



E. Gil-Pelegrín<sup>1\*</sup>, J.J. Peguero-Pina<sup>1,2</sup>, D. Sancho-Knapik<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Unidad de Recursos Forestales, Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria, Gobierno de Aragón, 50059, Zaragoza, España

<sup>2</sup>Departament de Biologia, Universitat de les Illes Balears, Carretera de Valldemossa, 07071, Palma de Mallorca, España

\*Correo electrónico: eustaquio.gil@gmail.com

## 14 La arquitectura hidráulica como un factor clave para la supervivencia del arbolado ante el incremento de la aridez

### Resultados clave

- La homeostasis funcional, con un equilibrio entre pérdidas y ganancias de agua, es clave para la supervivencia del arbolado, mientras que la falta de equilibrio puede provocar su muerte masiva.
- Un xilema muy resistente a la embolia o un sistema conductor muy eficiente pueden garantizar este equilibrio.
- El estado de la masa, densidades excesivas en coníferas o edades muy superiores a las propias del turno en montes bajos, afectan negativamente a este equilibrio.
- La capacidad de rebrote de las fagáceas garantiza la respuesta tras el trauma, aunque no su crecimiento sostenido.

### Contexto

La comprensión de los mecanismos que regulan la respuesta del arbolado a la sequía puede ser clave de cara a diseñar estrategias de adaptación de las masas forestales al cambio climático. Según el modelo del continuo *suelo-planta-atmósfera* (SPAC), el movimiento del agua a través del vegetal se establece en respuesta a un gradiente de potencial hídrico<sup>1</sup> entre los extremos, venciendo a su paso diferentes resistencias, según analogía con la ley de Ohm de los sistemas eléctricos (Gil-Pelegrín et al. 2005). Estas resistencias empiezan en el contacto entre la raíz y el suelo, continúan en el propio sistema radical hasta que el agua alcanza el sistema conductor (xilema de la raíz) que la transporta axialmente hasta alcanzar las hojas. La circulación por el conjunto de elementos conductores, con

diámetros que pueden llegar a ser inferiores a las 20 mm, conlleva una pérdida por fricción en el movimiento del agua que explica bien la física de capilares (Ley de Hagen-Poiseuille). Tras su recorrido por el xilema de tallo y hoja, el agua alcanza las células del mesófilo. Como resultado de esta resistencia al flujo, se produce una inevitable caída del potencial hídrico a lo largo del continuo, desde el suelo a la hoja, y cada vez que el agua establece un intercambio de gases con la atmósfera que la rodea se produce una pérdida por transpiración. La ganancia estomática de CO<sub>2</sub> (fotosíntesis) conlleva la pérdida de vapor de agua (transpiración). Regular estas pérdidas en atmósferas muy secas, mediante el ajuste de la apertura de estomas, debe garantizar que el estado hídrico del vegetal no sobrepase límites que comprometan su supervivencia (McDowell et al. 2008). En un estado estacionario, las pérdidas de agua en el conjunto de las hojas se compensan con las llegadas a través del sistema conductor según la siguiente expresión modificada a partir de Oren et al. (1999):

$$D g_l A_l = k (\Psi_s - \Psi_l)$$

El término  $g_l$  es una aproximación a la conductancia total de la hoja al flujo de agua a través de la capa límite ( $g_b$ ) y estomas ( $g_s$ ). Ésta es la más dinámica del continuo, ya que sus valores pueden oscilar en dos órdenes de magnitud a lo largo de un mismo día.  $D$  expresa la demanda de agua por parte de la atmósfera que rodea a la planta (déficit de presión de vapor), siendo  $A_l$  el área foliar soportada. Cualquier incremento en uno de estos factores promoverá un aumento de las pérdidas de agua, que deberá compensarse mediante

<sup>1</sup> Potencial hídrico: parámetro físico-químico que define el estado termodinámico del agua en un sistema. El agua se mueve desde el suelo húmedo –alto potencial hídrico– hasta la atmósfera seca –bajo potencial hídrico– venciendo toda una serie de resistencias: el propio suelo, sistema de conducción de agua a lo largo de la planta e interfase hoja-atmósfera.

un sistema vascular de conductancia  $k$ , y dando lugar a que se establezca un gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la hoja ( $\Psi_s - \Psi_l$ ).

Las atmósferas muy secas habituales de los veranos mediterráneos, y desarrollos de una gran superficie foliar o mantenimiento de estomas abiertos aún bajo estas condiciones, provocarán una pérdida muy alta de agua y, como consecuencia, el establecimiento de un gradiente de potencial hídrico elevado entre los extremos. Puede asumirse que vivir en condiciones de aridez atmosférica severa es clave en la vegetación mediterránea (Sisó et al. 2001). ¿De qué manera puede modificarse este balance entre las pérdidas y ganancias de agua por parte de la planta? Una regulación a la baja del intercambio de gases (descenso en  $g_s$ ) reducirá inmediatamente el gradiente de potencial. No obstante, esta solución, si bien común en plantas de comportamiento isohídrico<sup>2</sup> cuando sobreviven a periodos secos, puede afectar al balance de carbono e inducir un déficit final de carbohidratos con consecuencias fatales para el árbol. En efecto, la muerte “por inanición” (del inglés *starvation*) o el descenso en la capacidad para desarrollar defensas químicas contra plagas puede estar detrás de muchos episodios de muerte masiva del arbolado forestal (McDowell et al. 2008). De hecho, la especies anisohídricas, y menos conservadoras en lo relativo a la gestión del recurso hídrico, reaccionan ante la pérdida de agua manteniendo el intercambio de gases y asumiendo los riesgos de un excesivo desecamiento (McDowell et al. 2008).

