

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA
“ANTONIO NARRO”

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA



“ESTRUCTURA HIDRÁULICA EN ÁRBOLES”

Por:

Marco Rafael Carrasco Arandia

MONOGRAFÍA

Presentado como requisito parcial para obtener el título de:

Ingeniero Forestal

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México, Noviembre del año 2006

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA
“ANTONIO NARRO”
DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

“ESTRUCTURA HIDRAÚLICA EN ÁRBOLES”

Por:

Marco Rafael Carrasco Arandia

MONOGRAFÍA

Que se somete a consideración del H. Jurado examinador como requisito parcial
para obtener el título de:

INGENIERO FORESTAL

Dr. Manuel De La Rosa Ibarra
Presidente del Jurado

Biol. Sergio Antonio Pérez Mata
1er. Sinodal

M.C. Martha Vázquez Rodríguez
2do. Sinodal

Biol. Sofía Comparán Sánchez
3er. Sinodal

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México, Noviembre del año 2006

Dedicatoria

A mis padres: Rafael Ángel Carrasco Carranza
Carmen Ruth Arandia Antezana

A mis tíos: Juan Enrique Arandia Antezana
María Cristina Sánchez Flores

Agradecimientos

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, por las facilidades y beneficios que me ha otorgado los años de estudio.

Al Dr. Manuel De La Rosa Ibarra, por sus consejos, tiempo y dedicación.

Al Biol. Sergio Antonio Pérez Mata, por su ayuda en la elaboración final de este documento

A mis amigos, Elí, Paloma, Javier Juárez, Javier Limpías, Caracolito, Armando, José Luis, William, Luis y Alonso. Muchas gracias por su ayuda, paciencia, consejos y especialmente su amistad.

Al pueblo mexicano, que me alimento física y emocionalmente en el transcurso de mis estudios.

Índice General

Índice de figuras	iii
Resumen	1
Objetivo	2
Potencial hídrico	2
1. Introducción	8
2. Estructura hidráulica	9
2.1 Caracterización de la estructura hidráulica	10
2.2 Características cualitativas de la estructura hidráulica	11
2.2.1 Integración	12
2.2.2 Compartimentación	12
2.2.3 Redundancia	14
2.3 Características cuantitativas de la estructura Hidráulica	15
2.3.1 Conductancia hidráulica	16
2.3.2 Conductividad hidráulica	16
2.3.3 Conductividad específica	20
2.3.4 Resistencia hidráulica	20
2.3.5 Conductividad específica	21
2.3.6 Conductividad específica de la hoja	21
2.3.7 Valor de Hubert	22
2.3.8 Capacidad de almacenaje de agua	23
2.4 Ejemplos de datos sintéticos en la estructura hidráulica: mapas hidráulicos	29
3. Vulnerabilidad y embolismo por estación	29
3.1 Las curvas de vulnerabilidad	30
3.2 Ejemplos de la curva de vulnerabilidad	32

3.3 Embolismo de verano_____	38
3.4 La explicación de la inyección de aire _____	40
3.5 Embolismo de invierno_____	44
3.6 La explicación del congelamiento_____	47
4. La unión entre las conductancias hidráulicas y estomática__	50
4.1 Las relaciones teóricas y experimentales entre transpiración y el potencial hídrico de las hojas durante un proceso de sequía del suelo_____	51
4.2 La consecuencia de la vulnerabilidad del xilema____	52
4.3 Factores que controlan la pérdida máxima de agua_	52
4.4 El cierre de estomas puede prevenir el “embolismo fugitivo”_____	53
5. Conclusiones_____	55
Literatura citada _____	59

Índice de figuras

Figura 1: Características cualitativas de la Estructura Hidráulica.....	15
Figura 2: Ejemplos de resultados de conductividad hidráulica	18
Figura 3: Ejemplo de la regresión entre conductancia y diámetro.....	19
Figura 4: Ejemplos de mapas de conductividad	27
Figura 5: Ejemplo del aparato para realizar curvas de vulnerabilidad	31
Figura 6: Ejemplo de curva de vulnerabilidad.....	32
Figura 7: Ejemplos inter genéricos de angiospermas y gimnospermas	33
Figura 8: Relación entre el potencial hídrico y el diámetro del vaso.....	35
Figura 9: Curva de vulnerabilidad para diferentes partes de un Nogal.....	36
Figura 10: Cavitación en vasos	41
Figura 11: Cavitación en traqueidas	43
Figura 12: Vulnerabilidad intra-específica por congelamiento	45
Figura 13: Comportamiento del xilema por estaciones	46
Figura 14: Curvas de vulnerabilidad para ramas congeladas	47
Figura 15: Mecanismo de embolismo por congelamiento	48

Estructura Hidráulica en árboles

Resumen

La presente es una monografía acerca los principales conceptos y resultados concernientes a la estructura hidráulica de los árboles. Después de un pequeño párrafo de las definiciones de estructura hidráulica, las características cualitativas y cuantitativas de la misma son presentadas. Esta es una ocasión para discutir el modelo del tubo desde el punto de vista de la estructura hidráulica. La segunda parte comienza con el concepto principal de embolismo y dar una revisión de los resultados experimentales y preguntas concernientes al embolismo de verano y de invierno. La última parte trata con el enganche entre las conductancias estomática e hidráulica. Discute las relaciones teóricas y experimentales entre transpiración y potencial hídrico de la hoja durante un proceso progresivo de sequía, el aumento de la resistencia suelo-raíz y sus consecuencias en términos de vulnerabilidad del xilema, los factores que controlan la transpiración máxima diaria y como los estomas previenen el embolismo. En conclusión diferentes tipos de preguntas sin resolver sobre la estructura hidráulica, que puede ser cuestión de futuras investigaciones, también se presentan las mismas con la clasificación de los árboles bajo diferentes condiciones de sequía.

Objetivo

El objetivo de la presente monografía es recopilar información sobre los últimos avances en la investigación de la estructura hidráulica en árboles, para que estudiantes y especialistas de conocimiento medio en Fisiología Vegetal, puedan analizar conceptos nuevos de la clásica teoría del continuo suelo-planta-atmósfera, a un nivel mas profundo, que los científicos llaman estructura hidráulica, repasando nuevas teorías como la teoría de la tensión cohesión, al comienzo del documento se da un breve repaso sobre los principales conceptos de las relaciones hídricas en plantas para el mejor entendimiento del texto.

Potencial hídrico, presión y tensión

Existen muchas definiciones posibles del estado del agua en una planta. Dos tipos se usan más comúnmente. El primero se basa en la masa del agua presente, la segunda en el estado energético del agua. El potencial hídrico es una medida del último. El potencial hídrico Ψ es una variable termodinámica. (Cruiziat *et al.*, 2002)

Tanto en el mundo animado como en el inanimado las moléculas de agua se mueven de un lugar a otro a causa de una diferencia de potencial, en este caso el ψ . El agua se mueve de una región de ψ mayor a una región de ψ menor, independientemente de qué factores causen esta diferencia de potencial. Un

ejemplo simple de éste fenómeno es el agua que corre cuesta abajo en respuesta a la gravedad. En la cima de una colina, el agua tiene más energía potencial (ψ) que en la base de la colina. A medida que el agua corre cuesta abajo, su energía potencial se convierte en energía cinética que, a su vez, puede realizar un trabajo útil si por ejemplo, se coloca un molino de agua en el trayecto del fluido. (Curtis y Sue Barnes, 2000)

La presión también puede generar ψ . Si se llena una jeringa de goma y luego la comprimimos, saldrá un flujo de agua por el pico. Al igual que el agua en la cima de la colina, esta tiene, en principio, un alto potencial y luego se mueve a uno mas bajo. ¿ podemos hacer que el agua que fluye cuesta abajo, fluya cuesta arriba por medio de presión? Obviamente si, pero solo cuando el potencial de agua producido por la presión sea mayor que el potencial de agua producido por la gravedad.

En las soluciones verdaderas, el potencial de agua está afectado por la concentración de partículas disueltas (solutos). A medida que aumenta la concentración de soluto, debe necesariamente disminuir la concentración del agua, y viceversa. En ausencia de otros factores, el ψ de una solución está relacionado directamente con la concentración de moléculas de agua: cuanto mayor sea la concentración de moléculas de agua mayor será el ψ . Por el contrario, cuanto mayor sea la concentración de partículas de soluto, menor será el ψ . Las moléculas de agua se mueven de regiones de mayor ψ a regiones de menor ψ , hecho de gran importancia para las plantas y demás seres vivos.

El concepto de ψ es útil porque nos permite predecir el modo en que se moverá el agua en distintas circunstancias. Las mediciones del ψ se hacen habitualmente en función de la presión requerida para detener el movimiento del agua en función de la presión hidrostática en las circunstancias dadas y se puede usar cualquier unidad de presión: $1 \text{ Pascal (N/m}^2) = 10 \text{ dina/cm}^2 = 9.869 \cdot 10^{-6} \text{ atm} = 7.501 \cdot 10^{-3} \text{ mmHg} = 1.450 \cdot 10^{-4} \text{ lb/pulg}^2$

Como se sabe en la mayoría de las plantas, casi toda el agua entra a través de las raíces. Durante periodos de transición rápida, el agua puede ser extraída del entorno de las raíces tan rápidamente que el movimiento del agua desde el suelo vecino hasta las raíces se va reduciendo. Esto se debe al progresivo agotamiento de la cantidad de agua contenida en el suelo. Por otra parte, una proporción considerable de agua remanente del suelo se encuentra fuertemente retenida en la superficie de alguno de sus componentes, limitando la cantidad efectivamente disponible para las raíces.

Las células de la raíz, al igual que las otras partes vivas de la planta, tienen una mayor concentración de solutos que los que se encuentran en solución en el suelo circundante. Como es sabido el agua tiende a moverse desde zonas de baja concentración a alta concentración de solutos o, el agua tiende a moverse desde el suelo hacia las células de la raíz. Por otra parte la presencia de pared celular impone un límite a la cantidad de agua que puede contener una célula vegetal. La presión que ejerce el agua sobre las paredes celulares genera, de acuerdo al principio de acción y reacción postulado por Newton, una presión igual pero de

sentido contrario conocida como presión de pared. El movimiento del agua hacia las células vegetales depende del balance entre la cantidad de solutos disueltos en la solución intracelular y la presión de turgencia de pared. Ambos factores determinan el ψ de las células. El movimiento del agua hacia las células vegetales solo es posible cuando el ψ en el suelo es mayor al ψ en las raíces. (Curtis y SueBarnes, 2000)

Los procesos que conducen a la entrada de agua a las células de la raíz son capaces por si solos de generar una presión positiva que crea una columna de agua tal presión conocida como presión de raíz es suficiente, sin embargo, solo para que el agua ascienda un corto trecho en el tallo. La gutación o sea la pérdida de agua por las hojas en forma líquida, es una consecuencia visible de la presión de raíz, pero, ¿cómo puede el agua alcanzar 20 m de altura hasta la copa de un roble (*Quercus robar* L.), recorrer la altura de tres pisos en el tallo de una liana, ascender mas de 60 m en un alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Jhonst.) de la Cordillera de Los Andes o hasta 125 m en una secuoya gigante de California (*Metasequoia glybtostroboides* H.H.Hu & Cheng.)?. Una pista importante para responder esta pregunta es que durante las épocas en que ocurre la transpiración más rápida, las presiones en el xilema son inferiores a la presión atmosférica.

El ψ es derivado de un potencial clásico químico μ , el cual representa el trabajo contenido en un mol (18 g) de agua de una reserva de agua pura bajo presión atmosférica, a la misma temperatura del sistema bajo consideración, y al nivel cero, en algún punto arbitrario del sistema. Este determina, bajo ciertas

condiciones, el movimiento del agua, entre el suelo y las raíces, o dos diferentes partes de la planta, o de las hojas a la atmósfera por ejemplo. El potencial hídrico (Ψ) del agua presente en alguna parte del sistema (suelo, tejido de la planta, madera, fruta, semilla, papel, etc.), es dada por la siguiente expresión:

$$\Psi = (\mu_w - \mu_w^0)/V_w = P + \Pi + \rho_w \times g \times h$$

Donde:

Ψ : Potencial hídrico (bares o MPa)

μ_w^0 : Potencial químico del agua pura

μ_w : Potencial químico del agua en la planta

V_w : Volumen molar del agua (18 cm³ por mol)

P: Presión hidrostática

Π : Potencial osmótico

g: Gravedad

h: Altura

ρ_w : Presión en la planta

La posición vertical gravitacional (como el trabajo de levantar un objeto bajo la gravedad de la tierra, la elevación afecta la química de un cuerpo. Si el agua se mueve 10 m verticalmente hacia arriba en un árbol, los cambios gravitacionales se dan: la contribución al potencial hídrico es de 0.1 MPa. En otras palabras, en una columna estable de 10 m la diferencia del potencial hídrico es de 0.1 MPa. Por lo tanto éste es un límite mas bajo)

De acuerdo a la anterior ecuación, Ψ se expresa como energía por unidad de volumen igual que la presión. Por lo tanto las unidades de Ψ son de presión. Una diferencia entre Ψ entre dos sitios de la continuidad indica que el agua no está en equilibrio, así que habrá una tendencia del agua de moverse de un alto Ψ a un bajo Ψ .

Ésta presión se considera como una tensión, pero la fuerza impulsora no es succión simple, como podría indicarlo la existencia de una presión negativa. La succión simplemente puede eliminar el aire de un sistema, de modo que el agua puede ser empujada por la presión atmosférica. Pero la presión atmosférica solo es suficiente para elevar el agua (sin resistencia) aproximadamente 10 m a nivel del mar. Sin embargo, se sabe que muchos árboles, tienen una altura superior a los 10m de ahí que la teoría de la tensión cohesión nos puede explicar dicha fuerza impulsora. (Curtis y SueBarnes, 2000)

Cuando el contenido de agua de un tejido es máximo, se llama estado de total turgencia o turgente, y el potencial hídrico es cero. Todos los demás estados de agua, con menor cantidad de agua en el tejido, corresponde a un valor negativo de Ψ . Bajo estas condiciones el agua viajará de negativo a más negativo.

En la anterior ecuación y para una célula, P es la presión (mas que la presión atmosférica) protegido por la pared celular. Es un termino positivo. De todas maneras para un elemento conductivo, P es una tensión (una presión subatmosférica o negativa). Por lo tanto para un vaso o una traqueida, P es

negativo Π es el potencial osmótico de la savia del xilema; con la conversión del símbolo usado en la anterior ecuación ($+\Pi$) es negativo.

Por ejemplo para una raíz o célula de la hoja sin turgencia, P es positivo (+7 bares) y Π más negativo (-12 bares). El Ψ resultante es -5 bares. Si la célula está turgente $P = -\Pi$ y $\Psi = 0$. para un elemento conductivo la tensión puede ser de, -10 bares. Pero el potencial osmótico de la savia del xilema es generalmente muy cercana a cero, -0.5 bares por ejemplo. El Ψ resultante también es negativo: $\Psi = -10 + (-0.5) = -10.5$ bares. Como se ve para los elementos vasculares, Ψ y P son muy cercanos. Por lo tanto se pueden confundir ambos términos y calcular la tensión total del xilema. (Cruiziat et. al., 2002)

La tensión es normalmente señalada positiva +1.5 MPa que es igual a la presión de -1.5 MPa, así que la tensión aumenta mientras el potencial hídrico decrece. Así que se acepta el uso convencional de la palabra “tensión”.

1. Introducción

Durante las últimas décadas se ha desarrollado un nuevo acercamiento a las plantas, especialmente, las relaciones hídricas de los árboles. Esta bien estructurado alrededor de dos temas principales: la teoría de la tensión-cohesión Pickard (1981) de la savia ascendente que trata con el movimiento físico de la savia, y la analogía eléctrica usada para modelar el transporte de agua entre el árbol y en el continuo suelo planta, usando resistencias, capacitancias, potenciales

hídricos y flujo. El uso de la analogía eléctrica para describir la transferencia de agua a través del sistema hídrico suelo-planta es antiguo: la idea probablemente viene de Gradmann (1928), pero comienza realmente con el artículo “Transporte de agua como un proceso centenario” por Van den Honert (1948). Fue el principal formalismo usado para tratar con el transporte de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera desde esa época hasta los años ochenta, antes de que el acercamiento de la estructura hidráulica se establezca.

