

## Aproximación al ciclo del agua en ecosistemas forestales

R. Savé\*, F. de Herralde y C. Biel

*Departament de Tecnologia Hortícola-IRTA. Carretera de Cabrils s/n. 08348-Cabrils (Barcelona). Spain*

---

### Resumen

La energía y el agua en un ecosistema están íntimamente ligadas, ya que la radiación total es básica para el desarrollo de la evapotranspiración, que, a su vez, es un componente importante en el flujo de agua y de energía de un bosque, de una comunidad vegetal. La radiación total es el equilibrio entre la radiación entrante y saliente de onda corta y larga. Los ecosistemas afectan a la radiación total a través de albedo (reflexión de onda corta), que depende de la reflexión de hojas individuales y de otras superficies junto con la rugosidad del suelo, la cual está afectada por su altura y complejidad. Gran parte de la energía absorbida es liberada a la atmósfera como flujo de calor latente (evapotranspiración) y como flujo de calor sensible. El primero enfría la superficie y transfiere vapor de agua a la atmósfera, mientras que el segundo calienta el aire de superficie. El coeficiente de Bowen, el cociente entre el flujo de calor sensible y el latente, determina la relación entre el ciclo del agua y el de la energía.

El agua penetra en el ecosistema terrestre, principalmente, a través de la precipitación y lo abandona por evapotranspiración, escorrentía e infiltración. El agua circula por los ecosistemas como respuesta a los gradientes de potencial de agua, que vienen determinados por el potencial de presión, el potencial osmótico, el potencial gravitacional y el potencial matricial. El agua disponible en el suelo se desplaza hacia la atmósfera a través de la planta por el continuo hídrico suelo-planta-atmósfera, el cual está generado por el gradiente de potencial hídrico. Este flujo se produce tanto en la fase líquida como en la de vapor y viene condicionado por fenómenos internos, propios de la planta, de la comunidad (especie, edad, estado fisiológico, patologías,...) y externos, los denominados estreses ambientales, tanto bióticos (patologías, herbivoría, competencia intra/inter específica,...) como abióticos (altas y bajas temperaturas, sequía, salinidad, radiación, contaminación, fuego,...).

**Palabras clave:** Relaciones hídricas, especies leñosas.

### Abstract

#### Approach to water cycle in forest ecosystems

Energy and water are essential in the functionalism of ecosystems, because solar energy, total radiation, drives the hydrological cycle through the movement of water from soil to atmosphere by means of evapotranspiration. This is the sum of evaporation from surfaces (soil and canopies) and direct water loss from plants, called transpiration. Ecosystems affect total radiation by means of shortwave reflectance (albedo), which depends of rugosity of leaves and canopies. The great amount of absorbed energy is released as latent heat of vaporization (evapotranspiration) and sensible heat flux. The first one cools the surfaces and release water vapor to the atmosphere and the second one heats the air in the surfaces. The relationship between them is called Bowen's ratio and characterized the relationship among water and energy in the different ecosystems.

Rainfall is the more important source of water for the ecosystems and runoff and evapotranspiration cause the water losses in these. Water moves along a gradients from high to low potential energy, according to gradients of water potential, which determines the water's continuum soil -plant- atmosphere. The water balance is affected by biotic and abiotic environmental stresses.

**Key words:** Plant water relations, woody species.

---

\* Autor para la correspondencia: robert.save@irta.es  
Recibido: 01-07-05; Aceptado: 26-07-05.

## Introducción

Un artículo sobre el agua, en una revista dedicada a José Alberto Pardos, es una osadía ya que él ha dedicado mucho de su trabajo a este tema. Sirva pues como homenaje a su esfuerzo en el desarrollo del ámbito de la ecofisiología de las relaciones hídricas en las ciencias forestales.

La lluvia es el mayor aporte de agua para la inmensa mayoría de los ecosistemas terrestres, aunque en ciertos lugares deben tenerse en cuenta otros aportes como la niebla, el agua del subsuelo o la nieve. En el Bosque de San Jorge en Chile, una zona de pluviometría próxima a los 100 mm, recibe más de 1.200 mm por niebla. La distribución del haya en el macizo de Ayllón, en el Montseny o en los Puertos de Beceite compensa el desequilibrio entre lluvia y necesidades hídricas mediante la aportación extra en forma de niebla, bien por reducción de la demanda evaporativa, bien por entrada directa a nivel foliar, bien por entrada a nivel radicular (Terradas, 1984; Hutley *et al.*, 1997). Las masas de agua subterráneas (ej.: muchos oasis de los desiertos, zonas con vegetación de raíces profundas, parte del balance de agua de la encina en La Castanya-Montseny) son una fuente potencial para la absorción profunda de agua de procedencia freática o subsuperficial. La nieve y el hielo a partir de primavera pueden ser una fuente de agua para ecosistemas muy lejanos a su origen. En definitiva, la distribución en el espacio y en el tiempo de la precipitación, sea en la forma que sea, determina en general la disponibilidad real de agua para los ecosistemas y en consecuencia su dinámica funcional.

Una parte importante de las precipitaciones son interceptadas por el vuelo (lo cual se magnifica en cubiertas forestales) y se evapora antes de llegar al suelo, por lo que reduce la efectividad de las precipitaciones que llegan al ecosistema. De todas maneras la definición de un balance es una labor compleja ya que esta reducción puede compensarse o no, por agua que viene de ecosistemas cercanos, por vía superficial, subsuperficial y/o profunda.

Una vez el agua ha atravesado el vuelo del bosque o ha realizado el camino desde áreas circundantes al mismo, llega al suelo, que es la mayor reserva de agua de los ecosistemas. Cuando las aportaciones de agua por precipitación exceden la capacidad de almacenaje de agua del suelo, los excesos se filtran a aguas subterráneas o fluyen en caudales de desagüe por la superficie. Las pérdidas de agua de los ecosistemas fluyen lateralmente a otros ecosistemas o se evaporan, lo que dará lu-

gar después de la condensación a la precipitación, la cual no forzosamente debe revertir en el lugar de procedencia. Otras de las vías principales de pérdida de reservas de agua del suelo son la evaporación desde la superficie y la transpiración a través de las plantas. Este último proceso sólo se da mientras el suelo contenga suficiente agua y que ésta se encuentre disponible para las plantas, esto es, en unas condiciones físico - químicas (temperatura, salinidad, oxígeno, compactación del suelo, contaminantes,...) adecuadas para que pueda ser absorbida por las plantas.

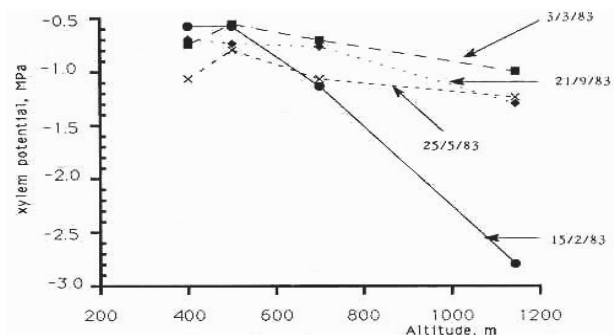
A partir de la disponibilidad de agua en el suelo aparece el concepto de continuo hídrico SUELO - PLANTA - ATMÓSFERA (SPA), línea clave para el estudio de las relaciones hídricas de plantas y por extensión de las comunidades vegetales entre las que se encuentran los bosques. Este continuo hídrico se puede asimilar a un sistema circulatorio abierto, en el que el corazón es el Sol y más concretamente la energía que desprende y que genera una importante demanda evaporativa en la atmósfera que hará que continuamente los organismos, los órganos del sistema circulatorio, tengan que ceder agua a la misma para tratar de alcanzar el equilibrio hídrico. Aquí es donde aparece un concepto clave en las relaciones hídricas, el estado de energía del agua, el cual depende de la concentración de las sustancias disueltas en la misma, de la gravedad, de la matriz en la que se encuentra, de la temperatura, etc. Así, el estado energético en el que se encuentra el agua en un sistema vegetal es denominado potencial hídrico y representa la diferencia entre el estado de energía del agua motivo de estudio y la de una superficie libre de agua pura. (Lange *et al.*, 1982; Larcher, 1980, Kozlowski y Pallardy, 1997).

El potencial hídrico ( $\psi$ ) está constituido por el potencial osmótico ( $\pi$ ), el matricial ( $\sigma$ ), el de turgencia ( $p$ ) y el gravitacional ( $g$ ). Todos ellos muestran valores negativos, excepto  $p$ , encontrándose los menores en las zonas altas del vuelo del bosque, en las partes del mismo sometidas a una mayor demanda evaporativa y en comunidades afectadas por diversos tipos y grados de estrés ambiental (biótico y/o abiótico). (Tabla 1, Figura 1).

Esta parte de la fisiología, las relaciones hídricas, son un magnífico puente con la ecología, lo cual da lugar a la ecofisiología, que puede ser usada desde el punto de vista metodológico y de conocimiento para conocer y comprender las relaciones de los organismos individuales o en comunidad entre ellos y con el medio que les rodea (Slatyer, 1967; Hendry y Grime, 1993; Pearcy *et al.*, 1989; Prasad, 1997; Reigosa 2001).