El papel de la capacidad hidráulica ( $k$ ) en este proceso parece claro. El aumento en la eficacia conductora permitirá mantener el flujo con un menor gradiente de potencial. En este sentido, la conductividad hidráulica puede incrementarse mediante i/ la formación de más tejido conductor o ii/ un tejido conductor más eficiente. En el primer caso, esta respuesta conlleva una mayor inversión en tejidos conductores de agua con consecuencias negativas sobre el crecimiento primario del vegetal y de otros órganos. El segundo caso requiere de una mejora adaptativa en la anatomía del xilema y de la formación de un tejido con mayor densidad de conductos o con conductos de mayor diámetro (Gil-Pelegrín et al. 2005). Esta capacidad intrínseca del xilema para transportar agua por unidad de superficie conductora se denomina *conductancia específica*, variando notablemente entre diferentes grupos de leñosas. La reducción del área foliar (en la expresión  $k/A_f$ ) inducirá una mejora en el balance hídrico. Este ajuste es básico en el ámbito de las especies forestales, siendo la *conductancia específica foliar* (estandarizada por  $A_f$ ) la variable que la determina. No obstante, una mejora en eficiencia tan sólo mediante una reducción en  $A_f$  incidirá negativamente en la proporción entre tejidos fotosintéticos y no fotosintéticos y, así, en la capacidad de crecimiento del árbol.

La posibilidad de tolerar un bajo potencial en hoja es otra de las soluciones para mantener un elevado flujo. Esto implica el desarrollo de dos grandes tipos de respuestas fisiológicas: i/ tolerancia citoplasmática a la deshidratación y/o ii/ tolerancia del xilema para soportar altas tensiones sin pérdida de funcionalidad (Vilagrosa et al. 2012). El descubrimiento del proceso de embolia por cavitación del xilema ha sido uno de los

grandes avances del estudio del funcionamiento de las leñosas desde finales del siglo pasado (Tyree & Sperry 1989). Actualmente se sabe que el xilema es vulnerable al proceso de embolia cuando un exceso de tensión promueve la entrada de aire desde un conducto ocupado por aire a otro adyacente aún ocupado por agua. Existen diferencias muy altas entre especies a la hora de tolerar tensiones entre ambos compartimentos. Maherali et al. (2004) aportan evidencias de que las leñosas de clima mediterráneo parecen mostrar, en relación a las de otros hábitats, una mayor resistencia a la embolia por estrés hídrico. Algunos estudios (p. ej. Vilagrosa et al. 2003) reflejan resistencias realmente extremas en leñosas de ambientes semiáridos de la península ibérica. Algunos episodios masivos de decaimiento forestal asociados a episodios climáticos de extrema aridez han podido ser explicados a través de embolia generalizada en los árboles (Peguero-Pina et al. 2011a, Nardini et al. 2013).

Esta resistencia del xilema a la embolia parece ser muy específica, con una baja variación en respuesta a factores ambientales (Corcuera et al. 2011). Por lo tanto, tan sólo la sustitución de especies más vulnerables por otras más tolerantes podría permitir una respuesta a un clima progresivamente más árido. Sin embargo, y como trataremos de explicar a lo largo de este capítulo, modificaciones en la conductividad hidráulica en relación con la superficie de hoja soportada puede ser objeto de cambio a través de la intervención en la estructura de la masa forestal, bien mejorando la capacidad para producir más xilema en el arbolado aumentando la eficiencia hidráulica del mismo, o promoviendo mejores ajustes en el desarrollo de la copa del árbol.