Es importante recordar que en un periodo intenso de trabajo y debate (desde finales del siglo IX hasta la primera mitad del siglo XX), la investigación en la teoría de la cohesión-tensión fue abandonada con un enfoque en vez de la analogía de la ley de Ohm (Cruiziat, 1985). La resurrección de los estudios concernientes a esta teoría principalmente resulta de algunos pioneros como J.A. Milburn, M.H. Zimmerman y M.T. Tyree.

2. Estructura hidráulica (EH)

La estructura hidráulica ha hecho un gran desarrollo en nuestro conocimiento tomando en cuenta estos dos acercamientos y relacionándolos en una forma que permite una visión mucho más realista y comprensiva de las relaciones hídricas de los árboles. A pesar de eso muchos documentos se han hecho con relación a la e.h. (Tyree y Ewers, 1991), Se piensa que todavía hay espacio para una introducción actualizada, como una referencia, para estudiantes

e investigadores. Por lo tanto, para facilitar la comprensión, se han incluido varias figuras en la monografía.

2.1 Caracterización de la estructura hidráulica (E.H.)

La estructura hidráulica puede ser definida como una región del vasto dominio de las relaciones hídricas de los árboles. La expresión “estructura hidráulica” fue acuñada por Zimmermann probablemente entre 1977 y 1978, después del primer congreso sobre “The architecture of trees” organizada en 1976 en Petersham (MA, USA) por Hallé, Tomlinson y Oldeman. De todos modos, sorpresivamente, su artículo de 1978 y, especialmente, su sobresaliente libro “Xylem Structure and The ascent of Sap” (1983), en su capítulo 4 fue titulado “Estructura hidráulica”, no define acerca de ésta nueva expresión.

Desde aquella vez se han propuesto muchas definiciones:

“La estructura hidráulica es la arquitectura del sistema conductor de agua” Tyree y Ewers (1991).

La interfase suelo-raíz puede ser considerada ya sea como el límite de la estructura hidráulica de la planta.

De hecho la e.h. tiene dos significados diferentes:

Una aproximación especial al funcionamiento de un árbol como un sistema hidráulico. Un árbol puede ser considerado como un tipo de sistema hidráulico

(figura1). Cualquier sistema de irrigación, de abastecimiento, del sistema circulatorio etc. está compuesto de los mismos elementos básicos: una fuerza motriz, tubos, reservas y sistemas de regulación. Para los árboles (y para plantas en general) la fuerza motriz es la transpiración la cual como lo establece la teoría de la tensión-cohesión, jala el agua desde el suelo hasta las hojas, crea y mantiene un gradiente variable de potencial hídrico a través de la planta. La energía requerida para la transpiración es radiación solar. Además cuando ocurre la transpiración, el movimiento del agua es un proceso pasivo a través de una compleja cadena de trabajo de muchos tubos capilares finos (traqueidas y vasos), los cuales forman el sistema conductor del xilema. Este conducto (o sistema vascular) tiene dos tipos de propiedades: cuantitativas y cualitativas:

El resultado de ésta aproximación en términos de mapas de diferentes parámetros hidráulicos y otras características que se pueden medir, los cuales definen una estructura hidráulica particular para cada tipo de árbol. Es imposible construir un mapa completo de un árbol largo; solo partes de éste mapa son dibujados para dar algunas características dependientes de la especie y de su estructura hidráulica.

2.2 Características cualitativas de la estructura hidráulica

La estructura hidráulica de un árbol muestra tres propiedades importantes: integración, compartimentación y redundancia.

2.2.1 Integración

Integración (figura 1) es un concepto que expresa que en la mayoría de los casos, el sistema vascular de los árboles parecen formar una única red de trabajo en el cual cualquier raíz parece estar directamente conectado con cualquier rama y no con una sola. En otras palabras, el sistema vascular esta formado por una sola e integrada red de trabajo. En un gráfico se representa el sistema vascular, cada hoja y cada raíz fina con una cima diferente. Para decir que el sistema vascular forma una red única de trabajo da a entender que siempre hay al menos una vía entre cada cumbre(entre cualquier raíz y cualquier hoja). Es claro imposible verificar tal afirmación con un árbol largo. Pese a ello la idea principal para tener en mente es el hecho de que dentro del árbol hay muchas vías anatómicas, con diferentes resistencias pueden ser usadas para conectar una rama y una raíz. Significa que se permite que el agua no solo fluya verticalmente a través de las vías paralelas formadas por filas de elementos conductores, pero también lateralmente por las membranas porosas de éstos elementos los cuales proveen incontables vías entre ellos. Entre las diferentes observaciones apoyando esta conclusión, dos pueden ser dadas: los experimentos de tinción y los de hendiduras en la raíz.

2.2.2 Compartimentación

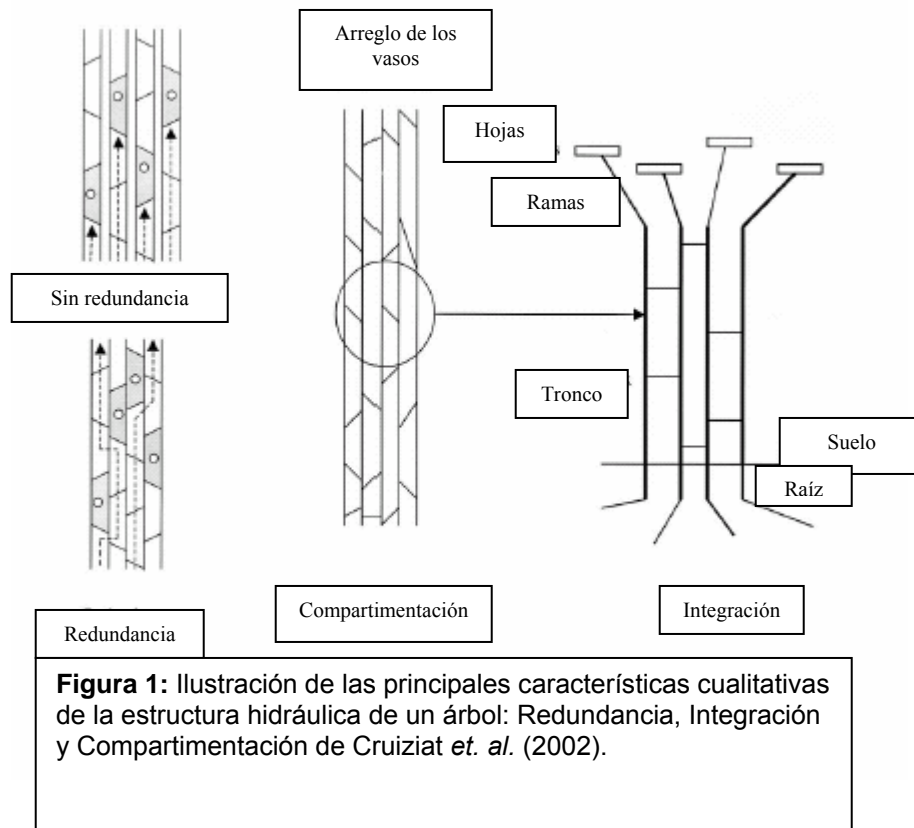
Compartimentación (figura 1) es casi la propiedad opuesta al sistema vascular. Simplemente viene del hecho que el sistema conductivo esta construido

por miles de millones o incluso mas elementos, traqueidas y vasos. Cada elemento es una unidad de conducción, en comunicación con otros elementos por estructuras muy especiales, los poros, que juegan un buen papel en lo que es protección del sistema conductivo de la entrada de aire. Hay dos tipos principales de conductos: traqueidas y vasos. Incluso aunque algunas traqueidas pueden ser bastante largas (5-10mm), aquellas de las coníferas no exceden de 1 o 2 mm en cambio, los vasos, especialmente en árboles de anillos porosos como los encinos, pueden llegar a tener varios metros e incluso pueden ser tan largos como la planta Cruiziat *et. al.*, (2002). De todos modos en la mayoría de los casos (hay notables excepciones como en las especies de encino), estos conductos son muy pequeños en comparación del largo total del sistema vascular desde la raíz hasta las hojas. Esta forma una especie de pequeño compartimiento. Cuando el aire entra al sistema vascular invade algún elemento. Tal propiedad se complementa a la integración porque esta permite que el sistema trabaje bajo doble coacción: ser continuo para el agua, y discontinuo para el aire. De hecho, el largo de un conducto afecta el transporte de agua de dos formas opuestas Comstock y Sperry (2000). El largo de los conductos reduce el número de paredes, por lo tanto aumentando la conductancia hidráulica de las vías del sistema vascular. De todas formas, un efecto contrario surge, cuando ocurre la cavitación, del hecho de que una vía con conductos largos sufrirá una mayor perdida total de conductancia por el equivalente gradiente de presión. Otro aspecto que puede ser relacionado con la compartimentación es la “segmentación hidráulica” idea de Zimmerman (1983) la cual puede ser definida “como cualquier rasgo estructural de una planta, que confine la cavitación a órganos pequeños, distantes y desechables a favor de los

órganos más importantes que invierten en crecimiento y carbohidratos” Tyree y Ewers (1991).

2.2.3 Redundancia

Redundancia (figura 1) tiene dos significados en el contexto presente. Primero que todo, en cualquier eje (tronco, rama, ramita, pecíolo), en un nivel dado muchos elementos del xilema están presentes, como varios tubos en paralelo. Por lo tanto si un elemento de una vía es bloqueado, el agua puede pasar a través de otra vía paralela. Esto está bien ilustrado por experimentos de corte Mackay y Weatherley (1973). El segundo punto ha sido expuesto por Tyree *et al.*, (1994). Toma en cuenta un factor anatómico: en general la vía de un elemento conductor no está solo pero está muy cerca lateralmente con otras vías de vasos o traqueidas. En este caso la redundancia puede ser definida (en términos cuantitativos) como el porcentaje de superficie de paredes en común. Tal diseño cuando los conductos no están solamente conectados de lado a lado, sino también a través de sus paredes laterales. En la figura 2 se indica claramente que en éste caso el mismo embolismo (círculos abiertos) no detienen la vía para el movimiento del agua. La redundancia es más alta en coníferas que en los vasos de los árboles.



2.3 Características cuantitativas de la estructura hidráulica

Las características cuantitativas se concentran en dos principales elementos del sistema conductivo, llamado las resistencias y las reservas. Tales expresiones tienen que ver con las resistencias o su inverso, las conductancias. De hecho, dos tipos de cantidades son usadas: conductancias (k), donde la tasa de flujo es expresada por el diferencial de presión, y las conductividades (K), donde la tasa de flujo es expresada por el gradiente de presión. Cuando se usa ya sea la conductividad o una conductancia en función del área de alguna parte del la vía de flujo, la k y K puede ser expresada con un sufijo (Ej.: "s" para el área del xilema, "l" para el área de la hoja, "p" para el área total foliar, "r" para el área de la raíz, "g" para el área del piso, etc.).

2.3.1 Conductancia hidráulica

La conductancia hidráulica k ($\text{Kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) se obtiene mediante la medición de la tasa de flujo de agua (usualmente con algún porcentaje de KCl u otra sustancia que previene la presencia de bacterias u otros microorganismos que tienden a bloquear los poros) dividido por la diferencia de presión que induce el flujo. La conductancia hidráulica es contraria a la resistencia.

2.3.2 Conductividad hidráulica

La conductividad hidráulica K_h ($\text{Kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}$) es el parámetro más comúnmente medido. K_h es la relación entre el flujo de agua (F , Kg s^{-1}) a través de una rama cortada y el gradiente de presión (dP/dx , Mpa m^{-1}) que causa el flujo (figura 4). Mientras más grande K_h más pequeño su inverso, la resistencia R . La K_h puede ser también considerada como el coeficiente de la ley de Hagen-Poiseuille que da el flujo (m^3/s) a través del radio de los capilares r debido al gradiente de presión $\Delta P/\Delta x$ a través del tubo:

$$\text{Flujo} = dV/dt = (\rho r^4/8 \eta) / (\Delta P/\Delta x) = K_h (\Delta P/\Delta x)$$

Donde: V = Volumen del agua

ρ = densidad del agua

η = coeficiente de viscosidad del agua ($\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1}$)

t = tiempo

La viscosidad del agua depende del contenido de solutos (por ejemplo, una concentración de solución de azúcar, es más viscoso y baja el flujo considerablemente). En general, la concentración de solutos de la savia del xilema es insignificante y no influye de gran forma la viscosidad. La viscosidad también depende de la temperatura Cochard *et al.*, (2000a). Es importante señalar que la tasa de flujo, dV/dtn es proporcional al diámetro de los capilares. Esto significa que un ligero aumento en el diámetro del vaso o traqueida causa un considerable aumento en la conductividad. Cuando los capilares son de diferentes diámetros, d_i , se presentan de forma paralela, como los vasos en la sección transversal de una rama, la ley de Poiseuille_Hagen se escribe como sigue:

$$\text{Flujo} = K_h \Delta P / \Delta x \text{ con } K_h = (\pi \rho / 128 \eta) \sum (d_i^4)$$

La principal forma de medir la conductividad hidráulica K_h viene de la anterior ecuación. El segmento de la rama es sometido a una pequeña diferencia de presión de agua ΔP , y el largo L , de la muestra, K_h se puede calcular. Se debe recordar ello ya que el método es muy simple, pero su aplicación requiere muchos cuidados Sperry *et al.*, (1988a).

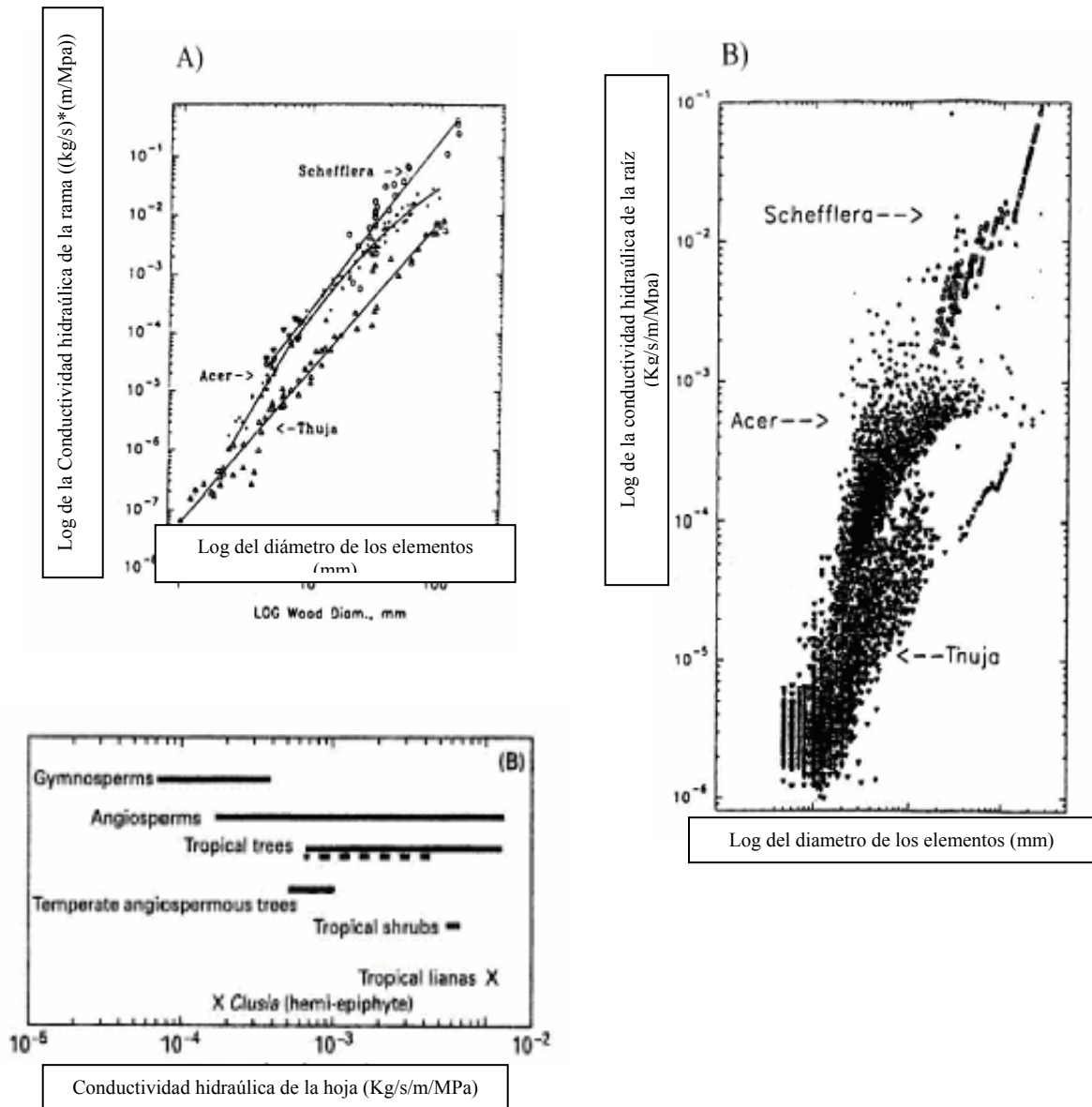


Figura 2: Ejemplos de los resultados de conductividad hidráulica K_h y conductividad específica de la hoja K_l . A: Relación Log-log entre K_h y diámetro del tallo sin corteza por unidad de largo por segmento para *Thuja*, Δ ; *Acer*, \circ ; *Schefflera*, ∇ ; de Tyree *et al.*, (1991). B: Relación log-log para las mismas especies, pero para la conductividad de la hoja K_l de Tyree *et al.*, (1991). C: Rangos de K_l por filogenia o forma de crecimiento, la línea punteada indica a *Ficus* spp. "x" un rango muy corto para ser representado, de Patiño *et al.*, (1995).

