

Arquitectura hidràulica, vulnerabilitat a l'embolisme i resistència a la sequera en plantes llenyoses

Jordi Martínez-Vilalta
Josep Piñol

Universitat Autònoma de Barcelona.
Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals
08193 Bellaterra (Barcelona). Spain

Manuscrit rebut el febrer de 1999

Resum

Els darrers anys han canviat algunes de les idees referents a les relacions hídriques de les plantes. D'una banda, s'ha posat més èmfasi en l'estudi del transport d'aigua a l'interior del xilema i, de l'altra, s'ha reconegut l'existència de limitacions biofísiques relacionades amb l'arquitectura d'aquesta via. En particular, la vulnerabilitat a l'embolisme del xilema ha estat considerada com un dels factors principals que determinen la capacitat de les plantes per fer front a determinats estrès ambientals. En relació a la sequera, s'han mesurat les corbes de vulnerabilitat de més de cent espècies des del desenvolupament de les tècniques hidràuliques, a mitjans dels vuitanta. Aquestes dades mostren una enorme variabilitat, tant intra- com interespecífica, que ha estat relacionada amb les condicions ambientals i amb la història evolutiva. En aquest treball fem una revisió d'aquestes dades i intentem extreure'n algunes implicacions ecològiques i evolutives.

Paraules clau: cavitació, estrès hídric, flux de saba, corbes de vulnerabilitat, transport d'aigua, anatomia del xilema.

Abstract. *Hydraulic architecture, vulnerability to embolism and resistance to drought in woody plants*

Last years, some ideas concerning plant water relations have changed. On one hand, more emphasis has been put in the study of water transport inside the xylem and, on the other, biophysical limitations related to the architecture of this pathway have been recognized. In particular, vulnerability to xylem embolism has been pointed out as one of the main factors determining the ability of plants to cope with some environmental stresses. In relation to drought, vulnerability curves have been measured for more than a hundred species since the development of the hydraulic techniques, in mid eighties. These data show an enormous variability, both intra- and interespecific, which has been related to environmental conditions and evolutionary history. In this paper we review these data and try to extract some ecological and evolutionary implications.

Key words: Cavitation, drought stress, ecological and evolutionary implications, sap ascent, vulnerability curves, water transport, xylem anatomy.

1. Introducció. El transport d'aigua a través de les plantes

L'economia hídrica de les plantes es pot dividir en tres aspectes principals: 1) Absorció de l'aigua del sòl per part de les arrels fines; la qual cosa és determinada, a més de per les característiques del sòl, pels atributs del sistema radicular, que fixa el volum d'aigua disponible per a la planta (Passioura, 1988). 2) Evaporació de l'aigua a les fulles. Les plantes poden regular la transpiració, que determina la demanda evaporativa a nivell de les fulles, mitjançant l'activitat estomàtica i el control i característiques de l'àrea foliar (Whitehead, 1998). 3) Transport de l'aigua des de les arrels fins a les fulles, fonamentalment a través dels conductes del xilema. L'arquitectura hidràulica del sistema conductor (incloent l'emmagatzematge d'aigua) estableix la capacitat de la planta per satisfer la demanda d'aigua amb els recursos disponibles (Tyree & Ewers, 1991). Tradicionalment, tot i que sempre s'ha reconegut la importància dels tres processos, els dos primers han estat més estudiats que el tercer. El present treball se centra precisament en aquest tercer aspecte. Es fa una revisió del transport de l'aigua a l'interior del sistema conductor de les plantes, fent especial èmfasi en l'embolisme i en les seves implicacions ecològiques en relació a la sequera.

Històricament, la pujada de l'aigua pel xilema de les plantes ha estat un tema controvertit i s'han proposat diversos mecanismes diferents per explicar-la. A partir dels anys seixanta, amb el desenvolupament de la cambra de pressió (Scholander et al., 1965), la teoria de la tensió-cohesió (Dixon & Joly, 1894) passa a ser acceptada de manera gairebé universal. Aquesta teoria defensa que la força motriu per a l'ascens de l'aigua prové del dèficit de potencial hídric que la tensió superficial genera a les superfícies d'evaporació de les fulles durant la transpiració. El gradient de potencial hídric resultant, juntament amb l'elevada cohesió i adhesió de l'aigua a l'interior dels elements conductors, explica l'ascens de l'aigua fins a les capçades dels arbres (a més de 100 m d'alçària en alguns casos). La força directora de la difusió del vapor d'aigua durant la transpiració és el gradient de pressió de vapor entre els espais intercel·lulars del mesòfil i l'atmosfera.

Les elevades pressions negatives (tensions) al xilema que implica la teoria de la tensió-cohesió han estat molt controvertides i, encara avui, són objecte de debat (Canny, 1995; 1997a; 1997b; 1998; Smith, 1994; Zimmermann et al., 1994). Tanmateix, evidències recents semblen confirmar l'existència d'aquestes tensions (Holbrook et al., 1995; Pockman et al., 1995; Sperry & Saliendra, 1994; Sperry et al., 1996; Steudle, 1995). Aparentment, doncs, només en condicions de molt baixa transpiració i per a plantes de poca alçària, la pressió radicular (originada pel transport actiu d'ions que fa disminuir el potencial osmòtic del xilema de l'arrel) o altres mecanismes relacionats també amb el potencial osmòtic podrien tenir importància en el transport d'aigua cap a les parts aèries. De tota manera, alguns dels resultats experimentals obtinguts recentment per Canny (1997a; 1997b; 1998), i també Zimmermann et al. (1994; 1995) i Smith (1994), són difícils d'interpretar utilitzant la teoria de la tensió-cohesió, la qual cosa ha portat al primer

d'aquests autors a proposar un nou mecanisme, que ell anomena teoria de la pressió compensant (Canny, 1995; 1998). Milburn (1996) i Tyree (1997) ofereixen revisions d'aquesta controvèrsia i defensen la vigència de la teoria de la tensió-cohesió.

L'arquitectura hidràulica de les plantes i, en particular, l'estructura del seu xilema influeix en el moviment de l'aigua des de les arrels fins a les fulles. El 1948, van den Honert va quantificar la teoria de la tensió-cohesió proposant un model en el qual es poden relacionar el flux d'aigua, les forces motrius i les resistències al flux seguint una cadena de compartiments des del sòl fins a l'atmosfera (continu sòl-planta-atmosfera, SPAC). Aquest model es basa en una analogia amb la Llei d'Ohm per al corrent elèctric, de manera que el flux a través de cada compartiment és proporcional al gradient de potencial hídric al seu interior i inversament proporcional a la resistència al flux del compartiment. L'aplicació d'aquest model presenta una sèrie de limitacions a causa de les suposicions simplificadores en què es basa (Pallardy, 1989), però, tot i això, ha proporcionat una estructura bàsica molt útil per entendre les relacions hídriques de les plantes. A les plantes reals, les resistències són dinàmiques i el sistema emmagatzema aigua (no és estacionari) (Holbrook, 1995).

En el context anterior és molt important saber quin dels compartiments és el més crític en el transport d'aigua cap a les fulles. Històricament s'havia donat relativament poca importància al xilema davant dels teixits vius d'arrels i fulles, però càlculs més recents (Schultz & Mathews, 1989; Tyree & Ewers, 1991; Tyree & Sperry, 1988) mostren que en les plantes llenyoses la major part de la caiguda de potencial hídric des del sòl fins a les fulles acostuma a produir-se al sistema vascular, incloent la interfície pecíol-fula. Per a arbres i cultius, Sperry (1995) cita que entre el 20 i el 60% de la caiguda de potencial entre el sòl i les fulles es produeix al xilema de la part llenyosa.

2. El xilema: estructura i funció

El xilema és un teixit complex, amb diverses funcions. Les tres bàsiques són: 1) la conducció d'aigua i soluts, 2) el suport mecànic i 3) l'emmagatzematge d'aigua i nutrients. Aquesta múltiple funcionalitat fa que el xilema contingui cèl·lules de diversos tipus: traqueides, vasos, fibres i parènquima. Tanmateix, l'aspecte més fonamental del xilema és el seu paper com a teixit conductor que permet el transport d'aigua a llargues distàncies dins dels vegetals.

La conducció d'aigua al xilema és duta a terme, bàsicament, per dos tipus de cèl·lules: les traqueides i els elements dels vasos. Les traqueides són les que van aparèixer primer durant l'evolució, i són les que actualment trobem al xilema de les gimnospermes (a les angiospermes també n'hi ha però hi tenen un paper secundari). Es caracteritzen per ser relativament llargues (poden superar els 10 mm) i estretes ($\phi < 55 \mu\text{m}$). Els vasos de les angiospermes, per la seva banda, estan constituïts per sèries de cèl·lules individuals anomenades elements dels vasos, que són més curtes i gruixudes que les traqueides. Aquestes cèl·lules tenen les parets transversals parcialment o totalment dissoltes, de manera que formen conjuntament llargs

«capil·lars», que poden arribar a tenir 500 µm de diàmetre i alguns metres de llargada. Aquestes longituds poden ser molt variables fins i tot dins d'un mateix individu (Zimmermann, 1983). Quan estan madurs i en funcionament, tant els elements dels vasos com les traqueïdes, consisteixen en simples parets cel·lulars, ja que el protoplasma ha degenerat completament per oposar la mínima resistència al pas de l'aigua. En el cas de les traqueïdes i d'alguns vasos la individualitat de cada cèl·lula no es perd totalment.

En general, els vasos estan interconnectats formant xarxes molt complexes. Zimmermann (1983) descriu amb detall l'estructura d'aquestes xarxes. Les zones de comunicació entre vasos presenten unes estructures poroses sense paret secundària que permeten el pas de l'aigua i que, com veurem més endavant, tenen un paper molt important en la funcionalitat del xilema.

El flux d'aigua a través dels vasos es pot assimilar, en una primera aproximació, al flux a través de capil·lars. Segons l'equació de Hagen-Poiseuille, el cabal que passa per un capil·lar és:

$$dV/dt = K dP/dl \quad (\text{eq. 1})$$

on V és el volum (m^3), t és el temps (s), K és la conductivitat hidràulica (invers de la resistivitat; $m^4 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), P és la pressió (MPa) i l és la longitud a través de la qual té lloc el flux (m). En l'equació anterior la conductivitat hidràulica és:

$$K = r^4 \pi / 8 \eta \quad (\text{eq. 2})$$

essent r el radi del capil·lar (m), i η la viscositat de l'aigua (MPa s). Com que la conductivitat està relacionada amb el radi a la quarta potència, l'amplada del conducte és crítica. Petites variacions en aquesta tenen grans efectes en el flux. Des del punt de vista de la conducció d'aigua pel xilema, doncs, els vasos gruixuts són molt més eficients que els prims.

Ara bé, els conductes del xilema no són capil·lars perfectes: l'aigua ha de travessar, cada certa distància, les membranes que separen els vasos (o les traqueïdes) i, a més, les parets d'aquests no són planes sinó que presenten rugositats. És per això que quan es comparen els fluxos teòrics calculats a partir de la distribució de diàmetres dels vasos amb els mesurats experimentalment, aquests darrers sovint són molt inferiors (Pallardy, 1989; Zimmermann, 1983). Les irregularitats presents a la paret interior dels vasos poden tenir un significat adaptatiu i un important paper en la conducció d'aigua pel xilema (Roth, 1996).

