

Investigación

Martínez-Vilalta, J. y Piñol, J. 2003. Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. *Ecosistemas* 2003/1 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/031/investigacion1.htm>)

Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía

Jordi Martínez-Vilalta y Josep Piñol.

CREAF-UAB, Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra (Barcelona).

*El estudio de las limitaciones hidráulicas en el xilema y, en particular, de la vulnerabilidad al embolismo, ha permitido entender mejor las respuestas de las plantas a la sequía. Sin embargo, quedan todavía muchas cuestiones sin resolver en aspectos tan fundamentales como el papel de las células vivas en el transporte xilemático, el mecanismo de recuperación de las embolias, o las interrelaciones entre los aspectos estructurales y funcionales del xilema. En este artículo se repasan algunas aportaciones recientes al debate sobre estas cuestiones. Igualmente, se discuten las posibles implicaciones de tener un xilema muy vulnerable al embolismo, como ocurre en especies como *Quercus ilex* o *Pinus sylvestris*, en el contexto de mayor aridez predicho por los modelos de cambio climático.*

Introducción

Dado el carácter fuertemente desecante de la atmósfera, el control de las pérdidas de agua ha sido siempre un aspecto clave para las plantas terrestres. Por una parte, el flujo de agua a través de una planta debe ser suficiente para mantener la nutrición y la incorporación de CO₂. Como la asimilación y la transpiración están estrechamente ligadas en casi todas las plantas, la disponibilidad de agua impone un límite máximo a la productividad. Al mismo tiempo, para evitar la desecación de las partes aéreas el flujo de agua que entra en la planta por las raíces ha de compensar la salida de agua por las hojas. Dado que los procesos fisiológicos son extremadamente sensibles a los déficit hídricos, la conservación del agua para mantener potenciales hídricos razonablemente altos suele ser el principal problema (como mínimo a corto plazo) para las plantas sometidas a condiciones de sequía.

El transporte de agua en las plantas ocurre a favor del gradiente de potencial hídrico existente entre el suelo y la atmósfera. De acuerdo con la teoría de la tensión-cohesión, la evaporación en las hojas provoca que se generen tensiones en las zonas próximas a los lugares de evaporación. La elevada cohesión entre las moléculas de agua permite que estas tensiones se transmitan a través de toda la planta y, por lo tanto, hace posible el transporte (Steudle, 1995). Una de las consecuencias que implica la teoría de la tensión-cohesión es que el transporte de agua en el xilema debe ocurrir a potenciales hídricos considerablemente negativos. Sin embargo, la estabilidad del agua líquida disminuye a medida que baja el potencial hídrico y, cuando éste es muy negativo, el agua tiende a evaporarse en el interior de los conductos del xilema, produciéndose la obstrucción con aire del conducto afectado (embolismo) (Zimmermann, 1983). Cuando la disponibilidad de agua en el suelo es baja se generan potenciales hídricos muy negativos y, por tanto, aumenta la probabilidad de que se produzcan embolismos (e.g., **Figura 1**). Dado que un conducto embolizado deja de conducir agua, las plantas deben evitar que se produzca de este modo una obstrucción generalizada del sistema conductor. Diversos estudios han mostrado que el embolismo puede limitar el intercambio de gases en las plantas (Sperry *et al.*, 2002), así como su capacidad para resistir la sequía (Hacke y Sperry, 2001).

Mecanismo de formación y recuperación de las embolias

Aunque existe acuerdo sobre los mecanismos que dan lugar a las embolias, está mucho menos claro cómo se produce, y en que condiciones, la recuperación de los conductos afectados. Tradicionalmente el embolismo se había considerado una disfunción prácticamente irreversible del sistema conductor en plantas leñosas. Sin embargo, cada vez existen más evidencias que indican que los conductos xilemáticos pueden rellenarse de agua mientras la planta transpira, incluso a potenciales hídricos notablemente negativos (e.g., Melcher *et al.*, 2001). Esto podría ocurrir si los conductos cavitados estuvieran aislados hidráulicamente de los conductos funcionales y hubiera un flujo de agua hacia los primeros que permitiera la redisolución de la fase gaseosa. Las células vivas del parénquima podrían proporcionar este flujo de agua (Holbrook y Zwieniecki, 1999). Otros trabajos sugieren que existe una asociación entre la mortalidad de las células y el embolismo (Martinez-Vilalta y Pockman, 2002). Estos resultados sugieren un papel de las células vivas en la reparación del embolismo, lo cual tendría importantes implicaciones, ya que supondría un cambio de paradigma respecto a la visión actual del xilema como un tejido eminentemente muerto. Pese a que la teoría de la tensión-cohesión sigue siendo el mejor marco de que disponemos para explicar el transporte de agua en las plantas, se están acumulando resultados difíciles de interpretar en el sí de esta teoría, lo cual ha propiciado un debate acerca del mecanismo de transporte del agua en el xilema de las plantas (e.g., Zimmermann *et al.*,