De acuerdo a la ley de Hagen-Poiseulle, la K_h debería aumentar si el número de conductos n por unidad o segmento, o si el promedio de diámetro de los elementos aumenta. De todas formas es importante darse cuenta que

midiendo la K_h de una rama, no se refiere ni al diámetro de los elementos conductores ni a su número. Por lo tanto decir que la K_h puede ser vista como el coeficiente de la ley de Hagen- Poiseuille no implica que ésta es proporcional a r . No hay una relación simple y estable entre la sección transversal de una rama y la composición de la superficie de las traqueidas o vasos, las cuales cambian a lo largo de la rama. Las curvas de regresión de K_h contra el diámetro de la rama se muestran en la figura 3 (Cochard, 1992). Ellos llevan a la relación entre K_h y S como: $K_h = s^\alpha$ con $2 > \alpha > 1$

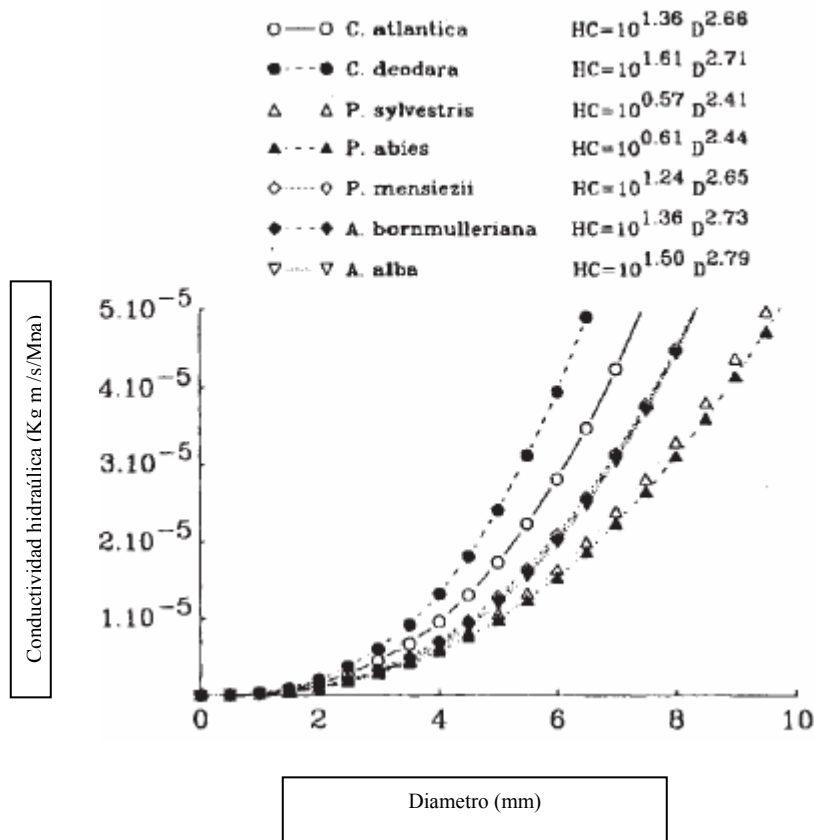


Figura 3: Ejemplo de la regresión entre la conductividad hidráulica, K_h y el diámetro de las diferentes especies de árboles, notar que todos los coeficientes de regresión son mayores a 2, entonces K_h es más que proporcional al diámetro (Cochard, 1992).

2.3.3 Conductividad específica

La conductividad específica de la hoja de la planta k_p ($\text{Kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^2$) puede ser calculada dividiendo la tasa de flujo medido de agua a través del tallo por la diferencia de presiones y la superficie total foliar del árbol. Es un parámetro útil porque permite el cálculo del promedio de presión del suelo a la hoja para un rango dado de agua.

Resultados publicados por Van Ieperen *et al.*, (2000), han mostrado un efecto de la composición iónica sobre la conductancia hidráulica. Este efecto parece ser pequeño (10%) en la mayoría de las especies de plantas bajo experimentación pero puede ser significativo en otras plantas, dependiendo de la concentración de iones, pH y solventes no polares. Además la importancia de estos resultados en relación con el paradigma del xilema como sistema de tubos inertes, también sugiere que las mediciones de conductancia deberían hacerse con soluciones estándar en términos de concentración iónica al menos.

2.3.4 Resistencia hidráulica

El concepto de resistencia hidráulica R_h , y las resistencias hidráulicas específicas R_{hs} derivan de la ecuación de Ohm: $\text{flujo} = \Delta\Psi/R_h$. Por lo tanto las unidades de las resistencias hidráulicas dependerán de aquellas que expresan el flujo (asumiendo $\Delta\Psi$ esta en Mpa).

2.3.5 Conductividad específica

La conductividad específica K_s la cuál es dada por $K_s = K_h/S$ ($\text{Kg s}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$), donde S es el área transversal de la vía y K_h la conductividad hidráulica expresada en $\text{Kg s}^{-1} \text{ m MPa}^{-1}$. Es una medición de la porosidad del segmento de la rama. Como hay muchas maneras de determinar esta sección transversal es importante para especificar cuál es usada, de otra manera las diferencias en K_s no pueden ser comparadas directamente. Además, de acuerdo a su definición, K_s es proporcional a la sección de vía conductora de una rama: significa que la ley de Poiseuille-Hagen no es válida al nivel de la hoja, desde que a través de la rama la composición de la madera (distribución y número de los elementos conductivos de diferentes diámetros) puede variar.

2.3.6 Conductividad específica de la hoja

La conductividad específica de la hoja K_l ($\text{Kg s}^{-1} \text{ m MPa}^{-1}$) se obtiene cuando K_h es dividido entre el área foliar distante al segmento de la rama ((A_1) , m^2). Esta es una medida útil para saber como una rama abastece agua a las hojas. Su principal uso es calcular los gradientes de presión a través del eje. Supongamos que conocemos el promedio de densidad del flujo de transpiración (T , $\text{Kg s}^{-1} \text{ m}^{-2}$) de las hojas abastecidas por el segmento de la rama y no hay efecto de la capacitancia (no hay cambio en el contenido de agua), luego el gradiente de presión en el segmento de la rama (dP/dx) es igual a T/K_l . Así que mientras más alto K_l , menos dP/dx se necesita para abastecer a las hojas de este

eje con agua. Esta conclusión envuelve dos acciones: una la transpiración por superficie de hoja es la misma y dos los efectos de capacitancia son mínimos. Un gradiente de potencial hídrico $\Delta\Psi/\Delta x$ se da para una tasa de transpiración.

2.3.7 Valor de Hubert

El valor de Hubert VH. Entre los diferentes acercamientos que se han estudiado para obtener una mejor comprensión de la estructura de este sistema vascular, Huber (1928), hizo varias mediciones del radio nombrado por Zimmermann (1983), el “valor Huber” (VH) definido como la sección transversal de las vías del xilema, dividido entre el área foliar cercana a la rama. Se puede observar que $K_i = HV \times K_s$.

Dos series principales de resultados (expresado como el radio de la sección transversal total, en mm^2 , del xilema a un nivel dado, sobre un peso fresco total de las hojas arriba de ese nivel, en g), han sido obtenidos por Huber:

Adentro de un árbol éste VH no es constante: las hojas expuestas al sol tienen valores más altos que las hojas bajo sombra así la rama apical comparada con otras ramas;

Entre especies adaptadas a diferentes climas, también existen grandes diferencias: Dicotiledóneas y coníferas de climas templados del hemisferio norte tiene un VH cerca de $0.5 \text{ mm}^2 \text{ g}^{-1}$. para especies que viven alrededor de lugares

más húmedos o con sombra, el VH es más bajo que $0.2 \text{ mm}^2 \text{ g}^{-1}$ para hierbas. Al contrario, las plantas de lugares mas soleados tiene un VH de $5.9 \text{ mm}^2 \text{ g}^{-1}$ en promedio. Es interesante notar que las plantas suculentas, las cuales han resuelto el problema del abastecimiento de agua mediante el almacenaje muestran tan bajo VH, cerca de 0.10.

Como lo destaca Zimmermann (1983) éste parámetro no es muy útil por dos razones. Primero, la verdadera superficie de conducción de un tronco es una porción variable de toda la sección, la cual debe ser determinada. Segundo, el flujo de un capilar es proporcional al radio. En otras palabras, a través de la misma sección transversal y con el mismo gradiente de potencial hídrico, $d\Psi/dx$ para flujos demasiado largos pueden funcionar dependiendo de la distribución de la sección de los elementos del vaso. Así es porque Zimmermann (1978) ha propuesto el uso de K_i .

2.3.8 Capacidad de almacenaje de agua

Existe una considerable evidencia que establece que los árboles se someten a los cambios durante el día y durante las estaciones de año respecto a su contenido de agua. Estas fluctuaciones pueden ser consideradas como el agua fluyendo de adentro hacia fuera. Las relaciones entre el contenido de agua y potencial hídrico se conoce como capacitancia hidráulica C_w de un tejido; Esta es la masa de agua ΔM_w , eso puede ser extraído por Mpa (o bares) que cambian con el potencial hídrico ($\Delta\Psi$) del tejido: $C_w = \Delta M_w / \Delta\Psi$ (Kg Mpa^{-1}). Es también por

costumbre definir C_w para una rama como C_w por unidad de volumen del tejido ($\text{Kg Mpa}^{-1} \text{ m}^{-3}$) o de las hojas, por unidad de agua ($\text{Kg Mpa}^{-1} \text{ m}^2$). En general estas capacitancias son difíciles de medir, específicamente por que no son constantes y varían con el potencial hídrico. Otra expresión es la capacidad de almacenaje de agua (CAA) que es la cantidad de agua que puede ser perdida sin goteo irreversible. Teóricamente, $\text{CAA} = V(1-\theta)$, donde CAA es la capacidad de almacenaje, V es el peso del agua cuando sus tejidos están en turgencia total y θ , es la cantidad crítica de agua llegando al goteo irreversible).

De acuerdo a Zimmermann (1983) hay tres mecanismos que están implicados en el almacenamiento de agua en un árbol: Capilaridad, cavitación y elasticidad de los tejidos. La elasticidad del tejido es particular, para la mayoría de las especies, el mecanismo que domina el almacenamiento de agua. Las células vivas de las diferentes partes del árbol tienen un alto contenido de agua y paredes elásticas. Actúan como reservorios de agua en un minuto teniendo una capacitancia dada en un arreglo de red de trabajo de series paralelas. Cuando las células se rehidratan, ellas se hinchan, cuando se deshidratan, ellas se encogen. El significado ecofisiológico de ésta capacidad de almacenaje de agua de los árboles es que puede influir en la capacidad fotosintética, e incluso en el crecimiento, a pesar de las condiciones temporales de sequía.

Algunos resultados sin resolver de las definiciones mostradas serán dados: En la figura 2 A Tyree *et al.*, (1991) muestra por ejemplo datos de K_h , y la figura 2 B Tyree *et al.*, (1991) la relación entre el logaritmo de K_h y el logaritmo del

diámetro del segmento para tres especies. La relación es aproximadamente lineal. Es más importante cuando el diámetro cambia por dos ordenes de magnitud (1 a 100), La K_h varía por seis ordenes de magnitud. Como consecuencia, K_h cambiara a lo largo de la rama. La figura también demuestra la amplia diferencia entre la K_h de las diferentes ramas de las diferentes especies. Por ejemplo las pequeñas hojas conductoras de *Schefflera* y K_h tienen relación a las ramas de *Acer* del mismo diámetro. De todas formas la K_h de las ramas mas largas (20 a 30 mm en diámetro) que son de 3 a 10 veces más grandes en *Schefflera* que en *Acer*. *Thuja* tiene K_h s 10 a 20 veces menos largo que las otras dos especies de ramas del mismo diámetro Tyree *et al.*, (1991), Las curvas expresan el mismo tipo de correlación entre el logaritmo de K_h y el logaritmo de los diámetros de los brotes de un año. Es claro que para un diámetro dado, la K_h de las ramas pequeñas tiende a ser menos que el K_h de las ramas largas. Por eso mismo es posible que existan relaciones entre este aspecto hidráulico y su crecimiento. Cochard *et al.*, (1997). Se encontraron diferencias similares considerables entre la conductancia hidráulica de toda la planta en géneros de *Piper* (Engelbrecht *et al.*, 2000). Estos resultados reflejan las condiciones en las cuales se encuentran ambas especies: *P. trigonum* aparece en micrositios muy húmedos, en contraste *P. cordulatum* es la más abundante en micrositios más secos.

Algunos resultados de la raíz y su conductancia hidráulica son raros de encontrar. Una interesante comparación entre las conductancias de ramas y raíces en plántulas de algunas especies tropicales muestra, que en este estado, las conductancias de ramas y raíces (y área foliar) crecieron exponencialmente

conforme pasaba el tiempo (Tyree *et al.*, 1998). Respecto a las raíces, aparentemente existe información respecto a los hongos micorrizicos (ecto y endo) y su relación con la conductancia hidráulica de la raíz. Así que estudios recientes acerca de este tema se han hecho (Nardini *et al.*, 2000), donde una comparación entre plántulas de dos años de *Quercus* inoculados y no inoculados con *Tuber malanosporum* Vittadini, mostraron que la conductancia de las raíces de las plántulas inoculadas es 1.27 veces más grande que aquellas plántulas no inoculadas. Estos resultados se han obtenido cuando la conductancia de la raíz es graduada con el área foliar; En contraste estas conductancias hidráulicas de la raíz es mas baja si se reporta por unidad de área de raíz. Este ejemplo indica que tan importante es obtener una comprensión correcta de las unidades usadas para expresar los resultados antes de tratar de explicarlos.

