

## Un nuevo medidor de flujo de alta presión para la estimación de la resistencia hidráulica en brotes completos de plantas leñosas

S. Sisó <sup>1</sup>, J. J. Camarero <sup>1,2</sup>, E. Gil-Pelegrín <sup>1 \*</sup>

<sup>1</sup> Unidad de Recursos Forestales, Servicio de Investigación Agroalimentaria (S.I.A.)  
Gobierno de Aragón, Apdo. 727, 50080 Zaragoza, Aragón, España

<sup>2</sup> Dept. d'Ecologia, Fac. de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal, 645  
08028 Barcelona, Cataluña, España  
egilp@aragob.es

### RESUMEN

Se ha desarrollado y utilizado un nuevo medidor de flujo de alta presión para plantas leñosas. Su principio de funcionamiento consiste en perfundir agua a presión a través de la planta y, simultáneamente, medir el flujo del líquido (volumen de agua introducida en la planta por unidad de tiempo). Este dispositivo ha sido primero calibrado y después empleado para estimar la resistencia hidráulica de tallos y hojas de plántulas de especies no esclerófilas del género *Quercus* (*Q. rubra*, *Q. cerris*, *Q. velutina*, *Q. petraea*, *Q. frainetto*, *Q. pyrenaica*). Los valores obtenidos son fiables y comparables a los de la literatura pero teniendo en cuenta que se han estudiado plántulas. Se han encontrado diferencias significativas entre especies y grupos de especies en cuanto a la resistencia hidráulica de hojas y tallos. Las especies cuyas plántulas muestran menor resistencia hidráulica de hojas pueden rehidratarlas de forma más rápida y así sobrevivir en medios con cierto estrés hídrico como los mediterráneos (p. ej. *Q. pyrenaica*). La elevada resistencia hidráulica de las hojas de otras especies indica que éstas no podrán soportar este estrés hídrico (p. ej. *Q. rubra*). Se ha puesto de manifiesto la importancia de la resistencia hidráulica foliar como adaptación frente al estrés hídrico. Debe profundizarse en el estudio de la variabilidad de la resistencia hidráulica como un mecanismo adicional dentro del amplio conjunto de adaptaciones morfológicas y ecofisiológicas que confieren a las especies arbóreas mayor tolerancia frente a la sequía.

**PALABRAS CLAVE:** *Quercus*  
Resistencia hidráulica  
Área foliar

### INTRODUCCIÓN

El flujo de agua en las plantas puede entenderse, basándonos en analogías con la ley eléctrica de Ohm (Gradmann, 1928; Huber, 1928; van den Honert, 1948), como la

---

\* Autor para correspondencia  
Recibido: 24-7-00  
Aceptado para su publicación: 1-2-01

circulación de un fluido a través de una secuencia de compartimentos que atraviesan la planta desde el suelo hasta la atmósfera (Slavík, 1974). La aproximación actual al estudio de la arquitectura hidráulica basa su propuesta funcional en este modo de analizar el flujo de agua a través de la planta y propone procedimientos que permiten estimar las resistencias al flujo que el paso de uno a otro compartimento conlleva (Tyree, 1999; Tyree, Ewers 1991). Elevadas resistencias al flujo provocan fuertes disminuciones de potencial hídrico, promoviendo así el desarrollo de situaciones propias de estrés hídrico (Nilsen, Orcutt, 1996). De hecho, diferencias en la arquitectura hidráulica han servido para explicar la autoecología de diferentes especies del género *Quercus* en relación a su respuesta a la sequía (Tyree *et al.*, 1993; Nardini, Tyree, 1999). No obstante, debe tenerse en cuenta que, además de las características del sistema hidráulico, existe un amplio conjunto de adaptaciones morfológicas (profundidad de raíces, espesor foliar, tamaño de la apertura estomática, tamaño y disposición de los vasos conductores, etc.) y ecofisiológicas (tasa de fotosíntesis, capacidad de ajuste osmótico, etc.) que pueden conferir mayor tolerancia a las especies arbóreas frente a la sequía (Abrams, 1990).

La estimación de estas resistencias no es tarea fácil, especialmente cuando se pretende realizar el análisis de estructuras complejas. Así, el estudio de brotes completos, donde se asume la influencia de distintas resistencias al paso de agua (xilema del tallo, xilema de la hoja, mesófilo) ha sido abordado recientemente a partir de la propuesta metodológica de Tyree *et al.* (1993). Estos autores inyectan agua a presión (0,2 MPa) a través del extremo cortado de ramas completas de distintas especies del género *Quercus*. Tras la inundación de las lagunas del mesófilo, el agua comienza a fluir por los estomas que permanecen abiertos, estableciéndose así un flujo casi estático siempre y cuando se mantenga estable la presión de inyección. En el caso de los brotes, la resistencia total,  $R_b$ , [ $\text{MPa} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{Kg}^{-1}$ ] se obtiene aplicando la siguiente fórmula:

$$R_b = P \cdot A / F \quad [1]$$

donde:  $P$  es la presión aplicada (MPa) y  $F$  el flujo registrado ( $\text{Kg} \cdot \text{s}^{-1}$ ). La incorporación de  $A$ , área foliar total de los brotes ( $\text{m}^2$ ), permite una estandarización de la medida cuando son comparadas ramas de dimensiones distintas, ya que el tamaño del brote influye sobre los valores de la razón  $P/F$  (Yang, Tyree, 1993).