3. El fenomen de la cavitació

El fet que, segons la teoria de la tensió-cohesió, l'aigua hagi d'estar sotmesa a pressions negatives dins dels vasos planteja un problema, ja que a temperatura ambient (*ca.* 20 °C) la pressió de vapor de l'aigua és molt més alta, d'aproximadament + 2.3 kPa. Per tant, l'aigua al xilema es troba en un estat metaestable, que només es pot mantenir perquè les plantes aconseguen excloure gairebé com-

pletament les bombolles d'aire (però no els gasos dissolts) de l'aigua que entra al xilema i de les parets dels conductes. És a dir, eliminen els punts de nucleació per l'evaporació. Ara bé, aquesta capacitat de les plantes no és infinita, la qual cosa determina que: 1) hi ha una tensió límit a partir de la qual es produeix la vaporització de l'aigua als vasos (fenomen conegut amb el nom de cavitació; Apfel, 1972; Plesset & Prosperetti, 1977; Sedgewick & Trevena, 1976), amb el consegüent trencament de la columna d'aigua i l'obstrucció del vas afectat; i 2) hi ha, com veurem més endavant, un diàmetre màxim dels vasos i/o dels porus que els comuniquen a partir del qual existeix un risc important de dany generalitzat al sistema conductor.

Quan es produeix la cavitació a un vas, l'aire dels espais cel·lulars que l'envolten difon cap al seu interior, donant lloc a la formació d'una embòlia. Aquesta embòlia s'anirà expandint fins que arribi a les zones d'interconnexió entre vasos, les quals, gràcies al reduït diàmetre dels seus porus, actuen com a filtres, implicant el pas de la interfície aigua-vapor sempre que la tensió no sobrepassi un cert valor que ve expressat per la llei de Laplace:

$$\Delta P = 2 \gamma / r \quad (\text{eq. 3})$$

on P és la pressió (o el potencial hídric) en MPa, γ és la tensió superficial de la interfície aire-aigua (J m^{-2}), i r el radi del porus (m).

Des del punt de vista funcional, embolisme i cavitació poden considerar-se sinònims. Quan un vas s'embolitzza, deixa de ser disponible per la conducció de l'aigua. Els agents i els mecanismes que donen lloc a la cavitació són encara poc coneguts. Tanmateix, se sap que les glaçades, l'estrès per dèficit hídric, els patògens o els danys mecànics poden induir-la.

L'embolisme causat per les glaçades hivernals es produeix, probablement, per una combinació de dos mecanismes (Tyree & Sperry, 1989). El primer és l'expansió de les bombolles d'aire que es produeix al xilema després de la descongelació. Aquestes bombolles són forçades fora de la solució durant la congelació, ja que la solubilitat de l'aire és menor en el gel que en l'aigua líquida, i passen a actuar com a punts de nucleació de la cavitació. El segon mecanisme és la sublimació directa a partir de l'aigua glaçada als vasos, la qual cosa es produeix sobretot en dies d'hivern assolellats.

Actualment, sembla que el mecanisme que millor explica la formació d'una embòlia a causa del dèficit hídric és la fallida del menisc que separa aire i aigua als porus que connecten un vas ja embolitzat (ple d'aire) i un de funcional. El dèficit hídric causa una disminució de la pressió a la qual està sotmès el xilema (*i.e.* la pressió es fa més negativa al vas funcional) i, per tant, augmenta la diferència de pressió entre el vas ple d'aire (que es troba a pressions d'entre *ca.* 2.3 kPa i l'atmosfèrica) i el vas que transporta aigua. Això fa disminuir el radi de curvatura del menisc, fins al punt que aquest es fa més petit que el radi del porus i es desprèn una bombolla d'aire cap al lumen del conducte xilemàtic (figura 1). Aquesta bombolla actua com a punt de nucleació de la cavitació (nucleació heterogènia). La relació entre el diàmetre del porus i la diferència de pressió necessària

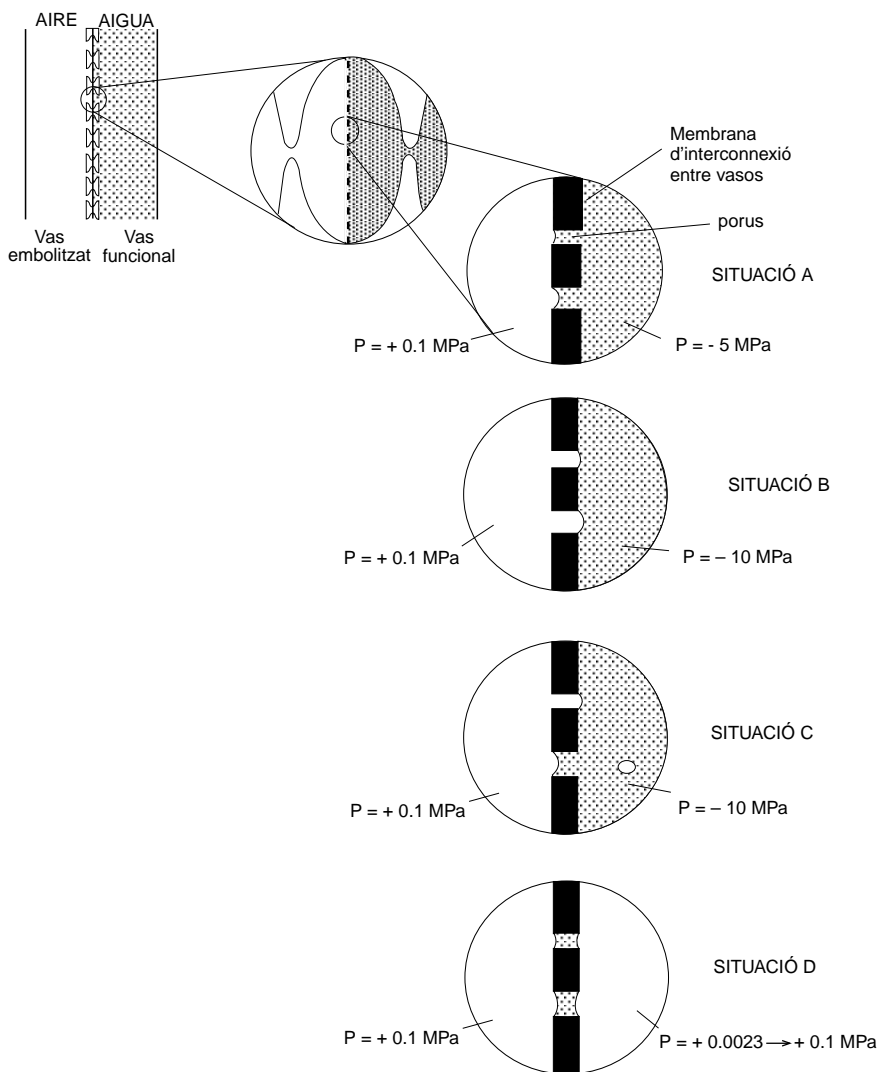


Figura 1. Esquema que mostra el procés pel qual un vas s'embolitzava. Situació A: la tensió a la qual està sotmesa l'aigua al vas funcional no és prou gran com per empènyer la interfície a través dels porus. Situació B: a mesura que la tensió augmenta disminueix el radi de curvatura del menisc. Situació C: es desprèn una bombolla d'aire a l'interior del vas funcional. Situació D: l'aigua del vas funcional esdevé vapor i l'aire dels espais intercel·lulars penetra al seu interior. Modificat a partir de Jarbeau et al. (1995) i Zimmermann (1983).

per desplaçar el menisc aire-aigua a través dels porus és expressada per la llei de Laplace (eq. 3).

Obviament, el mecanisme anterior implica que han d'existir alguns vasos embolitzats inicialment, però això passa freqüentment com a conseqüència del consum per herbívors o de danys mecànics, que posen en contacte alguns elements del xilema amb l'aire atmosfèric (vegeu Tyree & Sperry, 1989 per a una revisió d'aquest i altres mecanismes proposats). El mecanisme anterior es correspon amb la «air seeding hypothesis» defensada per Zimmermann (1983). Evidències recents donen suport a aquesta hipòtesi (Cochard et al., 1992; Jarbeau et al., 1995; Pockman et al., 1995; Salleo et al., 1996; Sperry & Saliendra, 1994; Sperry & Tyree, 1988; 1990; Tyree & Sperry, 1989).

Pel que fa als factors estructurals que determinen la resistència a l'embolisme, s'ha observat que els conductes més amples (amb major diàmetre o volum) tendeixen a ser més vulnerables. Aparentment, això es compleix sempre que les glaçades són les causants de l'embolisme (Lo Gullo & Salleo, 1993; Sperry & Sullivan, 1992; Sperry et al., 1994). En el cas del dèficit hídric, però, sembla ser una conseqüència de la correlació existent entre la mida dels vasos i la dels porus a les zones d'interconnexió, més que no pas el reflex d'una major susceptibilitat inherent dels conductes més amples. L'afirmació anterior es veu corroborada pel fet que sovint les correlacions entre els diàmetres dels vasos i les vulnerabilitats a l'embolisme (causat per dèficit hídric) es troben intraespecíficament (Lo Gullo & Salleo, 1993; Lo Gullo et al., 1995) o intraindividualment (Hargrave et al., 1994; Sperry & Saliendra, 1994) però no interespecíficament (Sperry & Sullivan, 1992; Sperry & Tyree, 1990; Sperry et al., 1994; Tyree & Dixon, 1986; Tyree & Sperry, 1989; Piñol & Sala, resultats no publicats). Els porus menys vulnerables a l'embolisme (*i.e.* amb un diàmetre menor) són també els que ofereixen una major resistència hidràulica, la qual cosa determina que, fins a cert punt, hi hagi d'haver un compromís entre resistència a l'embolisme i eficiència en la conducció de l'aigua (Tyree et al., 1994a). Aquest fet explicaria que, en general, existeixi una correlació entre la vulnerabilitat d'una espècie i els potencials hídrics que experimenta a la natura (Sperry & Tyree, 1990; Tyree & Ewers, 1991; Tyree & Sperry, 1989).

Si, tal com sembla, la reducció en la conducció de l'aigua que causa l'embolisme pot ser crítica per a la planta, els mecanismes de reparació han de tenir una gran importància. La redissolució de l'aire als vasos embolitzats requereix, en principi, que les pressions al xilema esdevinguin positives o només lleugerament inferiors a l'atmosfèrica. Això succeeix en plantes herbàcies a causa de la pressió radicular, de manera que aquesta sembla tenir-hi un important paper en la reparació de les embòlies (Tyree & Sperry, 1988, 1989). El mecanisme de reparació no està tan clar a les plantes llenyoses (però vegeu Pickard, 1989) i, durant una època amb estrès hídric, les embòlies semblen ser, sovint, irreversibles. Aquests és el cas, per exemple, del presseguer (Cohen et al., 1997). En un estudi recent, tanmateix, Zwieniecki & Holbrook (1998) posen de manifest l'elevat dinamisme del percentatge de vasos funcionals en tres espècies amb propietats hidràuliques molt diferents. La recuperació és més fàcil en les coníferes, a causa

del reduït diàmetre de les traqueïdes (Edwards et al., 1994; Yang & Tyree, 1992). S'han proposat mecanismes alternatius per explicar el reompliment dels vasos en certes espècies, basats en canvis osmòtics induïts per hormones (Salleo et al., 1996).