**Tabla 1.** Valores de potencial osmótico a plena turgencia ( $\psi\pi_{100}$ ), potencial osmótico a punto de pérdida de turgencia ( $\psi\pi_0$ ), contenido relativo de agua a pérdida de turgencia ( $RWC_0$ ) y módulo volumétrico de elasticidad ( $\varepsilon$ ) de hojas de un año a cuatro niveles de vuelo de un bosque de *Quercus ilex* en La Castanya (Savé *et al.*, 1999)

	10 m	8 m	6 m	4 m
$\psi\pi_{100}$ (MPa)	-1,16	-1,82	-0,90	-1,06
$\psi\pi_0$ (MPa)	-1,63	-2,01	-1,34	-1,36
$RWC_0$ (%)	0,80	0,72	0,84	0,83
$\varepsilon$ (MPa)	6,06	8,56	6,26	7,02



**Figura 1.** Potencial hídrico de hojas de *Q. ilex* de un año a lo largo de un trayecto altitudinal en el Montseny (Savé *et al.*, 1988).

Siguiendo el continuo SPA, encontraremos una serie de componentes del bosque que modificarán el ciclo del agua en el mismo:

### Modificación de la precipitación real por el vuelo del bosque

En cualquier cubierta vegetal y sobretodo en un bosque, el vuelo, las hojas que constituyen la cubierta, son el primer gran factor que condicionará la cantidad de agua que recibe un bosque. Anteriormente se han planteado las situaciones positivas en que el vuelo intercepta agua en forma de niebla (Rodà, 1984), la cual, bien es condensada y aportada al suelo como lluvia, bien es absorbida por las hojas o bien disminuye la transpiración de las mismas al mantener húmedas sus superficies (Grammatikopoulos y Manetas, 1994; Rundel, 1982; Savé *et al.*, 2000). Sin embargo, para la gran mayoría de episodios de precipitación, la cantidad de lluvia que atraviesa el vuelo del bosque está muy condicionada por la forma, tamaño y grosor de la cu-

bierta y de sus componentes básicos, las hojas, frutos, tallos, ramas, etc., ya que estas características harán que una parte de la misma sea interceptada, retenida y evaporada directamente, sin que puedan atravesar el vuelo o descender por los troncos una vez capturada por el vuelo (Rodà 1984; Rodà *et al.*, 1999).

La interceptación se sitúa en valores comprendidos entre 10 y 50% en ecosistemas de vuelo muy espeso (Waring y Running, 1998). De acuerdo con estos autores, la composición específica genera distintas tasas de interceptación. De una manera general, orientativa, los distintos componentes del vuelo de los bosques almacenan 0,8, 0,3 y 0,25 mm de precipitación en las hojas, ramas y troncos, respectivamente. Los bosques perennifolios de coníferas almacenan aproximadamente un 15% de precipitación mientras que los caducifolios entre el 5% y el 10%. Los epífitos y las lianas arraigados en los vuelos, afectarán la tasa de interceptación.

En casos de lluvia leve o nevadas, una parte importante e incluso el total de esas precipitaciones puede evaporarse, volviendo directamente a la atmósfera, sin haber penetrado en el suelo.

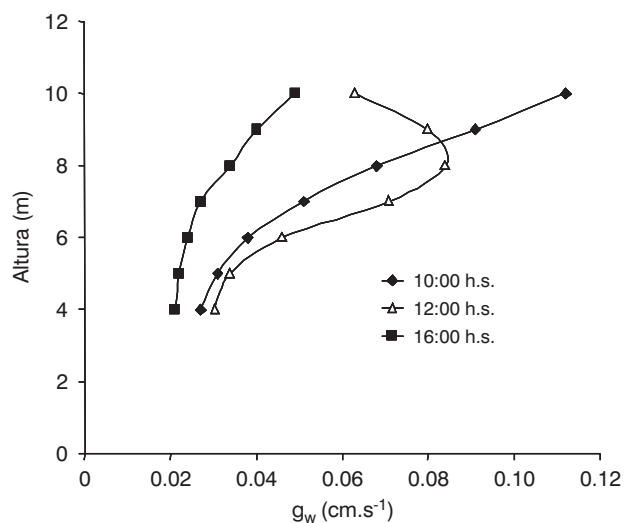
Otro punto que debe destacarse es la forma, tamaño, orientación, textura, etc. de las ramas y tronco (Tabla 2), ya que condicionarán enormemente la interceptación y el posterior movimiento de agua hacia el suelo (Nulsen *et al.*, 1986), así como la captación de radiación que en consecuencia hará variar el intercambio gaseoso y el estado hídrico de los diferentes niveles del vuelo del bosque (Figura 2).

### Acumulación y movimiento del agua en el suelo y en el complejo raíz/suelo

El primer punto para ser considerado es la capacidad de infiltración de un suelo, la cual vendrá determinada por la textura y estructura del mismo, habiendo que tener muy en cuenta los macroporos de origen estructural

**Tabla 2.** Características morfológicas del vuelo de naranjos y mandarinos

	Naranja	Mandarino
Área foliar total ( $\text{dm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$ )	37,54 a	17,53 b
Distancia entre hojas (cm)	1,73 a	1,36 b
Ángulo de inserción de ramas ( $^\circ$ )	56,67 a	34,59 b
Ángulo de inserción foliar ( $^\circ$ )	38,27 a	9,38 b



**Figura 2.** Evolución de la conductancia estomática ( $g_w$ ) a lo largo del día en hojas de *Quercus ilex* distribuidas a distintos niveles dentro del dosel en el bosque de La Castanya (Montseny) (Savé et al., 1999).

y los de origen biológico, junto con el nivel de cobertura del suelo. Mientras un elevado nivel de macroporos favorece la infiltración, los suelos desnudos que reciben directamente los impactos de la lluvia la dificultan. Otros puntos que deben considerarse son el microrrelieve y la inclinación. La variabilidad en cuanto a la tasa de infiltración es muy elevada de un tipo de suelo a otro, moviéndose en unos órdenes de magnitud comprendidos entre menos de 0,25 a más de 250 mm/h (Dingman, 2001). Las características del suelo que dan lugar a la tasa de infiltración, pueden verse modificadas por grandes incendios, durante los cuales, y dependiendo de la temperatura alcanzada, sufren cambios. Así, se pueden producir variaciones en la estabilidad de los agregados, combustión de la materia orgánica, calcinación, cimentación de las arcillas, e incluso a la formación de costras hidrófobas, que conllevan una mayor escorrentía y una tendencia mayor a la erosión (Alcañiz et al., 1996).

Una vez que el agua está en el suelo, los gradientes de presión, gravedad y las fuerzas matriciales, condicionaran su movimiento. El flujo de agua a través del suelo ( $J_s$ ) depende de la fuerza conductora (el gradiente de potencial de agua) y de la resistencia a la circulación del agua, la cual a su vez depende de la conductividad hidráulica del suelo ( $L_s$ ) y de la longitud del recorrido ( $l$ ).

El agua se almacena principalmente en los microporos, entre las partículas del suelo, de manera que su ca-

pacidad de almacenaje de agua dependerá del volumen total de los microporos. Éste será función de la profundidad, del volumen de suelo y se verá afectado por la granulometría de las partículas. Dicha granulometría, si bien no afecta al volumen de agua potencialmente almacenado, sí que afecta a la cantidad drenada y en consecuencia retenida y a la fuerza con que está retenida en la matriz del suelo. Debe considerarse de gran importancia para el desarrollo vegetal, el mantenimiento de una adecuada relación aire/agua en suelos y substratos. Este punto es clave para evitar problemas de asfixia radicular.

El volumen de agua que entra en un suelo, ha de llegar a un equilibrio entre la gravedad y la fuerza de retención de la matriz. Este punto de equilibrio es el que define la capacidad de campo, que es la cantidad de agua retenida por un determinado volumen de suelo saturado después de haber drenado libremente por acción de la gravedad. Este parámetro se ve ampliamente afectado por la granulometría y la cantidad de materia orgánica. A capacidad de campo, un suelo se encuentra en valores de potencial próximos a 0 MPa. El punto contrario a ésta es el punto de marchitez permanente, que puede definirse como aquel a partir del cual las plantas no pueden obtener más agua y se marchitan; en este punto los valores de potencial se encuentran cercanos a  $-1,5$  MPa. Estos valores son siempre aproximados y la capacidad para obtener agua dependerá de la especie, de su nivel de endurecimiento, su estado fisiológico, edad, ... (Larcher, 1995; Levitt, 1980; Smith y Griffiths, 1993; Schulze, 1991). La diferencia de contenido de agua entre la capacidad de campo y el coeficiente de marchitez proporciona una estimación del agua disponible para la planta, aunque una parte de esa agua se retenga en poros tan pequeños que lentamente va pasando hacia las raíces. La vegetación a menudo extrae entre el 65 y el 75% del agua disponible antes de que se aprecie una falta de agua (Waring y Running, 1998).

### Movimiento del agua en los vegetales

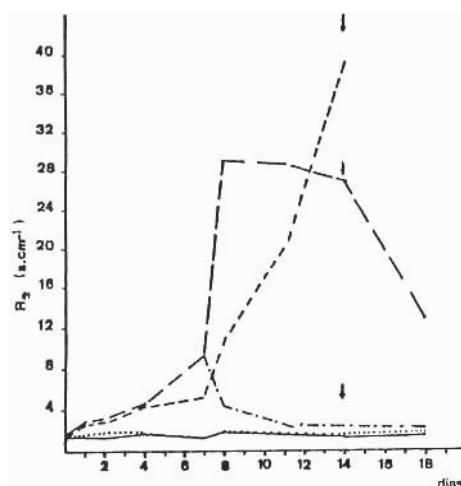
El continuo SPA descrito anteriormente es el que permite el movimiento del agua en el interior de los vegetales con la finalidad de mantener un equilibrio entre la hidratación de los tejidos, que permitirá el metabolismo y el crecimiento, y la cesión de agua en forma de vapor a la atmósfera, en el proceso denominado transpiración (Nobel, 1991). Para poder resistir estas

condiciones de elevada demanda evaporativa que se producen en el aire, los vegetales desarrollaron dos estructuras de gran importancia para el paso de la vida acuática a la terrestre, la cutícula y la vacuola (Kartiens, 1996; Larcher, 1980; Schönherr, 1982).

