

Simulación del efecto del embolismo xilemático sobre la conductividad hidráulica en las plantas

A. Socorro

Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical “Alejandro de Humboldt” INIFAT;
asocorro@inifat.co.cu

Recibido el 15/07/2008. Aprobado en versión final el 1/02/2009.

Sumario. A partir de las características físicas de los elementos que forman el xilema, se proponen hipótesis para llegar a una expresión matemática que defina el flujo de agua a través de estos tejidos conductores, en función de la diferencia de potencial de agua entre la zona superior e inferior de la planta. En ella se tuvo en cuenta la incidencia del embolismo xilemático sobre la conductividad hidráulica. Se utilizaron valores provenientes de la literatura para realizar una simulación de la corriente de agua y del porcentaje de pérdida de conductividad (PLC). Se discuten los resultados y se valora desde el punto de vista físico y fisiológico como este fenómeno incide en situaciones de estrés hídrico.

Abstract. A hypothesis to obtain a mathematical expression to define the water flow through conductor tissues, regarding the water potential difference between top and bottom sites of the plant, was proposed from physic characteristics of xylem elements. The xylematic embolism incidence on the hydraulic conductance was kept in mind in the theoretical development. A simulation of water current by xylem way and the Percent Loss Conductivity (PLC) was made with values from bibliography. The results of the model were analyzed from biophysical and physiological point of view as well as the incidence of this phenomenon at water stress situations.

Palabras clave. Cavitación en fluidos no homogéneos, 47.55.dp, eco-hidrología, ecología vegetal, 92.40.Oj, hidrodinámica de fluidos 47.35.-I

1 Introducción

Una de las teorías que explica el ascenso del agua a través de los vasos xilemáticos es la denominada Tensión-Cohesión- Transpiración (TCT).¹ En 1725 Stephen Hales demostró que dentro de los tubos xilemáticos tenían lugar fuerzas de capilaridad y que mientras más pequeño es el diámetro del tubo más se favorece el ascenso del agua.²

Según la teoría TCT, la energía que permite que la columna de agua se eleve, proviene de la diferencia de potencial de agua ' $\Delta\Psi$ ' entre la zona superior e inferior de la planta. Debido a la transpiración en las hojas, las células externas del mesófilo tienden a disminuir su valor de contenido de agua y de esta forma se establece un gra-

diente de Ψ que se propaga hasta llegar a los tejidos conductores del xilema. En estos tejidos, debido a sus propiedades capilares y a la acción de las fuerzas de cohesión entre las moléculas de agua, se provoca una tensión o fuerza de succión de agua en contra de la fuerza de gravedad. Esta presión ha sido medida experimentalmente con la aplicación de cámaras presurizadas (Cámara de Sholander).³

Sin embargo la TCT presupone las columnas de agua de forma continua y en la práctica en los vasos xilemáticos tiene lugar la aparición de burbujas de aire denominadas cavitaciones. A este fenómeno se le denomina embolismo xilemático.^{4,5,6} Este fenómeno tiene lugar cuando la presión que se ejerce sobre la columna de savia xilemática, excede el valor umbral definido por las ca-

racterísticas morfológicas del tejido.⁷ Una de las características que posee mayor incidencia es la presencia de poros en las paredes de estos conductos, los cuales comunican unos vasos con otros, así como también su propia geometría.⁸

El embolismo ocurre generalmente en situaciones de estrés hídrico. Cuando el potencial de agua en la atmósfera adyacente a las hojas desciende a valores relativamente muy bajos, se produce un aumento del flujo de agua y las columnas de savia pierden su continuidad, afectándose de esta forma la conductividad hidráulica en el xilema. Así la planta evita una excesiva pérdida de agua por vía estomática. Es decir, el embolismo xilemático, de cierta manera constituye un mecanismo adaptativo de la planta para no perder agua en exceso debido a la transpiración.

Este trabajo tiene como objetivo obtener una expresión matemática para simular el flujo vía xilema respecto a la presión sobre la columna de agua, a partir de hipótesis relacionadas con las características físicas de estos elementos conductores.