De acuerdo a su definición la conductividad específica de la hoja (K_l) depende de los factores que controlan el valor de K_h y después en los factores que hacen la superficie foliar variable. Por eso no es de sorprende que en la figura 4 la variabilidad de K_l es mayor que en K_h . Como ya se mencionó anteriormente, el principal valor de K_l depende de dP/dx , un estimado del gradiente de potencial hídrico $\Delta\Psi/\Delta x$. O más precisamente, el componente del gradiente de presión del potencial hídrico, a través de un transporte de agua de la rama a un valor dado de área foliar para ser calculado. Figura 2 C resume los valores de K_l . Los parámetros hidráulicos están disponibles para muchas especies tropicales y de climas templados (Becker *et al.*, 1999; Patiño *et al.*, 1995). K_l los valores están entre los rangos mas arriba de una magnitud de 1.1 en *Clusia* y a 171 en *Bahuinia* $\text{Kg s}^{-1} \text{m}^{-1}$

1 MPa^{-1} . las coníferas tiene un bajo K_i (los valores entre el rango de 1 y 2) porque tiene conductos muy estrechos y los árboles de poros difusos tienen acerca del doble de estos valores. No es de sorprender, que los valores mas altos fueron en lianas, las cuales necesitan mas vasos anchos para transportar para compensar conductos tan estrechos. A pesar de ello aun es difícil que sea definitivo generalizar los patrones interespecificos en términos de parámetros hidráulicos con una base de datos de solamente algunas familias (Patiño *et al.*, 1995).

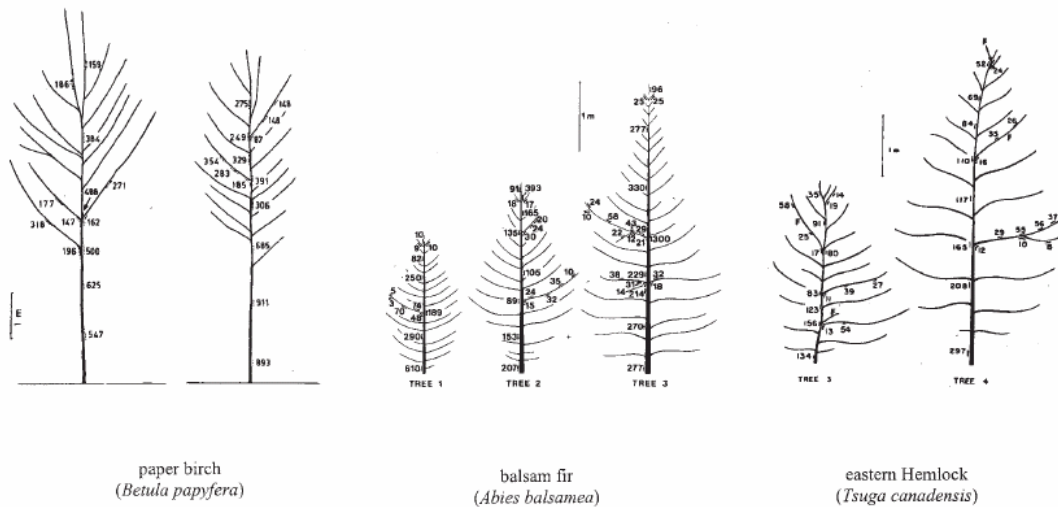


Figura 4: Ejemplos de mapas de conductividad de la hoja. De derecha a izquierda, *Betula papyfera*, en microlitros por hora, por gramos de peso fresco de las hojas bajo condiciones de un gradiente gravitacional. 10.3 KPa/m de Zimmermann (1978). *Abies balsamea*, las mismas unidades excepto por gramos de peso seco, de Ewers y Zimmermann (1984a). *Tsuga canadensis*. Las mismas unidades que *Abies balsamea* de Ewers y Zimmermann (1984b).

El modelo del tubo y la estructura hidráulica. Muchos modelos de crecimiento usan el modelo del tubo: Perttunen *et al.*, (1996).

Deleuze (1996) señaló, que el modelo del tubo, el valor de Huber y las relaciones alométricas entre la superficie de la hoja y tallo están relacionados íntimamente. A pesar de ello las relaciones alométricas son estáticas y

descriptivas en naturaleza. Como el valor de Huber mientras la teoría del modelo del tubo supone una relación débil entre estructura y funcionamiento.

El modelo del tubo ha sido útil en predecir la masa foliar del dosel o el área de la sección transversal de la hoja. Y es del mismo valor que modelar el crecimiento del árbol, locación de recursos y biomecánicos (Tyree y Ewers 1991). De todas formas éste modelo es de muy poco valor en la comprensión de los sistemas hidráulicos de los árboles. Primero es propuesto al mismo valor de Huber. Como el K_t muestra, la sección transversal por unidad de área de hoja y el diámetro del vaso en los tallos es muy amplio entre la copa de muchos árboles. Segundo, no considera las longitudes variables de las vías de transporte para diferentes hojas en un árbol. Esto se explica bien con el ejemplo dado por Tyree y Ewers (1991): “Imagine una unidad de la masa del tubo; u , que soporta la superficie de la hoja; s . Si la distancia de transporte, h , fueran duplicadas por la misma área de hoja abastecida, cuatro unidades de tubo fuesen requeridas para mantener la misma conductancia hidráulica k . Si el área de la hoja es duplicada mientras la distancia también se duplica, ocho unidades de tubo serían necesarias para igualar el abastecimiento de las hojas con agua”. Las explicaciones de esto se ve como sigue: Ni las características de las unidades del tubo, ni las diferencias entre potenciales hídricos entre suelo y cambio de hojas, duplicando la distancia va dividir luego el gradiente de potencial hídrico entre dos, desde $\Delta P/\Delta x$ a $\Delta P/2\Delta x$. Para mantener el mismo flujo a través del sistema, es necesario duplicar el área transversal del sistema de flujo:

$$\text{Flujo} = K_h \Delta P/\Delta x = K_h \Delta P/2\Delta x + K_h \Delta P/2\Delta x.$$

Como se menciona por ambos autores, los árboles minimizan este masivo crecimiento de tubos, mientras envejecen, de dos formas. Primero la falta de crecimiento secundario inicialmente se crea mucho xilema para adquirir una altura considerable antes de que se limite el transporte agua. Aquellos sin crecimiento secundario, normalmente producen vasos o traqueidas mas largas y anchas en la parte más baja mientras envejecen lo cual más o menos compensa el aumento en la distancia de transporte. Como señalan Comstock y Sperry (2000): “Para hacer un modelo del comportamiento hidráulico de las plantas se necesita acertadamente saber el largo del segmento y su distribución en la vía del flujo de agua asociada con la especie específica y su anatomía del xilema”. Además, tales modelos tiene un defecto: son casi imposibles de validar.

2.4 Ejemplos de datos sintéticos en la estructura hidráulica: mapas hidráulicos

El primer paso en la construcción de la e.h. de los árboles es medir las cantidades hidráulicas de diferentes ejes y dibujar un mapa, llamado mapa hidráulico Tyree (1999), de los valores de diferentes partes.

3. Vulnerabilidad y embolismo por estación

Como ya esta establecido la teoría de cohesión-tensión Tyree (1997) el agua asciende en las plantas bajo una tensión movida por presiones negativas. La consecuencia más crucial de éste estado de tensión en la savia del xilema es la aparición de la cavitación (Sperry y Tyree, 1988; Tyree *et al.*, 1999b). la cavitación

es el cambio abrupto de agua líquida bajo alta presión a vapor. Mientras el agua es retirada del conducto cavitado, el vapor se expande para llenar el interior del lumen. Dentro de horas o incluso menos, el aire se difunde adentro y la presión aumenta a niveles atmosféricos (Lewis *et al.*, 1994). El conducto se emboliza, (se bloquea con aire). El reemplazo del vapor de agua por aire es el punto clave que hace el embolismo serio desde que el aire no puede ser disuelto espontáneamente en el agua como lo hace el vapor de agua.

Ahora es claro que la sequía induce la cavitación y el embolismo del xilema. Esta no es la única causa, pero durante el verano, este es, por el momento el principal factor. Por lo tanto, la resistencia a la cavitación es probablemente el más importante parámetro que determina la tolerancia a la sequía de un árbol. Una curva de vulnerabilidad (CV) es una medida de esa “resistencia” en particular el tallo, rama u otro segmento. Es una relación entre la tensión de la savia en los conductos del xilema y el correspondiente grado de embolismo como estimado por la detección acústica (Salleo *et al.*, 2000; Tyree y Sperry, 1989b) o, mucho más frecuente, por el método hidráulico (Sperry *et al.*, 1988a).

3.1 Las curvas de vulnerabilidad (CV)

La figura 5 da un ejemplo de un método reciente para determinar una curva de vulnerabilidad en campo (Xylém Instrutec Licensed INRA). El principio es simple. El segmento de una rama colectada del árbol bajo estudio es primero

rehidratada para adquirir una hidratación completa (total turgencia). Luego es expuesto a una cámara de presión. Para aumentar los pasos de presión de aire (o nitrógeno). Estas presiones son positivas, arriba de la presión del xilema correspondiente al turgor total. El cual es cero por definición (ver apéndice) como resultado. Las células del mesófilo comienzan a comprimirse, y así empujar el agua de estas a los conductos y a la parte cortada del segmento, de donde es colectada. La muestra de la planta es deshidratada lentamente. La repetición de esta presión con el tiempo va a llevar a una deshidratación regular de la muestra y a unos valores más y más negativos de su potencial hídrico (una ejemplo puede ser una esponja siendo exprimida). A cada paso escogido o nivel, se mide la conductividad K_h expresado como porcentaje del máximo K_h obtenido después de la remoción del embolismo (Sperry *et al.*, 1988a).

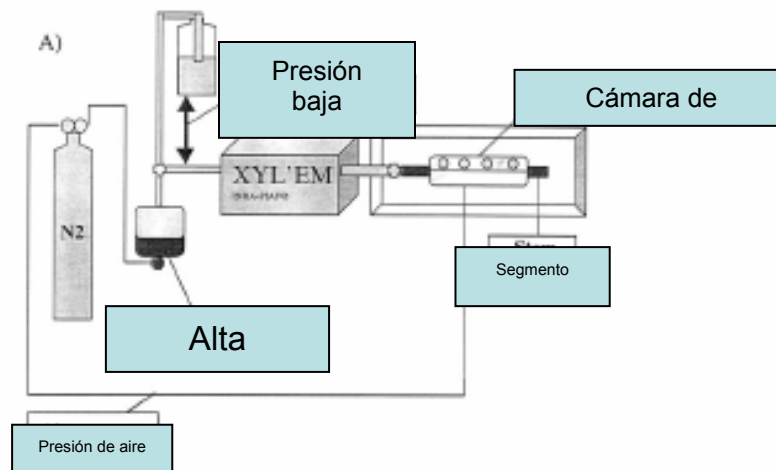
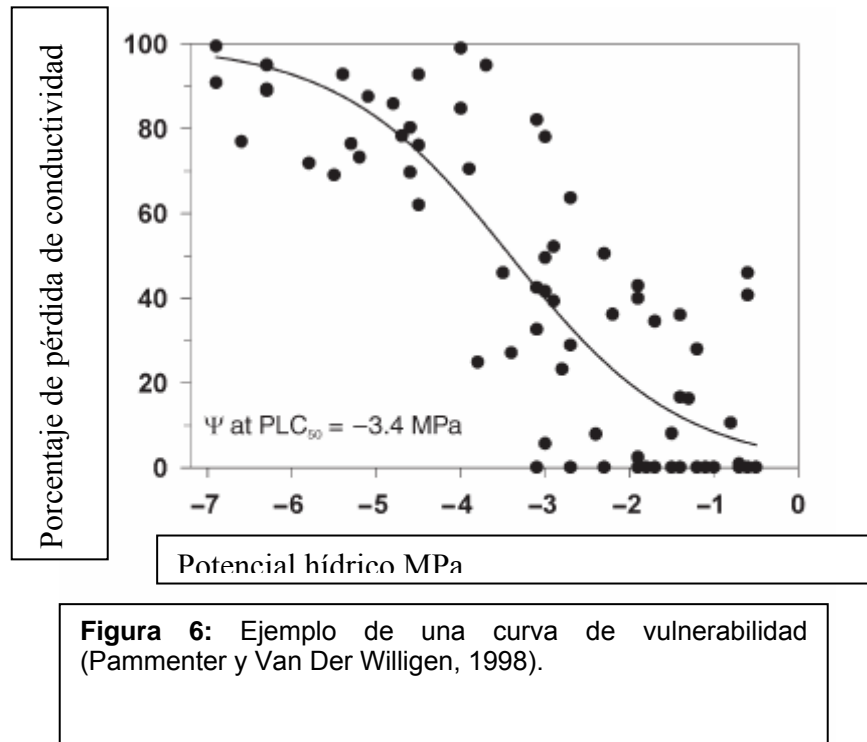


Figura 5: Diagrama del aparato (Método de inyección de aire), usado para elaborar las curvas de vulnerabilidad. (Cochard *et al.*, 2002)

En otras palabras una CV, específica para una parte dada, es una relación entre el potencial hídrico y la correspondiente pérdida de la conductividad hidráulica (figura 6). Por lo tanto requiere una técnica similar a la necesaria para la medición de la conductividad hidráulica.



3.2 Ejemplos de la curva de vulnerabilidad

La figura 6 y 7 presentan algunos ejemplos de las CV s obtenidas para diferentes árboles correspondientes a angiospermas y gimnospermas (Tyree y Ewers 1991).

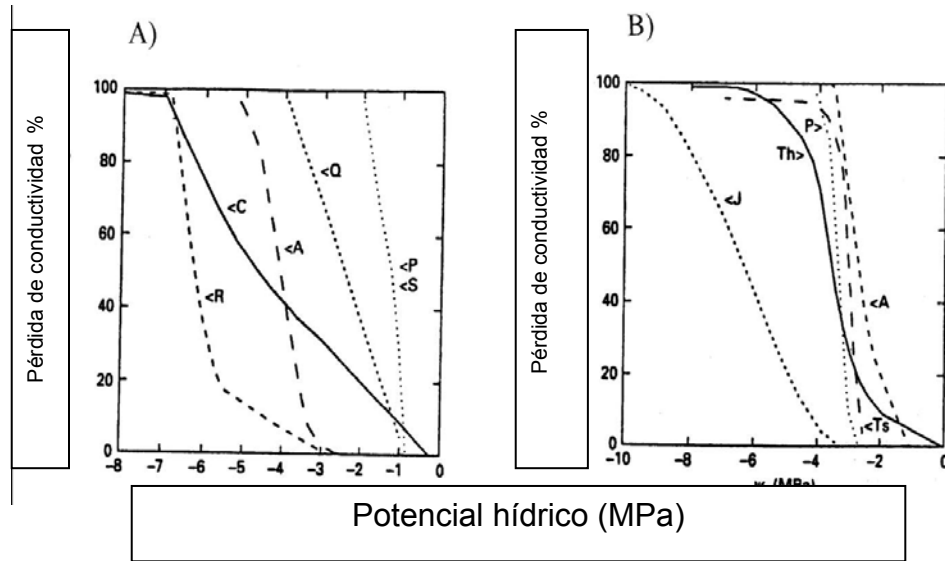


Figura 7: Ejemplos intergenéricos de angiospermas, R, *Rhizophora mangle* A, *Acer sacharum* C, *Cassipourea elliptica* Q, *Quercus rubra* P, *Populus deltoides* S, *Schefflera morototoni* de Tyree y Ewers (1991). B: Gimnospermas J, *Juniperus virginiana* Th, *Thuja occidentalis* Ts, *Tsuga canadensis*, A, *Abies balsamea* P, *Picea rubens* de Tyree y Ewers (1991).

Como se puede ver hay muchas diferencias grandes entre especies entre las menos vulnerables *Juniperus virginiana*, una conifera ampliamente distribuida capaz de crecer en sitios mésicos y xéricos y *Rhizophora mangle*, un mangle que crece en las costas salinas pero cuyas raíces excluyen la sal de la savia del xilema. Para estas especies el potencial hídrico para que haya solo el 20% de pérdida de conductividad ocurre entre -5 a -6 MPa los cuales son valores muy bajos. En el presente las especies menos vulnerables se han encontrado en áreas muy secas. El *Ceanotus megacarpus*, creciendo en el chaparral de California, puede resistir presiones negativas de hasta -10 MPa.