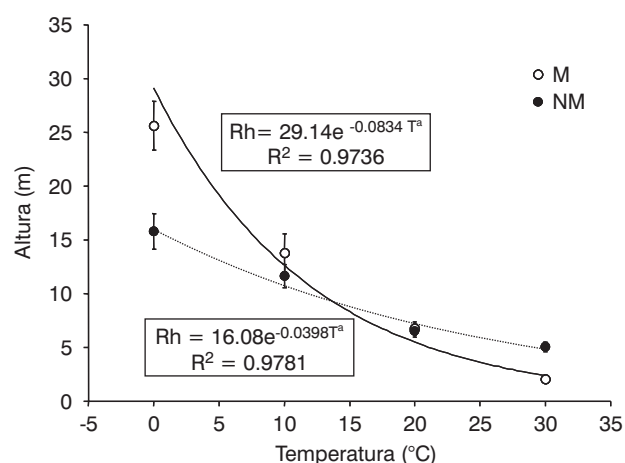
El movimiento del agua en el interior de los vegetales se adapta a una ecuación similar a la descrita para la ley de Ohm, en la que el flujo es directamente proporcional a la diferencia de potencial hídrico entre las hojas, el suelo y el suelo e inversamente proporcional a la resistencia al paso del agua, es decir la resistencia hidráulica del sistema (Passioura, 1982). Este movimiento no representa ningún coste energético, ya que como se ha comentado anteriormente es resultante de la transpiración. Ésta es directamente proporcional al índice de área foliar (LAI) hasta valores próximos a 2,5 y por encima de él, depende exclusivamente de las condiciones ambientales. En LAIs bajos es importante el tamaño, forma, orientación y distribución de la hojas y en LAIs elevados la conductancia estomática, la facilidad de paso del vapor de agua por los estomas, es el factor de mayor peso en la regulación de la transpiración.

El agua pasa a las raíces siempre que éstas tengan un potencial de agua menor que la tierra que las rodea. A medida que el suelo se va secando, disminuye la conductividad hidráulica y las raíces no absorben el agua tan rápidamente. Hay que tener en cuenta la continuidad en las características físicas de un suelo, ya que las disrupciones pueden provocar importantes pérdidas de conductividad y, en consecuencia, de absorción (Pastor *et al.*, 1997). En suelos salinos el potencial osmótico de la solución del suelo reduce el potencial total de agua de suelo, de manera que las raíces encuentran una mayor dificultad para la absorción del agua (Alscher y Cumming, 1990; Kozłowski, 1984; Prasad, 1997). La disponibilidad de oxígeno (Figura 3) y la temperatura también condicionan las tasas de absorción, bien por cambios metabólicos, bien porque éstos están asociados a cambios en la viscosidad del agua (Kozłowski, 1984; Margalef, 1974; Savé y Serrano, 1986) (Figura 4).

En la absorción del agua, aparte de la disponibilidad hídrica, debe tenerse en cuenta la biomasa de raíces operativas para esta función (Canadell *et al.*, 1996; Davis y Mooney, 1986; Jackson *et al.*, 1996; Nepstad *et al.*, 1994). Dicha biomasa es variable dependiendo de la especie y de las condiciones ambientales, del estado fisiológico (de una manera muy especial la conductividad hidráulica de las propias raíces) y del nivel de asociación simbiótica con micorrizas.



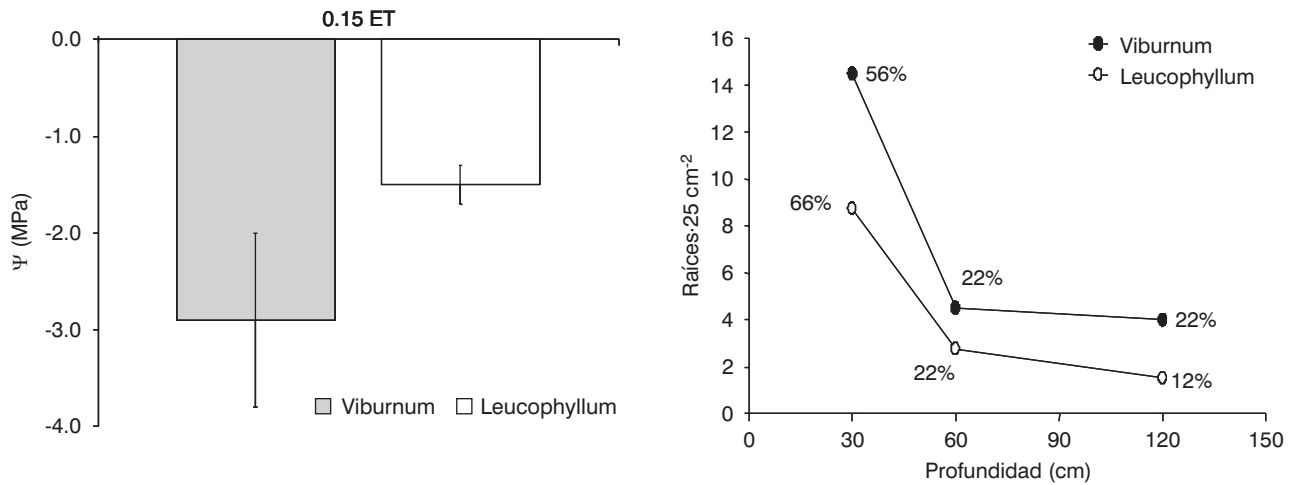
**Figura 3.** Evolución de la resistencia estomática durante el proceso de asfixia radicular / recuperación en hojas de *Quercus ilex* (control —; asfixia ----) y *Quercus pubescens* (control.....; rebrote -.-.-.; asfixia - - -). Las flechas indican el día que se inició la recuperación (Pery *et al.*, 1987).



**Figura 4.** Efecto de la temperatura del suelo en la resistencia hidráulica radicular de plantas de *Rosmarinus officinalis* micorrizadas o no (Biel 2002).

Para la economía hídrica de la planta es importante la captura del agua del suelo, para ello los vegetales invierten en biomasa de raíces y en el desarrollo de membranas que favorezcan el paso del agua desde el suelo al interior de la raíz, lo cual podrá atribuirse a características morfológicas y físico-químicas de las membranas en combinación con el potencial osmótico de los tejidos de la planta.

Las raíces posibilitan también un rápido desplazamiento del agua a través del suelo y a su redistribución en el mismo. Así pueden bombear agua desde horizontes profundos hacia otros superficiales, favoreciendo el cre-



**Figura 5.** Respuesta de dos arbustos ornamentales a la restricción hídrica edáfica: Potencial hídrico foliar (izquierda) y distribución de raíces en el perfil del suelo (derecha) (Evans *et al.*, 1997). Cabe destacar que las diferencias en el estado hídrico no pueden justificarse por distintos aportes de agua, ni por diferencias en superficie transpirante total, ni por las marcadas diferencias en biomasa de raíces, dependiendo sobretodo de la distinta resistencia hidráulica ( $R_h$ ) al paso del agua mostrada por ambas especies, así *Leucophyllum* presenta una  $R_h$  ( $20,2 \text{ MPa}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$ ) 5 veces inferior a *Viburnum* ( $109,5 \text{ MPa}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$ ).

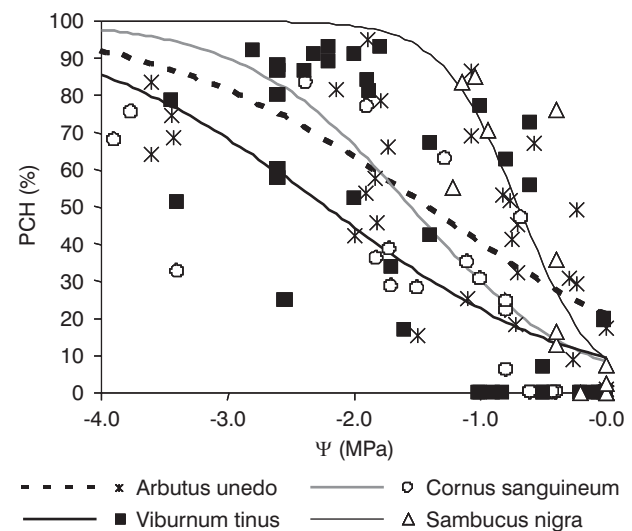
cimiento de las raíces y la absorción de nutrientes (Caldwell *et al.*, 1998; Dawson, 1993). De igual manera favorecen la entrada de agua en el suelo después de una lluvia, redistribuyéndola hacia horizontes más profundos y posibilitando el crecimiento de raíces en busca de agua (Kroon y Wissler, 2003; Kolek y Kozinka, 1992) (Figura 5).

Los tallos y troncos, a parte de la función estructural de soporte y anclaje, dan forma y tamaño al vuelo del bosque –condicionando el intercambio energético, de agua y nutrientes–, y tienen la función de transportar y almacenar agua (Sperry, 1995; Gartner, 1995; Holbrook, 1995).