Las resistencias de los distintos componentes del brote (hojas, brotes de 1 año de edad, brotes de 2 años, etc.) se obtienen para cada componente por separado al considerarse su disposición en serie. Así, la resistencia de las hojas ( $R_f$ ) sería igual a la resistencia del brote ( $R_b$ ) menos la resistencia del brote sin hojas ( $R_b-f$ ):

$$R_f = R_b - R_b-f \quad [2]$$

En el procedimiento que Tyree *et al.* (1993) desarrollan, el flujo es estimado mediante la incorporación de un capilar de alta resistencia hidráulica a la entrada del circuito que perfunde a la planta. El flujo a través de este capilar provoca una caída de presión entre sus extremos directamente proporcional al flujo. En el diseño original, esta caída de presión se registra mediante la diferencia de altura de agua en dos columnas manométricas situadas a ambos extremos del capilar. Posteriormente, las columnas manométricas se sustituyen por sensores electrónicos de presión de muy alta resolución (Tyree *et al.*, 1994; Nardini, Tyree, 1999).

El elevado costo de los elementos que componen el dispositivo –y muy en especial de los sensores de presión–, la necesidad de una calibración previa que relacione flujo y diferencia de presión entre los extremos del capilar y la capacidad de resolución de flujos extraordinariamente pequeños constituye una limitación a su empleo. Dados estos inconvenientes, nos planteamos desarrollar un nuevo dispositivo de medida de resistencia hidráulica para brotes completos de plantas leñosas, alternativo al anteriormente citado. En este trabajo se describe el funcionamiento de este aparato. La validez del dispositivo se contrastó midiendo la resistencia hidráulica de los diferentes componentes de brotes completos (tallo y hojas) en plántulas de especies del género *Quercus*. Estas especies se eligieron para cubrir un amplio espectro dentro del género en cuanto a sus requerimientos ecológicos, específicamente los hídricos.

## METODOLOGÍA

### Condiciones experimentales

Las plántulas de las distintas especies se cultivaron durante los años 1998 y 1999 en un umbráculo situado en los campos experimentales del Servicio de Investigación Agroalimentaria del Gobierno de Aragón (Zaragoza). El umbráculo está cubierto por una manta de sombreo que permite el paso del 40 % de la radiación solar incidente. Las temperaturas medias mensuales máximas y mínimas durante el período de crecimiento (marzo-julio) en la zona de estudio fueron 24,9 °C y 10,4 °C, respectivamente (estación meteorológica de Aula Dei, latitud 41° 43' 30" N, longitud 00° 48' 39" W, altitud 225 m; datos del período 1986-1999). Las temperaturas medias para el período de crecimiento de los años 1998 y 1999 no difirieron significativamente ( $p < 0,001$ , test *U* de Mann-Whitney) del promedio para todos los años disponibles de datos (1986-1997). Las condiciones climáticas dentro del umbráculo se controlaron con un termohigrógrafo (*JRI Minidisque* 165-00, Jules Richard Instrument, Argenteuil, Francia). En general, las temperaturas máximas diarias durante el período de crecimiento dentro del umbráculo fueron 1-3 °C inferiores a las registradas en el exterior. El régimen lumínico fue bastante regular a lo largo del período de crecimiento, ya que sólo el 5 % de los días durante el verano estuvieron nublados para el período completo de datos (1986-1999, datos de la E.E. Aula Dei, C.S.K., Zaragoza). Respecto a las condiciones hídricas, todas las plantas fueron regadas dos veces al día (mañana y tarde) mediante un sistema automático de microaspersores. De este modo, el sustrato se mantuvo perfectamente hidratado.

Las semillas de las especies estudiadas con presencia natural en la Península Ibérica (*Q. petraea*, *Q. pyrenaica*, *Q. robur*) fueron suministradas por el Centro de Mejora Genética Forestal «El Serranillo» (Guadalajara, España). Las semillas del resto de especies fueron suministradas por *Sandeman Seeds Co.* certificando su procedencia (*Q. cerris*, *Q. frainetto*, *Q. rubra*, *Q. velutina*).

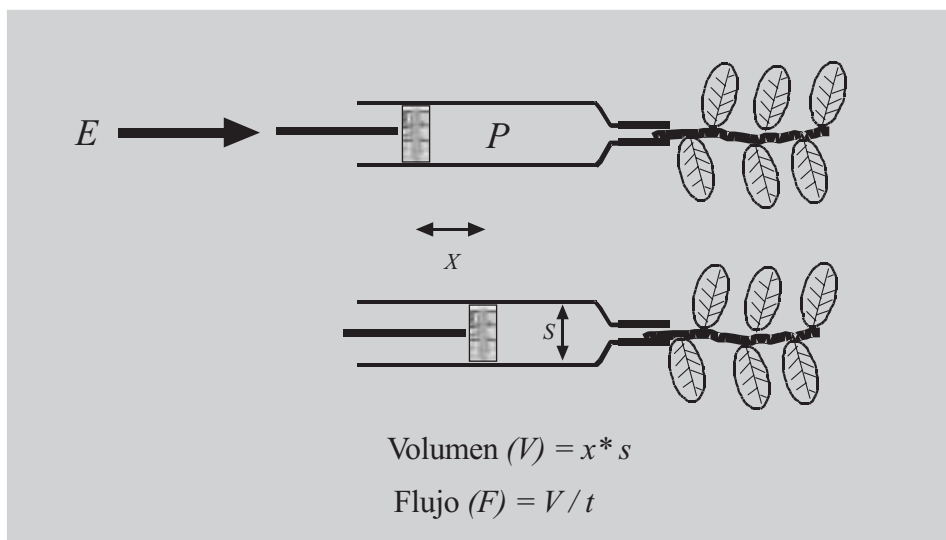
Las semillas fueron previamente estratificadas desde el momento de su recepción. Se sembraron en arena de cuarzo lavada contenida en recipientes tronco-cónicos de plástico de 1 litro de capacidad. La aportación de los nutrientes necesarios se efectuó mediante la aplicación, previa a la siembra, de 2,5 g de complejo mineral (*Osmocote Plus Sierra Chemical Co.*, Milpitas, California) de liberación lenta (5-6 meses a 21 °C) por litro de sub-

strato o recipiente tal y como describen Naidu y De Lucia (1997). Al final del segundo ciclo de crecimiento (junio-julio), varias plántulas por especie (5-6) se seleccionaron para tomar las medidas hidráulicas y morfológicas (diámetro basal y longitud de tallos, perímetro y área de hojas).

