspectos anatómicos, muy fijados filogenéticamente y que las imposiciones evolutivas marcan unos márgenes de eficacia que no pueden ser fácilmente modificados, desde el momento en que las diferencias en el tamaño del vaso entre especies no son en absoluto despreciables (Figura 3b).

Teniendo esto presente, se pone de manifiesto la necesidad de definir de una manera cuantitativa la diferente eficiencia del xilema en el transporte de agua, y hacerlo de modo que puedan establecerse comparaciones estandarizadas entre las diferentes plantas. Como en todo el continuo, el flujo (F) a través del xilema estará afectado por la diferencia de presión entre los extremos, mediatizado por una constante de proporcionalidad K . Esta constante recibe el nombre de *conductancia hidráulica* si en su estimación tan sólo se considera la magnitud de la diferencia de presión (MPa) y *conductividad hidráulica* (K_h) si $\Delta\Psi$ es expresado como gradiente de presión (MPa/m). Es esta última forma la más utilizada en estudios comparados, quedando la primera reservada para aquéllas situaciones en las que resulta imposible establecer con precisión el gra-

diente de presión a lo largo del camino hidráulico por la complejidad del mismo (Tyree 1999). Así:

$$K_h = F/(dP/dx) \text{ (Kg m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}\text{)}$$

Esta constante nos define adecuadamente la cantidad de agua que puede atravesar una determinado estructura (raíz, tallo, peciolo) por unidad de tiempo y gradiente de presión. En términos prácticos, cuanto mayor sea esta variable mejor será el abastecimiento de agua al resto de la planta a través de esta parte del sistema conductor y debería bastar para un análisis real de la eficiencia de una planta.

Sin embargo, y tal como anteriormente se expuso, la diferente eficiencia puede estar condicionada tanto por aspectos anatómicos (tamaño de vasos) como por la cantidad de área de xilema producida por el vegetal. Con objeto de establecer un parámetro que absorba estas dos fuentes de variación se acuñó el término *conductividad hidráulica específica* (K_s), que tiene en cuenta el flujo, el gradiente de presión y el área conductora involucrada en el proceso (A), lo que no es sino el resultado de la estandarización de K_h mediante A .

Si consideramos que el movimiento del agua por la planta tiene como objeto atender a las necesidades hídricas del vegetal a lo largo del continuo y que son las hojas las zonas donde más intercambio se produce con la atmósfera, es evidente que otra buena manera de estandarizar K_h es mediante la superficie foliar (S) que debe ser abastecida por el xilema. Esta nueva constante se denomina *conductividad hidráulica específica foliar* o, más comunmente, *conductividad específica foliar* (LSC). A través del conocimiento de LSC podemos predecir el gradiente de presión que, para un flujo transpirativo (E) concreto, se va a desarrollar a lo largo de un segmento conductor (Tyree y Ewers 1991). Esto tiene una implicación muy alta en la comprensión de las distintas respuestas de las plantas ante idénticas condiciones ecológicas. Una planta con xilema de baja LSC deberá generar potenciales muy negativos en las hojas ante situaciones que promuevan elevados flujos transpirativos. Ante el descenso en el valor del potencial, la hoja responderá con la regulación de la apertura estomática (Sperry 2004, Brodribb y Holbrook 2004), lo que reducirá el flujo transpirativo pero impedirá la asimilación de carbono por parte de la planta. Mediante esta estrategia de ahorro de agua (sensu Levitt 1972) el vegetal consigue administrar los recursos hídricos del medio aunque limita su capacidad de fijación de carbono.

no en situaciones de sequía (Aranda *et al.*, 2005). Por el contrario, una planta con un xilema de alta LSC podrá mantener altos flujos transpirativos sin generar potenciales muy negativos en sus hojas. Las conclusiones son opuestas a las indicadas para la anterior estrategia: el agua del suelo será «derrochada» (Levitt *op. cit.*), pero la planta mantendrá sus hojas bajo una situación fisiológica más adecuada para el intercambio gaseoso y podrá crecer incluso en condiciones de sequía. En Vilagrosa *et al.* (2003b) se compara, con esta misma base, el comportamiento de *Pistacia lentiscus* y *Quercus coccifera*. La comparación de las LSC de ambas especies, mucho más alta en el lentisco, confirma la consideración de «derrochadora» y «ahorradora» otorgada respectivamente a cada especie.