En la planta, el agua fluye a favor de un gradiente de potencial hídrico, bien por difusión célula a célula, ruta del simplasto, o entre las células, ruta del apoplasto para transporte a corta distancia. Mientras que para el movimiento a gran distancia, lo hace por el sistema conductor denominado xilema, el cual en la Gimnospermas está constituido por traqueidas y en las Angiospermas por vasos, en ambos casos acompañados de fibras y parénquima. La difusión a través de los tejidos puede parcialmente atribuirse al potencial osmótico, pero mayoritariamente se debe a la acción combinada de la presión radicular, de fuerzas capilares y las de cohesión (Larcher, 1980; Passioura, 1982; Tyree y Jarvis, 1982; Zimmermann y Milburn, 1982).

Se ha descrito que, bajo condiciones de sequía o congelación, se produce cavitación en el xilema, que da lugar a la formación de embolismos en los vasos y es una

causa importante de reducción de la conductividad hidráulica del xilema (Gartner, 1995; Sperry, 1995). También se puede producir embolismo como consecuencia de otros estreses abióticos que generen estrés hídrico secundario, como la salinidad o las bajas temperaturas (Figura 6). Los estreses mecánicos (viento,

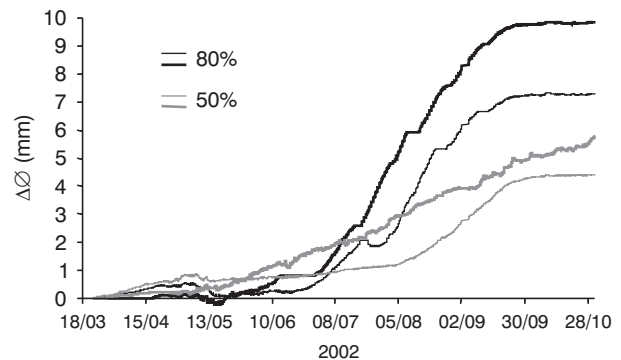


**Figura 6.** Curvas de vulnerabilidad al embolismo de cuatro especies mediterráneas de diferentes características, relacionando el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica y el potencial hídrico (De Herralde, Biel, Aranda y Savé, datos no publicados).

carga excesiva, etc.) pueden producir roturas en el xilema, provocando la aparición de conductos llenos de aire. Los estreses bióticos, producidos por patógenos, hongos o bacterias, también pueden producir pérdidas de conductividad hidráulica debido a bloqueos del sistema conductor, ya sea por el propio microorganismo, ya sea por embolismo debido a la degradación de las paredes producida por su actividad enzimática. En vistas a reducir o impedir este problema las plantas han desarrollado distintas soluciones funcionales o estructurales. Así, las dimensiones de los conductos del xilema están positivamente correlacionadas con la vulnerabilidad al embolismo y en consecuencia vasos cortos y estrechos presentan una mayor resistencia al embolismo pero en contrapartida conducen menos agua (Zimmerman, 1983). Las plantas con conductos amplios desarrollan embolismo a potenciales hídricos más positivos que los de conductos estrechos (Tyree y Dixon, 1986). La hipótesis más aceptada para explicar el desarrollo del embolismo es la «*air-seeding hypothesis*» o hipótesis de la grana de aire (Zimmerman, 1983; Sperry y Tyree, 1990), según la cual el embolismo se desarrolla cuando el aire exterior es aspirado a través de los poros de la pared de los conductos xilemáticos aún funcionales. Según las leyes que rigen las fuerzas de adhesión y cohesión (Nobel, 1991) es necesaria una diferencia de presión mínima entre el agua xilemática y el aire para que se produzca el desplazamiento del menisco en la interfase gas-agua a través del poro (Sperry, 1995). Este desplazamiento es función de la tensión superficial, del radio del poro y del ángulo de contacto entre el menisco y la pared del poro. Cuando la diferencia de presión alcanza un valor crítico, la burbuja es aspirada hacia el interior del conducto, embolizando el conducto. Para tratar de evitar grandes pérdidas de conductividad, las membranas de las punteaduras actúan como válvulas de seguridad, cerrando el paso al aire (Cochard *et al.*, 1992; Alder *et al.*, 1995; De Herralde, 2000; Lo Gullo y Salleo, 1993).

La conductividad hidráulica de los tallos varía con la cuarta potencia del diámetro capilar, así un pequeño aumento en el diámetro del vaso incrementa enormemente la conductividad hidráulica. En general las plantas de ambientes méxicos tienen transporte de agua mucho más eficiente que las de ambientes xéricos (Larcher, 1995; Sperry 1995).

La madera, los troncos y ramas constituyen un importante almacén de agua, el cual juega un papel muy importante en la regulación de los desequilibrios entre



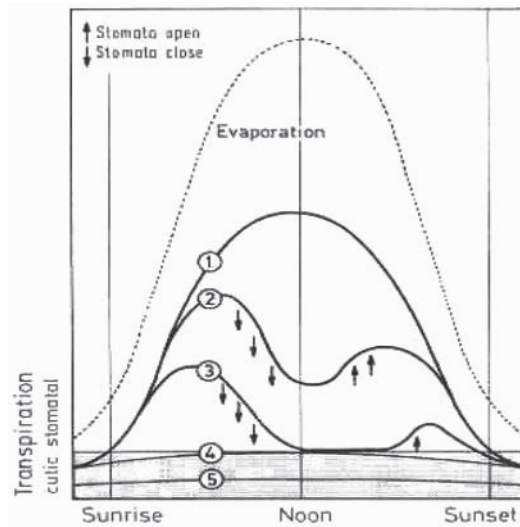
**Figura 7.** Evolución del incremento de diámetro del tronco de *Celtis australis* a lo largo del periodo vegetativo en árboles sometidos a 2 regímenes hídricos distintos (Savé, Biel y Casadesús 2002, datos no publicados).

absorción y transpiración que se produce a lo largo del día (Holbrook, 1995). Así, en el caso de *Celtis australis* (Savé *et al.*, 2002) puede verse cómo árboles sometidos a distintos regímenes de riego muestran diferentes diámetros y en consecuencia diferencias en el almacenaje y posterior disponibilidad de agua para la transpiración (Figura 7 y 15).

Cuando la conducción de agua se ve interrumpida por embolismo y la recuperación no sucede de forma inmediata, muchas especies pueden producir tilosas para sellar los conductos, como sucede en el caso de *Vitis* o *Robinia pseudoacacia*, entre otras. La producción de gomas también tiene lugar como respuesta a una agresión al sistema, pero a diferencia de las tilosas, no va siempre asociada al embolismo (Tyree y Zimmermann, 2002).

## Pérdidas del agua por las plantas

La pérdida de agua por las hojas está controlada por el potencial evaporativo del aire, el suministro de agua desde el suelo y la regulación de la pérdida de agua a través de las hojas (Nobel, 1991). Estas características físicas, vienen condicionadas por la fisiología de la planta, en sus aspectos hidráulicos (Tyree y Zimmermann, 2002) y hormonales (Davies, 1995, 2004). Esta pérdida de agua se realiza mayoritariamente por los estomas, que son unas estructuras celulares que forman poros en la superficie de las hojas, abriéndose y cerrándose para regular la entrada de CO<sub>2</sub> en las hojas y, con ello, la pérdida de agua por las mismas. Este es el punto clave de la fisiología y, en consecuencia, de la ecología



**Figura 8.** Evolución diaria de la transpiración de acuerdo con el nivel de disponibilidad hídrica edáfica (1 = máxima; 5 = mínima) (Larcher, 1980).

de los vegetales. Según Cowan (1978), la fotosíntesis es el proceso principal y definitorio de las plantas verdes, siendo todos los demás absolutamente secundarios. Asumiendo este principio las plantas continuamente deben ceder agua a la atmósfera debido a la demanda evaporativa, pero también para poder realizar la fotosíntesis, por este motivo los estomas actúan como válvulas que determinan la resistencia a la circulación de agua entre el suelo y el aire. Las plantas ajustan el tamaño de las aperturas estomáticas para regular la pérdida de agua de las hojas (Figura 8). Debido a que la conductancia estomática también determina la tasa

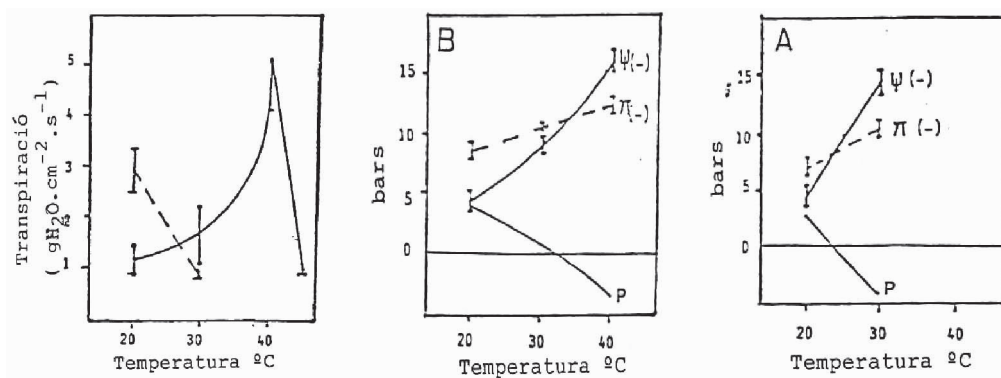
de entrada de  $\text{CO}_2$  en las hojas, existe un compromiso inevitable entre la ganancia de carbono y el gasto de agua en las hojas.