2 Presentación del modelo

Se considera un tubo cilíndrico de radio “r” y altura “h”, donde se aplica una diferencia de potencial de agua $\Delta\Psi = \Psi(h) - \Psi(0)$, donde $\Psi(h)$ y $\Psi(0)$ son el potencial de agua en $x=h$ y $x=0$ respectivamente. La presión “P” con la que la columna de agua es “empujada” hacia arriba es igual a:

$$P = -\Delta\Psi - \rho gh \quad (1)$$

donde ρ es la densidad del agua y g la aceleración de la gravedad. Para que exista un flujo o corriente de agua “I” ascendente, es necesario que P sea positiva, es decir, $\Psi(h) < \Psi(0)$, de modo que el valor negativo de $\Delta\Psi$ sea modularmente mayor que ρgh . Cuando el valor modular de esta presión es menor que cierto umbral “ P_U ”, el valor de I (masa de agua por unidad de tiempo) satisface la ecuación:

$$I = \frac{-\Delta\Psi - \rho gh}{R_0} \quad (2)$$

donde R_0 es la resistencia xilemática para valores de P menores que cierto valor umbral “ P_U ”. Bajo estas condiciones, la resistencia xilemática se mantiene constante, sin embargo cuando P sobrepasa a P_U , el valor de la resistencia xilemática aumenta desde R_0 hacia cierto valor R . Ello se debe entre otras causas a la presencia de ciertos orificios en las paredes de las traqueidas que forman estos vasos, lo cual permite la comunicación con los conductos vecinos.⁹ Cuando se incrementa la tasa de transpiración disminuye el potencial de agua en el extremo superior, dando lugar a un incremento del potencial de agua negativo. Aunque aún no se han esclarecido del todo como se forman las burbujas de aire dentro de estos elementos conductores, se puede plantear que la tensión que provoca el gradiente de presión hidráulica debido a la transpiración, repercute en una fuerte ad-

hesión de la savia xilemática sobre las paredes de los vasos conductores, lo cual provoca que exista una mayor resistencia sobre las moléculas de agua que se encuentran lejos del eje central del cilindro y cerca de las paredes del mismo.

Esta presión sobre las paredes de las traqueidas, las cuales están cubiertas de poros, facilita no solo la incorporación de micropartículas de aire desde los referidos poros, sino que estas al interactuar dentro de una corriente de agua que fluye con una mayor presión de succión, pueden formar partículas cada vez mas grandes, hasta llegar a ser burbujas que afecten significativamente la continuidad de la columna de savia y por ende aumenta la resistencia hidráulica del xilema, hasta valores muy altos, inclusive $R \approx \infty$.

A partir de observaciones experimentales,^{4,10} se va a considerar que dentro de la savia xilemática existen moléculas de aire que forman pequeñas microburbujas, las cuales no afectan notablemente la resistencia hidráulica para $P < P_U$ y que estas se encuentran en la periferia del cilindro. Con el aumento de la presión de agua (por encima de P_U) se produce un aumento de la velocidad media de las moléculas de agua. Al existir una mayor presión sobre la columna de savia,² estas pequeñas partículas de aire incrementarían la probabilidad de unirse unas con otras dando como resultado una mayor interacción entre ellas. De aquí proponemos que la unión de estas partículas de aire suspendidas dentro de la columna de agua, forma burbujas de diámetro cada vez mayor, las cuales sí afectan significativamente la Conductividad hidráulica.

Experimentalmente se ha podido comprobar la aparición de una fuerte adhesión de los líquidos a las superficies internas de estos tubos, así como la presencia de burbujas de aire en las mismas.³ Por ello se considera además que las imperfecciones de las paredes del cilindro xilemático son tales, que permiten la presencia de las micropartículas de aire adheridas a las paredes del cilindro, las cuales pueden ser arrastradas hacia el flujo de agua solo cuando la tensión sobre las paredes es relativamente mayor.

El hecho de que las micropartículas de aire no afectan significativamente la Conductividad hidráulica, es justificado sobre la base de que el diámetro de estas es muy pequeño y que su nivel de interacción con las moléculas de agua que se elevan dentro del vaso, es mínima. Por el contrario, las burbujas de mayor diámetro pueden llegar a ocupar todo el ancho de la traqueida, rompiendo de esta forma la continuidad de la columna de agua e impidiendo que esta pueda ascender. Esto conlleva a pensar que el número N de burbujas que se forman a raíz del incremento de la presión negativa, debe arribar a cierto valor límite N_{MAX} . Se debe tener en cuenta además que el inicio de la formación de las burbujas ocurre debido al incremento de la tensión sobre la columna y que el aumento progresivo del embolismo xilemático, va propiciando la disminución de esta presión.