Dada la evidente variabilidad morfológica de las hojas de plántulas de *Q. cerris*, dividimos previamente esta muestra en dos submuestras claramente diferenciadas según tuvieran las hojas más (*Q. cerris* lobuladas) o menos lobuladas (*Q. cerris* enteras). Es esperable que ambos subgrupos presenten resistencias hidráulicas foliares significativamente diferentes.

### Diseño y fundamento del medidor de flujo de alta presión

Tanto nuestro dispositivo como otros diseñados por Tyree *et al.* (1995) se basan en perfundir agua a presión a través de la planta y, simultáneamente, medir el flujo del líquido (volumen de agua introducida en la planta por unidad de tiempo). Sin embargo, nuestro sistema difiere del diseñado por Tyree *et al.* (1995) en el modo en que registra el flujo. El dispositivo se basa en el funcionamiento de una jeringuilla en la que conocemos tanto su sección interior ( $s$ ) como el desplazamiento ( $x$ ) producido al ejercer una fuerza o empuje ( $E$ ) uniforme (Fig. 1). La presión ( $P$ ) a la que introduce agua en la planta será igual a la relación entre el empuje ( $E$ ) y la sección ( $s$ ) interior del cilindro ( $P = E / s$ ). Por otro lado, el volumen de agua introducido en la planta ( $V$ ) se obtiene multiplicando sección ( $s$ ) por desplazamiento ( $x$ ) del émbolo ( $V = s * x$ ). Conociendo el volumen desplazado ( $V$ ) y el tiempo ( $t$ ) requerido para introducir dicho volumen en la planta, se calcula el flujo ( $F$ ) que equivale al volumen desplazado por unidad de tiempo ( $F = V / t$ ).



**Fig. 1.**—Esquema del funcionamiento del medidor de flujo de alta presión basado en la analogía con una jeringuilla. Se conocen tanto la sección ( $s$ ) como el desplazamiento ( $x$ ) producido al ejercer un empuje ( $E$ ) de fuerza conocida. El volumen desplazado ( $V = s * x$ ) por unidad de tiempo ( $t$ ) es igual al flujo ( $F = V / t$ )

Para poder construir un dispositivo fiable basado en esta idea, deben solventarse una serie de inconvenientes técnicos: (1) aplicar una fuerza uniforme y constante; (2) medir el desplazamiento del émbolo con la suficiente precisión; (3) conocer la sección interior del cilindro; (4) saber a qué presión es introducida el agua en la planta; y (5) sujetar con seguridad el brote o rama al dispositivo de medida. La solución de estos problemas prácticos se consiguió mediante las siguientes medidas: (1) la fuerza uniforme fue aplicada mediante un pistón neumático al que se le suministra una presión constante controlada mediante un manorreductor (botella de gas nitrógeno); (2) el desplazamiento del émbolo se midió usando un medidor de desplazamiento digital (Mitutoyo, modelo *Digimatic SD-M* serie 572) solidario al émbolo que resuelve hasta 0,01 mm ; (3) una camisa de vidrio hizo la función de cilindro cuya sección interior está perfectamente rectificada; (4) un manómetro situado en la entrada de agua al brote facilitó la medida de la presión de perfusión; y (5) un prensaestopas permitió la sujeción del brote al medidor. Los componentes del medidor de flujo de alta presión se muestran en la Figura 2.

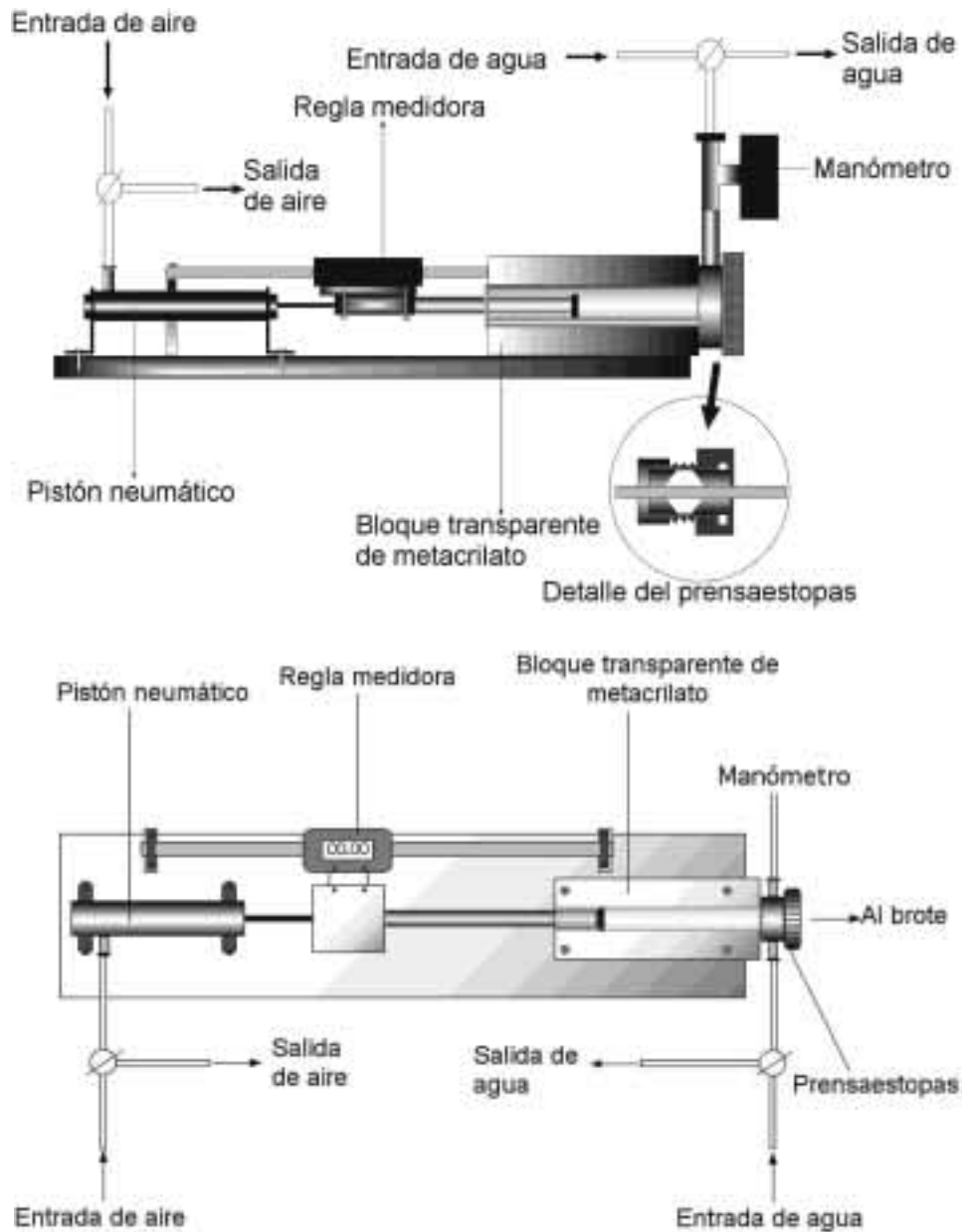
### Revisión del funcionamiento del medidor de flujo de alta presión