La transpiración se ve afectada por una importante variedad de factores abióticos, como son la sequía edáfica y la ambiental, la salinidad, las temperaturas altas (Figura 9) y bajas, la contaminación atmosférica (ozono, tensioactivos,...), etc. y por factores bióticos internos (forma y distribución de las hojas en la cubierta) (Givnish, 1986; Rusell *et al.*, 1989) y externos, como son las patologías, la actividad humana (tallas, riegos,...), el fuego, la herbivoría y la competencia (Caldwell y Pearcy, 1994; Money *et al.*, 1991; Roy *et al.*, 1995) (Figura 10, 11, 12 y 13), ya que estos promueven déficits hídricos secundarios al generar desequilibrios entre la absorción y la transpiración (Larcher, 1995).

Asimismo, la transpiración se ve condicionada por nivel fisiológico, por la conductancia estomática, la de la capa límite, la del mesófilo y la residual o cuticular (Nobel, 1991) (Tabla 4).

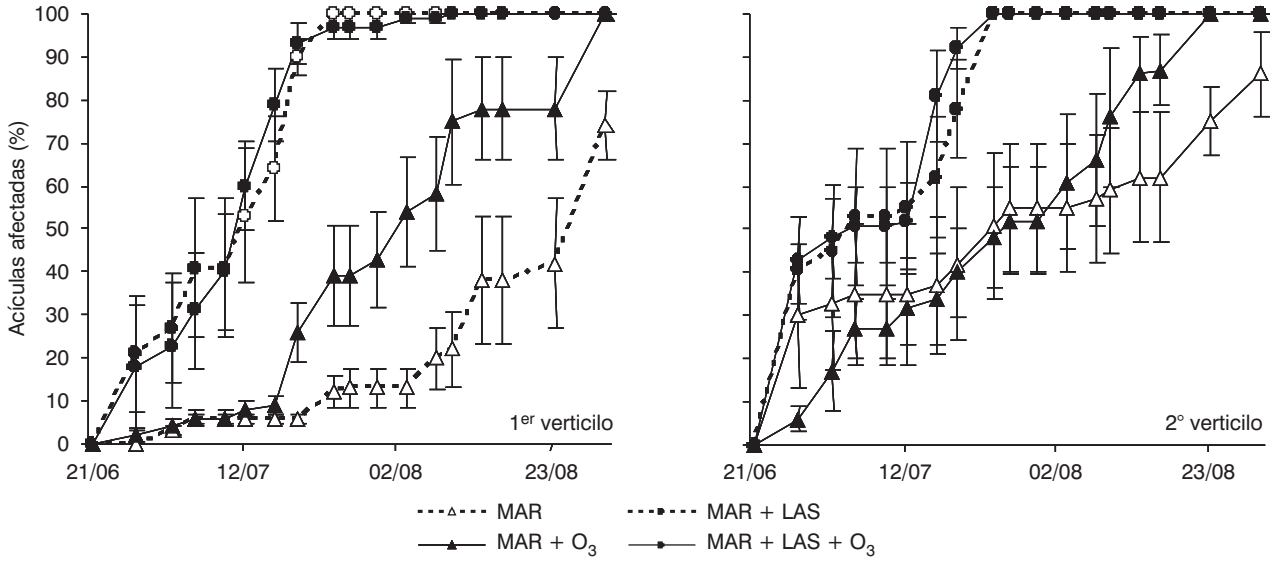
La conductancia estomática es el principal control que ejercen las plantas sobre la pérdida de agua de las hojas (Körner *et al.*, 1979; Schulze *et al.*, 1994). La conductancia de la capa límite tiene una estrecha relación con la forma y tamaño de las hojas, así como con la rugosidad y/o pilosidad (Givnish, 1986; Nobel, 1991; Grammatikopoulos y Manetas, 1994; Rundel, 1982; Savé *et al.*, 2000) (Tabla 3; Figura 14).

La conductancia del mesófilo es de una gran importancia ya que es donde se realiza el cambio de fase del agua líquida a vapor. La conductancia residual o cuticu-

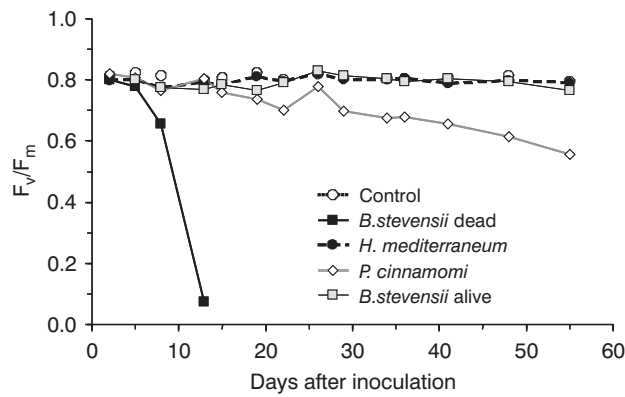


**Figura 9.** Transpiración (— hojas de sol; ---- hojas de sombra) y el estado hídrico ( $\psi$ ,  $\pi$  y  $P$ ) de hojas de *Q. ilex* de un año (B sol, A sombra) (Savé, 1986).





**Figura 10.** Efectos del aerosol marino (MAR) solo o en combinación con tensioactivos (LAS) y/u ozono (O<sub>3</sub>) en acículas de pino blanco (*Pinus halepensis*) (Diamantopoulos *et al.*, 2001; Savé *et al.*, 2001).



**Figura 11.** Efectos de la incidencia de diversos patógenos fúngicos en la eficiencia fotoquímica (Fv/Fm) de hojas de *Q. suber* (Luque *et al.*, 1999).

lar es de una gran importancia ecológica, ya que representa la última barrera a las pérdidas de agua, cuando las plantas se encuentran en situaciones de estrés (Savé *et al.*, 1988, Schönherr 1982). La conductancia cuticular, puede determinar la tasa de supervivencia y poste-

rior desarrollo de vegetales en situaciones límite (Savé *et al.*, 2000).

Esta conductancia depende especialmente de las características físico-químicas de las cutículas (Kartiens, 1996; Larcher, 1980; Schönherr, 1982).

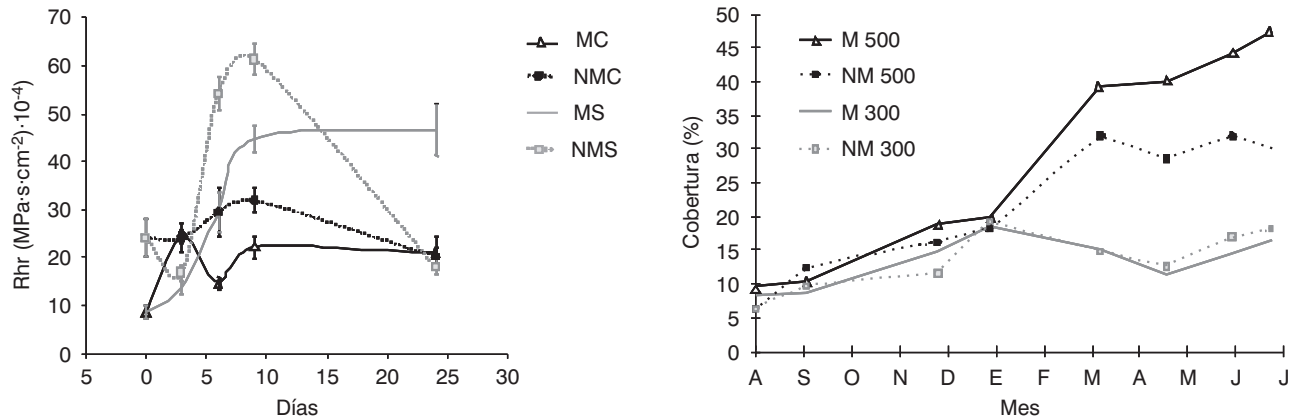


Figura 12. Efecto de la micorrización y el régimen hídrico en la resistencia hidráulica de las raíces y el grado de cobertura de suelo en una plantación de *Rosmarinus officinalis* (Estaun et al., 1997).