Todo ello puede conducir a la introducción dos postu-

lados para el establecimiento de una relación entre las variaciones de I respecto a incrementos de P, debido a la presencia de un aumento del número de burbujas dentro del vaso xilemático. En primer lugar se propone que la variación del número “N” de burbujas que se forman en el tubo, dependen de cierto coeficiente ‘a’ y de la diferencia entre el número máximo “N_{MAX}” y N:

$$\frac{dN}{dP} = a(N_{MAX} - N) \quad (3)$$

Esta ecuación considera el hecho de que mientras más difieran N y N_{MAX} (vaso sano), ante variaciones de la presión de succión, el valor de N aumenta. Sin embargo cuando N≈N_{MAX} (vaso afectado), la formación de burbujas es menor, a pesar de que se continúe incrementando la presión negativa. La magnitud ‘a’ dependerá de las características propias del cilindro y en principio debe ser diferente entre especies, variedades y/o órgano de la planta.

La integración de (3) brinda una dependencia exponencial entre N y P que converge hacia N_{MAX}. Los resultados experimentales que se han observado en algunas especies,¹⁰ pueden justificar la introducción de (3) como vía para cuantificar la causa que origina la brusca disminución de la conductividad ante incrementos del valor modular de -ΔΨ. Como segundo postulado se plantea que el incremento de la resistencia R respecto a R₀ debe ser proporcional al aumento de N, ya que el embolismo incide directamente en ello. Esta relación la podemos escribir matemáticamente como sigue:

$$\frac{R - R_0}{R_0} = \frac{N_{MAX}}{N - N_{MAX}} e^{ab} \quad (4)$$

El coeficiente e^{ab} es el factor de proporcionalidad, donde se elige a b como un número negativo debido a que en N=0, R≈R₀.

Integrando (3) y sustituyendo en (4) se obtiene:

$$R = R_0 + R_0 \text{Exp}[a(P + b)] \quad (5)$$

Esta es la expresión para la resistencia xilemática en función de la presión P que se le aplica hacia arriba. De acuerdo con la ecuación de Hagen-Poiseuille:²

$$R_0 = \frac{8\eta}{\pi r^4 \rho} h \quad (6)$$

donde ρ y η son la densidad y viscosidad del agua, respectivamente.

Sea K la conductividad hidráulica del xilema (inverso de R) mientras que K₀ es el inverso de R₀, de (5) se obtiene:

$$K = K_0 \frac{\text{Exp}[-a(P + b)]}{1 + \text{Exp}[-a(P + b)]} \quad (7)$$

Teniendo en cuenta que I=KP y la ecuación (1), se llega finalmente a la siguiente ecuación:

$$I = -K_0 (\Delta\Psi + \rho gh) \frac{\text{Exp}[a(\Delta\Psi - \Psi_0)]}{1 + \text{Exp}[a(\Delta\Psi - \Psi_0)]} \quad (8)$$

donde:

$$\Psi_0 = b - \rho gh < 0 \quad (9)$$

Para considerar el flujo total de agua por el tejido xilemático en el tallo, el valor de I que se obtiene de (8) se multiplica por el número “N” de elementos (vasos o traqueidas) que componen el tejido conductor (elementos conectados en paralelo). Cuando ΔΨ → -∞, I≈0, en cambio para valores de ΔΨ ≈ 0, la ecuación (8) se convierte en (2). ‘Ψ₀’ se interpreta como el valor de ΔΨ necesario para reducir la conductividad hidráulica al 50% respecto a su valor inicial.

Los métodos empleados para cuantificar la Conductividad hidráulica con relación a la presión xilemática, utilizan la magnitud denominada Porcentaje de pérdida de conductividad (PLC) que se calcula según:¹¹

$$\text{PLC} = \frac{K_{MAX} - K}{K_{MAX}} \quad (10)$$

Donde K_{MAX} es la máxima Conductividad. De acuerdo con (8) se puede escribir:

$$\text{PLC} = \frac{100\%}{1 + \text{Exp}[a(\Delta\Psi - \Psi_0)]} \quad (11)$$

La cual coincide con la ecuación logística autocatalítica utilizada como ajuste para el PLC respecto a -ΔΨ,¹⁰.