Antes de utilizar el dispositivo, se comprobó que el volumen registrado a través de la medida de desplazamiento del émbolo ( $V = s * x$ ) era igual al volumen de líquido en la salida del aparato (prensaestopas). Se realizó para ello un calibrado. Primero, se seleccionó un capilar rígido, largo (3 m) y con un reducido diámetro interior (5 mm). Un extremo del capilar se conectó al prensaestopas y el otro extremo se introdujo en un recipiente con un volumen de agua conocido, cubierto por una capa de parafina para evitar pérdidas por evaporación y situado en una balanza de precisión (hasta  $1 * 10^{-4}$  g). En segundo lugar, se introdujo agua a presión a través del medidor de flujo y del capilar. Finalmente, se comparó el volumen calculado a partir del desplazamiento del émbolo con el volumen de agua que llega al recipiente. El volumen del recipiente es pesado por la balanza. Como resultado de este calibrado, representamos los dos volúmenes en un gráfico cartesiano de puntos. La función resultante se ajustó de forma significativa ( $R^2 = 0,99$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 30$ ) a la ecuación  $x = y$ , lo que confirmó el correcto funcionamiento del dispositivo.

### Medida de la resistencia hidráulica

El día anterior a la medición, las plántulas cuya resistencia hidráulica iba a ser estimada se regaban hasta capacidad de campo. Al día siguiente, las plántulas seleccionadas fueron trasladadas al laboratorio donde se les quitó todo el sustrato. Todas las plántulas se sumergían en agua y se separaba la parte aérea del sistema radicular con una tijera. Mientras la planta estaba sumergida, se rasuraba y descortezaba la base del brote usando un bisturí.

El brote así procesado era conectado al dispositivo de medida mediante el prensaestopas. Después, la camisa de vidrio se llenaba de agua que será perfundida a través del brote. Esta agua debe (i) estar desgasificada, (ii) estar libre de partículas disueltas de diámetro superior a la malla de un filtro de 0,11  $\mu\text{m}$ , y (iii) ser ligeramente acidulada (0,1 % de HCl). El agua se trata de este modo para evitar que las burbujas (i), las partículas en suspensión (ii) o los microorganismos que pueden proliferar en ella (iii) puedan obstruir la vía hidráulica (Sperry, Tyree, 1988). Al llenar la camisa de vidrio de agua, suelen formar-



Figs. 2a y 2b.—Diagrama esquemático del dispositivo usado para estimar resistencia hidráulica en plantas leñosas. Se muestran los componentes principales y otros accesorios imprescindibles para el correcto funcionamiento del medidor de flujo de alta presión. 2a. Vista lateral y detalle del prensaestopas. 2b. Vista en planta

se burbujas en sus paredes que eran eliminadas mediante un purgado a través de una llave de tres vías intercalada en el sistema de llenado. Una vez el agua del interior de la camisa estaba libre de burbujas, se cerraba el sistema de llenado mediante otra llave.

Posteriormente, se suministraba presión al sistema de una forma controlada. La presión ejercida desplazaba al émbolo del pistón que, a su vez, empujaba al émbolo de la camisa de vidrio. Esto hacía que el agua contenida en la camisa de vidrio alcanzara una presión concreta (P), que era medida en la entrada de agua al brote. Dicha presión debe ser igual a 0,4 MPa, lo que garantiza que el agua perfunda a través de todo el brote (Tyree *et al.*, 1993).

El flujo inicial generado dentro de la planta es muy elevado. De forma progresiva y lenta, este flujo disminuía. La evolución del flujo (en abscisas) respecto al tiempo (en ordenadas) se representaba en un programa de ordenador desarrollado por Eliseo Rivas (Unidad de Coordinación Científica y Tecnológica, S.I.A., Zaragoza). El flujo se consideraba estable cuando la pendiente de su evolución respecto al tiempo era nula. Una vez estabilizado el flujo se tomaba este valor, que correspondía al brote completo (Fb). A continuación se cortaban las hojas (pecíolo y limbo juntos) del brote y se esperaba hasta que el flujo alcanzara de nuevo un valor estable, correspondiendo este segundo valor al del brote sin hojas (Fb-f).