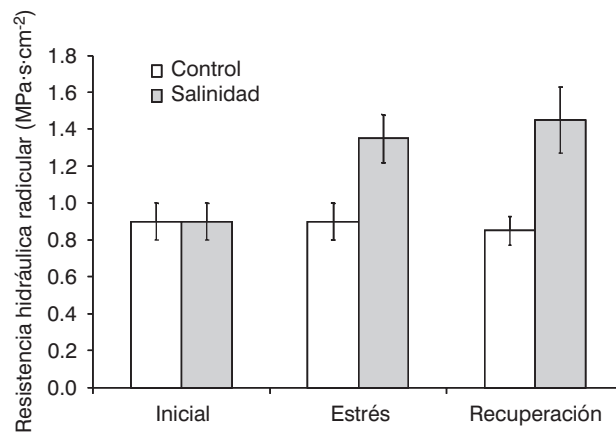
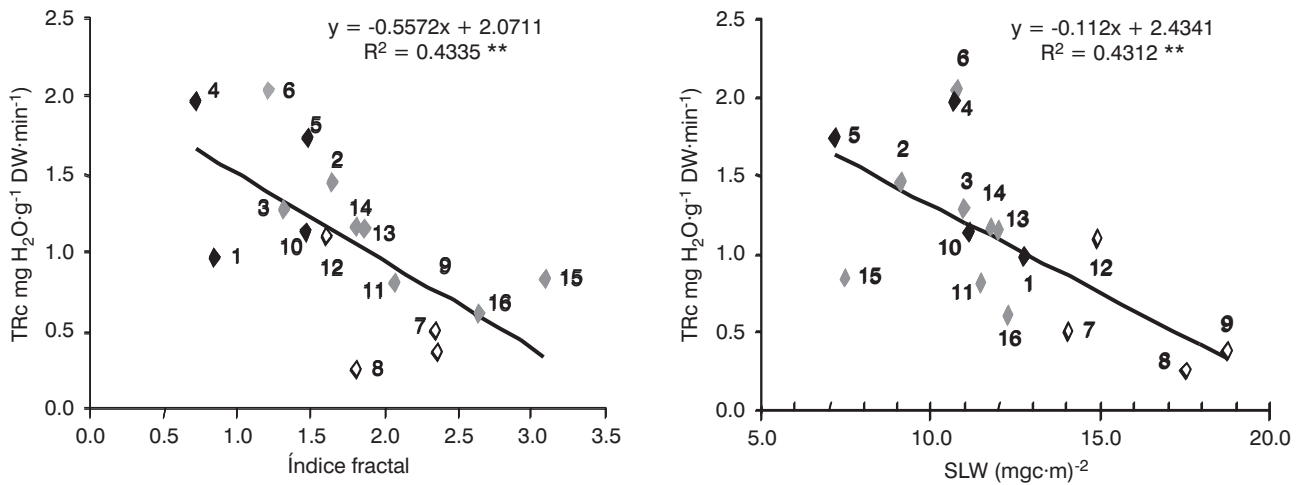


Figura 13. Efectos de la salinidad edáfica sobre la resistencia hidráulica de las raíces en plantas de *Argyranthemum coronopifolium* (De Herralde et al., 1998).

Tabla 3. Densidad estomática y densidad de tricomas en las caras adaxial y abaxial de hojas de *Lotus creticus creticus* y *Lotus creticus cytisoides*. (Savé et al., 2000)

	Estomas (uds./mm <sup>2</sup> )			Tricomas (uds./mm <sup>2</sup> )		
	AD	AB		AD	AB	
<i>L. creticus creticus</i>	309,42 ± 15,31	220,78 ± 11,11	*	189,05 ± 13,76	193,64 ± 18,11	ns
<i>L. creticus cytisoides</i>	269,64 ± 8,74	251,03 ± 4,23	*	133,63 ± 6,33	150,70 ± 7,75	ns
	*	*		*	ns	



**Figura 14.** Relación entre la tasa de transpiración cuticular ( $TR_C$ ) y el índice fractal (relación perímetro/superficie foliar) (izquierda) y relación entre la tasa de transpiración cuticular ( $TR_C$ ) y peso específico foliar (SLW) en 16 especies de *Quercus* plantadas en el Arboretum de la UC Davis (Savé *et al.*, 2003).

**Tabla 4.** Tasa de transpiración cuticular ( $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ) de hojas de *Q. ilex* de un año, a diferentes alturas sobre el nivel del mar y en dos situaciones de estrés hídrico contrastadas en el Montseny (Savé *et al.*, 1988)

$\psi_x$ (MPa)	1.145 m	1.000 m	900 m	650 m	250 m
$-0,32 \pm 0,008$	$0,65 \pm 0,12$ a	$0,67 \pm 0,05$ a	$0,48 \pm 0,10$ b	$0,39 \pm 0,12$ b	$0,37 \pm 0,02$ b
$-2,50 \pm 0,12$	$0,38 \pm 0,03$ a	$0,27 \pm 0,03$ b	$0,26 \pm 0,01$ b	$0,20 \pm 0,01$ c	$0,19 \pm 0,01$ c

### Aproximaciones al ciclo del agua en los ecosistemas terrestres. Los bosques un caso particular

Los bosques juegan un papel muy importante en el balance global de agua y energía en la tierra. Es bien conocido desde hace años que los bosques requieren cantidades de agua mayores que otras comunidades en condiciones ambientales similares (Gracia *et al.*, 1999; Piñol *et al.*, 1999; Rutter, 1975; Valentini, 2003).

El balance de agua de un bosque, y el control del ciclo del agua en su interior, es esencialmente el mismo que rige el clima en condiciones de mesoescala, si bien determinado por el relativamente bajo albedo, la rugosidad aerodinámica de las superficies y el importantísimo control fisiológico de los estomas. Los dos primeros están asociados a la características estructurales de los vuelos (forma, tamaño, densidad, color, inclinación,...), el tercero relacionado con las resistencias al paso del agua a través de los estomas y con la

que ofrece la capa límite, todo lo cual está relacionado con los dos primeros factores (Jarvis y McNaughton, 1986).

Para realizar el balance de agua es importante, como se ha destacado anteriormente, tener en cuenta si el vuelo del bosque se encuentra en condiciones de elevada humedad, o incluso mojado, o en condiciones de sequía edáfica y ambiental. En el primer caso serán muy importantes la forma y rugosidad del vuelo del bosque, ya que permitirá una mayor y más eficiente transferencia de vapor de agua debido a la turbulencia que la rugosidad genera, lo cual será importante en situaciones de baja radiación, como son los días lluviosos, el invierno, momentos o zonas con niebla, etc. La evaporación desde los vuelos aumenta exponencialmente con la temperatura, debido a los efectos de ésta sobre el déficit de presión de vapor junto con la turbulencia que genera la rugosidad de la cubierta (McNaughton, 1976; Kelliher y Jackson 2001). Así, los ecosistemas generalmente pierden más agua interceptada por evaporación

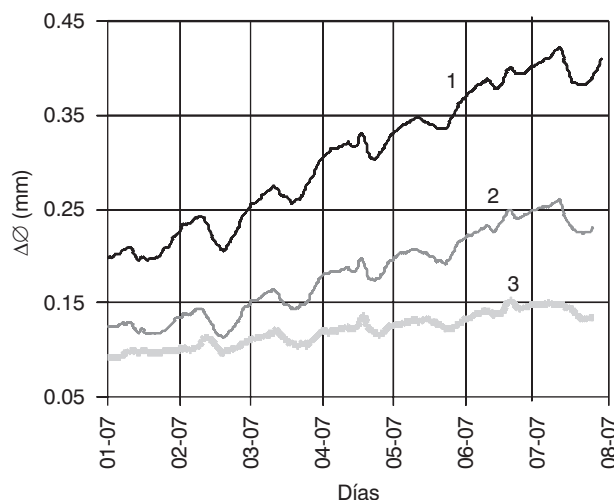
de vuelo en climas cálidos que en fríos. Deben considerarse, además, las aportaciones en forma de nieve ya que las cubiertas pueden interceptar y soportar hasta el doble de la cantidad de agua interceptada, que será proporcional al LAI. A parte de estas generalizaciones, las interacciones entre los múltiples controles sobre la evaporación del vuelo son tan complejas que es preferible tratarlos a través de modelos físicos que analizan todos estos factores simultáneamente (Monteith y Unsworth, 1990; Waring y Running, 1998).

En caso de sequía y de cubiertas vegetales con un determinado nivel de déficit hídrico, el control del ciclo del agua es mayoritariamente fisiológico, siendo los estomas el punto clave de regulación (Dolman *et al.*, 2003; Valentini, 2003).

Como se ha explicado, a medida que el suelo se va secando disminuye su conductividad hidráulica. Esto crea un umbral relativamente abrupto en la humedad de suelo, por debajo del cual disminuye la tasa de suministro de agua a las raíces y las plantas desarrollan déficits hídricos en sus tejidos lo cual hace disminuir la conductancia estomática y en consecuencia la transpiración. Esto hace que, en condiciones de sequía, la transpiración sea menos dependiente de las condiciones ambientales, estando principalmente controlada por la respuesta de los estomas al estado hídrico de la planta y, por extensión, de la comunidad.

Cuando las condiciones de suministro hídrico son adecuadas, la conductancia estomática, a pesar de ser un punto clave en la regulación de las pérdidas de agua, viene modulada por las condiciones ambientales. Entonces depende de las características de la cubierta que modifican la radiación recibida y el régimen de turbulencia, y en consecuencia el déficit de presión de vapor y la capa límite. Todo esto se verá ponderado por las variaciones en el estado hídrico, que aunque no lleguen a valores umbral de estrés, empiezan a desarrollar toda una serie de mecanismos fruto de la fisiología (tasa de crecimiento, relaciones hormonales,...) y de circunstancias ambientales independientes de la demanda evaporativa (nivel de nutrientes, patógenos,...).

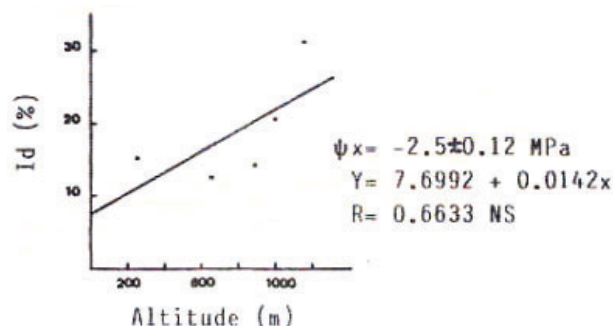
Para realizar un balance hídrico a corto y medio plazo hay que tener en cuenta el almacenaje de agua en el ecosistema. Así, para asumir balances a corto plazo debe tenerse en consideración el agua acumulada en la madera, en los troncos, en la biomasa, ya que ésta será la que responderá directamente a la demanda evaporativa, así el agua transpirada a primera hora de la mañana depende de esta fuente (Figura 15).