El transporte por vía vascular, influido por la naturaleza del xilema, alcanza hasta las hojas, a través del sistema de nervios. Recientemente se ha insistido en el estudio de esta parte del continuo (Zwieniecki *et al.* 2002, Sack *et al.* 2003), aportando notables sugerencias sobre el papel regulador de la conductividad en este compartimento sobre el conjunto de los flujos del vegetal (Nardini *et al.* 2003). A pesar del reencuentro de los ecofisiólogos con la venación de la hoja, sigue imperando la idea de que el camino no vascular para el flujo de agua líquida por la hoja hasta su llegada al mesófilo es el que impone mayor resistencia (Yang y Tyree 1993). Los mecanismos que regulan este flujo celular están más relacionados con procesos de permeabilidad y difusión a través de los distintos compartimentos que conforman la célula (Tyree y Cheung 1977). Desde una perspectiva práctica, resulta muy difícil cuantificar ambos procesos por separado, por lo que los métodos de medida de este parámetro proporcionan un valor integrado de ambos (Sisó *et al.* 2001a, Sack *et al.* 2002). Cuando se han realizado comparaciones entre especies ha podido comprobarse que las diferencias en el valor de esta resistencia al paso del agua en fase líquida a través de la lámina foliar no son en absoluto despreciables, pudiendo explicar algunas evidencias funcionales (Tyree *et al.* 1999) o, incluso morfológicas (Sisó *et al.* 2001b) (Figura 4).

Tras su paso en fase líquida a través de los caminos hidráulicos de la lámina foliar, el agua alcanza la fase vapor a través de las paredes celulares limitantes con los espacios intercelulares del mesófilo (Larcher 1995) y a través de la cutícula (Schönherr y Schmidt 1979). Una vez el agua en forma de vapor ha alcanzado estos espacios constituye parte de la atmósfera interna de la hoja, pudiendo abandonar el vegetal a través de los es-

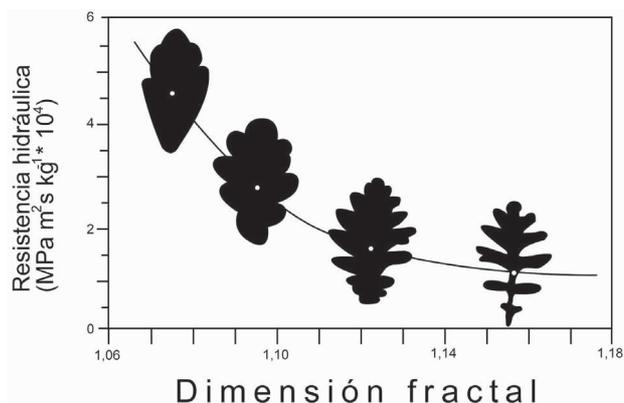


Figura 4. Relación entre el grado de lobulación (estimado como la dimensión fractal del borde de la hoja) y la resistencia hidráulica en hojas de distintas especies de *Quercus*. A partir de Sisó *et al.* (2001b).

tomos, única resistencia considerada tradicionalmente como variable en el modelo SPAC (Denmead 1985). Ciertamente, la resistencia al paso de agua a través de los estomas está directamente regulada por el vegetal, según ciclos reversibles, tanto diarios como estacionales. La reducción en el valor de conductancia estomática (g_s , expresada como $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) suele ocurrir paralelamente a la de su potencial hídrico, permitiendo así al vegetal evitar el desarrollo de tensiones xilemáticas extremas que pudieran comprometer la perdurabilidad del continuo (Tyree y Sperry 1988). Este ajuste explicaría la existencia de ciclos diarios de g_s , con mínimos al mediodía como respuesta al momento de mayor descenso de Ψ_{hoja} (Kozłowski *et al.* 1991). La forma de estos ciclos y el valor máximo de g_s cambia también, para una misma planta, a medida que se van consumiendo las reservas de agua en el suelo durante la estación de crecimiento. Se acepta que tal mecanismo permite a las plantas economizar agua, prolongando así el periodo útil de crecimiento en climas áridos (Tenhunen *et al.* 1990).