De acuerdo a Pockman y Sperry (2000), *Juniperus monosperma* no se cavataba hasta que las presiones llegaban a -10 MPa y *Larrea tridentata* a una

presión de -14 MPa. Para *Ambrosia dumosa* creciendo en el monumento nacional de cactus (Arizona), puede llegar a -12 MPa (Mencuccini y Comstock 1997). En el otro extremo de la vulnerabilidad son los *Populus deltoides* Bartr. Ex Marsch y *Schefflera morototoni* una especie siempreverde que crece en un bosque lluvioso y se coloniza rápidamente de arbustos (Tyree, 1999).

Algunas curvas de vulnerabilidad para raíces han sido publicadas (Linton y Nobel, 1999; Sperry y Saliendra, 1994), que muestran que la conductividad del xilema en las plantas leñosas son generalmente mas vulnerables a la cavitación que los brotes de dichos individuos (ver referencias en Pockman y Sperry (2000). Por su gran susceptibilidad a la cavitación, las raíces pequeñas han sido llamadas el talón de Aquiles para el transporte de agua dentro de la planta (Hacke *et al.*, (2000a). En ésta vía el embolismo puede ser confinada a raíces reemplazables mas que en el tallo (Pockman y Sperry, 2000).

Una consecuencia implícita de éstas curvas de vulnerabilidad es que no existe una correlación existente entre el diámetro de los elementos del xilema y su vulnerabilidad al embolismo de verano, como fue asumido en los 80. esto se ha mostrado claramente en numerosos resultados experimentales, resumidos en la figura 8 (Tyree *et al.*, 1994). El logaritmo del logaritmo de la tensión del xilema causando una perdida del 50% de conductividad hidráulica (eje Y) y diámetro medio de los vasos que cuentan para el 95% de la conductancia hidráulica (eje X) como una correlación débil (la regresión solo cuenta para el 21% de la variación).

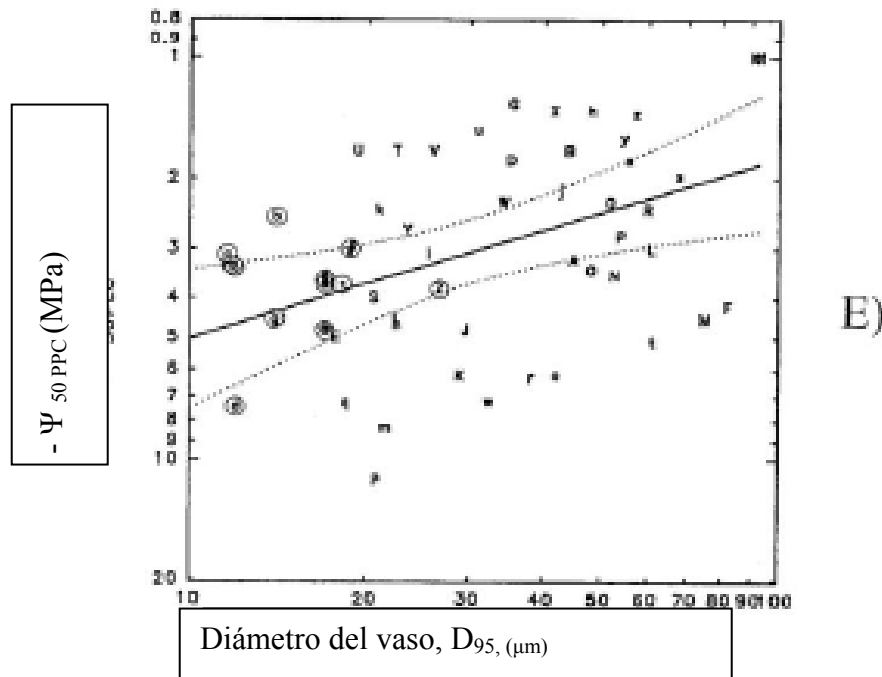


Figura 8: Log-log de la dispersión causada por la tensión negativa del xilema causando un 50% de pérdida de conductividad ($\Psi_{50 \text{ PPC}}$), y diámetro medio de los vasos que contaban en un 95% de conductancia hidráulica D_{95} . Cada símbolo es una especie difrenete. La línea solida es la regresión lineal del logaritmo tranformado de los datos. La línea punteada es el 99% de intervalo de confianza para la regresión de (Tyree *et al.*, 1994).

Esto es estadísticamente diferente la relación es insuficiente para ser un valor predictorio de la vulnerabilidad. Las diferencias de vulnerabilidad son grandes en las angiospermas representadas en la figura 6 haya una correlación fuerte entre las curvas de vulnerabilidad y la percepción general de la tolerancia a la sequía de la literatura de la silvicultura: las especies de zona seca (*Q. ilex* y *Q. suber*) son menos vulnerables que las especies de zonas mésicas (*Q. robar* y *Q. petraea*). La figura 9 da el único ejemplo conocido, hasta ahora, de lo que se llama “segmentación de la vulnerabilidad”. La idea viene de Zimmermann (1983) quien habló de la “segmentación hidráulica” como se ha visto antes. Zimmermann argumentaba que la segmentación hidráulica es vital en las monocotiledóneas

arborescentes, tales como las palmas. Una palma, una vez formada, no puede formar nuevo tejido vascular, como lo hacen los árboles dicotiledones y las coníferas. En las palmas para haber constricción hidráulica al nivel de funcionamiento de las hojas Sperry (1986). Zimmermann dijo que este es un vistazo de la estructura hidráulica de las palmas, para solo decir que el embolismo es en las hojas durante la sequía. Las hojas son partes renovables, pero si el tallo es embolizado, es posible que ese árbol nunca se recupere.

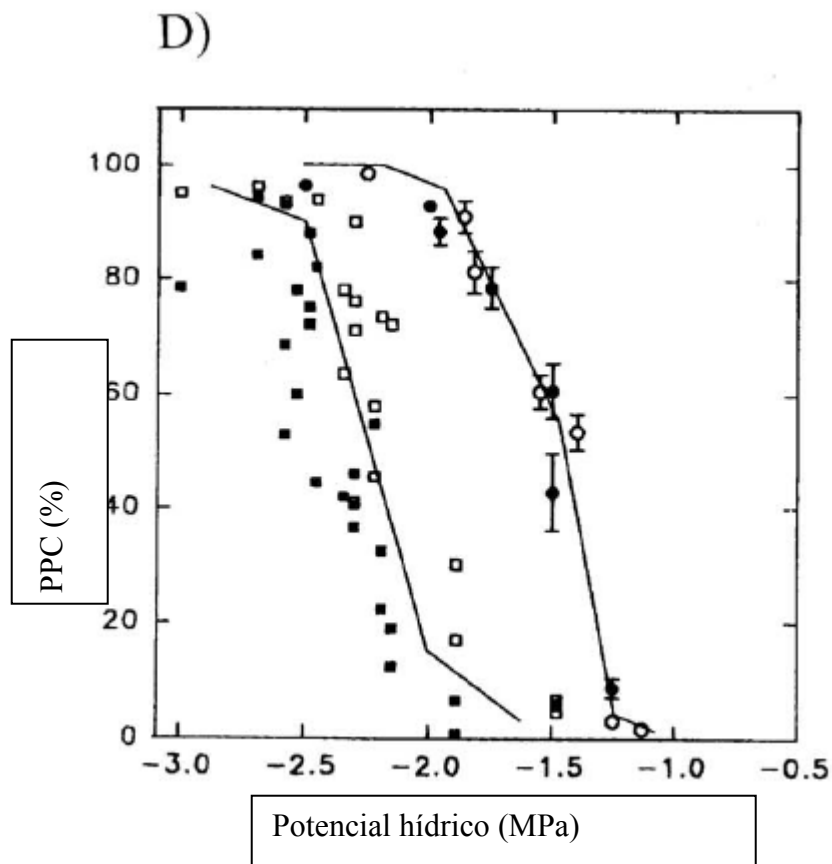


Figura 9: Curva de vulnerabilidad para diferentes partes de un nogal *juglans regia* mostrando un raro ejemplo de segmentación de la vulnerabilidad (Tyree *et al.*, 1994).

Tyree y Ewers (1991) ampliaron la hipótesis de Zimmermann para incluir la “segmentación de la vulnerabilidad”. Esto pasa cuando la vulnerabilidad de las hojas o ramas pequeñas es mas grande que en el tronco o ramas grandes. La

figura 9 da el caso para un nogal: la CV para tallos da un orden de vulnerabilidades de los componentes del árbol: brotes del año, y brotes de un año de edad (Tyree *et al.*, 1993a). Cuando las ramas pequeñas alcanzaron el 90% de pérdida de conductividad hidráulica, el potencial hídrico de la hoja fue de aproximadamente -1.9 MPa; al mismo Ψ , las ramas habían perdido cerca del 15% de su conductividad hidráulica máxima. Esto en contraste con otros géneros donde no hay diferencias tan altas en las CV de ramas (Cochard *et al.*, 1997). Este caso del nogal es el primer caso que muestra que la sequía indujo desprendimiento de hojas es precedido por la cavitación en los pecíolos antes de la cavitación en las ramas, debido a la segmentación de la vulnerabilidad.

De todas formas, no se conoce a fondo que la cavitación cause la abscisión de las hojas o cuales son los procesos implicados. Por lo tanto hay que investigar más al respecto para ver si existe alguna relación entre la cavitación y la abscisión de hojas. La gran susceptibilidad de las raíces pequeñas al embolismo también puede ser usado como otra expresión de la segmentación de la vulnerabilidad.

Actualmente existe amplia evidencia de la literatura que las CV varían considerablemente entre especies o entre órganos de una misma especie. Estudios mas recientes sugieren que las CV también pueden variar para un mismo órgano de acuerdo a las condiciones de crecimiento ambientales. Por ejemplo las ramas de sombra de *Fagus sylvatica* son mas vulnerables que las ramas expuestas al sol (Cochard *et al.*, 2001). La vulnerabilidad a la cavitación es

probablemente un parámetro importante para considerar el entendimiento de la plasticidad fenotípica.

3.3 embolismo de verano

Durante el verano, los árboles están sujetos a la sequía si el suelo se seca. Tales condiciones llevan a una baja en el potencial hídrico del suelo, y a un gran aumento en la resistencia hidráulica en la interfase suelo-raíz. El potencial hídrico de las hojas bajará y la presión negativa de la savia del xilema también bajará. Por lo tanto la cavitación y su consecuencia, el embolismo va a aparecer y la conductividad hidráulica de las demás partes bajará. La cavitación y sus consecuencias, harán que se desarrollen embolismos y la conductividad de las partes mas distantes del árbol caerán.

Otra conclusión de estos datos, es que el embolismo se desarrolla durante el periodo de sequía, pero se necesitan muchos meses de sequía para inducir un alto grado de embolismo. Estos resultados también mostraron claramente que no hay recuperación del embolismo hasta que la sequía haya terminado. Yang y Tyree (1992) presentaron un modelo de recuperación de la conductividad hidráulica bien confirmada por los datos experimentales. El embolismo se puede disolver en la planta si Ψ_x se vuelve positivo o cerca, para periodos adecuados de tiempo. El embolismo desaparece por la disolución del aire en la savia que rodea las burbujas de aire. Para el que el aire se disuelva en el líquido, el gas en la

burbuja debe estar a una presión mayor a la atmosférica (Tyree, 1999). Siendo P_g la presión del gas en la burbuja y P_l la presión del líquido alrededor de la burbuja ($P_l = \Psi_x$) si la diferencia $P_g - P_l$ es menor que la presión capilar (originado de la tensión superficial τ), entonces el gas se disolverá. Si ésta cantidad es mayor no aparecerá ninguna disolución. Pongamos de ejemplo una burbuja atrapada en un vaso de 60 μm de diámetro. La presión capilar causada por la tensión superficial es igual a + 5 KPa (ver la ecuación de Jurin). Por lo tanto la presión del xilema debe ser mayor (menos negativa) que - 5 KPa para que la burbuja se disuelva. Prácticamente, esto significa que, en un árbol sin transpiración y bien irrigado, el embolismo solo podrá ocurrir en el sistema radicular y 50 cm arriba en el tronco. Para disolver el embolismo mas alto en el árbol, se requiere un mecanismo activo, una presión positiva de la raíz.

En cuanto aparecen las temperaturas negativas en invierno, el embolismo llega a su máximo (100% de pérdida de conductividad hidráulica). Este resultado importante, que fue confirmado por experimentos de laboratorio por Cochard y Tyree (1990) indica que otro tipo de embolismo, inducido por temperaturas negativas de aire, puede ocurrir en árboles. También muestra que el tejido vascular de *Quercus* es afectado por el embolismo por congelamiento inducido.

3.4 La explicación de la inyección de aire

Cuando hay muchas causas potenciales de la cavitación del xilema Pickard (1981), la evidencia experimental favorece fuertemente la explicación de la inyección de aire (Sperry y Tyree, 1988; Sperry *et al.*, 1996). La cavitación ocurre cuando el aire que está afuera del conducto lleno de agua es aspirado en el elemento del xilema a través de los poros de las punteaduras en las paredes Figura 10. Estos poros van a retener un menisco de savia con aire hasta que las diferencias de presiones entre afuera y adentro a través del menisco (presión del xilema, P_x), exceda las fuerzas capilares que lo mantienen en su lugar. Afuera de este ya sea la atmósfera P_a u otro conducto con aire donde la presión es cercana a la presión atmosférica. Como la ley de Jurin (o la ecuación de la capilaridad) lo muestra, éstas fuerzas son una conjunción del diámetro del poro d , la tensión superficial del agua, τ , y el ángulo de contacto entre el agua y el material de la pared del poro (α). Las diferencias críticas de presión ΔP_{crit} requieren forzar el agua a través del poro circular y se pueden expresar mediante esta ley:

$$\Delta P_{crit} = (4\tau \cos \alpha)/d$$

Donde ΔP está en Pa, τ está en $N\ m^{-1}$, d en m; y la capilaridad $\cos \alpha = 1$; $\Delta P_{crit} = P_a - P_x$.

De ésta ecuación es claro que mientras mas grande sea el poro mas pequeña será ΔP_{crit} . Tomando P_a como una constante, el poro mas grande entre

dos conductos adyacentes determinará la presión negativa mas baja, P_x la cual provoca cavitación. Una aproximación a la ley de Jurin de una manera simplificada que es muy útil para los biólogos es Zimmermann (1983):

Diámetro del poro (en μm) x la diferencia de presiones (en atm o bares) = 3.

Por ejemplo si el poro más grande es 0.2 o 0.1 mm en diámetro, entonces el máximo estable P_x será, aproximadamente, -15 o -30 atm, respectivamente.