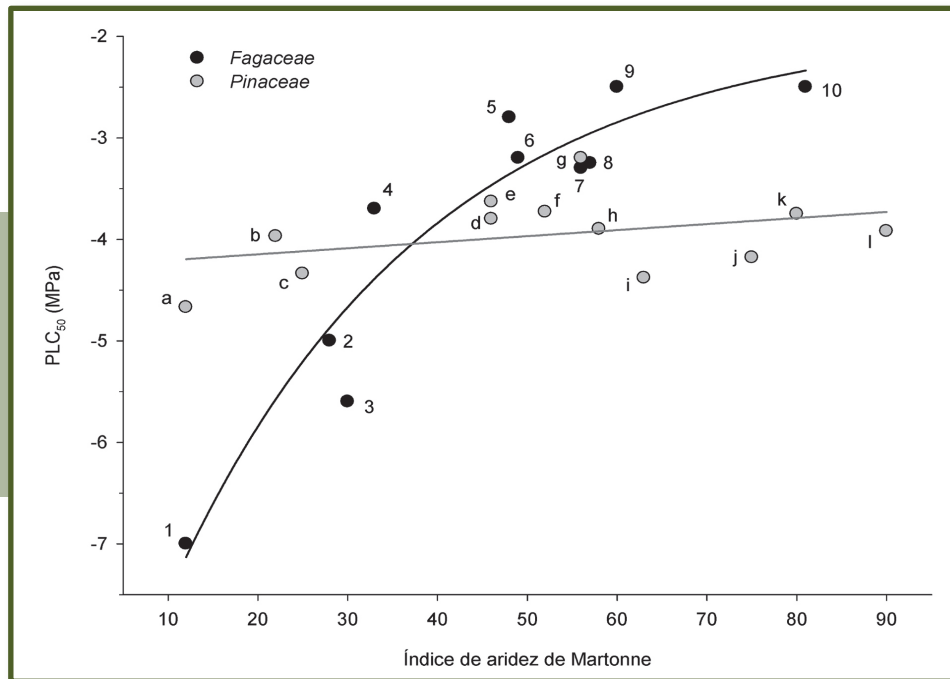
## ■ Resultados y discusión

### *La resistencia a la embolia frente a ‘k’ en la supervivencia del arbolado*

El índice de aridez de Martonne (MAI;  $P / (T + 10)$ ;  $P$ = precipitación total anual en mm;  $T$ = temperatura media anual en °C), puede ser considerado como un estimador de la aridez de un territorio. Según esto, las pináceas (*Pinus* y *Abies*) y fagáceas (*Fagus* y *Quercus*) que habitan en la Península Ibérica experimentan grados de aridez muy diversos, desde valores de MAI inferiores a 15 (climas áridos) hasta superiores a 60 (climas per-húmedos) (Figuras 1 y 2). Por otro lado, considerando el valor del potencial hídrico ( $\Psi$ ) al cuál un vegetal pierde el 50% de la conductividad hidráulica ( $PLC_{50}$ ) como un buen estimador de su tolerancia a la sequía (siendo mayor cuanto más bajo es el valor de  $PLC_{50}$ ; Urli et al. 2013), encontramos dos patrones de comportamiento muy diferentes entre fagáceas y pináceas peninsulares. Así, las fagáceas se caracterizan por su alto grado de variación en  $PLC_{50}$  respecto a su tolerancia a la sequía, estableciéndose una relación muy fuerte y altamente significativa entre el MAI y el  $PLC_{50}$  ( $R^2 = 0,90$ ,  $P < 0,05$ ) (Figura 1). Por el contrario, las pináceas no siguen este comportamiento, ya que no existe una relación aparente entre MAI y la vulnerabilidad a la cavitación inducida por estrés hídrico ( $R^2 = 0,13$ ,  $P = 0,25$ ), debido principalmente a la baja variabilidad del  $PLC_{50}$  en pináceas (Figura 1). Así, Martínez-Vilalta et al. (2009) y Corcuera et al. (2011) demuestran una muy baja respuesta en el  $PLC_{50}$

<sup>2</sup> Se entiende como comportamiento isohídrico aquel en el que la planta manifiesta una fuerte tendencia a la regulación de las pérdidas de agua, evitando descensos importantes en su estado hídrico.

■ **Figura 1**



▲ **Figura 1.** (Relación entre el índice de aridez de Martonne y el potencial hídrico al cuál se pierde el 50% de la conductividad hidráulica ( $PLC_{50}$ , MPa) para diversas especies de *Fagaceae* (símbolos negros) y *Pinaceae* (símbolos grises): *Quercus coccifera* (1), *Q. suber* (2), *Q. ilex* subsp. *ballota* (3), *Q. faginea* (4), *Q. pyrenaica* (5), *Fagus sylvatica* – Anguiano, La Rioja (6), *Q. humilis* (7), *Q. petraea* (8), *Q. robur* (9), *F. sylvatica* – Burguete, Navarra (10), *Pinus halepensis* (a), *Abies pinsapo* – Orcajo, Zaragoza (b), *P. pinea* (c), *P. nigra* (d), *A. pinsapo* – Grazalema, Cádiz (e), *P. pinaster* (f), *P. sylvestris* (g), *A. alba* – Oroel, Huesca (h), *P. radiata* (i), *P. uncinata* (j), *A. alba* – Ezpela, Huesca (k), *A. alba* – Gamueta, Huesca (l).

Fuente: elaboración propia a partir de datos bibliográficos.

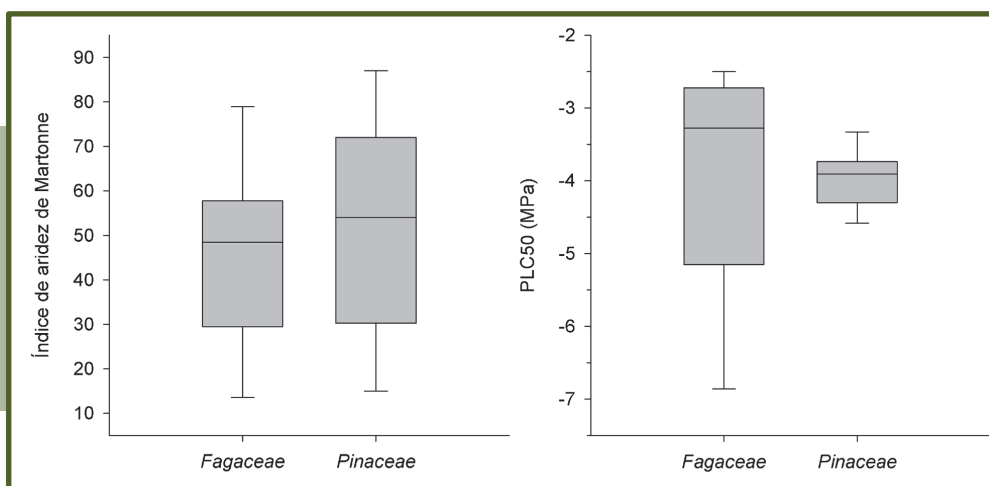
en *Pinus sylvestris* y una ligerísima respuesta en *P. pinaster* respectivamente a lo largo de fuertes gradientes de disponibilidad hídrica.

La baja variabilidad de  $PLC_{50}$  en pináceas hace que el mantenimiento de un bajo ( $\Psi_s - \Psi_l$ ) sea clave para su supervivencia (respuesta isohídrica), lo que exige un ajuste muy preciso del intercambio de gases frente a las especies de *Quercus* o *Juniperus* con las que convive. Éstas desarrollan una respuesta anisohídrica, manteniendo el intercambio de gases a  $\Psi_l$  más bajos (McDowell et al. 2008). Esta falta de respuesta del xilema en términos de resistencia a la sequía debe ser compensada con una mejor ratio entre el área foliar y el

área conductora (Martinez-Vilalta et al. 2009).