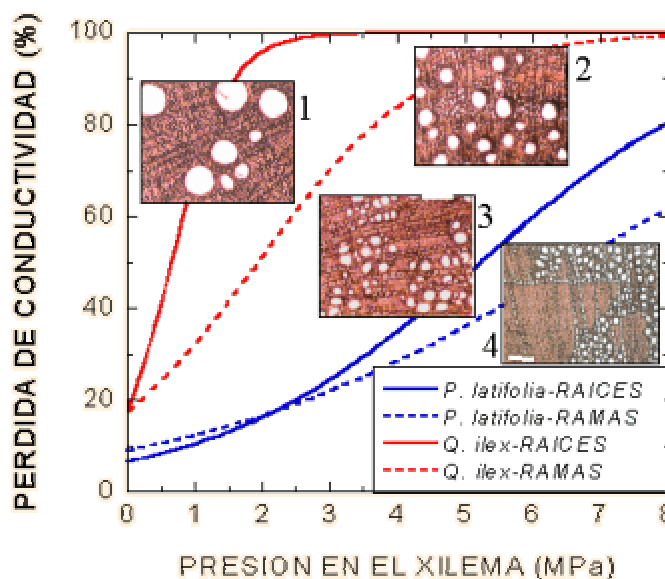


Figura 1. Relación entre la pérdida de conductividad hidráulica a causa del embolismo (%) y la presión (-potencial hídrico) en el xilema (curvas de vulnerabilidad al embolismo) del labiérnago (*Phillyrea latifolia*) y la encina (*Quercus ilex*). Se pueden observar las diferencias notables tanto entre especies (mayor vulnerabilidad en *Q. ilex*) como entre tejidos (las ramas son más resistentes). Las imágenes insertadas corresponden a cortes transversales del xilema de los tejidos respectivos (1: raíces de *Q. ilex*; 2: ramas de *Q. ilex*; 3: raíces de *P. latifolia*; 4: ramas de *P. latifolia*). Todas las imágenes están a la misma escala; el segmento en la esquina inferior izquierda de la fotografía 4 tiene una longitud de 100 micrómetros.

2000). En caso de confirmarse, el papel activo de las células del parénquima en el transporte de agua tendría implicaciones todavía no estudiadas para la aclimatación de las plantas a la sequía.

Estructura y función del xilema de raíces y ramas

Existe una gran heterogeneidad en la estructura y el funcionamiento del xilema dentro de un mismo individuo. Se sabe, por ejemplo, que el tamaño de los conductos del xilema, la conductividad hidráulica y la vulnerabilidad al embolismo tienden a ser mayores en las raíces que en las ramas/tallos de tamaño similar (Zimmermann, 1983) (e.g., **Figura 1**). Esta tendencia es paralela al gradiente de potencial hídrico que existe entre las raíces y las hojas, y se encuentra también cuando se comparan distintas regiones de un mismo sistema conductor situadas a diferentes profundidades del suelo (Jackson *et al.*, 2000). De hecho, las raíces no sólo son más vulnerables al embolismo inducido por la sequía en términos absolutos sino que también lo suelen ser cuando ponemos su vulnerabilidad en relación a los potenciales hídricos a los que operan (e.g., Martínez-Vilalta *et al.*, 2002b). Todos estos resultados implican que las raíces operan con un menor margen de seguridad respecto a la falla hidráulica que los tejidos aéreos y que, por lo tanto, limitan el transporte de agua y la transpiración en condiciones de déficit hídrico (Jackson *et al.*, 2000). Al mismo tiempo, emerge una visión más dinámica del sistema radicular de las plantas, en que las raíces en contacto con las regiones más secas del suelo se desconectan hidráulicamente del resto (*i.e.*, se embolizan) y, de este modo, impiden que la planta pierda agua y protegen órganos más valiosos.

Compromiso entre eficiencia y seguridad en el sistema conductor

La posible existencia de un compromiso entre la eficiencia conductora (*i.e.*, la conductividad hidráulica máxima) y la seguridad (resistencia al embolismo) en el sistema conductor de las plantas (Zimmermann, 1983) ha sido un tema controvertido durante los últimos 20 años. La situación es compleja porque mientras la conductividad hidráulica máxima depende directamente del diámetro de los conductos xilemáticos, la vulnerabilidad depende del tamaño y/o la estructura de los poros de interconexión entre los conductos (Hacke y Sperry, 2001). Por lo tanto, sólo cabría esperar la existencia de un compromiso si el diámetro de los conductos se relacionara positivamente con el tamaño de sus poros o bien si el tamaño de los poros influyera directamente en la conductividad del xilema.