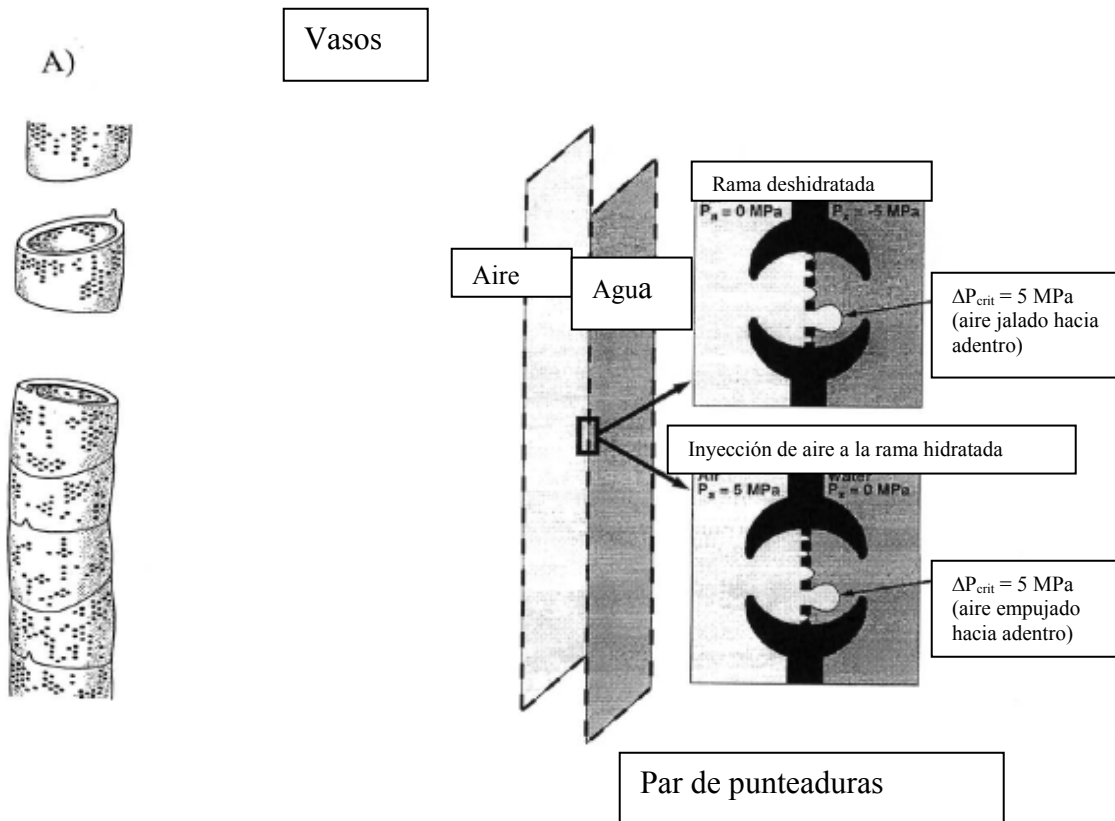


Figura 10: Cavitación en vasos. Izquierda, Parte de un vaso de encino (diámetro de 200 a 400 μm y algunos metros de largo) mostrando los elementos del vaso y las punteaduras dispersadas en pequeñas áreas. Derecha, Ilustración de la explicación de el método de inyección de aire. Dos vasos del xilema adyacentes se muestran, uno siendo embolicado (llenado de aire) el segundo funcional (con savia). Más a la derecha una ampliación de la punteadura intervasal. La explicación de la inyección de aire establece que la cavitación en una rama deshidratada se inicia mediante la absorción de aire a través de las membranas porosas. Esto ocurre cuando la presión de aire (P_a es usualmente cercana a cero) menos la presión del xilema (P_x usualmente negativo) a través del menisco de agua-aire en el poro crea un diferencial de presión (ΔP_{crit}) suficiente para desplazar el menisco. En el ejemplo mostrado, la ΔP_{crit} de 5 MPa es alcanzada cuando $P_x = -5$ MPa. Un resumen de esta explicación es que mediante la inyección de aire en una rama hidratada, donde la presión del xilema es atmosférica (0 MPa), ΔP_{crit} puede ser alcanzado mediante el aumento de la presión del aire (a mas de 5 MPa en éste ejemplo) de Tyree *et al.*, (1994).

La figura 10 ilustra esto para una común punteadura de vaso. El diagrama muestra dos vasos adyacentes, uno lleno de aire, el otro con savia. Mientras el estrés hídrico aumenta, P_x se vuelve mas negativo y ΔP aumenta y eventualmente llega al valor crítico donde el aire es jalado en el conducto a través de la punteadura y su poro y de cierta forma “inyecta” la cavitación.

La explicación de la inyección de aire es apoyada con muchos experimentos Tyree *et al.*, (1994) y pueden ser ahora considerados como la explicación correcta del embolismo de sequía inducida. Su consecuencia mas importante es el hecho de que la vulnerabilidad al embolismo está determinado directamente por el diámetro de los poros y no del diámetro de los conductos. Esta puede ser una indicación muy útil para estimar a priori el grado de seguridad de un sistema conductivo a la vulnerabilidad. De todas maneras sigue existiendo dificultad hasta cual es el diámetro del poro correcto para tomar en cuenta. La mayor parte de las veces el diámetro del poro se mide con técnicas del microscopio electrónico, bajo condiciones normales. Por eso el diámetro exacto de los poros pueden ser muy diferentes en el estado relajado o en condiciones estiradas, dependiendo de las propiedades mecánicas de la membrana.

En las coníferas donde un **torus** se presenta en las punteaduras de las traqueidas (Figura 11), la situación es diferente. Cuando una traqueida sé emboliza, la membrana de las punteduras es desviada contra la pared de la cámara de la punteadura que cubre la apertura de la punteadura (figura 11, derecha). De todas formas, ésta acción de sellar del torus no es perfecta y

aparentemente el aire aun puede pasar a través del torus bloqueado. El problema es encontrar a cuál lado va el aire. En las especies usadas por Sperry y Tyree (1990). *Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea rubens* Sarg. Y *Juniperus virginiana* (L.), cuando el aire entra, probablemente no suceda a través del torus, el cuál parece no tener poros y forma un apretado sello sobre la abertura.

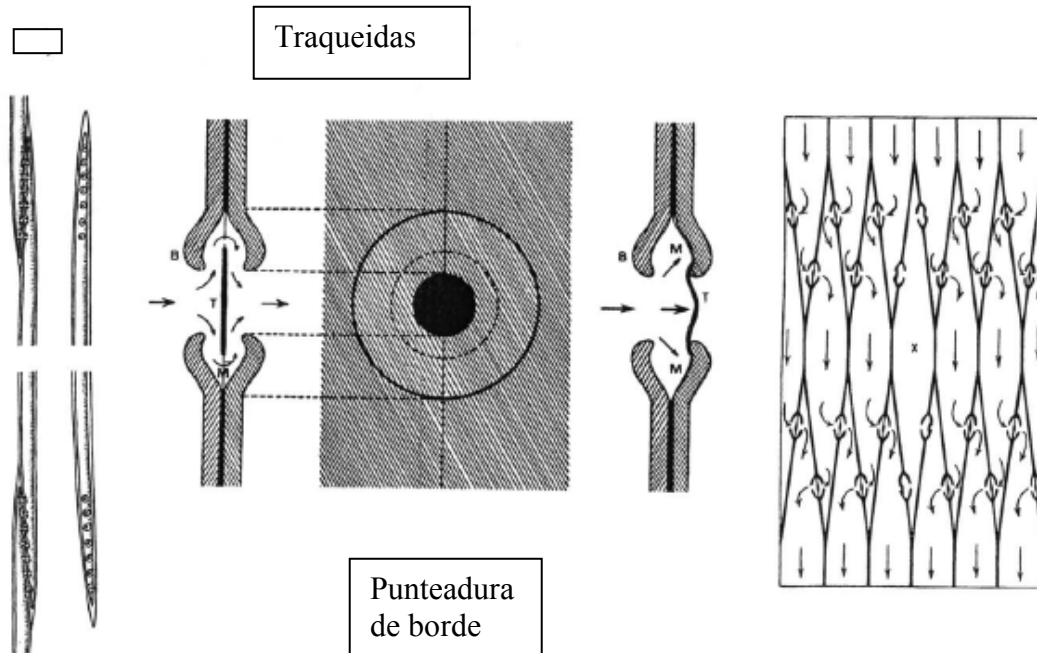


Figura 11: Izquierda, traqueidas spindle-afiladas (diámetro de algunas decenas de μm , y largo de algunos mm) mostrando punteaduras pequeñas de borde. Centro, ampliaciones de el borde de la punteadura de la traqueida de una conífera; a la izquierda del centro, la punteadura en sección, la flecha indica la vía del agua de una traqueida a la siguiente; centro: vista superficial de la misma punteadura; a la derecha del centro: sección mostrando la acción de válvula el torus. T = torus; M = membrana de punteaduras; B = borde de la punteadura. Más a la derecha: sección tangencial de la madera de la conífera. La traqueida en el centro (marcada con x) esta con embolismo. El agua fluye alrededor de esta. La presión negativa en el xilema a jalado la membrana de punteadura lejos de la célula muerta embolicada para aislarla (Tyree *et al.*, (1994).

El aire debería pasar a través de la punteadura desviada. Además, la porosidad de la membrana de punteaduras que soporta el torus (el Margo, M) es muy grande para prevenir que el aire entre a una presión P mas alta que 0.1 MPa en la mayoría de los casos. Por lo tanto no debería contar para los embolismos

inducidos por presión, los cuales son mucho más negativos. La conclusión de los autores es que la presión de aire inyectada no es una función directa del tamaño del poro pero si de la flexibilidad de la membrana, es posible que la inyección pueda ocurrir cuando el torus es desplazado de su posición normal de sello, sobre la apertura del poro. En otras palabras, se puede suponer que es desplazamiento de la membrana de punteaduras reduce el tamaño de sus poros.

3.5 Embolismo de invierno

Durante el invierno ocurren congelamientos que inducen embolismos y reduce la conductividad hidráulica de las plantas de climas templados (Sperry y Sullivan, 1992). El desarrollo estacional del embolismo en los conductos del xilema de *Fraxinus excelsius* mostró una fuerte y total pérdida de conductividad hidráulica después de la primera helada (Sperry y Sullivan, 1992). Las especies de anillos porosos parecen ser vulnerables al embolismo por congelamiento inducido. La situación es diferente para las coníferas. Se ha argumentado que el congelamiento inducido puede limitar el crecimiento, supervivencia y la distribución geográfica de las especies de plantas (Sperry y Sullivan, 1992). Estos estudios sugieren una relación entre la anatomía del xilema y la vulnerabilidad al congelamiento: mientras mas largo o grande sea el conducto, mas alta será su vulnerabilidad (Ewers, 1985). Esta relación ha establecido claramente un estudio sistemático del grado de embolismo de invierno tardío en el xilema de muchas especies de madera dura y suave (Wang *et al.*, 1992). Una relación positiva fue encontrada entre la conductividad hidráulica específica (que es principalmente una función del

tamaño del conducto) y el grado de embolismo (figura 12), esto es opuesto a lo que se mostró en la figura 8.

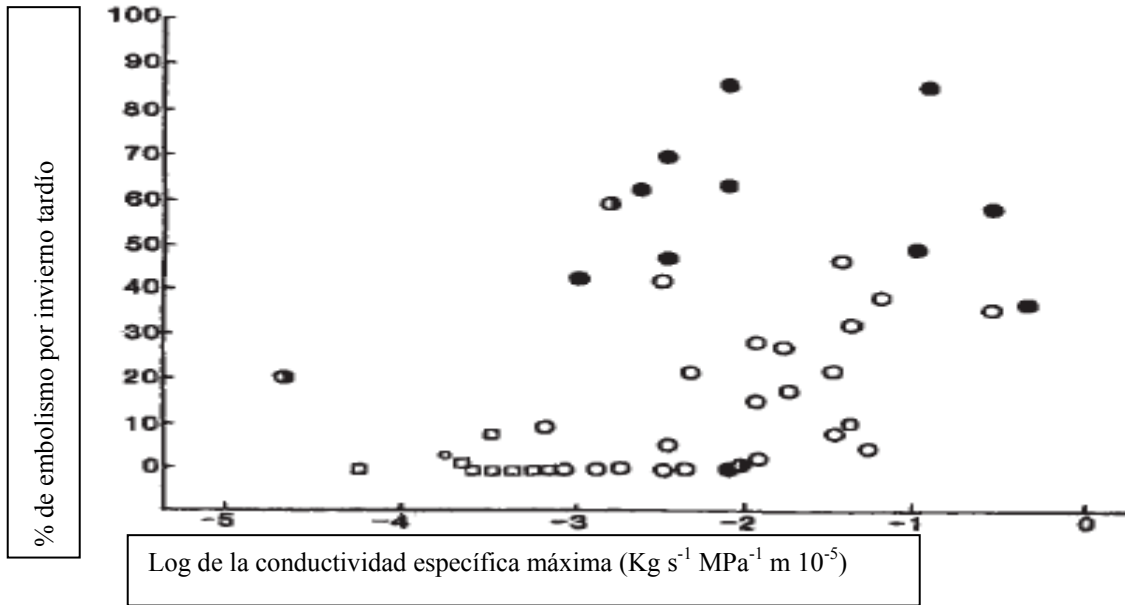


Figura 12: Vulnerabilidad interespecífica a el embolismo por congelamiento inducido. El grado de embolismo del xilema fue medido al final del invierno para un gran número de coníferas (cuadrados abiertos). Este grado de embolismo es expresado como una función de la conductividad hidráulica específica que principalmete se correlaciona con el tamaño del conducto: los conductos mas largos, mas grande su conductividad, y mas fuerte el embolismo en el invierno tardío. (Wang *et al.*, 1992)

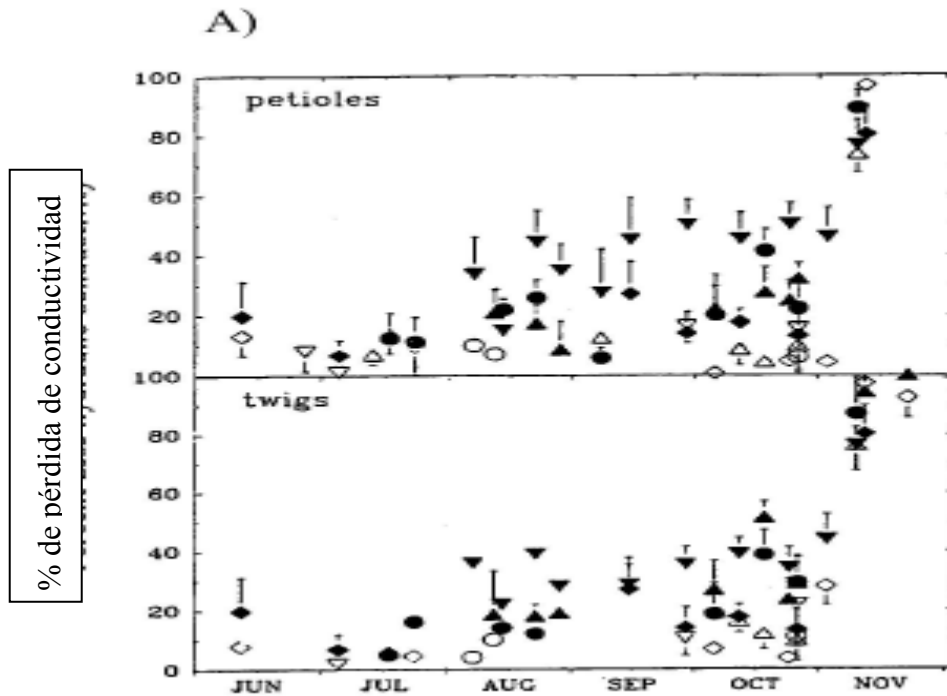


Figura 13: Evolución por estaciones de embolismo del xilema (pecíolos (arriba) y plantulas de un año de edad (abajo) para ambos árboles de control (símbolos abiertos) y con estrés hídrico (símbolos sólidos) expresado en % de árboles completamente hidratados ▼ *Quercus robur*, ▲ *Quercus rubra*; ● *Quercus petraea*; ◆ *Quercus pubescens* (Cochard *et al.*, 1992).

Davis *et al.*, (1999), llevaron a cabo una técnica que enlazaba los dos conductividad hidráulica y largo de los elementos para consolidar mas precisamente este resultado. Ellos mostraban las plantas con una diámetro medio del conducto, arriba de 30/40 μm que son extremadamente sensibles a la cavitación por congelamiento, incluso para una presión modesta del xilema (por ejemplo -0.5 MPa). Por lo tanto, además de su vulnerabilidad específicas po el embolismo de verano, las especies con conductos largos van a tener una sensibilidad adicional a la cavitación de invierno: bajo las mismas condiciones de estrés (determinado por el potencial hídrico del xilema) tendrán mas probabilidades de ser embolizados durante el periodo de temperaturas bajo cero.

Esto está bien ilustrado en la figura 14: *Betula occidentalis* con un diámetro medio de los conductos mas grande que los de *Abies lasiocarpa* por lo tanto es mas susceptible a la cavitación de congelamiento inducido.