Otro ejemplo de la importancia de una alta capacidad conductora sin cambios en la tolerancia del xilema para la ocupación de ambientes secos en coníferas lo aportan las dos especies de abeto peninsulares. Peguero-Pina et al. (2011b) realizaron un estudio comparado, en términos de capacidad conductora y resistencia del xilema a la sequía en *Abies alba*, que ocupa los pisos montano-húmedo y subalpino del Pirineo y *Abies pinsapo*, que habita en el sistema Bético bajo un clima mediterráneo hiperhúmedo pero con fuerte sequía estival. Una población naturalizada de pinsapo prospera incluso bajo un clima mediterráneo continental más seco

■ **Figura 2**



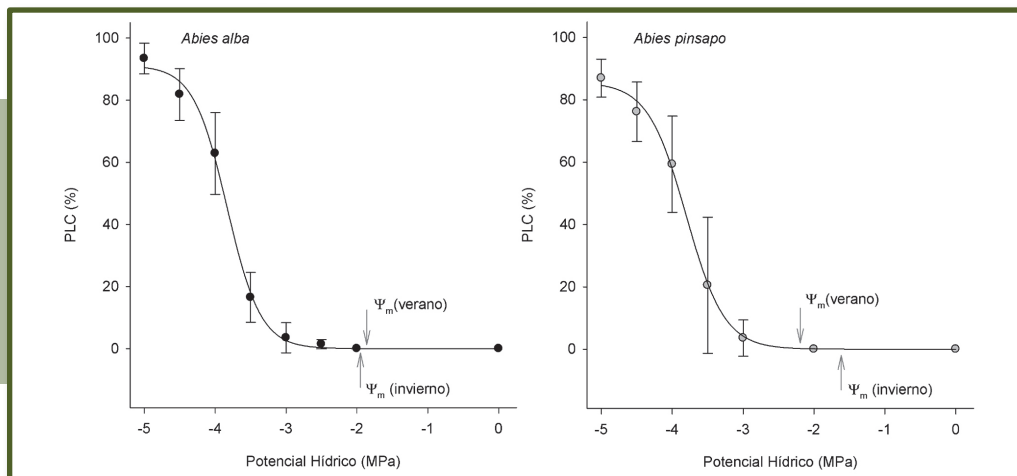
▲ **Figura 2.** Valores medios del índice de aridez de Martonne (izquierda) y del potencial hídrico al cuál se pierde el 50% de la conductividad hidráulica ( $PLC_{50}$ , MPa) (derecha) para diversas especies de *Fagaceae* y *Pinaceae*.

Fuente: elaboración propia a partir de datos bibliográficos.

que las dos situaciones anteriores en el Sistema Ibérico (Orcajo, Zaragoza), dónde los ejemplares muestran un excelente estado de vigor y una alta capacidad para la regeneración. A pesar de las fuertes diferencias climáticas entre especies y sus poblaciones, *A. alba* y *A. pinsapo* no presentan diferencias significativas en cuanto a la vulnerabilidad a la cavitación inducida por sequía (Figura 3). Por otro lado, los valores mínimos estacionales de potencial hídrico registrados en los sitios de estudio están muy lejos del PLC<sub>50</sub>, lo que indica que el riesgo de embolia nativa puede ser considerado despreciable para ambas especies (Figura 3). La razón para esto reside en la diferente capacidad del sistema conductor entre estas especies, ya que los tallos tienen una mayor capacidad conductora ( $K_h$ ,  $\text{kg m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) en *A. pinsapo* que en *A. alba* (Figura 4). Tal diferencia a favor de *A. pinsapo* se mantiene cuando la capacidad conductora del tallo se estandariza por el área foliar sustentada o conductividad foliar específica (LSC,  $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ). El xilema de *A. pinsapo* también muestra una mejor capacidad específica para el transporte del agua, ya que por unidad de área conductora el flujo es superior para un determinado gradiente de potencial ( $K_s$ ,  $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) (Figura 4), lo que puede explicarse por un mayor tamaño de las traqueidas en *A. pinsapo*. Mediante esta alta capacidad para mantener el flujo de agua a la copa, el pinsapo soporta valores de  $D$  muy altos sin necesidad de regular  $g_s$  para evitar altos valores de  $(\Psi_s - \Psi_f)$ . De esa manera, una estrategia isohídrica puede ser soportada en ambientes secos sin menoscabo de la capacidad fotosintética.

El paradigma de *A. pinsapo* en su respuesta a atmósfera secas, comparado con el de *A. alba*, puede servir como motivo de reflexión sobre qué situaciones o qué actuaciones promueven una mejora de la ratio  $k/A_f$ . Alquézar et al. (2009) demostraron que los ejemplares de *P. halepensis* en rodales con muy alta densidad presentaban una relación entre la superficie foliar y la albura funcional ( $A^1/A^s$ ) más alta y potenciales hídricos al mediodía más negativos que los ejemplares de la misma ladera bajo condiciones de menor densidad (mayor  $\Psi_s - \Psi_f$ ). De hecho, pudo demostrarse que los potenciales en la copa de los ejemplares en rodales más densos estaban sobrepasaban el umbral para la pérdida del 50% de la conductividad en la especie. De esta manera, se establece

■ **Figura 3**



▲ **Figura 3.** Vulnerabilidad del xilema de *Abies alba* en Gamueta (Huesca) y *Abies pinsapo* en Orcajo (Zaragoza) a la cavitación, expresada como la relación entre el potencial hídrico del xilema (MPa) y la pérdida de conductividad hidráulica (%). Las barras de error representan el error estándar de los valores medios.  $\Psi_m$  (verano) y  $\Psi_m$  (invierno) son, respectivamente, el potencial hídrico mínimo estacional durante verano e invierno para cada población.