4. Embolisme i corbes de vulnerabilitat

Actualment s'usen dos grans tipus de mètodes per mesurar la magnitud de l'embolisme: l'un basat en la detecció acústica de l'ocurrència de cavitacions, i l'altre en la mesura de la reducció en la conductivitat hidràulica que causa l'embolisme. El primer fou introduït per Milburn & Johnson el 1966, i es fonamenta en el fet que la cavitació d'un vas causa una relaxació molt ràpida de la tensió, produint-se una emissió acústica (AE) d'energia. Els AE es poden detectar mitjançant un transductor acústic audible (de baixes freqüències). Més recentment aquest mètode ha estat millorat usant freqüències ultrasòniques (entre 50 i 1000 kHz). El segon mètode consisteix, en essència, en la mesura de la conductivitat hidràulica d'un segment d'una branca abans i després de l'eliminació de l'embolisme mitjançant un tractament a alta pressió (Sperry et al., 1988). L'avantatge és que allò que es mesura és l'efecte acumulatiu de totes les cavitacions ocorregudes (i no reparades) sobre la conductivitat de la branca, la qual cosa és molt més rellevant per a les relacions hídriques de la planta.

Les corbes de vulnerabilitat expressen la relació entre el potencial hídric del xilema i l'embolisme, ja sigui expressat en termes de AE acumulades relatives o de percentatge de pèrdua de conductivitat hidràulica (respecte a la màxima). Pel que fa a la mesura hidràulica, s'han utilitzat diversos mètodes per construir aquestes corbes i, en particular, per fer variar l'estrès hídric al qual es van sotmetre les branques: 1) deixar assecar diferents segments de branques (o arrels...) fins a diversos potencials hídrics en contacte amb l'aire al laboratori i, després, mesurar-ne la conductivitat respecte a la màxima fent-hi passar un flux d'aigua generat per un gradient de pressió positiu (deshidratació; Tyree & Dixon, 1986); 2) el mateix que l'anterior però assecant les branques en una cambra de pressió (cambra de pressió; Cochard et al., 1992); 3) igual que 1) i 2) però aconseguint els potencials hídrics desitjats per centrifugació (centrifugació; Pockman et al., 1995); 4) igual que 1) però mesurant la conductivitat a partir del flux generat per un gradient de pressió negatiu, que s'aconsegueix situant la branca a l'interior d'una cambra de buit (cambra de buit; Kolb et al., 1996); 5) mesurar com varia (*i.e.* disminueix) la conductivitat d'una única branca a mesura que se la sotmet a majors pressions externes injectant aire a l'interior de la cambra de pressió on es troba (injecció d'aire; Cochard et al., 1992). Els cinc mètodes anteriors han donat resultats similars sempre que s'han comparat (Cochard et al., 1992; Kolb et al., 1996; Pockman et al., 1995; Sperry & Saliendra, 1994).

Les corbes de vulnerabilitat permeten comparar la resposta de diferents espècies (o d'individus de diferents poblacions) a mesura que disminueix la disponibilitat hídrica. A la taula 1 s'ha fet un recull d'un dels paràmetres característics d'aquestes corbes (la pressió a la qual es perd el 50% de la conductivitat màxima),

Taula 1. Recull bibliogràfic de les vulnerabilitats a l'embolisme (potencial hídric en el qual s'ha perdut el 50% de la conductivitat hidràulica màxima, $\Psi_{50\%EMB}$) de diverses espècies de plantes.

Espècie	Família ^a	Tipus ^b	Localitat	Mètode	Característiques	$\Psi_{(50\%EMB)}$ (MPa)	Referència
<i>Abies alba</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Arboretum Nancy (França)	D	Branques de 5-10 anys d'adults	-3.7	Cochard, 1992
<i>Abies alba</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Arboretum Nancy (França)	CP	Branques de 5-10 anys d'adults	-3.7	Cochard, 1992
<i>Abies balsamea</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Vermont (EUA)	D	Branques d'adults	-2.6	Sperry & Tyree, 1990
<i>Abies balsamea</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Vermont (EUA)	IA	Branques d'adults	-2.8	Sperry & Tyree, 1990
<i>Abies bornmulleriana</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Arboretum Nancy (França)	D	Branques de 5-10 anys d'adults	-3.9	Cochard, 1992
<i>Abies concolor</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Utah (EUA)	D	Branques d'adults	-3.9	Sperry & Ikeda, 1997
<i>Abies concolor</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Utah (EUA)	IA	Branques d'adults	-4.1	Sperry & Ikeda, 1997
<i>Abies lasiocarpa</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Utah (EUA)	C	Branques d'adults	-2.9	Alder et al., 1997
<i>Abies lasiocarpa</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Montana (EUA)	IA	Branques d'adults	-3.7	Piñol & Sala, com. per.
<i>Abies lasiocarpa</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Utah (EUA)	D	Branques d'adults	-3.2	Pockman et al., 1995
<i>Abies lasiocarpa</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Utah (EUA)	C	Branques d'adults	-3.7	Pockman et al., 1995
<i>Abies lasiocarpa</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Utah (EUA)	D	Branques d'adults	-3.3	Sperry & Sullivan, 1992
<i>Acer negundo</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	Arizona (EUA)	D	Branques d'adults	-2.6	Pockman et al., 1995
<i>Acer negundo</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	Arizona (EUA)	IA	Branques d'adults	-2.2	Pockman et al., 1995
<i>Acer negundo</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	Arizona (EUA)	C	Branques d'adults	-2.2	Pockman et al., 1995
<i>Acer negundo</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	-	-	Branques	-1.8	Sperry et al., 1998
<i>Acer negundo</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	-	-	Arrels	-1.2	Sperry et al., 1998
<i>Acer grandidentatum</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	Utah (EUA)	D	Branques d'adults	-3.0	Alder et al., 1996

a. Segons la «International Organization for Plant Information» (<http://iopi.csu.edu.au>) o els autors del treball corresponent.

b. Con: conífera, Pd: dicotiledònica amb fusta de porus difús, Psa: dicotiledònica amb fusta de porus semianellat, Pa: dicotiledònica amb fusta de porus anellat, i Mon: monocotiledònica. Tipus de fusta segons Metcalfe & Chalk (1950).

c. Els mètodes estan explicats amb més detall a l'apartat 4 del text; D: deshidratació, CP: cambra pressió, C: centrifugació, IA: injecció aire, i CB: cambra buit.

Espècie	Família ^a	Tipus ^b	Localitat	Mètode	Característiques	$\Psi_{(50\%EMB)}$ (MPa)	Referència
<i>Acer grandidentatum</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Branques d'adults	-3.7	Alder et al., 1996
<i>Acer grandidentatum</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Arrels d'adults	-0.6/-1.3	Alder et al., 1996
<i>Acer saccharum</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	Vermont (EUA)	D	Branques de plantes joves	-3.9	Sperry & Tyree, 1988
<i>Acer saccharum</i>	<i>Aceraceae</i>	Pd	Vermont (EUA)	D	Branques de plantes joves	-2.9	Tyree et al., 1991
<i>Adenostoma fasciculatum</i>	<i>Rosaceae</i>	Pd	Califòrnia (EUA)	D	Branques d'adults	-8.3	Redtfeldt & Davis, 1996
<i>Adenostoma sparsifolium</i>	<i>Rosaceae</i>	Pd	Califòrnia (EUA)	D	Branques d'adults	-5.9	Redtfeldt & Davis, 1996
<i>Agathis borneensis</i>	<i>Araucariaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-1.9	Tyree et al., 1998
<i>Aglaia glabrata</i>	<i>Meliaceae</i>	?	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.7	Tyree et al., 1998
<i>Alnus crispa</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Alaska (EUA)	D	Branques d'1 a 3 anys d'adults	-1.7	Sperry et al., 1994
<i>Alnus incana</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	D	Branques d'1 a 3 anys d'adults	-1.7	Sperry et al., 1994
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)	IA	Tiges llenyoses de plàntules	-5.5	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)	IA	Tiges verdes de plàntules	-2.6	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Tiges llenyoses de plàntules	-2.5	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Tiges verdes de plàntules	-1.9	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Arizona (EUA)	IA	Tiges llenyoses de plàntules	-5.4	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Arizona (EUA)	IA	Tiges verdes de plàntules	-3.2	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)/Utah (EUA)	IA	Troncs	-5.6	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)/Utah (EUA)	IA	Branquillons	-2.9	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)/Utah (EUA)	IA	Arrels	-0.5	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Ambrosia dumosa</i>	<i>Compositae</i>	Pd	-	IA	Rebrots de diferents edats	-1.3/-4.0	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Amyxa pluricornis</i>	<i>Thymelaeaceae</i>	?	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.6	Tyree et al., 1998
<i>Artemisia tridentata</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Great Basin (EUA)	CB	Branques senceres d'adults	-3.7	Kolb et al., 1996
<i>Artemisia tridentata</i>	<i>Compositae</i>	Pd	-	-	Branques	-3.0	Sperry et al., 1998
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Branques d'adults	-1.3	Alder et al., 1997

<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	C	Branques d'adults	-1.2	Alder et al., 1997
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Arrels d'adults	-0.7	Alder et al., 1997
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	C	Arrels d'adults	-1.1	Alder et al., 1997
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	D	Branques d'adults	-1.3	Sperry & Saliendra, 1994
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Branques d'adults	-1.3	Sperry & Saliendra, 1994
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Arrels d'adults	-0.5	Sperry & Saliendra, 1994
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Troncs d'adults	-1.3	Sperry & Saliendra, 1994
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Branquillons de plantes joves	-1.9	Sperry & Saliendra, 1994
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Branquillons d'adults	-1.5	Sperry & Saliendra, 1994
<i>Betula occidentalis</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Utah (EUA)	D	Branques d'adults	-1.7	Sperry & Sullivan, 1992
<i>Betula papyrifera</i>	<i>Betulaceae</i>	Pd	Alaska (EUA)	D	Branques d'1 a 3 anys d'adults	-2.3	Sperry et al., 1994
<i>Beureria cumanensis</i>	<i>Leguminosae</i>	Pd	Miranda (Veneçuela)	IA	Branques d'adults	-3.8	Sobrado, 1997
<i>Canarium caudatum</i>	<i>Burseraceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-1.5	Tyree et al., 1998
<i>Capparis aristiguetae</i>	<i>Burseraceae</i>	Pd	Miranda (Veneçuela)	IA	Branques d'adults	-2.0	Sobrado, 1997
<i>Cassipourea elliptica</i>	<i>Rhizophoraceae</i>	Pd	-	D	Branques	-4.8	Sperry et al., 1988
<i>Ceanothus crassifolius</i>	<i>Rhamnaceae</i>	?	-	-	Branques	-9.3	Sperry et al., 1998
<i>Ceanothus megacarpus</i>	<i>Rhamnaceae</i>	?	Califòrnia (EUA)	D	Branques d'adults	-8.6	Langan et al., 1997
<i>Ceanothus megacarpus</i>	<i>Rhamnaceae</i>	?	Califòrnia (EUA)	D	Branques d'adults	-11.0	Kolb & Davis, 1994
<i>Cedrus atlantica</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Arboretum Nancy (França)	D	Branques de 5-10 anys d'adults	-4.6	Cochard, 1992
<i>Cedrus deodara</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Arboretum Nancy (França)	D	Branques de 5-10 anys d'adults	-4.8	Cochard, 1992
<i>Clusia uvitana</i>	<i>Guttiferae</i>	Pd	Barro Colorado (Panamà)	CP	Branques d'adults	-1.3	Zotz et al., 1994
<i>Cordia alliodora</i>	<i>Boraginaceae</i>	?	Barro Colorado (Panamà)	-	Branques	-3.2	Zotz et al., 1994
<i>Cotylelobium burckii</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.5	Tyree et al., 1998
<i>Coursetia arborea</i>	<i>Leguminosae</i>	Pd	Miranda (Veneçuela)	IA	Branques d'adults	-2.4	Sobrado, 1997

a. Segons la «International Organization for Plant Information» (<http://iopi.csu.edu.au>) o els autors del treball corresponent.

b. Con: conifera, Pd: dicotiledònia amb fusta de porus difús, Psa: dicotiledònia amb fusta de porus semianellat, Pa: dicotiledònia amb fusta de porus anellat, i Mon: monocotiledònia. Tipus de fusta segons Metcalfe & Chalk (1950).

c. Els mètodes estan explicats amb més detall a l'apartat 4 del text; D: deshidratació, CP: cambra pressió, C: centrifugació, IA: injecció aire, i CB: cambra buit.