Finalmente, se calculaba el área foliar del brote con un Sistema de Análisis de Imagen *Delta-T* que estimaba el área de cada hoja separada del brote (*Delta-T Devices Ltd.*, Cambridge, UK). Una vez conocidos los valores de presión (P), flujos (Fb, Fb-f) y área foliar (A), se podía calcular la resistencia hidráulica del brote completo (Rb) y del brote sin hojas (Rb-f) aplicando la fórmula [1]. La resistencia hidráulica de los diferentes componentes de un brote completo se calculaba tal y como se ha explicado en la fórmula [2].

### Tratamiento estadístico

La normalidad de los datos brutos se contrastó mediante el test de Kolmogorov-Smirnov, que es especialmente útil para muestras pequeñas (Sokal, Rohlf, 1995). Dado que los datos brutos de algunas variables no seguían distribuciones normales (p. ej. área foliar, diámetro del brote, resistencia del tallo; test de Kolmogorov-Smirnov,  $n = 53$ ,  $p < 0,05$ ), se intentó normalizarlos mediante las transformaciones típicas (logaritmos, raíz cuadrada, etcétera), pero de nuevo en casi todos los casos no se obtuvieron distribuciones próximas a la normal ( $p < 0,05$ ). Por ello y debido a la presencia de heteroscedasticidad en algunas variables, optamos por el uso del test no paramétrico de Mann-Whitney para la comparación de valores medios entre especies o bien con valores del estudio de Tyree *et al.* (1993). Tras comparar valores medios entre especies, procedimos al agrupamiento de especies según sus valores de resistencia mediante un análisis de conglomerados de *k*-medias (*k-means clustering*). Las correlaciones entre variables morfológicas (área foliar total del brote, diámetro basal y longitud del brote) e hidráulicas (resistencia del brote sin hojas y de las hojas) para el conjunto de plántulas de todas las especies se estudiaron mediante el coeficiente no paramétrico de Spearman ( $r_s$ ). Se utilizó el paquete SPSS (versión 6.1.2) para llevar a cabo todos los análisis estadísticos.

## RESULTADOS

Las resistencias hidráulicas se midieron en brotes completos de 1 año que medían 39 (*Q. pyrenaica*)-215 (*Q. rubra*) mm de longitud y cuyas áreas foliares totales ocuparon un rango de 74,2 (*Q. frainetto*)-385,0 (*Q. rubra*) cm<sup>2</sup>. Respecto al conjunto de plántulas de todas las especies, la variabilidad del área foliar total fue menor (media  $\pm$  desviación estándar = 141,10  $\pm$  70,74 cm<sup>2</sup>) que para la longitud (93,03  $\pm$  39,69 mm) o el diámetro basal del tallo (3,51  $\pm$  2,76 mm). Las resistencias hidráulicas foliares (Rf) fueron significativamente diferentes entre especies ( $p < 0,05$ ) excepto en la comparación *Q. rubra*-*Q. cerris* entera ( $p = 0,91$ ; Fig. 3) y en los pares de comparaciones del grupo de especies compuesto por *Q. velutina*, *Q. petraea*, *Q. cerris* lobulada, *Q. robur*, *Q. frainetto* y *Q. pyrenaica* ( $p = 0,91$ ; Fig. 3). Respecto a la comparación por especies con los valores de Tyree *et al.* (1993), sólo en el caso de *Q. petraea* no encontramos diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre nuestros valores y los del artículo antes citado. Un análisis de conglomerados de k-medias posterior basado en esta separación previa ( $k = 2$  grupos iniciales), dió como resultado dos subgrupos compuestos por especies con plantas con alta (*Q. rubra*-*Q. cerris* entera) y baja resistencia hidráulica foliar (resto de especies), quedando *Q. velutina* en una posición intermedia (Fig. 3).