**Figura 15.** Evolución de la contracción diaria del tronco de 3 árboles, *Celtis australis*, sometidos a 3 aportes hídricos distintos ( $1 > 2 > 3$ ) (Savé, Biel y Casadesús 2002, datos no publicados).

Para balances a medio plazo y largo plazo y más en ecosistemas sometidos a poca o irregular precipitación, el almacenaje en el suelo juega un papel determinante en el balance de agua y en la implantación y supervivencia de determinados ecosistemas (Figura 16).

La salida de agua desde un determinado ecosistema (escorrentía, infiltración) depende de la precipitación y de la evapotranspiración, por tanto será una buena medida del nivel de vegetación de un determinado ecosistema, viéndose muy afectada por los cambios que se producen en la biomasa de la comunidad. Así masas



**Figura 16.** Efectos de la pendiente y profundidad de suelos en el índice de pérdida de electrolitos en hojas de *Q. ilex* de un año en El Montseny. Nótese como los árboles que crecen a alturas superiores a los 1.000 m, a pesar de disponer de un mayor régimen pluviométrico, disponen de una menor cantidad de agua debido a la inclinación, profundidad y pedregosidad de los suelos. (Savé *et al.*, 1988).

poco estructuradas o afectadas por perturbaciones (fuego, talas, pastoreo, etc.) incrementan las salidas de agua de un ecosistema. Por tanto el balance de agua ha de ser (Roy *et al.*, 2001; Stuart *et al.*, 2002; Ward y Robinson, 1990):

$$\text{Entradas} = \text{Salidas} + \text{Almacenamiento}$$

Pudiendo dividirse cada uno de los componentes en distintas fracciones:

Entradas: Precipitación + escorrentía superficial y sub-superficial + aguas profundas

Almacenamiento: Suelo + madera

Salidas: Intercepción + evaporación + transpiración + escorrentía superficial + infiltración a capas profundas del suelo

Así:

$$P = ET + Q + \Delta S + \Delta G$$

$P$  = precipitación

$ET$  = evapotranspiración

$Q$  = escorrentía ( $E_s + E_{ss} + E_{st}$  = Escorrentía superficial + Escorrentía subsuperficial + Escorrentía subterránea)

$\Delta S$  = variación del almacenaje de agua en el suelo

$\Delta G$  = variación del almacenaje de agua en las capas freáticas

Donde:

$$ET = E_i + E_t + E_s$$

$E_i$  = evaporación del agua interceptada por el dosel

$E_t$  = transpiración

$E_s$  = evaporación de la superficie del suelo y la hojarasca

A su vez, para estimar  $E_i$ :

$$E_i = Pb - (Tr + S)$$

$Pb$  = pluviometría bruta

$Tr$  = trascolación, que puede ser directa = precipitación incidente directamente al suelo descubierto o raso o a través de los huecos de la vegetación, o bien por goteo, que es el agua que estaba retenida en el dosel.

$S$  = escurrimiento cortical, es el agua que cae directamente sobre el fuste o que proviene de las copa y que resbala por las ramas.

Con todos estos parámetros se puede medir el balance de agua instantáneo de una masa forestal y también podría predecirse, modelizarse el mismo variando escenarios y situaciones (Gracia *et al.*, 1999; Valentini *et al.*, 2003).

## Referencias

- ALCAÑIZ J.M., SERRASOLSAS I., VALLEJO R., 1996. Efectes dels incendis forestals sobre el sòl. En: Ecologia del Foc. Ed. J. Terradas. Ed. Proa. Barcelona. Pp. 111-130.
- ALDER N.N., SPERRY J.S., POCKMAN W.T., 1996. Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia*, 105: 293-301.
- ALSCHER R.G., CUMMING J.R., 1990. Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms. *Plant biology* vol. 12. Wiley-Liss. New York.
- BIEL C., 2002. Efectes de diferents tractaments agrònomic i de la micorizació en la bioproducció de *Rosmarinus officinalis* L. en la fase de viver i en restauracions paisatgístiques en condicions de clima mediterrani. Tesis doctoral de la Universitat Autònoma de Barcelona. 176pp.
- CALDWELL M.M., PEARCY R.W., 1994. Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. *Ecophysiological processes above- and belowground*. Academic Press, San Diego
- CALDWELL M.M., DAWSON T.E., RICHARDS J.H., 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113: 151-161.
- CANADELL J., JACKSON R.B., EHLERINGER J.R., MOONEY H.A., SALA O.E., SCHULZE E.D., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: 583-595.
- 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.). *Annal des Sciences Forestiers*, 49: 225-233.
- COWAN I.R., 1978. Water use in higher plants. In McIntyre AK (Edit). *Water: planets, plants and people*. Aust. Acad. Sci. pp. 71-107. Cambridge.
- DAVIES P.J., 1995. Plant hormones. *Physiology, biochemistry and molecular biology*. Kluwer Academic Publishers. Dordrech.
- DAVIES P.J., 2004. Plant hormones. *Biosynthesis, signal transduction, action*. Kluwer Academic Publishers. Dordrech.
- DAVIS S.D., MOONEY H.A., 1986. Tissue water relations of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia* 70: 527-535.

- DAWSON T.E., 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.
- DE HERRALDE F., 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de variedades de almendro. Tesis doctoral. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.
- DE HERRALDE F., BIEL C., SAVÉ R., MORALES M.A., TORRECILLAS A., ALARCÓN J.J., SÁNCHEZ-BLANCO M.J., 1998. Effect of water and salt stresses on the growth, gas exchange and water relations in *Argyranthemum coronopifolium* plants. *Plant and Soil* 139: 9-17.
- DIAMANTOPOULOS J., BIEL C., SAVÉ R., 2001. Meccanismi di resistenza/sensibilità nei confronti dell'aerosol marino inquinato nella vegetazione costiera della zona di Barcellona. *Economia Montana - Linea Ecologica* 1: 55-61.
- DINGMAN S.L., 2001. *Physical Hydrology*. Prentice-Hall. Upper Saddle River, N.J.
- DOLMAN A.J., MOORS E.J., GRUNWALD T., BERBIGIER P., BERNHOFER C., 2003. Factors controlling forest atmosphere exchange of water, energy and carbon. Chapter 10. pp. 207-223. In *Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forst*. Valentini, R. Edit. Ecological Studies 163. Springer-Verlag. Berlin.
- ESTAÚN V., SAVÉ R., BIEL C., 1997. AM inoculation as a biological tool to improve plant revegetation of a disturbed soil with *Rosmarinus officinalis* under semi-arid conditions. *Applied Soil Ecology* (6): 223-229.
- EVANS R.Y., GARCÍA-NAVARRO C., SACHS R., SAVÉ R., 1997. Effects of some roots characteristics on plant water status of two ornamental shrubs. Memoria beca CIRIT. En Curso de doctorado UAB. Procesos Ecofisiológicos y Cambio Global.
- GARTNER B.L., 1995. *Plant stems. Physiology and functional morphology*. Academic Press. San Diego.
- GIVNISH T.J. (ed.), 1986. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press. Cambridge. UK.
- GRACIA C., TELLO E., SABATÉ S., BELLOT J., 1999. GOTILWA: An integrated model of water dynamics and forest growth. In *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Rodà, F., Retana, J., Gracia, C.A. y Bellot, J. (eds.) Springer-Verlag. Berlin.
- GRAMMATIKOPOULOS G., MANETAS Y., 1994. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Can. J. Bot.* 72: 1805-1811.
- HENDRY G.A.F., GRIME J.P., 1993. *Methods in comparative plant ecology*. Chapman and Hall. London.
- HOLBROOK N.M., 1995. Stem water storage. Chapter 7. In *Plant stems. Physiology and functional morphology*. Academic Press. San Diego.
- HUTLEY L.B., DOLEY D., YATES D.J., BOONSANER A., 1997. Water balance of an Australian subtropical rain forest at altitude: The ecological and physiological significance of intercepted cloud and fog. *Aust. J. Bot.* 45: 311-329.
- JACKSON R. B., CANADELL J., EHLERINGER J.R., MOONEY H.A., SALA O.E., SCHULZE E.D., 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389-411.
- JARVIS P.G., MCNAUGHTON K.G., 1986. Stomatal control to transpiration: scaling up from leaf to region. *Adv. Ecol. Res.* 15: 1-49.
- KARTIENS G., 1996. *Plant Cuticles. An integrated functional approach*. Áios Scientific Publishers. Oxford.
- KELLIHER F.M., JACKSON R., 2001. Evaporation and the water balance. In *the Physical Environment*. Oxford University Press. Melbourne.
- KOLEK J., KOZINKA V., 1992. *Physiology of the plant root system*. Kluwer Academic Publishers. Bratislava.
- KÖRNER C., SCHEEL J.A., BAUER H., 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica* 13: 45-82.
- KOZLOWSKI T.T., 1984. *Flooding and Plant Growth*. Academic Press. Orlando.
- KOZLOWSKI T.T., PALLARDY S.G., 1997. *Growth control in woody plants*. Academic Press. San Diego.
- KROON H., WISER E.J.W., 2003. *Root ecology*. Springer-Verlag. Berlin.
- LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H., 1981. *Physiological plant ecology I. Responses to physical environment*. Encyclopedia of plant physiology. New series. Vol. 12A. Springer Verlag. Berlin.
- LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H., 1982. *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation*. Encyclopedia of plant physiology. New series. Vol. 12B. Springer Verlag. Berlin.
- LARCHER W., 1980. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag. Berlin.
- LARCHER W., 1995. *Physiological Plant Ecology*. 3rd ed. Springer-Verlag.
- LEVITT J., 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Vols. 1 and 2. T.T. Kozlowski Edit. Academic Press. New York.
- LO GULLO M.A., SALLEO S., 1993. Different vulnerabilities of *Quercus ilex* L. to freeze- and summer drought-induced xylem embolism: an ecological interpretation. *Plant, Cell and Environment*, 16: 511-519.
- LUQUE J., COHEN M., SAVÉ R., BIEL C., ÁLVAREZ I.F., 1999. Effects of three fungal pathogens on water relations, chlorophyll fluorescence and growth of *Quercus suber* L. *Annals of Forest Science* 56 (1): 19-26.
- MARGALEF R., 1974. *Ecologia*. Edit. Omega. Barcelona.
- MCNAUGHTON K.G., 1976. Evaporation and advection: evaporation from extensive homogeneous surface. *Quarterly J. Royal Meteorol. Soc.* 102: 181-191.
- MOONEY H.A., WINNER W.E., PELL E.J., 1991. *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, California, USA.
- MONTEITH J.L., UNSWORTH M.H., 1990. *Principles of environmental physics*. Hodder and Stoughton. London.
- NEPSTAD D.C., CARVALHO C.R., DAVIDSON E.A., JIPP P.H., LEFEBVRE P.A., NEGREIROS P., SILVA E.D., STONE T.A., TRUMBORE S.E., VIEIRA S., 1994. The