Espècie	Família ^a	Tipus ^b	Localitat	Mètode	Característiques	$\Psi_{(50\%EMB)}$ (MPa)	Referència
<i>Diospyros brachiata</i>	<i>Ebenaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.4	Tyree et al., 1998
<i>Diospyros hermaphroditica</i>	<i>Ebenaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.6	Tyree et al., 1998
<i>Diospyros cf. mindanaensis</i>	<i>Ebenaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.8	Tyree et al., 1998
<i>Dipterocarpus globosus</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.2	Tyree et al., 1998
<i>Dryobalanops aromatica</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.3	Tyree et al., 1998
<i>Eucalyptus grandis</i>	<i>Myrtaceae</i>	Pd	KwaZulu-Natal (S Àfrica)	D	Branques d'arbres joves	-1.4	Vander Willigen & Pammenter, 1998
<i>E. grandis x camaldulensis</i>	<i>Myrtaceae</i>	Pd	KwaZulu-Natal (S Àfrica)	D	Branques d'arbres joves de dos clons	-1.7	Vander Willigen & Pammenter, 1998
<i>Eucalyptus grandis x urophylla</i>	<i>Myrtaceae</i>	Pd	KwaZulu-Natal (S Àfrica)	D	Branques d'arbres joves	-1.6	Vander Willigen & Pammenter, 1998
<i>Eugenia cf. ampullaria</i>	<i>Myrtaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.6	Tyree et al., 1998
<i>Eugenia bankensis</i>	<i>Myrtaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-1.3	Tyree et al., 1998
<i>Eugenia muelleri</i>	<i>Myrtaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.5	Tyree et al., 1998
<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagaceae</i>	Psa	Jardí Bot. Kiel (Alemanya)	D	Branques d'adults	-2.8	Hacke & Sauter, 1995
<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagaceae</i>	Psa	Apenins (Itàlia)	D	Branques d'adults	-1.1	Magnani & Borghetti, 1995
<i>Ficus citrifolia</i>	<i>Moraceae</i>	Pd	Barro Colorado (Panamà)	-	Branques	-1.7	Zotz et al., 1994
<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Oleaceae</i>	Pa	Nancy (França)	CP	Internodes de branques d'adults	-2.8	Cochard et al., 1997
<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Oleaceae</i>	Pa	Nancy (França)	CP	Raquis de fulles superiors d'adults	-2.8	Cochard et al., 1997
<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Oleaceae</i>	Pa	Nancy (França)	CP	Raquis de fulles inferiors d'adults	-3.7	Cochard et al., 1997
<i>Heritiera sumatrana</i>	<i>Sterculiaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-1.7	Tyree et al., 1998
<i>Heteromeles arbutifolia</i>	<i>Rosaceae</i>	Pd	Califòrnia (EUA)	D	Branques d'adults	-6.4	Jarbeau et al., 1995
<i>Heteromeles arbutifolia</i>	<i>Rosaceae</i>	Pd	Califòrnia (EUA)	IA	Branques d'adults	-6.0	Jarbeau et al., 1995
<i>Homalium moultonii</i>	<i>Flacourtiaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-6.3	Tyree et al., 1998
<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)	IA	Tiges llenyoses de plàntules	-2.9	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)	IA	Tiges verdes de plàntules	-2.4	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Tiges llenyoses de plàntules	-2.7	Mencuccini & Comstock, 1997

<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Utah (EUA)	IA	Tiges verdes de plàntules	-2.8	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Arizona (EUA)	IA	Tiges llenyoses de plàntules	-3.5	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Arizona (EUA)	IA	Tiges verdes de plàntules	-2.4	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)/Utah (EUA)	IA	Troncs	-3.7	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)/Utah (EUA)	IA	Branquillons	-3.0	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	Nevada (EUA)/Utah (EUA)	IA	Arrels	-0.7	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Hymenoclea salsola</i>	<i>Compositae</i>	Pd	-	IA	Rebrots de diferents edats	-1.3/-4.3	Mencuccini & Comstock, 1997
<i>Isonandra lanceolata</i>	<i>Sapotaceae</i>	?	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.5	Tyree et al., 1998
<i>Juglans regia</i>	<i>Juglandaceae</i>	Psa	-	D	Branques d'1 any de plantes joves	-2.2	Tyree et al., 1993
<i>Juglans regia</i>	<i>Juglandaceae</i>	Psa	-	D	Branquillons de plantes joves	-1.4	Tyree et al., 1993
<i>Juglans regia</i>	<i>Juglandaceae</i>	Psa	-	CP	Branques d'1 any de plantes joves	-2.2	Tyree et al., 1993
<i>Juglans regia</i>	<i>Juglandaceae</i>	Psa	-	CP	Branquillons de plantes joves	-1.4	Tyree et al., 1993
<i>Juniperus scopulorum</i>	<i>Cupressaceae</i>	Con	Utah (EUA)	D	Branques d'adults	-7.4	Sperry & Sullivan, 1992
<i>Juniperus virginiana</i>	<i>Cupressaceae</i>	Con	Vermont (EUA)	D	Branques d'adults	-6.4	Sperry & Tyree, 1990
<i>Juniperus virginiana</i>	<i>Cupressaceae</i>	Con	Vermont (EUA)	IA	Branques d'adults	-5.1	Sperry & Tyree, 1990
<i>Larix occidentalis</i>	<i>Pinaceae</i>	Con	Montana (EUA)	IA	Branques d'adults	-4.5	Piñol & Sala, com. per.
<i>Lonchocarpus dipteroneurus</i>	<i>Leguminosae</i>	Pd	Miranda (Veneçuela)	IA	Branques d'adults	-1.8	Sobrado, 1997
<i>Lophopetalum subobovatum</i>	<i>Celastraceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.6	Tyree et al., 1998
<i>Mallotus wrayi</i>	<i>Euphorbiaceae</i>	?	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.5	Tyree et al., 1998
<i>Malosma laurina</i>	<i>Anacardiaceae</i>	?	Califòrnia (EUA)	D	Branques d'adults	-1.6	Jarbeau et al., 1995
<i>Malosma laurina</i>	<i>Anacardiaceae</i>	?	Califòrnia (EUA)	IA	Branques d'adults	-1.6	Jarbeau et al., 1995
<i>Morisonia americana</i>	<i>Capparaceae</i>	Pd	Miranda (Veneçuela)	IA	Branques d'adults	-2.0	Sobrado, 1997
<i>Nephelium lappaceum</i>	<i>Sapindaceae</i>	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.8	Tyree et al., 1998
<i>Ochroma pyramidale</i>	<i>Bombacaceae</i>	Pd	Barro Colorado (Panamà)	-	Branques	-1.0	Machado & Tyree, 1994

a. Segons la «International Organization for Plant Information» (<http://iopi.csu.edu.au>) o els autors del treball corresponent.

b. Con: conifera, Pd: dicotiledònia amb fusta de porus difús, Psa: dicotiledònia amb fusta de porus semianellat, Pa: dicotiledònia amb fusta de porus anellat, i Mon: monocotiledònia. Tipus de fusta segons Metcalfe & Chalk (1950).

c. Els mètodes estan explicats amb més detall a l'apartat 4 del text; D: deshidratació, CP: cambra pressió, C: centrifugació, IA: injecció aire, i CB: cambra buit.

Espècie	Família ^a	Tipus ^b	Localitat	Mètode	Característiques	$\Psi_{(50\%EMB)}$ (MPa)	Referència
<i>Ouratea lucens</i>	Ochnaceae	Pd	Barro Colorado (Panamà)	–	Branques	–1.8	Zotz et al., 1994
<i>Payena endertii</i>	Sapotaceae	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	–0.6	Tyree et al., 1998
<i>Pentace adenophora</i>	Tiliaceae	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	–0.2	Tyree et al., 1998
<i>Picea abies</i>	Pinaceae	Con	Arboretum Nancy (França)	D	Branques de 5-10 anys d'adults	–3.4	Cochard, 1992
<i>Picea abies</i>	Pinaceae	Con	Vosges (França)	D	Branques d'adults	–3.7	Lu et al., 1996
<i>Picea glauca</i>	Pinaceae	Con	Alaska (EUA)	D	Branques d'1 a 3 anys d'adults	–3.8	Sperry et al., 1994
<i>Picea rubens</i>	Pinaceae	Con	Vermont (EUA)	D	Branques d'adults	–3.6	Sperry & Tyree, 1990
<i>Picea rubens</i>	Pinaceae	Con	Vermont (EUA)	IA	Branques d'adults	–3.5	Sperry & Tyree, 1990
<i>Pithecolobium dulce</i>	Leguminosae	Pd	Miranda (Veneçuela)	IA	Branques d'adults	–1.7	Sobrado, 1997
<i>Pinus albicaulis</i>	Pinaceae	Con	Montana (EUA)	IA	Branques d'adults	–3.6	Piñol & Sala, com. per.
<i>Pinus contorta</i>	Pinaceae	Con	Montana (EUA)	IA	Branques d'adults	–3.0	Piñol & Sala, com. per.
<i>Pinus ponderosa</i>	Pinaceae	Con	Montana (EUA)	IA	Branques d'adults	–2.9	Piñol & Sala, com. per.
<i>Pinus sylvestris</i>	Pinaceae	Con	Arboretum Nancy (França)	D	Branques de 5-10 anys d'adults	–3.2	Cochard, 1992
<i>Populus angustifolia</i>	Salicaceae	Pd	Alberta (Canadà)	D	Branques d'adults	–1.7	Tyree et al., 1994b
<i>Populus balsamifera</i>	Salicaceae	Psa	Jardí Bot. Kiel (Alemanya)	D	Branques d'adults	–1.7	Hacke & Sauter, 1995
<i>Populus balsamifera</i>	Salicaceae	Psa	Alberta (Canadà)	D	Branques d'adults	–1.6	Tyree et al., 1994b
<i>Populus deltoides</i>	Salicaceae	Psa	–	D	Branques d'1 any d'adults	–1.3	Cochard et al., 1992
<i>Populus deltoides</i>	Salicaceae	Psa	–	CP	Branques d'1 any d'adults	–1.3	Cochard et al., 1992
<i>Populus deltoides</i>	Salicaceae	Psa	–	IA	Branques d'1 any d'adults	–1.7	Cochard et al., 1992
<i>Populus deltoides</i>	Salicaceae	Psa	Sicília (Itàlia)	D	Branquillons d'1 any de plantes joves	–1.2	Lo Gullo & Salleo, 1992
<i>Populus deltoides</i>	Salicaceae	Psa	Alberta (Canadà)	D	Branques d'adults	–0.7	Tyree et al., 1994b
<i>Populus fremontii</i>	Salicaceae	Pd	Arizona (EUA)	D	Branques d'adults	–1.4	Pockman et al., 1995
<i>Populus fremontii</i>	Salicaceae	Pd	Arizona (EUA)	IA	Branques d'adults	–1.4	Pockman et al., 1995
<i>Populus fremontii</i>	Salicaceae	Pd	Arizona (EUA)	C	Branques d'adults	–1.4	Pockman et al., 1995