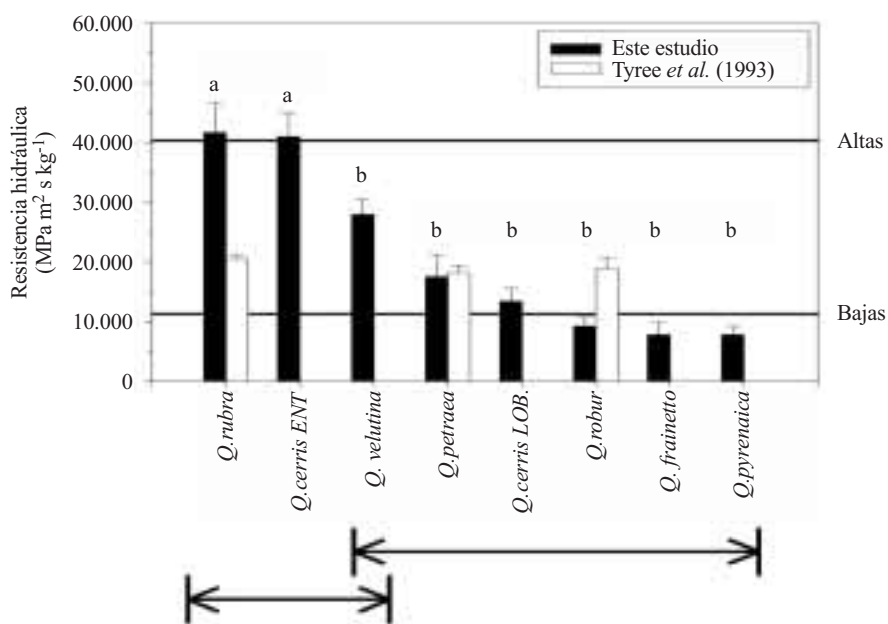


Fig. 3.—Valores medios de resistencia hidráulica para las hojas del brote completo de 1 año de distintas especies de *Quercus*. Las barras de error corresponden al error estándar. Las columnas que no difieren entre sí de forma significativa ( $p < 0,05$ ) están encabezadas por la misma letra. Las flechas horizontales indican la pertenencia a grupos generados por un agrupamiento de k-medias ( $k = 2$ ; especies de elevados valores de resistencia y hojas enteras frente a especies con bajos valores de resistencia y hojas muy lobuladas). Las líneas horizontales señalan los valores de resistencia del centroide de cada grupo. Los valores obtenidos en este estudio (columnas negras) se comparan con los de Tyree *et al.* (1993) (columnas blancas)



En cuanto a la resistencia hidráulica de los tallos o brotes completos sin hojas (Rb-f, Fig. 4), no mostraron diferencias significativas ( $p < 0,10$ ) las comparaciones entre los siguientes grupos: *Q. cerris* entera, *Q. rubra* y *Q. cerris* lobulada (especies con elevadas resistencias hidráulicas del tallo); *Q. cerris* lobulada, *Q. frainetto* y *Q. robur* (grupo intermedio); *Q. robur*, *Q. velutina*, *Q. pyrenaica* y *Q. petraea* (especies con bajas resistencias hidráulicas del tallo). El análisis posterior de agrupamiento por k-medias ( $k = 3$ ), generó grupos similares a los antes descritos aunque restringiendo el grupo de especies con alta resistencia a *Q. cerris* entera y *Q. rubra*, mientras que aparecían un grupo intermedio (*Q. rubra*, *Q. cerris* lobulada, *Q. frainetto*) y otro gran grupo de especies con bajas resistencias (*Q. cerris* lobulada, *Q. frainetto*, *Q. robur*, *Q. velutina*, *Q. pyrenaica* y *Q. petraea*; Fig. 4).

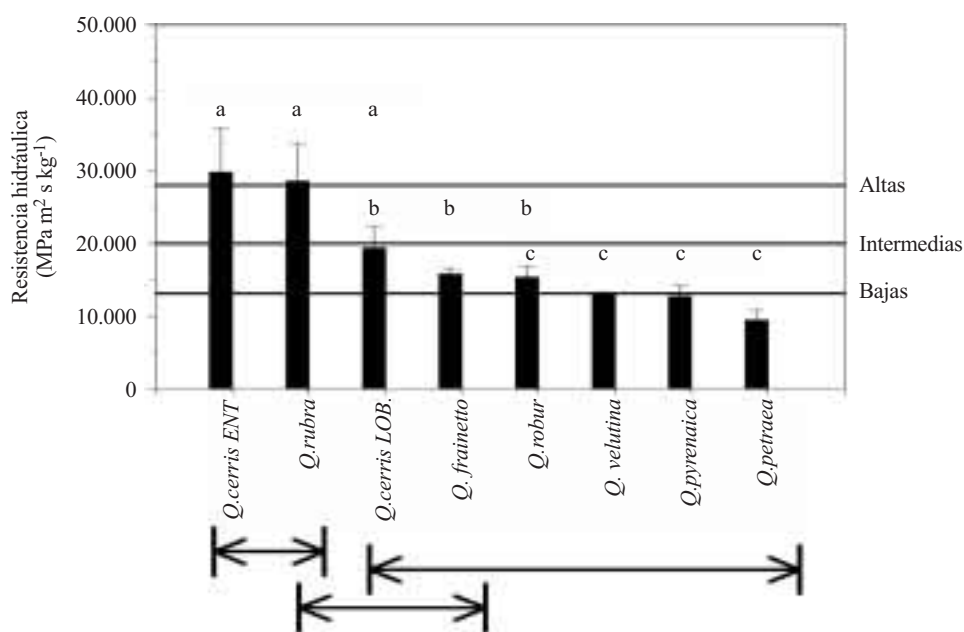


Fig. 4.—Valores medios de resistencia hidráulica para los tallos del brote completo de 1 año de distintas especies de *Quercus*. La interpretación de flechas y líneas horizontales es como en la Fig. 3

Encontramos una relación positiva y significativa entre longitud de tallo y área foliar (Tabla 1). La resistencia foliar estaba también muy relacionada de la misma forma con el área foliar total, mientras que la resistencia del tallo mostró una relación positiva y significativa con el diámetro del tallo así como con la resistencia foliar (Tabla 1).

**Tabla 1**

**Valores de correlación ( $r_s$ , coeficiente de Spearman) entre variables morfométricas (diámetro –DT– y longitud del tallo –LT– y área foliar total –A–) e hidráulicas (resistencias del tallo –Rb-f– y de las hojas –Rf–) medidas en plántulas ( $n = 53$ ) de especies no esclerófilas del género *Quercus***

	DT (mm)	LT (mm)	A (cm <sup>2</sup> )	Rf (MPa m <sup>2</sup> s kg <sup>-1</sup> )
DT (mm)				
LT (mm)	0,10			
A (cm <sup>2</sup> )	0,13	0,42 **		
Rf (MPa m <sup>2</sup> s kg <sup>-1</sup> )	0,22	0,10	0,50 ***	
Rb-f (MPa m <sup>2</sup> s kg <sup>-1</sup> )	0,38 **	-0,01	0,20	0,33 *

\*  $0,01 < p \leq 0,05$ ; \*\*  $0,001 < p \leq 0,01$ ; \*\*\*  $0,001 \leq p$ .