En un estudio reciente en el que se compararon las propiedades hidráulicas de raíces y tallos/ramas de nueve especies leñosas del encinar de Prades (Tarragona) se comprobó que en esta comunidad hay una relación potencial negativa entre la conductividad hidráulica y la resistencia al embolismo y, por tanto, un compromiso entre eficiencia y seguridad en el xilema (Martínez-Vilalta *et al.* 2002b) (**Figura 2**). Estos resultados sugieren que dentro de la variabilidad que se observa a escala global (Hacke & Sperry, 2001) podría existir una relación lineal positiva entre el diámetro de los conductos y el tamaño de sus poros (Martínez-Vilalta *et al.*, 2002b). Recientemente, Hacke *et al.* (2001) mostraron que la prevención de la implosión causada por las presiones negativas es un aspecto clave en el diseño del xilema, de manera que la resistencia al embolismo se relaciona estrechamente con la densidad de la madera. Tanto el compromiso entre eficiencia y seguridad como la relación entre vulnerabilidad al embolismo y densidad de la madera implican costes de tener un xilema resistente al embolismo.

Estrategias para hacer frente a la sequía

Diversos estudios han relacionado la falla hidráulica causada por el embolismo con la mortalidad de tallos e incluso de árboles en condiciones de sequía extrema (e.g., Davis *et al.*, 2002; Martínez-Vilalta y Piñol, 2002). Si además, tal como acabamos de ver, hay importantes costes asociados a tener un xilema resistente al embolismo, es razonable pensar que debe existir una relación estrecha entre los potenciales hídricos a los que operan las plantas y su resistencia al embolismo. Esta hipótesis ha sido corroborada por numerosos estudios experimentales (Hacke y Sperry, 2001). Sin embargo, otros trabajos han puesto de relieve la existencia de especies exageradamente resistentes al embolismo en relación a las condiciones a las que operan (Martínez-Vilalta *et al.*, 2002b). Si, como hemos visto en el apartado anterior, existe una relación potencial negativa entre conductividad y resistencia al embolismo, para una especie que es muy resistente (y por tanto tiene una conductividad baja) cualquier incremento en la conductividad es a costa de una disminución proporcionalmente mucho mayor de su resistencia al embolismo (**Figura 2**). Como consecuencia, en una especie que en algún momento de su historia evolutiva desarrolló una elevada resistencia al embolismo es muy difícil que se observe una disminución posterior en esta resistencia (Martínez-Vilalta *et al.*, 2002b).

El estudio de las limitaciones hidráulicas ha permitido entender mejor las estrategias que las plantas utilizan para hacer frente a la sequía. Sin embargo, la respuesta de las plantas al déficit hídrico es compleja, y sólo es posible precizarla a partir de entender cómo interaccionan sus diversos componentes. Veamos un ejemplo. En general, los pinos (*Pinus* spp.) están caracterizados por una elevada vulnerabilidad al embolismo en relación con la de otras coníferas y, además, parecen mostrar una vulnerabilidad muy poco variable entre poblaciones o especies. Es probable que este hecho limite la capacidad de los pinos para resistir déficit hídricos extremos, y sugiere que otros mecanismos tienen un papel determinante en su aclimatación y/o adaptación a la sequía (DeLucia *et al.* 2000). Dentro de la familia Pinaceae las especies con mayor vulnerabilidad al embolismo presentan menores áreas foliares por unidad de superficie de albura y mayor control estomático (Martínez-Vilalta *et al.*, en revisión). Ambas tendencias son consistentes con una estrategia de evitación de la sequía en que se minimizan los gradientes de potencial hídrico entre el suelo y las hojas y, por tanto, el riesgo de padecer niveles elevados de embolismo.

Implicaciones en un contexto de cambio climático

Los modelos de cambio climático predicen un aumento en la frecuencia y la intensidad de los episodios de sequía extrema en la cuenca mediterránea (IPCC, 2001). En este contexto es muy importante conocer las estrategias que las distintas especies utilizan para resistir la sequía y, en particular, cual es el factor