<i>Populus koreana x trichocarpa</i>	Salicaceae	Pd	–	D	Tiges de plàntules	–1.5	Cochard et al., 1996b
<i>Populus koreana x trichocarpa</i>	Salicaceae	Pd	–	CP	Tiges de plàntules	–1.5	Cochard et al., 1996b
<i>Populus koreana x trichocarpa</i>	Salicaceae	Pd	–	D	Pecíols de plàntules	–1.4	Cochard et al., 1996b
<i>Populus koreana x trichocarpa</i>	Salicaceae	Pd	–	CP	Pecíols de plàntules	–1.3	Cochard et al., 1996b
<i>Populus tremuloides</i>	Salicaceae	Pd	Utah (EUA)	D	Branques d'adults	–2.9	Sperry & Sullivan, 1992
<i>Populus tremuloides</i>	Salicaceae	Pd	Utah (EUA)	D	Branques d'1 any d'adults	–2.7	Sperry et al., 1994
<i>Populus x euramericana</i>	Salicaceae	Pd	–	D	Tiges de plàntules	–1.7	Cochard et al., 1996b
<i>Populus x euramericana</i>	Salicaceae	Pd	–	CP	Tiges de plàntules	–1.4	Cochard et al., 1996b
<i>Populus x euramericana</i>	Salicaceae	Pd	–	D	Pecíols de plàntules	–1.7	Cochard et al., 1996b
<i>Populus x euramericana</i>	Salicaceae	Pd	–	CP	Pecíols de plàntules	–1.7	Cochard et al., 1996b
<i>Prunus persica</i>	Rosaceae	Psa	Cabrils (Catalunya)	IA	Branquillons/pecíols de 2 anys	–2.2	Cohen et al., 1997
<i>Pseudobombax septenatum</i>	Bombacaceae	Pd	Barro Colorado (Panamà)	–	Branques	–1.0	Machado & Tyree, 1994
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Pinaceae	Con	Arboretum Nancy (França)	D	Branques de 5-10 anys d'adults	–3.8	Cochard, 1992
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Pinaceae	Con	Montana (EUA)	IA	Branques d'adults	–5.2	Piñol & Sala, com. per.
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Pinaceae	Con	Utah (EUA)	CP	Branques d'adults	–4.4	Sperry & Ikeda, 1997
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Pinaceae	Con	Utah (EUA)	IA	Branques de diferents gruixos d'adults	–4.6/–5.4	Sperry & Ikeda, 1997
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Pinaceae	Con	Utah (EUA)	IA	Arrels de diferents gruixos d'adults	–1.8/–4.0	Sperry & Ikeda, 1997
<i>Psychotria horizontalis</i>	Rubiaceae	Pd	Barro Colorado (Panamà)	–	Branques	<–5.0	Zotz et al., 1994
<i>Pyrus malus</i>	Rosaceae	Psa	Cabrils (Catalunya)	IA	Branquillons/pecíols de 2 anys	–2.7	Cohen et al., 1997
<i>Quercus cerris</i>	Fagaceae	Pa	França	D	Pecíols de plàntules	–5.4	Higgs & Wood, 1995
<i>Quercus gambelii</i>	Fagaceae	Pa	Utah (EUA)	D	Branques d'adults	> –3.0	Sperry & Sullivan, 1992
<i>Quercus ilex</i>	Fagaceae	Pd	Sicília (Itàlia)	D	Branquillons de plantes joves	–3.0/–3.5	Lo Gullo & Salleo, 1993
<i>Quercus ilex</i>	Fagaceae	Pd	Tuscany (Itàlia)	D	Branquillons d'adults	–3.4	Tognetti et al., 1998
<i>Quercus ilex</i>	Fagaceae	Pd	–	–	–	–5.7	Tyree & Cochard, 1996

a. Segons la «International Organization for Plant Information» (<http://opi.csu.edu.au>) o els autors del treball corresponent.

b. Con: conífera, Pd: dicotiledònia amb fusta de porus difús, Psa: dicotiledònia amb fusta de porus semianellat, Pa: dicotiledònia amb fusta de porus anellat, i Mon: monocotiledònia. Tipus de fusta segons Metcalfe & Chalk (1950).

c. Els mètodes estan explicats amb més detall a l'apartat 4 del text; D: deshidratació, CP: cambra pressió, C: centrifugació, IA: injecció aire, i CB: cambra buit.

Espècie	Família ^a	Tipus ^b	Localitat	Mètode	Característiques	$\Psi_{(50\%EMB)}$ (MPa)	Referència
<i>Quercus petraea</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	D	Branquillons d'1 any d'adults	-3.5	Cochard et al., 1992
<i>Quercus petraea</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	D	Pecíols d'adults	-3.4	Cochard et al., 1992
<i>Quercus petraea</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	CP	Pecíols d'adults	-3.4	Cochard et al., 1992
<i>Quercus petraea</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	D	Branquillons/Pecíols d'1 any d'adults	-3.4	Cochard et al., 1996a
<i>Quercus petraea</i>	Fagaceae	Pa	França	D	Pecíols de plàntules	-4.3	Higgs & Wood, 1995
<i>Quercus pubescens</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	D	Branquillons d'1 any d'adults	-3.4	Cochard et al., 1992
<i>Quercus pubescens</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	D	Pecíols d'adults	-3.3	Cochard et al., 1992
<i>Quercus pubescens</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	CP	Pecíols d'adults	-3.3	Cochard et al., 1992
<i>Quercus pubescens</i>	Fagaceae	Pa	França	D	Pecíols de plàntules	-4.0	Higgs & Wood, 1995
<i>Quercus pubescens</i>	Fagaceae	Pa	Tuscany (Itàlia)	D	Branquillons d'adults	-1.7	Tognetti et al., 1998
<i>Quercus robur</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	D	Branquillons d'1 any d'adults	-2.8	Cochard et al., 1992
<i>Quercus robur</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	D	Pecíols d'adults	-2.7	Cochard et al., 1992
<i>Quercus robur</i>	Fagaceae	Pa	Nancy (França)	CP	Pecíols d'adults	-2.7	Cochard et al., 1992
<i>Quercus robur</i>	Fagaceae	Pa	França	D	Pecíols de plàntules	-3.5	Higgs & Wood, 1995
<i>Quercus rubra</i>	Fagaceae	?	Nancy (França)	D	Branquillons d'1 any d'adults	-2.4	Cochard et al., 1992
<i>Quercus rubra</i>	Fagaceae	?	Nancy (França)	D	Pecíols d'adults	-2.5	Cochard et al., 1992
<i>Quercus rubra</i>	Fagaceae	?	Nancy (França)	CP	Pecíols d'adults	-2.5	Cochard et al., 1992
<i>Quercus rubra</i>	Fagaceae	?	Vermont (EUA)	D	Branquillons d'adults	-2.5	Cochard & Tyree, 1990
<i>Quercus rubra</i>	Fagaceae	?	Vermont (EUA)	D	Pecíols d'adults	-2.5	Cochard & Tyree, 1990
<i>Quercus suber</i>	Fagaceae	Pd	-	-	-	-5.2	Tyree & Cochard, 1996
<i>Rhipidocladum racemiflorum</i>	Gramineae	Mon	Barro Colorado (Panamà)	D	Tiges d'adults	-4.2	Cochard et al., 1994
<i>Rhizophora mangle</i>	Rhizophoraceae	Pd	-	D	Branques	-6.2	Sperry et al., 1988
<i>Rhododendron maximum</i>	Ericaceae	Pd	Virgínia/N Carolina (EUA)	D	Branques de 2-3 anys d'adults	-2.2	Lipp & Nilsen, 1997
<i>Rhus laurina</i>	Anacardiaceae	?	Califòrnia (EUA)	D	Branques d'adults	-2.4	Langan et al., 1997

<i>Saccharum officinarum</i>	Gramineae	Mon	Hawaii (EUA)	D	Fulles de plantes joves	-1.2	Neufeld et al., 1992
<i>S. officinarum x spontaneum</i>	Gramineae	Mon	Hawaii (EUA)	D	Fulles de plantes joves de dos clons	-0.8/-1.4	Neufeld et al., 1992
<i>Saccharum spontaneum</i>	Gramineae	Mon	Hawaii (EUA)	D	Fulles de plantes joves	-1.3	Neufeld et al., 1992
<i>Salix alba</i>	Salicaceae	Psa	-	D	Branques d'1 any d'adults	-1.5	Cochard et al., 1992
<i>Salix alba</i>	Salicaceae	Psa	-	CP	Branques d'1 any d'adults	-1.5	Cochard et al., 1992
<i>Salix alba</i>	Salicaceae	Psa	-	IA	Branques d'1 any d'adults	-1.5	Cochard et al., 1992
<i>Salix gooddingii</i>	Salicaceae	Pd	Arizona (EUA)	D	Branques d'adults	-1.6	Pockman et al., 1995
<i>Salix gooddingii</i>	Salicaceae	Pd	Arizona (EUA)	IA	Branques d'adults	-1.2	Pockman et al., 1995
<i>Salix gooddingii</i>	Salicaceae	Pd	Arizona (EUA)	C	Branques d'adults	-1.4	Pockman et al., 1995
<i>Salvia mellifera</i>	Labiatae	?	Califòrnia (EUA)	D	Branques d'adults	-4.5	Kolb & Davis, 1994
<i>Santiria mollis</i>	Bursaceae	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.2	Tyree et al., 1998
<i>Schefflera morototoni</i>	Araliaceae	Pd	Barro Colorado (Panamà)	D	Branques d'arbres joves	-1.4	Tyree et al., 1991
<i>Shorea faguettiana</i>	Dipterocarpaceae	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.4	Tyree et al., 1998
<i>Shorea mecistopteryx</i>	Dipterocarpaceae	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.6	Tyree et al., 1998
<i>Shorea ovalis</i>	Dipterocarpaceae	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.4	Tyree et al., 1998
<i>Sindora leiocarpa</i>	Caesalpiniaceae	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.9	Tyree et al., 1998
<i>Stemonurus umbellatus</i>	Icacinaceae	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.2	Tyree et al., 1998
<i>Thuja occidentalis</i>	Cupressaceae	Con	-	D	Branques	-3.6	Tyree & Dixon, 1986
<i>Thuja occidentalis</i>	Cupressaceae	Con	-	D	Branques d'adults	-3.6	Tyree et al., 1989
<i>Tsuga canadensis</i>	Pinaceae	Con	-	D	Branques	-3.1	Tyree & Dixon, 1986
<i>Tsuga heterophylla</i>	Pinaceae	Con	Oregon (EUA)	D	Tiges de plàntules	-3.1	Kavanagh & Zaerr, 1997
<i>Xerospermum laevigatum</i>	Sapindaceae	Pd	Andulau/Badas (Brunei)	IA	Branques d'arbres joves	-0.2	Tyree et al., 1998

a. Segons la «International Organization for Plant Information» (<http://opi.csu.edu.au>) o els autors del treball corresponent.

b. Con: conífera, Pd: dicotiledònia amb fusta de porus difús, Psa: dicotiledònia amb fusta de porus semianellat, Pa: dicotiledònia amb fusta de porus anellat, i Mon: monocotiledònia. Tipus de fusta segons Metcalfe & Chalk (1950).

c. Els mètodes estan explicats amb més detall a l'apartat 4 del text; D: deshidratació, CP: cambra pressió, C: centrifugació, IA: injecció aire, i CB: cambra buit.