Fuente: elaboración propia.

un nexo mecánico entre la gestión y la respuesta funcional en coníferas que puede servir de ejemplo para una silvicultura de prevención.

### El “reviejado hidráulico” en los montes bajos de especies del género *Quercus*

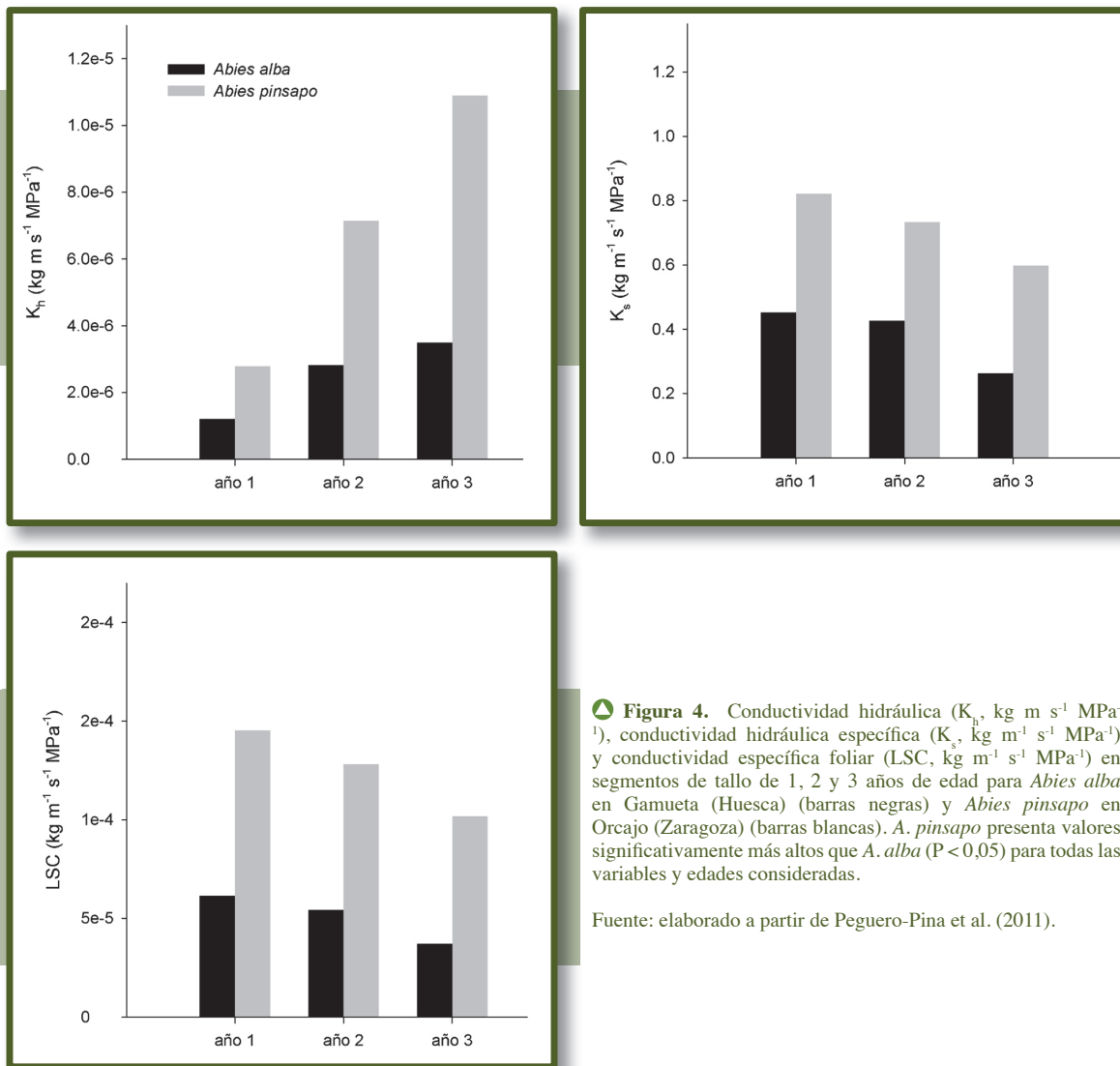
Diferentes estudios relativos al decaimiento masivo de montes bajos de *Quercus ilex* (Corcuera et al. 2004a), *Q. faginea* (Corcuera et al. 2004b) y *Q. pyrenaica* (Corcuera et al. 2006) pusieron de manifiesto el papel de la edad del rebrote sobre su arquitectura hidráulica. En todos los casos, se constató una pérdida de capacidad para la conducción de agua a la copa, lo que pudo provocar un desequilibrio entre transpiración y transporte. Tal proceso parece establecerse de forma brusca una vez alcanzada una edad coincidente con el turno de corta para la especie y zona (Corcuera et al. 2006). El diferente mecanismo para producir superficie conductora de la encina (xilema en poro difuso), y del quejigo y melojo (xilema ciclospóreo o poro en anillo), permite a su vez modelizar el efecto del descenso en el crecimiento radial sobre la producción de nuevos vasos y, por lo tanto, sobre  $k$ . En el caso del xilema en poro difuso, sin diferencias en el tamaño de los vasos a lo ancho del anillo, el número de conductos de cada crecimiento anual será proporcional al área total del nuevo anillo. En el xilema ciclospóreo, los grandes vasos formados durante la primavera son la principal vía para la conducción de agua en cada anillo anual, siendo virtual la aportación de la densa madera de verano con vasos de pequeño diámetro (Corcuera et al. 2004b). Estos vasos se disponen en forma de una o, más raramente, varias capas concéntricas siguiendo el **perímetro del anillo** anterior y siendo, por lo tanto, proporcionales al mismo.