La tremenda variabilidad de g_s puede hacer pensar en ella como un parámetro inútil en la caracterización de una especie en programas de selección. Sin embargo, se ha propuesto que la sensibilidad de los estomas ante la sequía es una respuesta eminentemente específica (Flexas y Medrano 2002). En Vilagrosa (2002) se encuentran ejemplos de cómo el conocimiento de la evolución de g_s a lo largo de los ciclos diarios y de un ciclo de sequía permite una buena definición de la estrategia en el uso del agua de *Pistacia lentiscus* y *Quercus coccifera*. Cuando la planta se ve obligada a cerrar

los estomas, tanto por razones internas como por influencia del ambiente, sigue produciéndose un flujo, aunque de mucha menor importancia, hacia la atmósfera. Este flujo, denominado transpiración residual (cf. Gil-Peigrín 1993), sólo puede controlarse mediante las resistencias impuestas por la cutícula y por la capa límite. En la capacidad de aislamiento de la cutícula se establecen límites máximos y mínimos dentro de tipos de plantas con semejantes hábitos de vida (Kerstiens 1996). Esta circunstancia no debe obviarse cuando se pretende mejorar la capacidad de resistencia de la planta mediante «endurecimiento», ya que resulta difícil rebasar estos límites impuestos por la evolución (Vilagrosa *et al.* 2003b).

Tras atravesar los estomas o la cutícula, el agua aún encuentra otra resistencia al paso hacia la atmósfera. Este freno está impuesto por la presencia de una capa de aire en régimen laminar, a través de la que los intercambios deben realizarse mediante mecanismos de difusión (cf. Nobel 1983). El espesor de esta capa, llamada *capa límite*, define la resistencia final al flujo (Martin *et al.* 1999).

Esta nueva influencia de la morfología de la hoja sobre el movimiento completo del agua a su través abre interesantes frentes de trabajo en el estudio del funcionamiento del vegetal y demuestra, como se decía en la introducción, que el enfoque fisiológico no es el único capaz de contribuir al conocimiento de los mecanismos funcionales en una planta.

La ruptura del continuo

El movimiento del agua a través de la planta, base del modelo SPAC, puede interrumpirse por diversas razones, algunas de las cuales están sometidas al control del vegetal. Un ejemplo de esta capacidad para la interrupción parcial del continuo es la regulación de la conductancia estomática, que como se ha dicho a lo largo de este trabajo, ha sido considerada históricamente como la única resistencia variable y susceptible de ser modificada reversiblemente por el vegetal. En la actualidad se considera que el movimiento de agua a través de la raíz también debe ser considerado regulable, desde el conocimiento alcanzado del papel de las acuaporinas (Javot y Maurel, 2002).

Más crítica resulta la ruptura del continuo cuando ésta se deriva de circunstancias ajenas al control del vegetal, por cuanto pueden ser irreversibles e, incluso,

conducir a la planta a posiciones muy delicadas en lo que respecta a su supervivencia. Algunas de estas circunstancias ya han sido comentadas en este trabajo, como el descenso excesivo de la conductividad hidráulica de los suelos secos o la aberrante suberificación de la raíz como respuesta a la sequía edáfica. El desarrollo de interfases suelo-raíz de muy alta resistencia en condiciones de sequía edáfica es otra circunstancia que limita hasta niveles críticos la entrada de agua al vegetal (Burch 1979).

A pesar de la importancia de esta parte del continuo, especialmente en ambiente que promueven potenciales muy negativos en el suelo, ha sido la interrupción del movimiento como consecuencia de la discontinuidad del camino hidráulico por vía xilemática la que parece haber atraído de modo prioritario la atención de los ecofisiólogos forestales. Esta discontinuidad del paso de agua sería consecuencia de la embolia de vasos o traqueidas en cualquier punto del trayecto, tanto raíz (Kolb *et al.* 1996) como tallo (Vilagrosa *et al.* 2003a) u hojas (Nardini *et al.* 2003). Se considera que un vaso ha sufrido embolia cuando se encuentra ocupado por aire a presión atmosférica (cf. Tyree 1999). Este hecho puede estar explicado por tres razones (Tyree y Sperry 1989): una lesión mecánica, una tensión hídrica excesiva, ciclos de congelación y descongelación del agua xilemática. Mientras que el primer motivo no exige de más profundo análisis, los dos restantes son y han sido objeto de innumerables estudios fisiológicos y ecofisiológicos, por cuanto justifican por sí solos parte de las tendencias en la distribución de los vegetales terrestres (LoGullo y Salleo 1993).