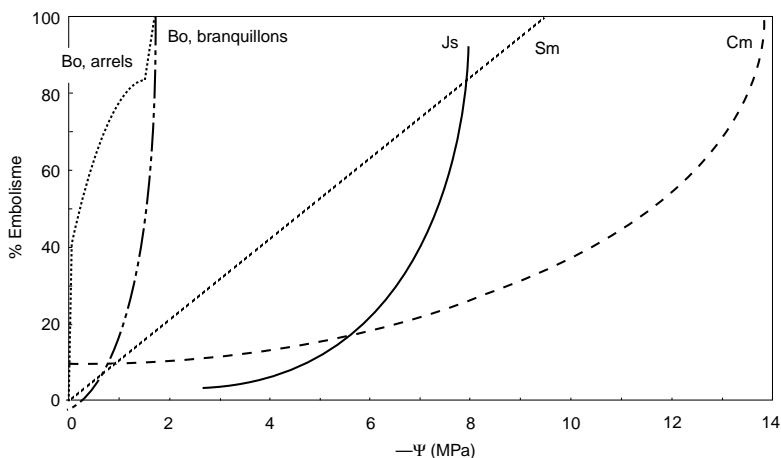


Figura 2. Corbes de vulnerabilitat de diverses espècies llenyoses, redibuixades de diverses fonts: Js: *Juniperus scopulorum* (Sperry & Sullivan, 1992), Bo: *Betula occidentalis* (Sperry & Saliendra, 1994), Sm: *Salvia mellifera* i Cm: *Ceanothus megacarpus* (Kolb & Davis, 1994). A l'eix de les x es representen els potencials hídrics del xilema o les pressions aplicades, en MPa.

i es pot apreciar l'enorme variabilitat que existeix en aquest caràcter, no només interespecíficament sinó també en relació a la part de la planta on es mesura l'embolisme. De fet, la vulnerabilitat tendeix a disminuir des de les arrels fins als pecíols, responent al fet que els vasos es van fent més estrets en aquesta direcció. Alguns casos extrems estan il·lustrats a la figura 2. En general, les gimnospermes tendeixen a ser més resistents que les angiospermes i, dins d'aquestes últimes, les de porus difús (amb vasos més estrets i nombrosos) més que les de porus anellat o semianellat (amb menys superfície conductora total però distribuïda en vasos més gruixuts) (figura 3).

5. El paper ecològic de l'embolisme

La informació disponible indica que la cavitació és un fenomen freqüent a la natura (Borghetti et al., 1993; Jackson et al., 1995; Magnani & Borghetti, 1995; Sperry & Sullivan, 1992; Sperry et al., 1994; Tyree et al., 1993; Wang et al., 1992), i ha estat reconeguda com la causa més seriosa de pèrdua de productivitat de les plantes sotmeses a alguns estressos ambientals o patogènics (sequera, glaçades, traqueomicosi...) (Tyree & Ewers, 1991). En general, les plantes que viuen en zones amb clima temperat o subtropical mediterrani solen patir un cicle anual d'embolisme caracteritzat per unes davallades de conductivitat a l'hivern i a l'estiu i unes recuperacions a la primavera i a la tardor. Les davallades són més importants a l'hivern o a l'estiu segons el clima sota el qual viu la planta i la seva prò-

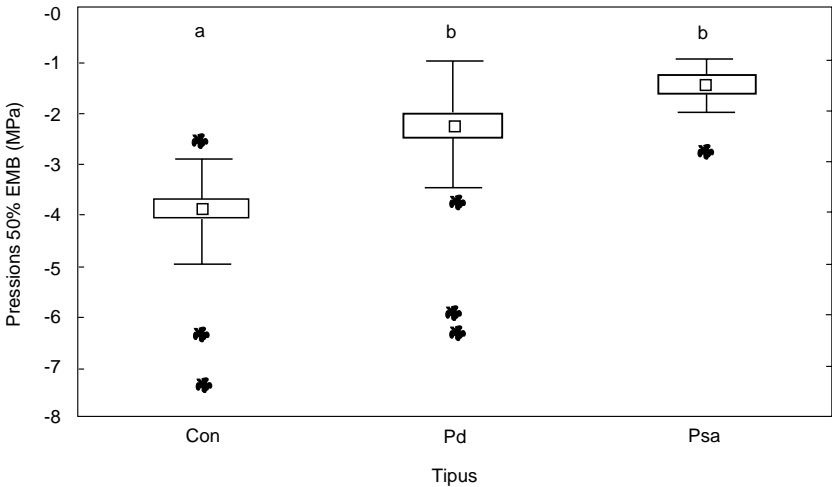


Figura 3. Pressions corresponents al 50% d'embolisme (en MPa) en branques i branquillons d'individus adults de coníferes (Con, $n = 32$), plantes de porus difús (Pd, $n = 35$), i plantes de porus semianellat (Psa, $n = 11$) (no s'han inclòs les plantes de porus anellat a causa de la reduïda mida mostral). Les dades s'han extret de la taula 1. S'han representat la mitjana (punt central), l'interval de confiança corresponent a l'error estàndard (caselles), l'interval de confiança corresponent a la desviació estàndard (barres), i els valors extrems (asteriscos). Les lletres dins de la gràfica indiquen la presència de diferències significatives (ANOVA, $F = 30.3$, $p < 0.000001$).

pia resistència a cada tipus d'estrès (glaçades o dèficit hídric). La pluja té un important paper en la recuperació de l'embolisme, la qual cosa es posa de manifest pel fet que, dins d'un cicle anual, s'han observat correlacions negatives entre el tant per cent d'embolisme al xilema i les precipitacions (Magnani & Borghetti, 1995).

S'ha trobat que, pels caducifolis, hi ha una relació entre la vulnerabilitat a l'embolisme causat per les glaçades i la fenologia foliar: les espècies amb un major tant per cent d'embolisme al final de l'hivern acostumen a brotar més tard a la primavera i a tenir, també, una senescència més primerenca a la tardor (Borghetti et al., 1993; Wang et al., 1992). En el cas de l'estrès per dèficit hídric s'observen associacions semblants; així, Tyree et al. (1993) relacionen embolisme i caiguda de les fulles induïda per la sequera a *Juglans regia*, Kolb & Davis (1994) troben una associació entre la vulnerabilitat a l'embolisme i el grau de control de l'àrea foliar a l'estiu en dues espècies del *chaparral* californià, i Sobrado (1993; 1997) estudia la relació entre vulnerabilitat a l'embolisme i fenologia foliar en diverses espècies tropicals. L'embolisme ha estat relacionat, també, amb els efectes de la contaminació sobre els boscos i amb el declivi forestal a centreEuropa (Tributsch, 1992).

6. Embolisme i sequera

Un nivell elevat d'embolisme (*i.e.* una proporció important de pèrdua de conductivitat hidràulica) pot tenir conseqüències catastròfiques per a una planta, ja que aquesta es pot arribar a assecar completament. En el cas del dèficit hídric, això es deu al fet que l'embolisme resulta en una disminució de la conductivitat hidràulica. Sota condicions estacionàries:

$$v = E A_1 = (\Psi_{\text{sòl}} - \Psi_{\text{xilema}}) k(\Psi_{\text{xilema}}) \quad (\text{eq. 4})$$

on v és el flux d'aigua que es perd a les fulles per transpiració (en $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$), E és el flux d'evaporació per unitat d'àrea foliar (en $\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), A_1 és l'àrea foliar (en m^2), $\Psi_{\text{sòl}}$ i Ψ_{xilema} són, respectivament, el potencial hídric de l'aigua al sòl i al xilema (en MPa) i $k(\Psi_{\text{xilema}})$ és la funció que descriu com disminueix la conductància hidràulica (en $\text{m}^3 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) en augmentar la tensió al xilema (s'obté a partir de la corba de vulnerabilitat). Per tant, si la planta ha de mantenir el flux d'aigua transportada (*i.e.* no regula la transpiració o la regula poc), el gradient de potencial hídric ha d'augmentar per compensar la disminució en la conductivitat, la qual cosa causa encara més embolisme («runaway embolism» *sensu* Tyree & Sperry [1988]). Aquest cercle viciós s'anomena cicle d'embolisme i pot ser estable (si el potencial hídric s'estabilitza abans de la mort de la planta) o inestable; ja que, a nivell de tota la planta, la demanda d'aigua no serà constant. Hi ha dos mecanismes que permeten a la planta regular la demanda d'aigua a nivell de les fulles: 1) el tancament estomàtic (dins de E a l'eq. 4), que és el mecanisme principal a curt termini per a la majoria d'espècies; i 2) la disminució de l'àrea foliar a mesura que algunes branques es vagin assecant (eq. 4).

Tyree & Sperry (1988) van concloure, a partir d'un model i de les corbes de vulnerabilitat d'algunes espècies, que les plantes llenyoses operen a prop del punt de disfunció catastròfica del xilema a causa de l'embolisme; és a dir, a prop dels valors per als quals el cicle d'embolisme esdevé inestable. Posteriorment, altres autors (*e.g.* Alder et al., 1996) han arribat a les mateixes conclusions.

Anteriorment, Zimmermann (1983) havia proposat la teoria de la segmentació, en virtut de la qual les plantes estarien dissenyades hidràulicament per sacrificar petites branques perifèriques molt vulnerables (amb conductivitats específiques per unitat d'àrea foliar baixes) per tal de millorar el balanç hídric de les parts romanents. Nombroses evidències semblen donar suport a aquesta hipòtesi en major o menor grau (Joyce & Steiner, 1995; Lo Gullo et al., 1995; Salleo & Lo Gullo, 1989; Schultz & Mathews, 1989; Tyree & Alexander, 1993; Tyree & Sperry, 1988; Tyree et al., 1993). Alder et al. (1996) extenen la hipòtesi de la segmentació a les arrels i a l'estrès hídric estàtic (produït per la baixada del potencial hídric al sòl).

Cal tenir present que el potencial hídric que causa una disminució de la conductivitat hidràulica catastròfica per a la planta és una constant que limita la màxima força directora del moviment de l'aigua des del sòl a les fulles ($\Psi_{\text{sòl}} - \Psi_{\text{xilema}}$). En aquest sentit és molt interessant estudiar el control estomàtic de l'embolisme,

per veure fins a quin punt el tancament dels estomes que s'observa en les plantes sotmeses a estrès per dèficit hídric respon a la necessitat de no baixar massa el potencial hídric per evitar que el cicle d'embolisme esdevingui inestable. Jones & Sutherland (1991) troben, a partir d'un model, que en certes circumstàncies una mica d'embolisme pot ser positiu per maximitzar la conductivitat estomàtica i, per tant, la productivitat a curt termini. Sperry & Pockman (1993) i Sperry et al. (1993) estudien, respectivament, l'efecte de la inducció d'embolisme i de la disminució experimental de la conductivitat hidràulica en l'activitat estomàtica. Tanmateix, Cochard et al. (1996b) comparen dos clons diferents de *Populus* sp. amb diferents capacitats de regulació estomàtica, i no hi troben diferències en la vulnerabilitat a l'embolisme.

Actualment es creu que les espècies i els individus de les diferents poblacions han hagut d'arribar, segons les característiques de disponibilitat hídrica del seu medi, a un compromís entre eficiència en el transport de l'aigua i seguretat del seu sistema conductor; és a dir, entre tenir uns vasos llargs i gruixuts i tenir-ne uns de curts i prims (Zimmermann, 1983; però vegeu, per exemple, Alder et al., 1996). Tyree et al. (1994a), en una revisió molt completa, troben que existeix una relació significativa entre la vulnerabilitat a l'embolisme per dèficit hídric i el diàmetre mitjà dels vasos, tot i que aquesta relació és molt més feble que per al cas de l'embolisme per glaçada. Dintre d'un mateix individu, els vasos més prims (que gairebé no tenen cap paper en la conducció de l'aigua quan aquesta no és limitant) passen a ser bàsics a mesura que baixa la disponibilitat hídrica i els vasos més gruixuts es van embolitzant (Hargrave et al., 1994; Roth, 1996). D'altra banda, un cert grau d'embolisme pot ser avantatjós per a la planta (en absència de competència) en tant que limita l'ús de l'aigua quan el sòl es va assecant i, per tant, permet estalviar aigua i maximitzar la conductància global del sistema sòl-planta.