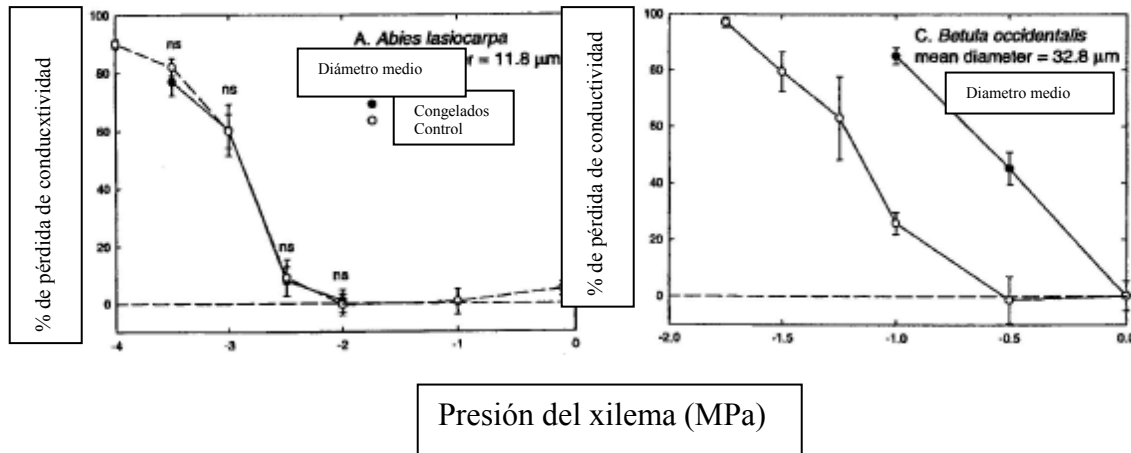


Figura 14: Curvas de vulnerabilidad para ramas congeladas (símbolos sólidos) y de control (símbolos abiertos) contra la presión del xilema para una conífera (izquierda) y un árbol decíduo. Los resultados muestran un aumento en la vulnerabilidad a la cavitación al congelamiento con el aumento del diámetro del conducto (Davis *et al.*, 1999).

3.6 La explicación del congelamiento

Porqué los conductos mas grandes deben ser mas susceptibles al embolismo de invierno? La explicación planteada por Cruziat *et al.*, (2002) se basa en la explicación en el mecanismo de congelamiento. Cuando la temperatura aumenta unos grados abajo de 0 °C, se forma hielo el cuál forma burbujas de aire (el aire es casi no soluble en hielo). Se asume que durante el congelamiento, cuando la tensión del xilema excede una valor crítico, las burbujas de aire son soltadas progresivamente a la fase líquida y se crean meniscos de agua y aire (figura 15).

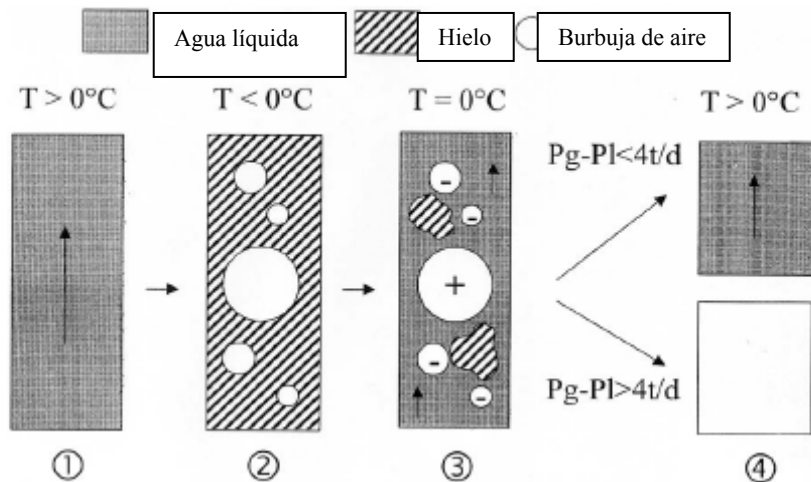


Figura 15: Mecanismo de embolismo por congelamiento inducido. La ruptura de las columnas de agua en los conductos del xilema se debe probablemente a la expansión de las burbujas de aire que se formaron durante el congelamiento. La tensión que se desarrolla en el xilema es suficientemente grande para prevenir el colapso de las burbujas mas grandes causada por su tensión superficial. Cuando las temperaturas bajan de 0°C , se congela la columna de agua y se forma hielo (2). El gas que es menos soluble en hielo que en agua líquida, aparecen burbujas de diferentes tamaños (2). Dependiendo de su tamaño inicial y de la tensión del xilema en el congelamiento, las burbujas pueden ya sea colapsar (en las pequeñas) o expandirse (en las grandes)(4). P_g = presión de gas de las burbujas; P_l = presión de la savia del xilema; t = tensión superficial del xilema; P_l = presión de la savia del xilema; t = tensión superficial de la savia; d = diámetro del conducto; T = temperatura. (Cochard *et al.*, 2002).

Como se puede deducir de la anterior discusión (la figura 15), que para que una burbuja estable de aire, ni el aumento ni el decremento en tamaño, ni la diferencia de presiones, $P_g - P_l$, entre los estados líquido y gaseoso debe ser igual a $4t/d$ (ver la ecuación de capilaridad). O se puede decir que si $P_l < (P_g - 4t/d)$ la burbuja se va a expandir hasta llenar todo el conducto. Mientras mas grande sea al inicio la burbuja, mas grande será el diámetro del conducto, así será mas cerrada la diferencia de P_l a P_g , de igual forma será menor la tensión en el líquido para producir una expansión indefinida y por lo tanto se llenara el conducto de gas. Los conductos mas largos son mas vulnerables porque probablemente las burbujas inicialmente eran muy grandes. El tamaño inicial de las burbujas puede explicar por si solas todas las observaciones.

Cochard *et al.*, (2000b) han propuesto que el embolismo en el vaso ocurre durante la fase de congelamiento en las observaciones de Cryo-scanning en el microscopio electrónico. De todas maneras el volumen de aire presente en el vaso parece ser más grande del que se puede evaluar del aire disuelto en la savia. Este resultado sugiere que el entendimiento de la congelación y sus leyes físicas están lejos de comprenderse.

Si los árboles experimentan una alta pérdida de conductividad hidráulica durante el invierno, cómo es que lidian con este proceso cuando el flujo de la savia se repone en primavera? Muchos autores como Sperry *et. al.*, (1987), sugirieron que las presiones positivas del xilema, durante la primavera en particular, pueden tener implicaciones importantes para la disolución del congelamiento inducido en plantas leñosas de climas templados.

Pese a que muchos autores han considerado las presiones positivas en el xilema pueden ser importantes para disolver los embolismos (Holbrook y Zwienieki, 1999; Tyree y Yang, 1992; Tyree *et al.*, 1999b), los mecanismos de congelamiento no se conocen mucho. Las plantas más estudiadas en este aspecto son las especies de *Acer*, por los cuales hay cientos de documentos que tratan del flujo de la savia (Jhonson *et al.*, 1987; Marvin, 1958; Tyree 1983). Es claro que en *Acer*, las presiones del xilema en invierno son derivadas a las ramas y no a las raíces. La exudación de savia de los trozos o tocones de los árboles caídos están llenos de exudación de la misma (Marvin y Greene, 1951; Stevens y Eggert 1945). Se pueden categorizar dos tipos de modelos en *Acer* ya sea el

“modelo físico” o el “modelo medido”. De acuerdo al modelo físico, las presiones de invierno se deben a los efectos del congelamiento (Tyree 1983). Al contrario, el modelo medido, las actividades de las células vivas producen energía en el xilema para el aumento de la presión (Marvin y Greene, 1951; Marvin, 1958). Es sabido que a una temperatura baja que no congela, el almidón en el parénquima de la rama se rompe a azúcares, especialmente sacarosa (Marvin *et al.*, 1967). De todas formas la sacarosa parece tener un papel en el aumento de la presión de los tallos de *Acer* la subida de la sacarosa es apoplástica y el papel osmótico de la sacarosa en la formación de las presiones del tallo. (Jhonson *et al.*, 1987).

Como en el *Acer*, los nogales (*Juglans nigra* L.) se ha observado que liberan presiones positivas en la savia del xilema durante el invierno, otoño y primavera. Las presiones de otoño y primavera parecen ser de origen de la raíz y estaban correlacionadas positivamente con la temperatura del suelo (Ewers *et al.*, 2001).

4. La unión entre las conductancias hidráulica y estomática

A pesar que el comportamiento de los estomas bajo condiciones bien establecidas (Agua, luz y CO₂) los mecanismos implicados aún son desconocidos. Con el déficit del agua del suelo, los estomas se cierran gradualmente para prevenir la pérdida de agua de las hojas. La producción de algunas hormonas específicas (ABA) por las raíces se ha propuesto como un factor de enlace entre la apertura de los estomas y el déficit de agua del suelo (Tardieu *et al.*, 1992). En

esta parte se va a describir una alternativa enlazando el comportamiento de los estomas y las propiedades hidráulicas.

4.1 Las relaciones teóricas y experimentales entre transpiración y el potencial hídrico de las hojas durante un proceso de sequía del suelo.

De acuerdo a la analogía de la ley de Ohm, hay una relación simple para las condiciones estables, entre transpiración de las hojas y el promedio del potencial hídrico de las hojas:

$$\Psi_{\text{hoja}} = \Psi_{\text{suelo}} - F \times R_{\text{planta}}$$

Donde: Ψ_{hoja} y Ψ_{suelo} son los potenciales hídricos de la hoja y el suelo (MPa), F para la tasa de transpiración de toda la planta (mmol s^{-1}) y R_{planta} ($\text{mmol s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) un coeficiente que se llama “la resistencia hidráulica de toda la planta” por la analogía a un circuito eléctrico. R_{planta} incluye todas las resistencias hidráulicas a través de toda la vía de la savia del suelo a las hojas. Relaciones experimentales entre F y Ψ_{hoja} se han establecido para muchas especies. las relaciones comúnmente son lineales, pero también pueden ser curvilíneas. Lo último puede ser causado por condiciones inestables o muchas resistencias variables en R_{planta} .

4.2 La consecuencia de la vulnerabilidad del xilema

Cuando el potencial hídrico del xilema (Ψ_{xilema}) baja a un nivel (Ψ_{cav}) ocurre la cavitación. Se ha demostrado que Ψ_{cav} está determinado por propiedades ultra-anatómicas de las paredes de las punteaduras (figura 11). El establecimiento de la cavitación se da por la ley descrita en la sección 3.4. para cualquier conducto, si Ψ_{xilema} se vuelve mas bajo entonces su valor específico de Ψ_{cav} ocurre la cavitación, por lo tanto Ψ_{cav} pone una limitación funcional a la fisiología del xilema.

De todas formas cuando las resistencias de los estomas, suelo y raíz-suelo, aumentan durante los periodos de sequía, Ψ_{xilema} y Ψ_{cav} están mas cercanos (Cochard *et al.*, 1997). Por lo tanto, cuando la sequía del suelo llega a su máximo, Ψ_{xilema} estaba muy cercano a Ψ_{cav} . En *Picea* el control de la pérdida de agua de la hoja se activa por el cierre de estomas cuando la Ψ_{xilema} llegaba a valores con daños potenciales y así contribuye al mantenimiento de la integridad del xilema. La consecuencia de la vulnerabilidad del xilema es poner una limitación funcional cuando la planta llega a una tasa alta de transpiración.

4.3 factores que controlan la pérdida máxima diaria de agua

De los resultados anteriores es posible ver cuáles son los principales factores que controlan la pérdida diaria de agua (F_{max}). La tasa máxima de transpiración depende primeramente en las condiciones climáticas (luz, dpv (déficit de presión de vapor) y CO_2). Para cada día hay un máximo de pérdida de agua

debido al clima F_{clim} y F_{max} . De acuerdo a lo que se dijo en el párrafo anterior, se puede definir también una pérdida máxima de agua (F_{cav}) basado en la hipótesis que $\Psi_{\text{xilema}} > \Psi_{\text{cav}}$ para mantener la integridad del xilema. Combinándose con la ecuación de la sección 4.1, se tiene:

$$\Psi_{\text{xilema}} > \Psi_{\text{cav}} = \Psi_{\text{suelo}} - F_{\text{cav}} \times R_{\text{suelo-xilema}} \quad \text{o} \quad F_{\text{max}} < F_{\text{cav}} = (\Psi_{\text{suelo}} - \Psi_{\text{cav}}) / R_{\text{suelo-xilema}}$$

Donde $R_{\text{suelo-xilema}}$ es la residencia hidráulica de la vía de la savia, del suelo a cualquier segmento del xilema.

4.4 El cierre de estomas puede prevenir el “embolismo fugitivo”

Cuando se bloquea un conducto del xilema debido a un embolismo lleva a una reducción de la conductancia hidráulica y se requiere un aumento en la tensión en los vasos que aun funcionan para mantener el mismo flujo de agua a las hojas; por lo mismo se generará un círculo vicioso llamado “fugitivo” o “embolismo catastrófico”. El ciclo se detiene solo cuando el xilema está totalmente embolizado a no ser que el cierre de estomas reduzca la transpiración y por lo mismo reduzca el aumento del Ψ_{xilema} .

El cierre de los estomas es como un mecanismo clave en la protección del xilema a cualquier disfunción letal. Es difícil obtener la evidencia experimental para este concepto ya que el cierre de estomas es eficiente, lo cual detiene el ciclo. El embolismo fugitivo es una especie de “concepto limitante” deducido de las

dinámicas de los modelos del flujo de agua y el bloqueo del xilema (Jones y Sutherland, 1991; Tyree y Sperry, 1988). Sperry *et al.*, (1998) extendió este concepto incluyendo el continuo suelo-hoja y los efectos combinados de la caída de la hidráulica (para un valor crítico de Ψ) el cual puede que suceda en el contacto suelo-raíz o en el sistema vascular. En particular, muestran dos importantes adelantos. Cuando el radio de raíz a la hoja es poco, el suelo tiene una textura arenosa, y las especies de plantas involucradas son resistentes a la cavitación, y el punto débil es en el contacto suelo-raíz. Al contrario, cuando el radio de la raíz a la hoja es mas grande, el suelo tiene una textura mas fina y las especies involucradas son susceptibles a la cavitación. Entonces el punto débil es en el sistema vascular. Lo bueno es que en este modelo la resistencia radicular de las raíces no se toma en cuenta.

El aumento en la resistencia radicular previene la deshidratación de las raíces (probablemente involucrando acuaporinos Martre *et al.*, (2001b)). Es importante recordar que los pocos reportes que comparan entre la resistencia radial y total de la raíz. (Steudle y Peterson, 1998)), todo concluye que la resistencia radicular es mas alta que la resistencia longitudinal. Como consecuencia, el embolismo en la raíz del xilema debe ser importante antes de afectar la resistencia global de la raíz. En el presente estado de nuestro conocimiento, se le debe dar mayor importancia a la resistencia radial y longitudinal de la raíz. Una probabilidad de que exista una amplia diferencia de acuerdo a los tipos y edades de raíz, especies y condiciones climáticas.

Cochard *et al.*, (1996), estudiaron las relaciones hídricas de un híbrido de *Populus (trichocarpa x coreana)* que debería tener fallas en la clausura de los estomas cuando sucede un estrés hídrico en el suelo. Los estomas de las hojas jóvenes aún funcionaban pero habían perdido el control de apertura cuando envejecieron. Después con el aumento de altos grados de embolismo aparecieron en los brotes de hojas jóvenes y los internudos de los brotes, y luego se dirigió a los ápices de los brotes. En otras palabras, mientras mejor sea el control de apertura de los estomas, más bajo será el grado de embolismo. Cuando los estomas no fueron efectivos en la reducción de la pérdida de agua, apareció el embolismo y la caída de hojas. El “margen de seguridad” para los estomas parece ser muy estrecho porque la pérdida máxima de conductividad en las hojas permite una falla del 30% cuando la clausura óptima es requerida. (Sperry y Saliendra 1994).

Algunos resultados (Cochard *et al.*, 2002) con nogales bajo estrés hídrico mostró que no había respuesta de los estomas a los cambios de Ψ_{suelo} , por lo tanto también la resistencia de las raíces y los brotes. Se puede concluir que existe una especie de enlace entre las conductancias estomáticas e hidráulicas para mantener el flujo de agua del suelo a las hojas, el mecanismo exacto por el cual se enlazan es aún materia de discusión. Como lo anota Comstock (2002).