A partir de estas asunciones básicas podemos calcular el número de vasos para un determinado crecimiento ( $N_i$ ) y tipo de poro mediante las siguientes ecuaciones:

$$2 \quad N_i^{\text{Poro difuso}} = (A_i - A_{i-1})d = \pi(r_i^2 - r_{i-1}^2)d$$

$$3 \quad N_i^{\text{Poro anillo}} = \frac{P_{i-1}}{D} = \frac{2\pi r_{i-1}}{D}$$

■ **Figura 4**



▲ **Figura 4.** Conductividad hidráulica ( $K_h$ ,  $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ), conductividad hidráulica específica ( $K_s$ ,  $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) y conductividad específica foliar (LSC,  $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) en segmentos de tallo de 1, 2 y 3 años de edad para *Abies alba* en Gamueta (Huesca) (barras negras) y *Abies pinsapo* en Orcajo (Zaragoza) (barras blancas). *A. pinsapo* presenta valores significativamente más altos que *A. alba* ( $P < 0,05$ ) para todas las variables y edades consideradas.

Fuente: elaborado a partir de Peguero-Pina et al. (2011).

Donde  $A_i$  y  $A_{i-1}$  son el área del anillo anual y del anillo anterior respectivamente,  $d$  es la densidad media de vasos de la especie,  $r_i$  y  $r_{i-1}$  son los radios del anillo anual y anterior respectivamente,  $P_{i-1}$  es el perímetro del anillo anterior y  $D$  es el diámetro medio de los vasos de primavera de la especie. Se supone un idéntico crecimiento entre las dos especies (3 mm/año), constante durante unos años y que disminuye en una segunda fase de forma progresiva hasta 0,65 mm/año. Aplicando las ecuaciones 2 y 3 a lo largo de todos los años, obtendríamos la cantidad de vasos a lo largo del crecimiento del árbol y por lo tanto, una estimación de su capacidad hidráulica. Se ha supuesto que el valor del crecimiento durante un periodo seco sea de un tercio del crecimiento inicial.

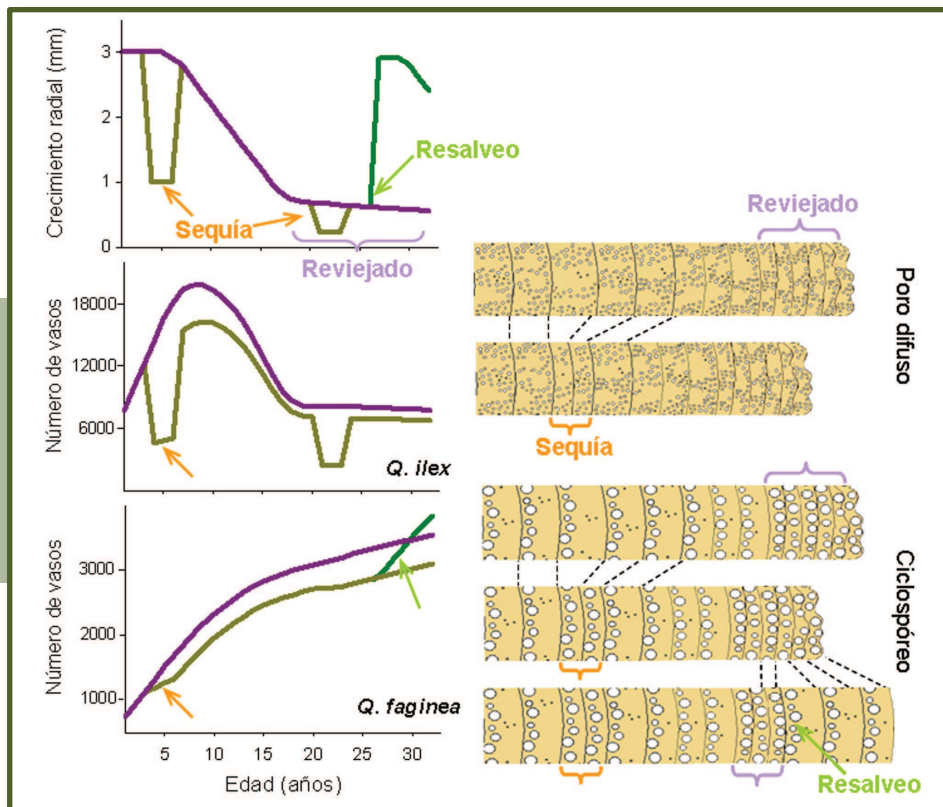
La Figura 5 muestra los valores de crecimiento radial a lo largo de un periodo de 35 años para las dos especies, incorporando un periodo de sequía y un resalveo en el caso de la especie ciclospórea. El mayor incremento en el número de vasos se produce en las primeras etapas para ambas especies, cuando los crecimientos radiales son mayores. En el caso de *Q. faginea*, el número total de vasos ( $N$ ) sigue aumentando, aunque se reduce el incremento interanual ( $DN$ ), por la dependencia de  $N$  respecto del perímetro del anillo anterior, que mantiene su incremento anual. En *Q. ilex*,  $N$  depende del área del nuevo anillo formado. La reducción de ésta con la

edad o con episodios que afecten el crecimiento radial (e.g. sequía) promueve que se reduzca  $N$  de forma más señalada que en xilemas ciclospóreos (Figura 5). Además este hecho tiene una mayor repercusión sobre  $N$  en etapas tempranas. Por otro lado, aplicar un resalveo en *Q. faginea* o en *Q. pyrenaica* en etapas de escaso crecimiento (reviejado) implica una reactivación del crecimiento radial y, por lo tanto, un aumento en el número de vasos de primavera formados (aumento de  $k$ ).