En conseqüència, pot ser molt interessant comparar, tant les vulnerabilitats a l'embolisme de diferents espècies que conviuen (vegeu, per exemple, Kolb & Davis, 1994), com les vulnerabilitats de poblacions d'una espècie determinada sotmeses a diferents condicions ambientals (*e.g.* de disponibilitat d'aigua). En un estudi d'aquest darrer tipus, Alder et al. (1996) conclouen que no existeixen diferències interpoblacionals en la vulnerabilitat de les branques però sí en la de les arrels, la qual cosa posa de manifest la gran importància ecològica d'aquest òrgan i la necessitat d'estudiar-ne les propietats hidràuliques amb major detall. No hi ha certesa sobre si les diferents vulnerabilitats observades entre individus de la mateixa espècie són determinades genèticament o responen a factors ambientals, ja que els resultats dels diferents estudis fets es contradiuen (Alder et al., 1996; Borghetti et al., 1993; Jackson et al., 1995; Neufeld et al., 1992).

7. El paper evolutiu de l'embolisme

La disponibilitat d'aigua és el factor més important que controla la distribució i el creixement dels vegetals a escala global (Woodward, 1987). És raonable pensar, doncs, que existeix una forta pressió selectiva sobre els caràcters que determinen l'economia hídrica de les plantes. Un d'aquests caràcters és, com hem vist,

l'arquitectura del sistema conductor, que regula tant l'eficiència en el transport de l'aigua (conductivitat hidràulica màxima) com la seva seguretat (vulnerabilitat a l'embolisme; Tyree & Ewers, 1991).

El sistema conductor dels vegetals és un sistema complex, amb diferents funcions, i sotmès a diverses pressions evolutives, sovint contraposades. Com que els diferents atributs que en determinen l'arquitectura no són independents, l'evolució ha donat lloc a l'aparició de nombrosos compromisos entre aquests atributs que han resultat en diferents estratègies ecològiques per fer front a l'estrès hídric. Per exemple, com que no és possible tenir vasos que combinin una elevada capacitat conductora màxima (vasos gruixuts, llargs, amb porus grans) amb una elevada resistència a l'embolisme (vasos estrets, curts, amb porus petits), les espècies amb elevades conductivitats hidràuliques tendeixen a ser més vulnerables a l'embolisme, i a l'inrevés (Tyree et al., 1994a).

En el context mediterrani, per exemple, es considera que tres elements florístics diferents han donat lloc a la flora actual (Raven, 1974; Quézel, 1995): l'element arcto-terciari (septentrional); el neotropico-terciari (meridional), ambdós constituïts per espècies que ja es trobaven a la regió mediterrània abans de l'aparició de les condicions climàtiques mediterrànies actuals al pliocè, fa uns 3 m.a.; i l'element pròpiament mediterrani, aparegut posteriorment. És lògic pensar que aquests orígens tan diferents hauran determinat, en part, els patrons que observem actualment en l'arquitectura del sistema conductor de les diferents espècies, per mitjà de constriccions filogenètiques, històriques o de diversificació (*sensu* Herrera, 1992).

Els nostres resultats suggereixen, per exemple, que *Quercus ilex* és més vulnerable a l'embolisme que *Phillyrea latifolia* (Martínez-Vilalta et al., resultats no publicats). Es tracta de dues espècies escleròfil·les mediterrànies força similars morfològicament però amb un origen completament diferent. L'elevada vulnerabilitat a l'embolisme de *Q. ilex* es pot explicar per mitjà de processos no adaptatius si considerem que aquesta espècie té un origen septentrional i, per tant, prové de zones temperades on probablement no existia gaire pressió selectiva per incrementar la seguretat del sistema conductor sacrificant-ne l'eficiència. En particular, la majoria d'espècies del gènere *Quercus* es caracteritzen per posseir una fusta de porus anellat amb vasos molt gruixuts i vulnerables a l'embolisme (Carlquist, 1988). Tot i que els vasos de *Q. ilex* són molt més estrets que els de la major part dels seus congèneres (Villar-Salvador et al., 1997), no ho són tant com els d'altres espècies amb les quals conviu (e.g. *P. latifolia*). És raonable pensar, doncs, que *Q. ilex* arrossega encara algunes estructures heretades d'aquests *Quercus* de zones temperades. El cas de *P. latifolia* és oposat, en tant que aquesta espècie té un origen subtropical i l'estructura del seu sistema conductor presumiblement ja estava adaptada a les condicions d'aridesa quan aquesta espècie va arribar a la conca mediterrània. De fet, en condicions d'estrès hídric moderat, *Q. ilex* té una conductància estomàtica superior a *P. latifolia* (Peñuelas et al., 1998). Aquestes diferències en l'arquitectura del sistema conductor d'ambdues espècies poden ser la causa de les diferents mortalitats davant de la sequera observades per Lloret & Siscart (1995).

L'adaptació de les plantes a l'eixut integra, a més, molts altres processos que actuen a diferents nivells. No només això, sinó que aspectes com la variabilitat genotípica inter- i intrapoblacional, i la plasticitat fenotípica poden tenir-hi un paper fonamental. Villar-Salvador et al. (1997) i Castro-Díez et al. (1997) comparen algunes característiques del sistema conductor i de les fulles de tres espècies de *Quercus* mediterrànies (*Q. ilex*, *Q. coccifera* i *Q. faginea*) al llarg d'un gradient de precipitació. Els seus resultats mostren que, mentre les dues espècies perennifòlies responen a les diferències en les precipitacions, les característiques de *Q. faginea* no varien entre les diferents zones estudiades. Aquesta baixa variabilitat pot tenir a veure amb la dependència de *Q. faginea* envers les àrees amb un microclima relativament humit.

8. Conclusió

Durant la darrera dècada, l'èmfasi en l'estudi de les relacions hídriques dels vegetals s'ha posat també en els mecanismes de transport dins de les plantes i no només en les interfícies entre les plantes i el seu medi. Tot i les grans incerteses existents, s'ha posat de relleu el paper de la vulnerabilitat a l'embolisme en l'ecologia de les plantes, especialment en resposta a determinats estressos ambientals. En particular, l'estudi de la vulnerabilitat a l'embolisme ha permès entendre millor les estratègies que utilitzen les plantes per fer front a l'eixut. L'anàlisi comparatiu de les propietats hidràuliques de les diferents espècies pot ser molt útil, per exemple, per tal de predir els impactes (fisiològics, demogràfics, ecològics...) que els canvis climàtics poden tenir sobre la vegetació.

Agraïments

El Miquel Sauret i l'Anna Sala ens van ajudar a iniciar-nos en l'estudi de l'embolisme a les plantes llenyoses. El primer autor ha gaudit d'una beca de Formació del Personal Investigador de la Generalitat de Catalunya. Hem rebut suport econòmic del projecte CICYT CLI97-0344.

Bibliografia

- 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.
- Alder, N.N.; Pockman, W.T.; Sperry, J.S.; Nuismer, S. 1997. Use of centrifugal force in the study of xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany* 48: 665-674.
- Apfel, R.E. 1972. The tensile strength of liquids. *Scientific American* 227: 58-71.
- Borghetti, M.; Leonardi, S.; Raschi, A.; Snyderman, D.; Tognetti, R. 1993. Ecotypic variation of xylem embolism, phenological traits, growth parameters and allozyme characteristics in *Fagus sylvatica*. *Functional Ecology* 7: 713-720.
- Canny, M.J. 1995. A new theory for the ascent of sap-cohesion supported by tissue pressure. *Annals of Botany* 75: 343-357.

- 1997a. Vessel contents of leaves after excision—a test of Scholander's assumption. *American Journal of Botany* 84: 1217-1222.
- 1997b. Vessel contents during transpiration-embolisms and refilling. *American Journal of Botany* 84: 1223-1230.
- 1998. Applications of the compensating pressure theory of water transport. *American Journal of Botany* 85: 897-909.
- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer-Verlag, Berlin.
- Castro-Díez, P.; Villar-Salvador, P.; Pérez-Rontomé, C.; Maestro-Martínez, M.; Montserrat-Martí, G. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees* 11: 127-134.
- Cochard, H. 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology* 11: 73-83.
- Cochard, H.; Bréda, N.; Granier, A. 1996a. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Annales Des Sciences Forestieres* 53: 197-206.
- Cochard, H.; Cruiziat, P.; Tyree, M.T. 1992. Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiology* 100: 205-209.
- Cochard, H.; Ewers, F.W.; Tyree, M.T. 1994. Water relations of a tropical vine-like bamboo (*Rhipidocladum racemiflorum*): root pressures, vulnerability to cavitation and seasonal changes in embolism. *Journal of Experimental Botany* 45: 1085-1089.
- Cochard, H.; Peiffer, M.; Le Gall, K.; Granier, A. 1997. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L.: impacts on water relations. *Journal of Experimental Botany* 48: 655-663.
- Cochard, H.; Ridolfi, M.; Dreyer, E. 1996b. Responses to water stress in an ABA-unresponsive hybrid poplar (*Populus koreana* x *trichocarpa* cv. Peace). II. Hydraulic properties and xylem embolism. *New Phytologist* 134: 455-461.
- Cochard, H.; Tyree, M.T. 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology* 6: 393-407.
- Cohen, M.; Fornaguera, J.; Antón, A.; Gracia, A. 1997. Optimización del riego en plantaciones frutícolas mediante la utilización de biosensores. In: Savé, R., Marfà, O., and Biel C. (ed.) 3er Simposium Hispano-Portugués de Relaciones Hídricas en las Plantas. Sitges (Barcelona).
- Dixon, H.H.; Joly J. 1894. On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 186: 563-576.
- Edwards, W.R.N.; Jarvis, P.G.; Grace, J.; Moncrieff, J. 1994. Reversing cavitation in tracheids of *Pinus sylvestris* L. under negative water potentials. *Plant, Cell and Environment* 17: 389-397.
- Hacke, U.; Sauter, J.J. 1995. Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica* f. *purpurea* and *Populus balsamifera*. *Journal of Experimental Botany* 46: 1177-1183.
- Hargrave, K.R.; Kolb, K.J.; Ewers, F.W.; Davis, S.D. 1994. Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytologist* 126: 695-705.
- Herrera, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140: 421-446.
- Higgs, K.H.; Wood, V. 1995. Drought susceptibility and xylem dysfunction in seedlings of 4 European oak species. *Annales Des Sciences Forestieres* 52: 507-513.