En lo relativo a la embolia por exceso de tensión hídrica en el xilema, se considera actualmente que es consecuencia de la entrada de una burbuja de aire de un vaso previamente embolizado a otro con agua bajo tensión (Zimmermann 1983, Cochard *et al.* 1992). La entrada de esta burbuja se produciría a través de los poros de las punteaduras que existen en las paredes terminales de contacto entre traqueidas y vasos. Desde el momento en que se ponen en contacto las fases líquida y gaseosa a través de uno de estos poros se establecerá un equilibrio entre la tensión superficial y la fuerza de succión producida por la savia a potenciales negativos. Este equilibrio tiene un punto de ruptura, ya que el menisco formado por la succión del aire a través del poro acaba formando una burbuja que se encuentra rodeada de un líquido a presión muy inferior de la atmosférica. La consecuente expansión de esta burbuja desplaza

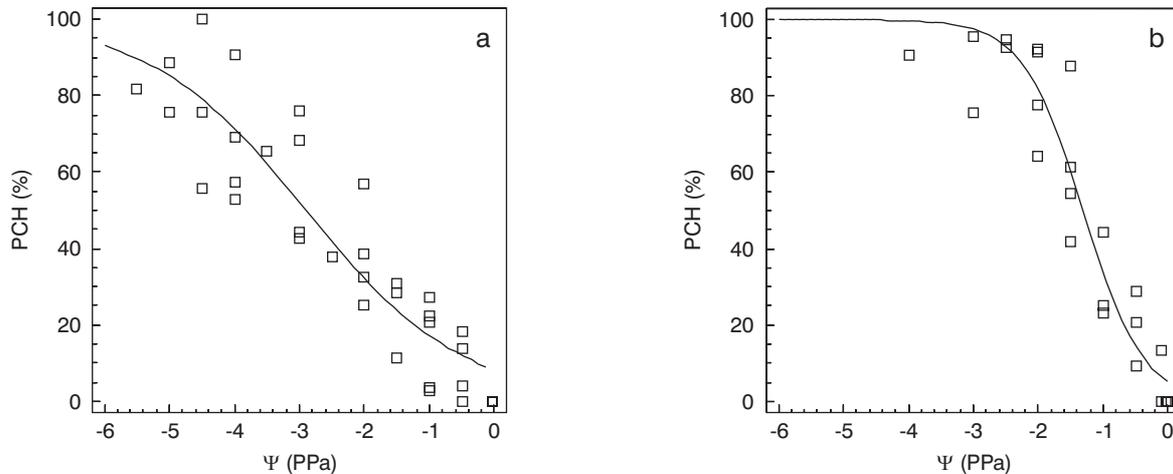


Figura 5. Porcentaje de disminución de la conductividad hidráulica en tallos de brinzales de *Q. pyrenaica* sometidos a potenciales hídricos decrecientes. Las plantas que crecieron en condiciones de alta exposición a la luz (a) fueron capaces de mantener una mayor conductividad hidráulica, que las crecidas a la sombra (b), ante un mismo aumento de la tensión del agua en el xilema (Aranda, datos no publicados).

todo el líquido del conducto (cavitación), que acaba siendo ocupado por aire a presión atmosférica (embolia). El límite de tensión (-MPa) al que se produce este fenómeno en las angiospermas es dependiente del tamaño de los poros en las paredes terminales que conectan los elementos conductores, siendo este parámetro muy dependiente de la especie (Comstock y Sperry 2000) y de las condiciones microclimáticas bajo las que se desarrolla la planta (Cochard *et al.* 1999). Así por ejemplo, plantas de *Q. pyrenaica* crecidas bajo condiciones de sol mostraron una menor susceptibilidad a la cavitación que plantas de la misma especie crecidas bajo condiciones de sombra (Figura 5).