Cuando los montes bajos alcanzan esta fase de reviejado hidráulico se incrementa el riesgo de desarrollar mayores gradientes de potencial hídrico entre el suelo y la hoja, según se desprende de la fórmula 1. Esto, asociado a la excepcional sequía de principios de los 90 del siglo XX pudo explicar la marchitez masiva de montes bajos en buena parte del Sistema Ibérico durante ese periodo. No obstante, Ait-Bachir et al. (2000) demostraron la buena respuesta en forma de rebrote epicórmico de las masas afectadas. Esta capacidad para el rebrote ha sido considerada una de las únicas formas para superar crisis masivas del arbolado tras episodios de daño masivo (McDowell et al. 2008). La pérdida parcial o total de la copa reestablece la homeostasis funcional en las masas, al maximizar  $k/A_i$ . Esta opción no es posible en las pináceas, haciendo que la marchitez generalizada de copas deba ser acompañada de una eliminación de pies para evitar el desarrollo de plagas. De todas formas,



■ **Figura 5**



▲ **Figura 5.** Variación en el crecimiento radial y en el número de vasos a lo largo de los años en una especie de poro difuso (*Quercus ilex*) y ciclospóreo (*Q. faginea*) (línea morada). Variación con periodos secos (línea amarilla) y después de aplicar un resalveo (línea verde).

Fuente: elaboración propia.

y a pesar de que esta facultad para regular  $k/A_1$  en las fagáceas de manera traumática por rebrote epicórmico pueda ser una forma de persistir, implica renunciar a un crecimiento sostenido, cuestionando la vitalidad y capacidad para la regeneración y supervivencia a largo plazo.

### ■ Recomendaciones para la adaptación

El equilibrio entre la pérdida de agua a la atmósfera (transpiración) y el reabastecimiento a través del sistema de captación (raíces) y transporte (xilema) es clave para la supervivencia del arbolado. Basar este equilibrio en el descenso de las pérdidas (cierres de estomas) afectará negativamente el crecimiento de la planta, que puede entrar en un proceso de deterioro por déficit de carbohidratos. Un excesivo flujo puede provocar  $\Psi_s - \Psi_1$  por encima de la capacidad de soporte del xilema.

En fagáceas, esto puede inducir la sustitución de especies menos tolerantes por otras con  $PLC_{50}$  más bajos. Esto no es el caso de las pináceas, cuyos  $PLC_{50}$  son poco variables. En éstas resulta crítico mejorar la relación  $A/A^s$ . La excesiva densidad de ejemplares puede alterar negativamente esta relación, con fatales consecuencias para la homeostasis del árbol. En el caso de montes bajos de *Quercus*, este desequilibrio parece alcanzarse cuando la edad del rebrote sobrepasa la del turno de corta. Una actuación sobre esta masa (resalveo) mejora el equilibrio temporalmente. No obstante, parece necesario mejorar el conocimiento funcional de estas masas, para evitar que el rebrote tras puntiseado sea la única respuesta para el reequilibrio ante la falta de una mejor gestión.

### ■ Material suplementario

El MAI se calculó para las especies de fagáceas y pináceas que habitan en la península ibérica a partir de los datos climáticos de las principales regiones de procedencia de cada una de las mismas (Alía et al. 2009). Los valores de  $PLC_{50}$  han sido obtenidos a través de la recopilación de datos bibliográficos previos: *Q. coccifera* (Vilagrosa et al. 2003), *Q. suber* (Vaz et al. 2012), *Q. ilex* subsp. *ballota* (Corcuera et al. 2004a), *Q. faginea* (Esteso-Martínez et al. 2006), *Q. pyrenaica* (Corcuera et al. 2006), *Q. humilis*, *Q. petraea* y *Q. robur* (Cochard et al. 1992), *F. sylvatica* (Wortemann et al. 2011), *A. alba* y *A. pinsapo* (Peguero-Pina et al. 2011b), *P. halepensis*, *P. pinea*, *P. nigra* y *P. pinaster* (Martínez-Vilalta 2001), *P. sylvestris* (Cochard et al. 1992), *P. radiata* (Jansen et al. 2012) y *P. uncinata* (Delzon et al. 2010).

Las muestras de *A. alba* utilizadas en este estudio pertenecían a la población de Gamueta (Ansó, Huesca, 42° 52' N, 0° 47' O, 1350 m s.n.m.), mientras que las muestras de *A. pinsapo* se recolectaron en una repoblación forestal naturalizada plantada en 1913 situada en el municipio de Orcajo (Sistema Ibérico, 41° 05' N, 1° 30' W, 1150 m s.n.m.). Las curvas de vulnerabilidad del xilema a la cavitación se midieron en 10 ramas sanas situadas en la parte sur de la copa (longitud > 0,5 m, diámetro < 0,01 m) recogidas de 10 árboles diferentes para cada una de las poblaciones objeto de estudio. Para la obtención de las curvas se utilizó la técnica del "Cavitron", tal y como se describe en Peguero-Pina et al. (2011b) y en las referencias incluidas en el mismo. Por otro lado, los parámetros hidráulicos de cada una de las especies se obtuvieron en segmentos de tallo de 1, 2 y 3 años de edad procedentes de 10 ramas situadas en la parte sur de la copa (1,5-2 m de longitud). La preparación de las muestras se hizo siguiendo la metodología descrita en Mayr et al. (2002).