- Holbrook, N.M. 1995. Stem water storage. *In*: B.L. Gartner (ed.) Plant Stems. Physiology and Functional Morphology. Academic Press. San Diego. p. 151-174.
- Holbrook, N.M.; Burns, M.J.; Field, C.B. 1995. Negative xylem pressures in plants: a test of the balancing pressure technique. *Science* 270: 1193-1194.
- Jackson, G.E.; Irvine, J.; Grace, J. 1995. Xylem cavitation in two mature Scots pine forests growing in a wet and a dry area of Britain. *Plant, Cell and Environment* 18: 1411-1418.
- Jarbeau, J.A.; Ewers, F.W.; Davis, S.D. 1995. The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs. *Plant, Cell and Environment* 18: 189-196.
- Jones, H.G.; Sutherland, R.A. 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment* 14: 607-612.
- Joyce, B.J.; Steiner, K.C. 1995. Systematic variation in xylem hydraulic capacity within the crown of white ash (*Fraxinus americana*). *Tree Physiology* 15: 649-656.
- Kavanagh, K.L.; Zaerr, J.B. 1997. Xylem cavitation and loss of hydraulic conductance in western hemlock following planting. *Tree Physiology* 17: 59-63.
- Kolb, K.J.; Davis, S.D. 1994. Drought tolerance and xylem embolism in co-occurring species of coastal sage and chaparral. *Ecology* 75: 648-659.
- Kolb, K.J.; Sperry, J.S.; Lamont, B.B. 1996. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *Journal of Experimental Botany* 47: 1805-1810.
- Langan, S.J.; Ewers, F.W.; Davis, S.D. 1997. Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occurring chaparral shrubs. *Plant, Cell and Environment* 20: 425-437.
- Lipp, C.C.; Nilsen, E.T. 1997. The impact of subcanopy light environment on the hydraulic vulnerability of *Rhododendron maximum* to freeze-thaw cycles and drought. *Plant, Cell and Environment* 20: 1264-1272.
- Lloret, F.; Siscart, D. 1995. Los efectos demográficos de la sequía en poblaciones de encina. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 2: 77-81.
- Lo Gullo, M.A.; Salleo, S. 1992. Water storage in the wood and xylem cavitation in 1-year-old twigs of *Populus deltoides* Bartr. *Plant, Cell and Environment* 15: 431-438.
- 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.
- Lo Gullo, M.A.; Salleo, S.; Piaceri, E.C.; Rosso, R. 1995. Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus cerris*. *Plant, Cell and Environment* 18: 661-669.
- Lu, P.; Biron, P.; Granier, A.; Cochard, H. 1996. Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: whole-tree hydraulic conductance, xylem embolism and water loss regulation. *Annales Des Sciences Forestieres* 53: 113-121.
- Machado, J.; Tyree, M.T. 1994. Patterns of hydraulic architecture and water relations of two tropical canopy trees with contrasting leaf phenologies: *Ochroma pyramidale* and *Pseudobombax septenatum*. *Tree Physiology* 14: 219-240.
- Magnani, F.; Borghetti, M. 1995. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant, Cell and Environment* 18: 689-696.
- Menuccini, M.; Comstock, J. 1997. Vulnerability to cavitation in populations of two desert species, *Hymenoclea salsola* and *Ambrosia dumosa*, from different climatic regions. *Journal of Experimental Botany* 48: 1323-1334.

- Metcalfe, C.R.; Chalk, L. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Oxford University Press. London.
- Milburn, J.A. 1996. Sap ascent in vascular plants: challengers to the Cohesion Theory ignore the significance of immature xylem and the recycling of Münch water. *Annals of Botany* 78: 399-407.
- Milburn, J.A.; Johnson, R.P.C. 1966. The conduction of sap II. Detection of vibrations produced by sap cavitation in *Ricinus* xylem. *Planta* 66: 43-52.
- Neufeld, H.S.; Grantz, D.A.; Meinzer, F.C.; Goldstein, G.; Crisosto, G.M.; Crisosto, C. 1992. Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiology* 100: 1020-1028.
- Pallardy, S.G. 1989. Hydraulic architecture and conductivity: an overview. *In*: K.H. Kreeb, H. Richter, and T.M. Hinckley (ed.) *Structural and functional responses to environmental stresses*. SPB Academic Publishing, The Hague. p. 3-19.
- Passioura, J.B. 1988. Water transport in a to roots. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39: 245-265.
- Peñuelas, J.; Filella, I.; Llusià, J.; Siscart, D., Piñol, J. 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany* 49: 229-238.
- Pickard, W.F. 1989. How might a tracheary element which is embolized by day be healed by night? *Journal of Theoretical Biology* 141: 259-279.
- Plesset, M.S.; Prosperetti, A. 1977. Bubble dynamics and cavitation. *Annual Review of Fluid Mechanics* 9: 145-185.
- Pockman, W.T.; Sperry, J.S.; O'Leary, J.W. 1995. Sustained and significant negative water pressure in xylem. *Nature* 378: 715-716.
- Quézel, P. 1995. La flore du bassin méditerranéen: origine, mise en place, endémisme. *Ecologia Mediterranea* XXI: 19-39.
- Raven, P.H. 1974. The evolution of Mediterranean floras. *In*: F. Di Castri and H.A. Mooney (ed.) *Mediterranean-Type Ecosystems. Origin and Structure*. Springer-Verlag, Berlin. p. 213-224.
- Redtfeldt, R.A.; Davis, S.D. 1996. Physiological and morphological evidence of niche segregation between two co-occurring species of *Adenostoma* in California Chaparral. *Écoscience* 3: 290-296.
- Roth, A. 1996. Water transport in xylem conduits with ring thickenings. *Plant, Cell and Environment* 19: 622-629.
- Salleo, S.; Lo Gullo, M.A. 1989. Xylem cavitation in nodes and internodes of *Vitis vinifera* L. plants subjected to water stress. Limits of restoration of water conduction in cavitated xylem conduits. *In*: K.H. Kreeb, H. Richter, and T.M. Hinckley (ed.) *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses: Water shortage*. SPB Academic Publishing bv. The Hague. p. 33-42.
- Salleo, S.; Lo Gullo, M.A.; Paoli, D.; Zippo, M. 1996. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. *New Phytologist* 132: 47-56.
- Scholander, P.F.; Hammel, H.T.; Bradstreet, E.D.; Hemmingsen, E.A. 1965. Sap pressures in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Schultz, H.R.; Matthews, M.A. 1989. Environmental control of resistance to water flow in shoots of *Vitis vinifera* L. *In*: K.H. Kreeb, H. Richter, and T.M. Hinckley (ed.) *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses: Water Shortage*. SPB Academic Publishing bv. The Hague. p. 21-32.

- Sedgewick, S.A.; Trevena, D.H. 1976. Limiting negative pressure of water under dynamic stressing. *Journal of Physics D: Applied Physics* 9: 1983-1990.
- Smith, A.M. 1994. Xylem transport and the negative pressures sustainable by water. *Annals of Botany* 74: 647-651.
- Sobrado, M.A. 1993. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96: 19-23.
- 1997. Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecologica* 18: 383-391.
- Sperry, J.S. 1995. Limitations on stem water transport and their consequences. In: B.L. Gartner (ed.) *Plant Stems. Physiology and Functional Morphology*. Academic Press. San Diego. p. 105-124.
- Sperry, J.S.; Alder, N.N.; Campbell, G.S.; Comstock, J. 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant, Cell and Environment* 21: 347-359.
- Sperry, J.S.; Alder, N.N.; Eastlack, S.E. 1993. The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany* 44: 1075-1082.
- Sperry, J.S.; Donnelly, J.R.; Tyree, M.T. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11: 35-40.
- Sperry, J.S.; Ikeda, T. 1997. Xylem cavitation in roots and stems of Douglas-fir and white fir. *Tree Physiology* 17: 275-280.
- Sperry, J.S.; Nichols, K.L.; Sullivan, J.E.M.; Eastlack, S.E. 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75: 1736-1752.
- Sperry, J.S.; Pockman, W.T. 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment* 16: 279-287.
- Sperry, J.S.; Saliendra, N.Z. 1994. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment* 17: 1233-1241.
- Sperry, J.S.; Saliendra, N.Z.; Pockman, W.T.; Cochard, H.; Cruziat, P.; Davis, S.D.; Ewers, F.W.; Tyree, M.T. 1996. New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant, Cell and Environment* 19: 427-436.
- Sperry, J.S.; Sullivan, J.E.M. 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiology* 100: 605-613.
- Sperry, J.S.; Tyree, M.T. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88: 581-587.
- 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment* 13: 427-436.
- Sperry, J.S.; Tyree, M.T.; Donnelly, J.R. 1988. Vulnerability of the xylem to embolism in a mangrove vs an inland species of Rhizophoraceae. *Physiologia plantarum* 74: 276-283.
- Stedle, E. 1995. Trees under tension. *Nature* 378: 663-664.
- Tognetti, R.; Longobucco, A.; Raschi, A. 1998. Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* co-occurring in a Mediterranean coppice stand in central Italy. *New Phytologist* 139: 437-447.
- Tributsch, H. 1992. The water-cohesion-tension insufficiency syndrome of forest decline. *Journal of Theoretical Biology* 156: 235-267.
- Tyree, M.T. 1989. Cavitation in trees and the hydraulic sufficiency of woody stems. *Annales Des Sciences Forestieres* 46 suppl.: 330-337.

- Tyree, M.T. 1997. The Cohesion-Tension theory of sap ascent: current controversies. *Journal of Experimental Botany* 48: 1753-1765.
- Tyree, M.T.; Alexander, J.D. 1993. Plant water relations and the effects of elevated CO₂: a review and suggestions for future research. *Vegetatio* 104/105: 47-62.
- Tyree, M.T.; Cochard, H. 1996. Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. *Annales Des Sciences Forestieres* 53: 173-180.
- Tyree, M.T.; Cochard, H.; Cruziat, P.; Sinclair, B.; Ameglio, T. 1993. Drought-induced leaf shedding in walnut: evidence for vulnerability segmentation. *Plant, Cell and Environment* 16: 879-882.
- Tyree, M.T.; Davis, S.D.; Cochard, H. 1994a. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* 15: 335-360.
- 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.; Ewers, F.W. 1991. Tansley Review No. 34. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119: 345-360.
- Tyree, M.T.; Kolb, K.J.; Rood, S.B.; Patiño, S. 1994b. Vulnerability to drought-induced cavitation of riparian cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem? *Tree Physiology* 14: 455-466.
- Tyree, M.T.; Patiño, S.; Becker, P. 1998. Vulnerability to drought-induced embolism of Bornean heath and dipterocarp forest trees. *Tree Physiology* 18: 583-588.
- Tyree, M.T.; Snyderman, D.; Wilmot, T.R.; Machado, J. 1991. Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*). Data, models, and a comparison with two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiology* 96: 1105-1113.
- Tyree, M.T.; Sperry, J.S. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology* 88: 574-580.
- 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 19-38.
- Van den Honert, T.H. 1948. Water transport as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society* 3: 146-153.
- Vander Willigen, C.; Pammenter, N.W. 1998. Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus* spp. at contrasting sites. *Tree Physiology* 18: 595-600.
- Villar-Salvador, P.; Castro-Díez, P.; Pérez-Rontomé, C.; Montserrat-Martí, G. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees* 12: 90-96.
- Wang, J.; Ives, N.E.; Lechowicz, M.J. 1992. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology* 6: 469-475.
- Whitehead, D. 1998. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology* 18: 633-644.
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Yang, S.; Tyree, M.T. 1992. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment* 15: 633-643.
- Zimmermann, M.H. 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Verlag. Berlin.

- Zimmermann, U.; Meinzer, F.C.; Benkert, R.; Zhu, J.J.; Schneider, H.; Goldstein, G.; Kuchenbrod, E.; Haase, A. 1994. Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory. *Plant, Cell and Environment* 17: 1169-1181.
- Zimmermann, U.; Meinzer, F.C.; Bentrup, F-W. 1995. How does water ascend in tall trees and other vascular plants?. *Annals of Botany* 76: 545-551.
- Zotz, G.; Tyree, M.T.; Cochard, H. 1994. Hydraulic architecture, water relations and vulnerability to cavitation of *Clusia uvitana* Pittier: a C₃-CAM tropical hemiepiphyte. *New Phytologist* 127: 287-295.
- Zwieniecki, M.A.; Holbrook, N.M. 1998. Diurnal variation in xylem hydraulic conductivity in white ash (*Fraxinus americana* L.), red maple (*Acer rubrum* L.) and red spruce (*Picea rubens* Sarg.). *Plant, Cell and Environment*. 21: 1173-1180.