Cuando, a lo largo de los meses fríos, el agua del xilema sufre ciclos de congelación y descongelación se acaban generando procesos de embolia en los vasos, especialmente en los de mayor tamaño (Zimmermann 1983, LoGullo y Salleo 1993, Cochard y Tyree 1990). La explicación a este fenómeno se debe buscar en el hecho de que durante la congelación el aire disuelto en el agua del xilema forma burbujas. Si durante la descon-

gelación se generan tensiones (potencial en xilema negativo) estas burbujas se expandirán, ocupando el volumen del conducto. Los conductos de mayor dimensión contienen mayor cantidad de aire disuelto, lo que conduce a la formación de burbujas de mayor diámetro, con menor probabilidad de redisolverse tras el deshielo (Pittermann y Sperry 2003). Este hecho tiene una plasmación muy clara en el funcionamiento estacional de los xilemas de tipo *ciclospóreo*. Un ejemplo de este tipo de xilema lo ofrece *Quercus pyrenaica* (Figura 6). Durante la primavera se forman vasos de gran tamaño, responsables por excelencia del transporte de agua a la copa. A lo largo del verano se desarrolla una madera más densa, donde se alternan fibras, traqueidas y vasos de pequeño diámetro. Tras el invierno, todos los vasos de primavera formados el año anterior suelen aparecer cavitados, permaneciendo tan sólo funcionales los pequeños vasos de verano de la estación de crecimiento precedente. Este hecho evidencia que el xilema, como las hojas u otras estructuras funcionales del árbol, está sometido en climas fríos a «caducidad».

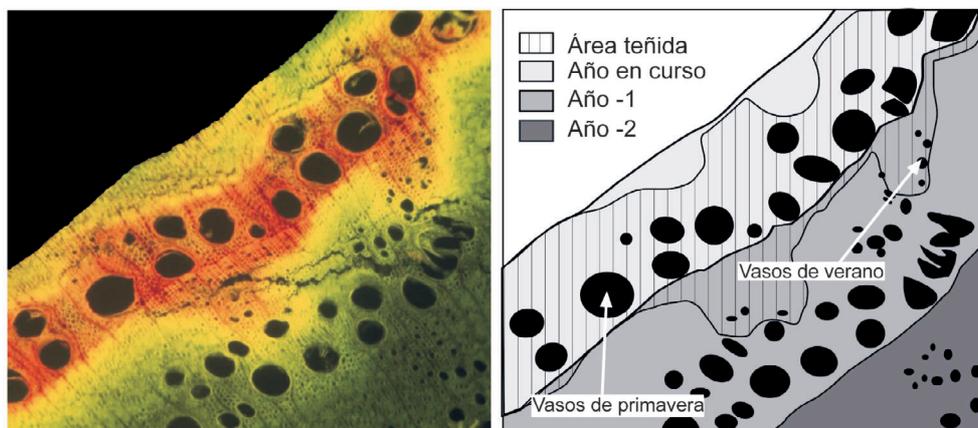


Figura 6. Fotografía (parte izquierda) y esquema (parte derecha) de un corte transversal de xilema de *Quercus pyrenaica*.

Bibliografía

- ARANDA I., GIL L., PARDOS J.A., 2005. Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) in South Europe. *Plant Ecol.* (en prensa).
- BOYER J.S., 1985. Water transport. *Ann.Rev. Plant Physiol.*, 36: 473-516.
- BRODRIBB T.J., HOLBROOK N.M., 2004. Stomatal protection against hydraulic failure: a comparison of coexisting ferns and angiosperms. *New Phytol.*, 162 (3): 663-670.
- BURCH G.J., 1979. Soil and plant resistance to water absorption by plant root systems. *Aus. J. Agr. Res.*, 30 (2): 279-292.
- COCHARD H., CRUIZIAT P., TYREE M.T. 1992. Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiol.*, 100: 205-209.
- COCHARD H., LEMOINE D., DREYER E., 1999. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant Cell and Environment*, 22: 101-108.
- COCHARD H., TYREE M.T., 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiol.*, 6: 393-407.
- COMSTOCK J.P., SPERRY J.S., 2000. Some theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in plants. *Tansley Review No. 119. New Phytol.*, 148: 195-218.
- DENMEAD T.O., 1985. Water transport in the soil-plant atmosphere system. In: *Plant-atmosphere relationships: Theory and Measurements of Mass and Energy Exchanges* (Giordano E., Scarascia-Mugnozza G., Valentini R., Agrimi M., eds.), pp. 19-30.
- FERNÁNDEZ M., GIL L., PARDOS J.A., 2000. Effects of water supply on gas exchange in *Pinus pinaster* Ait. provenances during their first growing season. *Ann. For. Sci.*, 57: 9-16.
- FLEXAS J., MEDRANO H., 2002. Drought-inhibition of Photosynthesis in C₃ Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. *Ann. Bot.*, 89: 183-189.
- GIL-PELEGRÍN E., 1993. Estudios ecofisiológicos sobre *Pinus uncinata* Mill. En el límite superior de la especie. Tesis Doctoral. Univ. Autónoma de Madrid.
- GRETCHEN B.N., NOBEL P.S., 1992. Drought-induced changes in hydraulic conductivity and structure in roots of *Ferocanthus acanthodes* and *Opuntia ficus-indica*. *New Phytol.*, 120: 9-19.
- HACKE U.G., SPERRY J.S., POCKMAN W.T., DAVIES S.D., MCCULLOH K.A., 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126: 457-561.
- HILLEL D., 1980. *Fundamentals of Soil Physics*. Academic Press, New York.
- HSIAO T.C., 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 24: 519-570.
- HUBER B., 1928. Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen. *Jahrb.Wiss.Bot.*, 67: 877-959.
- JAVOT H., MAUREL C., 2002. The role of aquaporins in root water uptake. *Ann. Bot.*, 90: 301-313.
- KERSTIENS G., 1996. Cuticular water permeability and its physiological significance. *J. Exp. Bot.*, 47: 1813-1832.
- KOLB K.J., SPERRY J.S., LAMONT B., 1996. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *J. Exp. Bot.*, 47: 1805-1810.
- KOZŁOWSKI T.T., KRAMER P.J., PALLARDY S.G., 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press. Toronto.
- LARCHER W., 1995 *Physiological Plant Ecology*. Third Edition. Springer Verlag, Berlin.