- Ait-Bachir S, Gil-Peigrín E, Lacaze B (2000). Application of remote sensing to the study of oak decline in Aragón (Spain). En: Casanova JL, editor. *Remote sensing in the 21st century: economic and environmental application*. Balkema, Rotterdam. pp. 99-102
- Alía R, García JM, Iglesias S, Mancha JA, de Miguel J, Nicolás JL, Pérez F, Sánchez D (2009) *Regiones de procedencia de especies forestales en España*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino
- Alquézar JM, Centeno F, Cuvero D Gil-Peigrín E, Ibarra N Martín-Bernal E, Peguero-Pina JJ, Sánchez-Miranda A (2009) Análisis de los factores de decaimiento en una repoblación de *Pinus halepensis* en el Sistema Ibérico zaragozano. *Actas del V Congreso Forestal Español*
- Cochard H (1992) Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology* 11:73-83
- Cochard H, Bréda N, Granier A, Aussenac G (1992) Vulnerability to air embolism of three european oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L). *Annales des Sciences Forestières* 49:225-233
- Corcuera L, Camarero JJ, Gil-Peigrín E (2004a) Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees, Structure and Function* 18:83-92
- Corcuera L, Camarero JJ, Gil-Peigrín E (2004b) Effects of a severe drought on growth and wood anatomical properties of *Quercus faginea*. *IAWA Journal* 25:185-204
- Corcuera L, Camarero JJ, Sisó S, Gil-Peigrín E (2006) Radial-growth and wood-anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional responses in a new Mediterranean landscape. *Trees, Structure and Function* 20:91-98
- Corcuera L, Cochard H, Gil-Peigrín E, Notivol E (2011) Phenotypic plasticity in mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism ( $P_{50}$ ) under severe drought. *Trees, Structure and Function* 25:1033-1042
- Delzon S, Douthe C, Sala A, Cochard H (2010) Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant Cell and Environment* 33:2101-2111
- Esteso-Martínez J, Camarero JJ, Gil-Peigrín E (2006) Competitive effects of herbs on *Quercus faginea* seedlings inferred from vulnerability curves and spatial-pattern analyses in a Mediterranean stand (Iberian System, northeast Spain). *Ecoscience* 13:378-387
- Gil-Peigrín E, Aranda I, Peguero-Pina JJ, Vilagrosa A (2005) El continuo suelo-planta-atmósfera como un modelo integrador de la ecofisiología forestal. *Investigación Agraria:*
- Jansen S, Lamy JB, Burlett R, Cochard H, Gasson P, Delzon S (2012) Plasmodesmatal pores in the torus of bordered pit membranes affect cavitation resistance of conifer xylem. *Plant Cell and Environment* 35:1109-1120
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85:2184-2199
- Martínez-Vilalta J (2001) *Constraints on water transport posed by xylem embolism: implications for drought and frost resistance in woody plants*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona
- Martínez-Vilalta J, Cochard H, Mencuccini M, Sterck F, Herrero A, Korhonen JFJ, Llorens P, Nikinmaa E, Nolè A, Poyatos R, Ripullone F, Sass-Klaassen U, Zweifel R (2009) Hydraulic adjustments of Scots pine across Europe. *New Phytologist* 184:353-364
- Mayr S, Wolfschwenger M, Bauer H (2002) Winter-drought induced embolism in Norway spruce (*Picea abies*) at the Alpine timberline. *Physiologia Plantarum* 115:74-80
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178:719-739
- Nardini A, Battistuzzo M, Savi T (2013) Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. *New Phytologist* 200:322-329
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, Pataki DE, Ewers BE, Phillips N, Schäfer KVR (1999) Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment* 22:1515-1526
- Peguero-Pina JJ, Alquézar-Alquézar JM, Mayr S, Cochard H, Gil-Peigrín E (2011a) Embolism induced by winter drought may be critical for the survival of *Pinus sylvestris* L. near its southern distribution limit. *Annals of Forest Science* 68:565-574
- Peguero-Pina JJ, Sancho-Knapik D, Cochard H, Barredo G, Villarroya D, Gil-Peigrín E (2011b) Hydraulic traits limit the distribution range of two closely related Mediterranean firs, *Abies alba* Mill. and *Abies pinsapo* Boiss. *Tree Physiology* 31:1067-1075
- Sisó S, Camarero JJ, Gil-Peigrín E (2001) Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf leaf *Quercus* species: a new interpretation of leaf lobation. *Trees, Structure and Function* 15:341-345
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40:19-38

- Urli M, Porté AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S (2013) Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* 33:672-683
- Vaz M, Cochard H, Gazarini L, Graça J, Chaves MM, Pereira JS (2012) Cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings acclimate to elevated CO<sub>2</sub>: Photosynthesis, growth, wood anatomy and hydraulic conductivity. *Trees, Structure and Function* 26:1145-1157
- Vilagrosa A, Chirino E, Peguero-Pina JJ, Barigah TS, Cochard H, Gil-Pelegrín E (2012) Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. En: Aroca, R, editor. *Plant responses to drought stress: from morphological to molecular features*. Springer. pp. 63-109
- Vilagrosa A, Vallejo VR, Bellot J, Gil-Pelegrín E (2003) Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54:2015-2024
- Wortemann R, Herbette S, Barigah TS, Fumanal B, Alía R, Ducousso A, Gomory D, Roeckel-Drevet P, Cochard H (2011) Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology* 31:1175-1182