## DISCUSIÓN

En general, los resultados obtenidos con el nuevo medidor de flujo de alta presión son fiables y similares a los de otros estudios (Nardini, Tyree, 1999; Tyree *et al.*, 1993). Las discrepancias de valores de resistencia hidráulica foliar encontradas al comparar este estudio y el de Tyree *et al.* (1993), ya sea para hojas (*Q. rubra*, Fig. 3) o para tallos (*Q. cerris*, *Q. petraea*, Fig. 4) pueden deberse al empleo de materiales de estudio muy diferentes: plántulas en el presente trabajo frente a ramas de árboles adultos en el artículo antes citado. Incluso distintos trabajos de estos autores (Tyree *et al.*, 1993; Nardini, Tyree, 1999) muestran valores muy diferentes de resistencia hidráulica foliar para la misma especie (p. ej. de  $1,89 * 10^4$  a  $3,68 * 10^4$  MPa \* s \* m<sup>2</sup> \* kg<sup>-1</sup> para *Q. robur*). Sólo en el caso de *Q. petraea* se mantienen dentro de un rango pequeño todos los valores comparados, incluyendo los de los anteriores trabajos y el de este estudio ( $1,80 * 10^4 - 2,00 * 10^4$  MPa \* s \* m<sup>2</sup> \* kg<sup>-1</sup>; Fig. 3). En resumen, todo esto implica que los valores aquí mostrados deben interpretarse desde el punto de vista de individuos jóvenes que ocupan hábitats similares al sotobosque.

La mayor parte de la resistencia hidráulica de una planta reside en sus hojas tal y como muestra la comparación de las Figuras 3 y 4 (Tyree *et al.*, 1993). La relación entre las resistencias foliar y del tallo es próxima a 10:1. Ambas resistencias muestran una separación de especies con valores elevados, intermedios y bajos de resistencia. Las especies de baja resistencia foliar (p. ej. *Q. frainetto* y *Q. pyrenaica*) mostraron valores bajos de área total foliar y también tallos cortos (Figs. 3 y 4, Tabla 1).

La relación positiva entre diámetro basal y resistencia del tallo (Tabla 1) puede explicarse porque, suponiendo un rango constante de diámetro de los vasos para las plántulas estudiadas, un tallo más ancho implica un mayor número total de vasos y una mayor su-

perficie conductora lo que conlleva mayor resistencia, ya que ésta también depende del rozamiento del agua con las vías conductoras del xilema. La menor variabilidad de la longitud del tallo respecto al diámetro justifica que la longitud no muestre una relación significativa con la resistencia del tallo (Tabla 1).

En general, las especies con altas resistencias foliares (áreas foliares elevadas) aquí descritas predominan en zonas de clima atlántico (p. ej. *Q. velutina*), mientras que las de bajas resistencias (áreas foliares bajas) aparecen en zonas de clima submediterráneo (p. ej. *Q. pyrenaica*). Un clima como este último se caracteriza por una elevada diferencia de potencial hídrico entre el suelo y la atmósfera durante el verano, aún estando el suelo hidratado. Las especies adaptadas a este medio pueden considerarse «derrochadoras de agua» (*water spender*; Levitt, 1980). Su baja resistencia hidráulica les permite mover grandes cantidades de agua y así evitar que la hoja alcance valores críticos de potencial a pesar de las pérdidas de agua derivadas de la elevada transpiración. Por el contrario, las especies de elevadas resistencias hidráulicas no se enfrentan a un gran estrés hídrico durante el verano lo que les permite mantener una gran área foliar y elevadas tasas de crecimiento bajo climas atlánticos. Estas últimas especies priorizan la capacidad de crecimiento sobre la gestión eficaz de agua.

Dentro de las plántulas de especies templadas del género *Quercus*, la mayor plasticidad anatómica y la tasa neta de fotosíntesis más alta se han encontrado en especies heliófilas y que toleran bien la sequía (tipo *Q. pyrenaica*, baja resistencia hidráulica), pero las especies cuyas plántulas no toleraban bien la sequía estival (tipo *Q. velutina*, con alta resistencia hidráulica) mostraron características opuestas (Ashton, Berlyn, 1994). Por todo lo expuesto, la resistencia hidráulica foliar debería considerarse como un carácter adaptativo más a la hora de estudiar las plántulas de *Quercus* en el contexto de su nicho de regeneración (Grubb, 1977). La arquitectura hidráulica afecta de forma decisiva a la adaptación al estrés hídrico, lo que a su vez puede condicionar la capacidad regenerativa de estas especies.

Este estudio puede servir como base para futuras investigaciones en otros géneros de especies forestales de bosques templadas. Las relaciones entre la morfología foliar y la resistencia hidráulica deben entenderse considerando la morfología foliar como un carácter adaptativo (véanse p. ej.: Vogel, 1970; Givnish, 1979; Baker-Brosh, Peet, 1997). Por ejemplo, es destacable el hecho de que las especies de gran lobulosidad y baja área foliar total presentaron bajos valores medios de resistencia hidráulica foliar y viceversa (Fig. 3).

## CONCLUSIONES

Se ha desarrollado y utilizado un nuevo medidor de flujo de alta presión para plantas leñosas. Este dispositivo ha sido primero calibrado y después usado para medir la resistencia hidráulica de tallos y hojas de plántulas de especies no esclerófilas del género *Quercus*. Los valores obtenidos son comparables con otros datos de la literatura pero teniendo en cuenta que se midieron en plántulas. Consideramos este aparato como un nuevo sistema válido para cuantificar la resistencia hidráulica de plantas leñosas.