- LEVITT J., 1972. Responses of plants to environmental stresses. 1.^a Edición. Academic Press. New York.
- LO GULLO M.A., NARDINI A., SALLEO S., TYREE M.T., 1998. Changes in root hydraulic conductance (Kr) of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation. *New Phytol.*, 140: 25-31.
- LO GULLO M.A., SALLEO S., 1993. Different vulnerabilities of *Quercus ilex* L. to freeze and summer drought-induced embolism: An ecological interpretation. *Plant, Cell & Envir.*, 18: 661-669.
- MARTIN T.A., HINCKLEY T.M., MEINZER F.C., SPRUGEL D.G., 1999. Boundary layer conductance, leaf temperature and transpiration of *Abies amabilis* branches. *Tree Physiol.*, 19: 435-443.
- NARDINI A., SALLEO S., RAIMONDO F., 2003. Changes in leaf hydraulic conductance correlate with leaf vein embolism in *Cercis siliquastrum* L. *Trees*, 17: 529-534.
- NARDINI A., SALLEO S., TYREE M.T., VERTOVEC M., 2000. Influence of the ectomycorrhizas formed by *Tuber melanosporum* Vitt. on hydraulic conductance and water relations of *Quercus ilex* L. seedlings. *Ann. For. Sci.*, 54: 305-312.
- NOBEL P.S., 1983. *Biophysical Plant Physiology and Ecology*, W.H. Freeman, San Francisco.
- NORTH G.B., NOBEL P.S., 1991. Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (Agavaceae). *Am. J. Bot.*, 78: 906-915.
- PALLARDY S.G., 1989. Hydraulic architecture and conductivity: an overview. En: *Structural and functional responses to environmental stresses* (Kreeb K.H., H. Richter, T.M. Hinckley, eds.). SPB Academic Pub. The Hague.
- PITTERMANN J., SPERRY J., 2003. Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers. *Tree Physiol.*, 23: 907-914.
- RUNDELL P.W., JARRELL W.M., 1991. Water in the environment. En *Pearcy R.W., Ehleringer J., Mooney H.A. and P.W. Rundell, eds: Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, London, pp. 29-56.
- SACK L., COWAN P.D., HOLBROOK N.M., 2003. The major veins of mesomorphic leaves revisited: tests for conductive overload in *Acer saccharum* and *Quercus rubra*. *Am. J. Bot.*, 90: 32-39.
- SACK L., MELCHER P.J., ZWIENIECKI M.A., HOLBROOK N.M., 2002. The hydraulic conductance of the angiosperm leaf lamina: a comparison of three measurement methods. *J Exp Bot.*, 53 (378): 2177-2184.
- SCHÖNHERR J., SCHMIDT H.W., 1979. Water permeability of Plant Cuticles. *Planta*, 144: 391-400.
- SCHREIBER L., HARTMANN K., SKRABS M., ZEIER J., 1999. Apoplastic barriers in roots: chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls. *J.Exp.Bot.*, 50(337): 1267-1280.
- SISÓ S., CAMARERO J.J., GIL-PELEGRÍN E., 2001a. Un nuevo medidor de flujo de alta presión para la estimación de la resistencia hidráulica en brotes completos de plantas leñosas. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.*, 10(1): 127-139.
- SISÓ S., CAMARERO J.J., GIL-PELEGRÍN E., 2001b. Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf *Quercus* species: a new interpretation of leaf lobation. *Trees*, 15: 341-345.
- SLATYER R.O., 1967. *Plant-Water Relationships*, Academic Press, London.
- SLAVIK B., 1974. *Methods of studying Plant Water Relations*, Academia Publishing House, Prague and Springer-Verlag, Berlin.
- SPERRY J., 2004. Coordinating stomatal and xylem functioning - an evolutionary perspective. *New Phytol.*, 162: 568-570.
- STEUDLE E., 2001. The cohesion-Tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 52: 847-875.
- STEUDLE E., PETERSON C., 1998. How does water get through roots? *J. Exp. Bot.*, 49(322): 775-788.
- TABACCHI, E, D CORRELL, R HAUER, G PINAY, A M PLANTY-TABACCHI (1998). Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwat. Biol.*, 40: 497-516.
- TENHUNEN JD, SALA A., HARLEY P.C., DOUGHERTY R.L., REYNOLDS J.F., 1990. Factors influencing carbon fixation and water use by mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. *Oecologia*, 82: 381-393.
- TYREE M., 1999. Water relations and hydraulic architecture. En: *Handbook of functional plant ecology* (Puignaire F.I., F. Valladares, eds.). Marcel Dekker, New York. pp. 221-268.
- TYREE M.T., CHEUNG Y.N.S., 1977. Resistance to water flow in *Fagus grandifolia* leaves. *Can. J. Bot.*, 55: 2591-2599.
- TYREE M.T., DIXON M.A., 1986. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiol. Plantarum*, 66: 397-405.
- TYREE M.T., EWERS F.W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.*, 119:345-360.
- TYREE M.T., KOLB K.J., ROOD S.B, PATINO S., 1994. Vulnerability to drought induced cavitation of riparian cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem? *Tree Physiol.*, 14: 455-466.
- TYREE M.T., SOBRADO M.A., STRATTON L.J., BECKER P., 1999. Diversity of hydraulic conductance in leaves of temperate and tropical species: possible causes and consequences. *J. Trop. For. Sci.*, 11: 47-60.
- TYREE M.T., SPERRY J.S., 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic stress? Answer to a model. *Plant Physiol.*, 88: 574-580.
- TYREE M.T., SPERRY J.S., 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu. Rev. Plant Phys.& Mol.Bio.*, 40: 19-38.
- VAN DEN HONERT T.H. (1948). Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Soc.* 3:1.