- role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forest and pastures. *Nature* 372: 666-669.
- NOBEL P.S., 1991. Physicochemical and environmental plant physiology. Academic Press. San Diego.
- NULSEN R.A., BLIGH K.J., BAXTER I.N., SOLIN E.J., IMRIE D.H., 1986. The fate of rainfall in a mallee and heath vegetated catchment in southern western Australia. *Aust. J. Ecol.* 11: 361-371.
- PASSIOURA J.B., 1982. Water in the soil-plant-atmosphere continuum. pp. 5-33. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology II, Water relations and carbon assimilation*. Encyclopedia of Plant Physiology, New series vol. 12 B. Springer-Verlag, Berlin.
- PASTOR N., BURES S., SAVÉ R., MARFÀ O., PÀGES J.M., 1997. Transplant adaptation in landscape of ornamental shrubs in relation with substrate physical properties and container size. Proc. XVIII Congress on Substrates and Soilless Culture, Windsor, Canada.
- PEARCY R.W., EHLERINGER J., MOONEY H.A., RUNDEL P.W. (eds.), 1989. *Plant physiological Ecology. Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, London-New York.
- PERY M., SAVÉ R., OLIVELLA C., 1987. Algunas respuestas fisiológicas y morfológicas de plántulas de *Quercus ilex* y *Quercus pubescens* sometidas a asfixia radicular. Proc. VII Reunión Nacional SEFV. Oviedo.
- PIÑOL J., AVILA A., ESCARRÉ A., 1999. Water balance in catchments. In *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Rodà F., Retana J., Gracia C.A., Bellot J. (eds.), Springer-Verlag, Berlin.
- PITACO A., GALLINARO N., GIULIVO C., 1992. Evaluation of actual evapotranspiration of a *Quercus ilex* L. stand by the Bowen ratio-energy budget method. *Vegetatio* 99-100: 163-168.
- PRASAD M.N.V. (ed), 1997. *Plant Ecophysiology*. John Wiley & Sons Inc. New York. U.S.A.
- REIGOSA M.J., 2001. *Handbook of plant ecophysiology techniques*. Edit. Reigosa, M.J. Kluwer Academic Publishers. Dordrech.
- RODÀ F., RETANA J., GRACIA C.A., BELLOT J., 1999. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlin.
- RODÀ F., 1984. Capítulo 5. Economía hídrica. En *Introducción a l'ecologia del faig en El Montseny*. Ed. Diputació de Barcelona. Servei de Parcs Naturals. ISBN 84-05-0401-5.
- ROY J., SAUGIER B., MOONEY H.A., 2001. *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press. San Diego.
- ROY J., ARONSON J., DI CASTRI F., 1995. Time scales of biological responses to water constraints. The case of mediterranean biota. SPB Academic Publishing. Amsterdam.
- RUNDEL P.W., 1982. Water uptake by organs other than roots. In: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology II, Water relations and carbon assimilation*. Encyclopedia of Plant Physiology, New series vol. 12B. Springer-Verlag, Berlin.
- RUSELL G., MARSHALL B., JARVIS P.G., 1989. *Plant canopies: their growth, form and function*. Cambridge University Press. Cambridge.
- RUTTER A.J., 1975. The Hydrological cycle in vegetation. In Monteith J.L. (Edit). *Vegetation and atmosphere*. Vol.I. Academic Press. London.
- SAVÉ R., 1986. *Ecofisiología de les relacions hídriques en l'alzina al Montseny (La Castanya)*. Tesis doctoral. Facultat de Ciències. Universitat Autònoma de Barcelona.
- SAVÉ R., SERRANO L., 1986. Some physiological and growth responses of kiwifruit (*Actinidia chinensis*) to flooding. *Physiol. Plant.* 66: 75-78,
- SAVÉ R., RABELLA R., TERRADAS J., 1988. Effects of low temperature on *Quercus ilex* L. ssp. *ilex* water relations. *Time Scales and Water Stress*. pp 103-105. 5<sup>TH</sup> MEDECOS. IUBS. Paris.
- SAVÉ R., BIEL C., DE HERRALDE F., 2000. Leaf pubescence, water relations and chlorophyll fluorescence in two subspecies of *Lotus creticus* L.. *Biologia Plantarum* 43 (2): 239-244.
- SAVÉ R., BIEL C., DE HERRALDE F., ROBERTS W., EVANS R., 2003. Some ecophysiological characteristics of leaves of sixteen *Quercus* species. A: *Optimisation of Water Use by Plants in the Mediterranean*. Cala Bona, Mallorca, 24-27 March, 2003. Association of Applied Biologists.
- SAVÉ R., CASTELL C., TERRADAS J., 1999. Gas exchange and water relations. In *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Rodà, F., Retana, J., Gracia, C.A. y Bellot, J. (eds.) Springer-Verlag, Berlin.
- SAVÉ R., BIEL C., DE HERRALDE F., BAYONA J. M.<sup>a</sup>, DIAMANTOPOULOS J., 2001. Efectos del aerosol marino contaminado en la vegetación en el área mediterránea de la Península Ibérica. *Jardineros* 12: 11-15.
- SCHÖNHERR J., 1982. Resistance of Plant Surfaces to Water Loss: Transport properties of cutin, suberin and associated lipids. In O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology II, Water relations and carbon assimilation*. Encyclopedia of Plant Physiology, New series vol. 12B. Springer-Verlag, Berlin.
- SCHULZE E.D., 1991. Water and nutrient interactions with plant water stress, In chapter 4 Mooney, H.A., Winner, W.E. y Pell, E.J. 1991. *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, California, USA.
- SCHULZE E.D., KELLIHER F.M., KÖRNER C, LLOYD J., LEUNING R., 1994. Relationship among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate and plant nitrogen nutrition: A global ecology scaling exercise. *Ann. Rev. of Ecology and Systematics*. 25: 629-660.
- SLATYER R.O., 1967. *Plant-Water-relations*. Academic Press. London.
- SLAVIK B., 1974. *Methods of studying plant water relations*. Ecological studies 9. Chapman and Hall / Academic Press. London/Berlin.
- SMITH J.A.C., GRIFFITHS H., 1993. *Water Deficits. Plant responses from cell to community*. Bios Scientific Publishers. Oxford.

- SPERRY J.S., 1995. Limitations on stem water transport and their consequences. pp. 105-124. En: B.L. Gartner (ed.). *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. Physiological Ecology Series. Academic Press. San Diego.
- SPERRY J.S., TYREE M.T., 1990. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology*, 88: 591-587.
- STUART F. Ch., MATSON P.A., MOONEY H.A., 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag. New York.
- TERRADAS J., 1984. Introducció a l'ecologia del faig en el Montseny. Ed. Diputació de Barcelona. Servei de Parcs Naturals. ISBN 84-505-0401-5.
- TERRADAS J., SAVÉ R., 1992. The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. *Vegetatio* 99-100: 137-145.
- TYREE M.T., DIXON M.A., 1986. Water stress-induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiologia Plantarum*, 66: 397-405.
- TYREE M.T., JARVIS P.G., 1982. Water in tissues and cells. Chapter 2. pp: 36-71. In *Physiological Plant Ecology II*. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Vol. 12B. Springer-Verlag. Berlin.
- TYREE M.T., ZIMMERMANN M.H., 2002. Xylem structure and the ascent of sap. 2<sup>nd</sup> edition. Springer-Verlag, Berlin. Germany.
- VALENTÍNI R., 2003. Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forest. *Ecological Studies* 163. Springer-Verlag. Berlin.
- WARD R.C., ROBINSON M., 1990. *Principles of Hydrology*. McGraw Hill, London.
- WARING R.H., RUNNING S.W., 1998. *Forest Ecosystems: Analysis at multiple scales*. Academic Press. New York.
- ZIMMERMANN M.H., MILBURN J.A., 1982. Transport and storage of water. pp. 135-151. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology II, Water relations and carbon assimilation*. Encyclopedia of Plant Physiology, New series vol. 12B. Springer-Verlag, Berlin.
- ZIMMERMANN M.H., 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin. Germany.