Hemos encontrado diferencias entre especies y grupos de especies en cuanto a la resistencia hidráulica de tallos y hojas de plántulas, especialmente en cuanto a los datos foliares. Básicamente, aparecen dos grandes grupos con resistencias hidráulicas, tanto de

hojas como de tallos, altas (p. ej. *Q. rubra*) y bajas (p. ej. *Q. pyrenaica*). Estas diferencias de resistencia hidráulica equivalen a conductancias contrastadas, especialmente respecto a las hojas y su capacidad de rehidratación. La capacidad de rehidratar la hoja de forma más o menos rápida es una característica adaptativa que influye sobre el nicho de regeneración de ambos grupos de especies de *Quercus*. Teniendo en cuenta otras adaptaciones que confieran mayor tolerancia frente a la sequía (profundidad de raíces, capacidad de ajuste osmótico, etc.), las plántulas de especies con menor resistencia hidráulica en sus hojas serán capaces de sobrevivir en medios más secos como los predominantes en la cuenca mediterránea.

### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos las sugerencias y correcciones de dos revisores anónimos. Gracias a los compañeros de la Unidad de Recursos Forestales del S.I.A. Este trabajo ha sido financiado con los proyectos FO96-026 y SC96-086.

### SUMMARY

#### **A new high-pressure flowmeter for the estimation of hydraulic resistance in whole shoots of woody plants**

A new high-pressure flowmeter has been developed and used to estimate hydraulic resistance in whole shoots of woody plants. It is based on the perfusion of pressurized water in the plant, and the simultaneous measurement of water flow (introduced volume of water per unit of time). This device was first calibrated, and then used to estimate the hydraulic resistance of stems and leaves in 1-yr seedlings of broadleaf *Quercus* species (*Q. rubra*, *Q. cerris*, *Q. velutina*, *Q. petraea*, *Q. frainetto*, *Q. pyrenaica*). The measured values are reliable and similar to those reported in the literature, but taking into account that this study dealt with seedlings. We have found significant differences between species and groups of species according to their hydraulic resistance values for stems and leaves. Those species whose seedlings showed lower leaf hydraulic resistance values can rehydrate their leaves more quickly and survive in environments with certain water stress (e.g., *Q. pyrenaica*). The high leaf hydraulic resistance of other species indicate that they can not resist these levels of water stress (e.g., *Q. rubra*). This study provided new insight to the importance of leaf hydraulic resistance as an adaptative trait to face water stress. Hydraulic resistance variability must be studied in depth as an additional mechanism within a wide array of morphological and ecophysiological adaptations that provide tree species a greater drought tolerance.

**KEY WORDS:** Broadleaf *Quercus* species  
Hydraulic resistance  
Leaf area

### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS M. D. 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol.*, 7: 227-238.
- ASHTON P. M. S., BERLYN G. P., 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythrobalanus*-Fagaceae) species in different light environments. *Am. J. Bot.*, 81, 589-597.
- BAKER-BROSH K. F., PEET R. K., 1997. The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology*, 78, 1250-1255.

- GIVNISH T. J., 1979. On the adaptative significance of leaf form. In: Topics in plant population biology. Solbrig, O. T., Jain, S., Johnson, G. B., Raven, P. H., eds.: Columbia University Press, New York, pp. 375-407
- GRADMANN H., 1928. Untersuchungen über die Wasserhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. Jahrb. Wiss. Bot., 69, 1-100.
- GRUBB P. J., 1977. The maintenance of species-rich communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev., 52, 107-145.
- HONERT van den T. H., 1948. Water transport in plants as a catenary process. Disc. Faraday Soc., 3, 146-153.
- HUBER B., 1928. Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen. Jahrb. Wiss. Bot., 67, 877-959.
- LEVITT J., 1980. Responses of Plants to Environmental stresses. Water, Radiation, Salt, and other Stresses. Vol. II. 2nd Ed. Academic Press, New York, 607 pp.
- NAIDU S. L., DELUCIA E. H., 1997. Growth, allocation and water relations of shade-grown *Quercus rubra* L. saplings exposed to a late-season canopy gap. Ann. Bot., 80, 335-344.
- NARDINI A., TYREE M. T., 1999. Root and shoot hydraulic conductance of seven *Quercus* species. Ann. Sci. For., 56, 371-377.
- NILSEN E. T., ORCUTT D. M., 1996. Physiology of Plants under Stress. John Wiley & Sons. Inc. New York.
- SLAVÍK B., 1974. Methods of Studying Plant Water Relations. Czechoslovak Academy of Sciences-Chapman & Hall, Praga, 449 pp.
- SOKAL R. R., ROHLF F. J., 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Co, 3rd Ed, New York, 887 pp.
- SPERRY W. K., TYREE M. T., 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. Plant Phys., 88, 581-587.
- SPSS versión 6.1.2. SPSS Inc., 1989-1995.
- TYREE M. T., 1999. Water relations and hydraulic architecture. In: Handbook of Functional Plant Ecology. Pugnaire F. I., Valladares F., Eds. Marcel Dekker, New York, pp. 221-268.
- TYREE M. T., EWERS F. W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody species. New Phytol., 119, 345-360.
- TYREE M. T., PATIÑO S., BENNINK J., ALEXANDER J., 1995. Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. J. Exp. Bot., 46, 83-94.
- TYREE M. T., SINCLAIR B., LU P., GRANIER A., 1993. Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. Ann. Sci. For., 50, 417-423.
- TYREE M. T., YANG S., CRUIZIAT P., SINCLAIR B., 1994. Novel methods of measuring hydraulic conductivity of tree root systems and interpretation using AMAIZED. Plant Physiol., 104, 189-199.
- VOGEL S., 1970. Convective cooling at low airspeeds and the shapes of broad leaves. J. Exp. Bot., 21, 91-101.
- YANG S., TYREE M. T., 1993. Hydraulic resistance in the shoots of *Acer saccharum* and its influence on leaf water potential and transpiration. Tree Phys., 12, 231-242.