- VILAGROSA A., 2003. Estrategias de resitencia al déficit hídrico en *Pistacia lentiscus* L. y *Quercus coccifera* L. Implicaciones en la repoblación forestal. Tesis Doctoral. Univ. d'Alacant.
- VILAGROSA A., BELLOT J., VALLEJO V.R., GIL-PELEGRÍN E., 2003a. Cavitation, stomatal conductance and life dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *J.Exp.Bot.*, 54 (390): 2015-2024.
- VILAGROSA A., CORTINA J., GIL-PELEGRÍN E., BELLOT J., 2003b. Suitability of drought preconditioning techniques in Mediterranean climate. *Restor. Ecology*, 11(2): 208-216.
- WEATHERLY P.E., 1976. Introduction: Water movements through plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B series*, 273: 435-444.
- YANG S., TYREE M.T., 1993. Hydraulic resistance in the roots of *Acer sacharum* and its influence on leaf water potential and transpiration. *Tree Physiol.*, 12:231-242.
- ZIMMERMANN M.H., 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer Verlag series in Wood Science:Springer-Verlag, Berlin.
- ZWIENIECKI M.A., MELCHER P.J., BOYCE C.K., SACK L., HOLBROOK N.M., 2002. The hydraulic architecture venation in *Laurus nobilis* L. *Plant Cell & Environ.*, 25: 1445-1450.