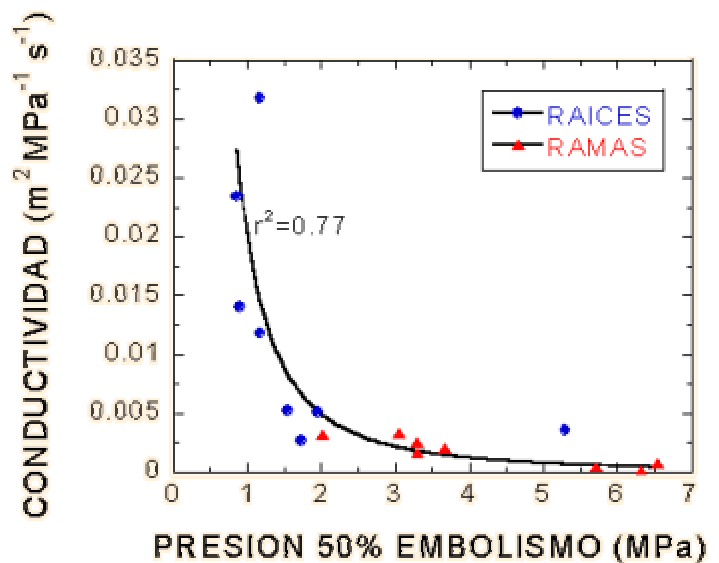


Figura 2. Relación entre la vulnerabilidad al embolismo (medida como la presión necesaria para reducir a la mitad la conductividad del xilema) y la conductividad específica máxima del xilema. La relación es potencial con un exponente aproximadamente igual a -2 .

que limita esta resistencia. En este sentido, los efectos de los episodios recientes de sequía nos proporcionan información muy valiosa. La sequía de 1994, por ejemplo, causó mortalidades importantes en diversas especies leñosas en la Península Ibérica (Peñuelas *et al.*, 2001) (**Foto 1**). Algunos estudios han mostrado que en algunas especies, como la encina (*Quercus ilex*) o el pino albar (*Pinus sylvestris*), los efectos de la sequía podrían estar relacionados con la falla hidráulica producida por niveles elevados de embolismo (Martínez-Vilalta *et al.*, 2002b; Martínez-Vilalta & Piñol, 2002). Un modelo de transporte de agua en individuos adultos ha mostrado que un incremento moderado en la duración de la sequía estival podría causar mortalidades catastróficas en la encina sin afectar de manera sensible a las poblaciones de otras especies más resistentes al embolismo, como el labiérnago (*Phillyrea latifolia*) (**Figura 1**) (Martínez-Vilalta *et al.*, 2002a). Aunque estos resultados se han de considerar conjuntamente con los efectos de la sequía sobre los otros estadios del ciclo vital, parece razonable pensar que especies más resistentes, como el labiérnago, podría llegar a sustituir a la encina en las regiones más secas de su actual área de distribución (Peñuelas *et al.*, 2000).



Foto 1. Fotografía de los efectos de la sequía de 1994 en una población de *Pinus sylvestris* de las montañas de Prades (Tarragona). La mortalidad en esta población fue de un 20%. Fotografía de R. Ogaya.

Referencias

- Davis, S.D., Ewers, F.W., Sperry, J.S., Portwood, K.A., Crocker, M.C. y Adams, G.C. 2002. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany* 89: 820-828.
- DeLucia, E.H., Maherali, H. y Carey, E.V. 2000. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biology* 6: 587-593.

Hacke, U.G. y Sperry, J.S. 2001. Functional and ecological wood anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4: 97-115.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D. y McCulloh, K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457-461.

Holbrook, N.M. y Zwieniecki, M.A. 1999. Embolism repair and xylem tension: do we need a miracle? *Plant Physiology* 120: 7-10.

IPCC. 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Third Assessment Report of Working Group I* (eds, Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguer, M., van der Linden, P.J. y Xiaosu, D.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Jackson, R.B., Sperry, J.S. y Dawson, T.E. 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global change predictions. *Trends in Plant Science* 5: 482-488.

Martínez-Vilalta, J. y Piñol, J. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247-256.

Martínez-Vilalta, J. y Pockman, W.T. 2002. The vulnerability to freezing-induced xylem cavitation of *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae) in the Chihuahuan desert. *American Journal of Botany*. En prensa.

Martínez-Vilalta, J., Piñol, J. y Beven, K. 2002a. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling* 155: 127-147.

Martínez-Vilalta, J., Prat, E., Oliveras, I. y Piñol, J. 2002b. Hydraulic properties of roots and stems of nine woody species from a holm oak forest in NE Spain. *Oecologia* 133: 19-29.

Melcher, P.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Yount, D.E., Jones, T.J., Holbrook, N.M. y Huang, C.X. 2001. Water relations of coastal and estuarine *Rhizophora mangle*: xylem pressure potential and dynamics of embolism formation and repair. *Oecologia* 126: 182-192.

Peñuelas, J., Filella, I., Lloret, F., Piñol, J. y Siscart, D. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum* 43: 47-53.

Peñuelas, J., Lloret, F. y Montoya, R. 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47: 214-218.

Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R. y Comstock, J.P. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment* 25: 251-263.

Steudle, E. 1995. Trees under tension. *Nature* 378: 663-664.

Zimmermann, M.H. 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Zimmermann, U., Wagner, H-J. y Schneider, H. 2000. Water ascent in plants: the ongoing debate. *Trends in Plant Science* 5: 145-146.