5 Conclusiones

La estructura hidráulica se aproxima a la realidad de las relaciones hídricas de los árboles, que han emergido en la última década. Trae juntas tres diferentes y

amplias maneras de estudiar las relaciones hídricas de las plantas. El primero es clásico y bien establecido la analogía de Van den Honert con la transferencia de agua a través de el continuo suelo-planta-atmósfera. La segunda es la aplicación de la nueva teoría cohesión-tensión. La ultima es la característica cuantitativa de la anatomía de los vasos y las consideraciones respecto a las ramas. A pesar de que estas aproximaciones aún son muy jóvenes ha renovado muchos aspectos de la forma en que observamos las relaciones hídricas de los árboles.

Concerniente a la cavitación y el embolismo inducido por sequía, se han encontrado explicaciones. Aunque aún falta más investigación. Por ejemplo, la presencia de otras sustancias (iones, ácidos inorgánicos, hormonas, etc.) las variaciones del pH u otras características fisicoquímicas ¿tienen algún efecto en la cavitación?. Se relaciona la cavitación con el tamaño de los poros, pero ¿será ésta la única explicación? Aún no se conoce la propagación de la cavitación dentro de los conductos del xilema, y también los controles que limitan al número, tamaño y distribución de los poros. ¿Cuál es el rol de la genética en los tamaños, o también interfiere el estado fisiológico, a la hora que se forman los vasos o las condiciones climáticas.

Desde el punto de vista ecofisiológico los conceptos de la e.h. son usados de dos formas: resistencia a la sequía y disfunciones del xilema de congelamiento inducido. Para la resistencia a la sequía, hay evidencia en aumento que la habilidad de las plantas en la pérdida de agua de las hojas está asociada con la habilidad de abastecer de agua las hojas. Bajo estas condiciones, las relaciones

específicas entre la conductividad hidráulica de la planta y la tensión resultante de la cavitación, lleva a los límites del rango de tensión en el cual ocurre el intercambio gaseoso, y hace claro el hecho de que existan las grandes diferencias respecto a la tolerancia a la sequía entre especies y sus límites hidráulicos. Además, tomando en cuenta la variación de la conductancia en dos “cuellos de botella” del continuo suelo-planta ha dejado nuevas explicaciones concernientes al enlace evolutivo entre raíces y brotes y sus radios y resistencia a la cavitación en respuesta al tipo de suelo y la disponibilidad de agua: “las plantas deberían ser hidráulicamente compatibles con el tipo de suelo” Sperry *et al.*, (1998). Esto también amplía la discusión a la regulación de estomas. El proceso que enlaza la conductancia de los estomas y la conductancia hidráulica puede ser un buen indicador: solo cuando un factor externo activa la regulación de los estomas es que se ve su comportamiento. Además, como ya se sabe muchos otros factores influyen la conductancia de los estomas. El problema es entender como es que las diferentes clases de regulación trabajan juntos.

El progreso en la e.h. es posible en una diferente dirección: la partición de los flujos de agua entre las diferentes partes del árbol bajo las condiciones dadas de transpiración. Hasta ahora la e.h. ha dado un mapa de los diferentes aspectos de la habilidad del sistema conductivo. Es como tener una descripción cuantitativa de las resistencias hidráulicas del sistema de tubos y el sistema de irrigación: esto no da una visualización de la distribución de los flujos actuales entre las diferentes partes del sistema, que depende de los flujos de agua a través del sistema. Para tener una mejor comprensión del funcionamiento del agua en un árbol se necesita

un mapa espacial de los flujos reales que fluyen dentro de las partes de un árbol bajo algunas condiciones establecidas. Para nuestro conocimiento, cuantificaciones Nardini et. al. (2000). En otras palabras tenemos un conocimiento muy elemental de la distribución de la absorción a través de las raíces, y como llega el agua de las raíces a los anillos funcionales, como es que la distribución de los flujos a lo largo del árbol es afectada por factores externos. Un progreso importante en el campo se hará si se mejora el conocimiento anatómico entre las raíces y los brotes.

También se pueden formular otras preguntas, ¿cómo afecta la edad a las conductancias hidráulicas?, Aun queda un amplio y vasto campo por investigar. Por lo tanto es necesario observar el fenómeno desde diferentes y nuevos puntos de vista.

Literatura citada

Becker, P., Tyree M.T. and Tsuda M.,1999. Hydraulic conductances of angiosperms versus conifers: similar transport sufficiency at the whole-plant level, *Tree Physiol.* 19: 445–452.

Cochard, H., Bodet C., Améglio T. and Cruiziat P.,2000b. Cryo-Scanning Electron Microscopy Observations of Vessel Content during Transpiration in Walnut Petioles. Facts or Artifacts? *Plant Physiol.* 124: 1–12.

Cochard, H., Breda N., Granier A. and Aussenac G.,1992b. Vulnerability to air embolism of three european oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. Pubescens* Willd, *Q. robur* L.), *Ann. Sci. For.* 49: 225–233.

Cochard, H., Coll L., Le Roux X. and Améglio T.,2002. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut, *Plant Physiol.* 128: 282–290.

Cochard, H., Lemoine D. and Dreyer E.,2001. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L., *Plant Cell Environ.* 22: 101–108.

Cochard, H., Martin R., Gross P. and Bogeat-Triboulot M.B.,2000a. Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L., J. Exp. Bot. 51: 1255–1259.

Cochard, H., Peiffer M., Le Gall K. and Granier A.,1997. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L.: impacts on water relations, J. Exp. Bot. 48: 655–663.

Cochard, H., Ridolfi M. and Dreyer E.,1996b. Responses to water stress in an ABA-unresponsive hybrid poplar (*Populus koreana* × *trichocarpa* cv 'Peace') II: Hydraulic properties and xylem embolism, New Phytol. 134: 455–461.

Cochard, H. and Tyree M.T.,1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism, Tree Physiol. 6; 393–407.

Cochard, H.,1992. Vulnerability of several conifers to air embolism, Tree Physiol. 11: 73–83.

Comstock, J.P. and Sperry J.S.,2000. Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants, New Phytol. 148: 195–218.

Comstock, J.P.,2002. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration, J. Exp. Bot. 53; 195–200.

Cruiziat, P., 1985. Quelques réflexions concernant l'étude du mécanisme de transfert de l'eau chez les végétaux, Actes du IVème séminaire de l'école de Biologie Théorique, Solignac 4–7/06/1984, Éditions du CNRS, Paris, pp. 241–251.

Cruiziat, P., Cochard H. and Améglio T.2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann. For. Sci.* 59 723–752

Curtis H y Sue Barnes N., 2000. Biología. 6° ed. Argentina: Editorial Médica Panamericana S.A. p.982

Davis, S.D., Sperry J.S. and Hacke G.,1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing, *Am. J. Bot.* 86: 1367–1372.

Deleuze, C.,1996. Pour une dendrométrie fonctionnelle : essai sur l'intégration de connaissances écophysologiques dans les modèles de production ligneuse, Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon 1, 305 p.

Engelbrecht, B.M.J., Velez V. and Tyree M.T.,2000.. Hydraulic conductance of two co-occurring netropical understory shrubs with different habitat preference, *Ann. For. Sci.* 57: 201–208.

Ewers, F.W., Améglio T., Cochard H., Beaujard F., Martignac M., Vandame M., Bodet C. and Cruiziat P.,2001. Seasonal variation of xylem pressure in walnut trees: root and stem pressure, *Tree Physiol.* 21: 1123–1132.

- Ewers, F.W. and Zimmermann M.H., 1984b. The hydraulic architecture of balsam fir (*Abies balsamea*), *Physiol. Plant.* 60: 453–458.
- Ewers, F.W. and Zimmermann M.H., 1984a. The hydraulic architecture of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*), *Can. J. Bot.* 62: 940–946.
- Ewers, F.W., 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas, *IAWA J.* 6: 309–317.
- Gradmann, H., 1928. Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. I., *Jahrb. wiss. Bot.* 69:1–100.
- Hacke, U.G., Sperry J.S. and Pittermann J., 2000a. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin Utah, *Basic Appl. Ecol.* 1: 31–41.
- Holbrook, N.M. and Zwieniecki M.A., 1999. Embolism repair and xylem tension. Do we need a miracle? *Plant Physiol.* 120: 7–10.
- Huber, B., 1928. Weitere quantitative Untersuchungen über des Wasserleitung System der Pflanzen, *Jahrb. wiss. Bot.* 67: 877–959.
- Johnson, R.W., Tyree M.T. and Dixon M.A., 1987. A requirement for sucrose in xylem sap flow from dormant maple trees, *Plant Physiol.* 84: 495–500.

- Jones, H.G. and Sutherland R.A.,1991. Stomatal control of xylem embolism, *Plant Cell Environ.* 18: 189–196.
- Lewis, A.M., Harnden V.D. and Tyree M.T.,1994. Collapse of water-stress emboli in the tracheids of *Thuja occidentalis* L., *Plant Physiol.* 106: 1639–1646.
- Linton, M.J. and Nobel P.S.,1999. Loss of water transport capacity due to xylem cavitation in roots of two CAM succulents, *Am. J. Bot.* 11: 1533–1543.
- Mackay, J.F.G. and Weatherley P.E.,1973. The effects of transverse cuts through the stems of transpiring woody plants on water transport and stress in the leaves, *J. Exp. Bot.* 24: 15–28.
- Martre, P., North G.B. and Nobel P.S.,2001b. Hydraulic conductance and mercury-sensitive water transport for roots of *Opuntia acanthocarpa* in relation to soil drying and rewetting, *Plant Physiol.* 126: 352–362.
- Marvin, J.W. and Greene M.T.,1951. Temperature induced sap flow in excised stems of *Acer*, *Plant Physiol.* 26: 565–580.
- Marvin, J.W., Morselli M.F. and Laing F.M.,1967. Rapid low temperature hydrolysis of starch to sugars in maple stems and maple tissue cultures, *Cryobiology* 8. 339–351.

- Marvin, J.W.,1958. The physiology of maple sap flow, in: Thimann K.V. (Ed.), The Physiology of Forest Trees, Ronald Press, New York, USA, pp. 95–124.
- Mencuccini, M. and Comstock J.,1997. Vulnerability to cavitation in populations of two desert species, *Hymenoclea salsola* and *Ambrosia dumosa*, from different climatic regions, J. Exp. Bot. 48 1323–1334.
- Nardini, A., Salleo S. and Tyree M.T.,2000. Influence of ectomycorrhizas formed by *Tuber melanosporum* Vitt. on hydraulic conductance and water relations of *Quercus ilex* L. seedlings, Ann. For. Sci. 57: 305–312.
- Pammenter, N.W. and Vander Willigen, C. 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. Tree Physiology 18, 589-593.
- Patiño, S., Tyree M.T. and Herre E.A.,1995. Comparison of hydraulic architecture of woody plants of differing phylogeny and growth form with special reference to free-standing and hemi-epiphytic *Ficus* species from Panama, New Phytol. 129: 125–134.
- Perttunen, J., Sievänen R., Nikinmaa H., Salminen H., Saarenmaa H. and Väkevä J.,1996. LIGNUM: A tree model based on simple structural units, Ann. Bot.-London, 77: 87–98.

Pickard, W.F. 1981. The ascent of sap in plants, *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 37: 181–229.

Pockman, W.T. and Sperry J.S., 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sorona Desert Vegetation, *Am. J. Bot.* 87: 1287–1299.

Salleo, S., Nardini A., Pitt F. and Lo Gullo M., 2000. Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in Laurel (*Laurus nobilis* L.), *Plant Cell Environ.* 23: 71–79.

Sperry, J.S., Adler F.R., Campbell G.S. and Comstock J.C., 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductances: results from a model, *Plant Cell Environ.* 21: 347–359.

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

Sperry, J.S., Holbrook N.M., Zimmermann M.H. and Tyree M.T., 1987. Spring filling of xylem vessels in wild grapevine, *Plant Physiol.* 83: 414–417.

Sperry, J.S., Saliendra N.Z., Pockman W.T., Cochard H., Cruiziat P., Davis S.D., Ewers F.W. and Tyree M.T., 1996. New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method, *Plant Cell Environ.* 19: 427–436.

Sperry, J.S. and Saliendra N.Z.,1994. Intra– and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*, Plant Cell Environ. 17: 1233–1241.

Sperry, J.S. and Sullivan J.E.M.,1992. Xylem embolism in response to freezethaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species, Plant Physiol. 100: 605–613.

Sperry, J.S. and Tyree M.T.,1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism, Plant Physiol. 88: 581–587.

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

Sperry, J.S.,1986. Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*, Plant Physiol. 80: 110–116.

Steudle, E. and Peterson C.A.,1998. How does water get through roots?, J. Exp. Bot. 49: 775–788.

Stevens, C.L. and Eggert R.L.,1945. Observations on the causes of flow of sap in red maple, Plant Physiol. 20: 636–648.

- Tardieu, F., Zhang J., Katerji N., Bethenod O., Palmer S. and Davies W.J.,1992. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying, *Plant Cell Environ.* 15: 193–197.
- Tyree, M.T., Cochard H., Cruiziat P., Sinclair B. and Ameglio T.,1993a. Drought-induced leaf shedding in walnut. Evidence for vulnerability segmentation, *Plant Cell Environ.* 16: 879–882.
- Tyree, M.T., Davis S.D. and Cochard H.,1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA J.* 15: 335–346.
- Tyree, M.T. and Ewers F.W., 1991.The hydraulic architecture of trees and other woody plants, *New Phytol.* 119: 345–360.
- Tyree, M.T., Salleo S., Nardini A., Lo Gullo M.A. and Mosca R.,1999b. Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm? *Plant Physiol.* 120: 11–21.
- Tyree, M.T. and Sperry J.S.,1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answersfrom a model, *Plant Physiol.* 88: 574–580.

- Tyree, M.T. and Sperry J.S.,1989b Characterization and propagation of acoustic emission signals in woody plants: towards an improved acoustic emission counter, *Plant Cell Environ.* 12: 371–382.
- Tyree, M.T., Synderman D.A., Wilmot T.R. and Machado J.L.,1991. Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*). Data, models and a comparison with two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*), *Plant Physiol.* 96: 1105–1113.
- Tyree, M.T., Velez V. and Dalling J.W.,1998. Growth dynamics of root and shoot hydraulic conductance in seedlings of five neotropical tree species: scaling to show possible adaptations light regimes, *Oecologia* 114: 293–298.
- Tyree, M.T. and Yang S.C.,1992. Hydraulic conductivity recovery versus water pressure in xylem of *Acer saccharum*, *Plant Physiol.* 100: 669–676.
- Tyree, M.T.,1983. Maple sap uptake, exudation and pressure changes correlated with freezing exotherms and thawing endotherms, *Plant Physiol.* 73: 277–285.
- Tyree, M.T.,1997. The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies, *J. Exp. Bot.* 48: 1753–1765.

- Tyree, M.T.,1999. Water relations and hydraulic architecture, in: Pugnaire F.I., Valladares F. (Eds.), Handbook of Functional Plant Ecology, Marcel Dekker Inc., New York, USA, pp. 221–268.
- Van Den Honert, T.H.,1948. Water transport in plants as a catenary process, in: Interaction of water and porous materials, Discuss. Faraday Soc. 3: 146–153.
- Van Ieperen, W., Van Meeteren U. and Van Gelder H.,2000.. Fluid composition influences hydraulic conductance of xylem conduits, J. Exp. Bot. 51: 769–776.
- Wang, J., Ives N.E. and Lechowicz M.J.,1992. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees, Funct. Ecol. 6: 469–475.
- Yang, S. and Tyree M.T.,1992. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*, Plant Cell Environ. 15: 633–643.
- Zimmermann, M.H. and Brown C.L.,1977. Trees structure and function, Springer-Verlag, New York, USA, 336 p.
- Zimmermann, M.H.,1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees, Can. J. Bot. 56: 2286–2295.

Zimmermann, M.H.,1983. Xylem structure and the ascent of sap, Springer-Verlag, New York, USA, 143 p.