3 Estimación y procesamiento de datos

Para realizar la simulación de la corriente I, se utilizaron datos estimados, constantes universales y valores obtenidos de la literatura, los cuales se exponen en la Tabla I.

Tabla I				
Valores de las magnitudes empleadas en la simulación				
Magnitudes Generales	Valor	Unidad		
Densidad del agua	1	g·cm ⁻³		
Radio del cilindro (vaso)	5	μm		
Longitud del vaso	12	cm		
Viscosidad del agua	0.001	Pa·s		
Resistencia R ₀	3.06	MPa·s·g ⁻¹		
Conductividad K ₀	0.327	MPa ⁻¹ ·g·s ⁻¹		
Constante de gravedad	9,8	m·s ⁻²		
Magnitudes Específicas	Valor	Unidad		
	Verano	a	1.881	MPa ⁻¹
Eucalipto		b	-1.729	MPa
GC1*	Invierno	a	1.581	MPa ⁻¹
		b	-1.630	MPa
	Verano	a	1.660	MPa ⁻¹
Eucalipto		b	-1.853	MPa
GC2*	Invierno	a	1.450	MPa ⁻¹
		b	-1.676	MPa

(*Se utilizaron datos correspondientes a los Clones GC1 y GC2 de *Eucalyptus grandis*.)

Para el cálculo de la corriente de agua total vía xilema se estimó (N=300 vasos).¹² En el caso de los coeficientes a y b, se utilizaron valores correspondientes a 2 clones de eucalipto (*Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. x camaldulensis Denhnh. híbridos GC1 y GC2),¹⁰ cuya vulnerabilidad al embolismo fue evaluada durante las es-

taciones de verano e invierno.

4 Resultados y discusión

La figura 1 muestra el comportamiento del flujo de agua utilizando los valores de a y b de los clones GC1 y GC2 en dos estaciones (verano e invierno). Las curvas obtenidas por simulación de la ecuación (8) contienen tres zonas fundamentales. La zona I se corresponde a un comportamiento lineal análogo a la ley de Ohm para una porción del circuito (ecuación 2) la cual tiene lugar para valores de $-\Delta\psi$ entre 0 y P_U . Una vez que el valor del potencial de agua sobrepasa el umbral, el valor de la corriente sigue aumentando aunque con mayor lentitud, y la curva pierde la linealidad hasta llegar a un valor máximo, donde luego comienza a disminuir.

Esos valores cercanos al extremo representan la zona II. Los cálculos realizados por vía computarizada proporcionaron valores de $\Delta\psi_{MAX}$ (diferencia de potencial de agua que provoca que I sea máxima) de -1.45 MPa para GC1 en ambas temporadas y -1.60 y -1.50 MPa para GC2 en verano e invierno respectivamente. Luego, existe una zona III en el rango desde -2 hasta -5 MPa aproximadamente, donde la curva decrece hasta hacerse igual a cero. En los puntos donde I resulta máxima, la curva de PCL posee un punto de inflexión.

En figura 1 se muestra el comportamiento de acuerdo con (11) en los dos clones GC1 y GC2, el cual es muy similar al obtenido experimentalmente por Pammenter y Vander Willigen (1998).¹⁰ Para valores de $\Delta\psi$ por debajo de -5 MPa, prácticamente no hay flujo de agua, por lo que los elementos del xilema han perdido casi el 100% de la conductividad inicial.

Generalmente, las plantas mantienen un nivel de $\Delta\psi$ por encima del punto donde tiene lugar el fenómeno de la cavitación y por debajo de los valores que hacen que $I \approx 0$. La arquitectura hidráulica asociada a este estado de flujo controlado por medio del embolismo, es encontrada en un gran número de especies.¹³ Este estado se caracteriza por poseer dos casos extremos: uno donde para valores de $\Delta\psi$ relativamente altos se minimiza la susceptibilidad al embolismo mediante el cierre estomático, reduciendo de esta forma la tasa de transpiración. El otro caso se encuentra cerca de $\Delta\psi_{MAX}$, donde la planta mantiene el mayor valor de conductividad de agua en fase líquida.

Es decir, en la práctica las curvas se mantienen dentro de las zonas II y III, lo cual contrasta con la propia estructura de estos elementos que presuponen un comportamiento en la zona I, donde el flujo varíe linealmente respecto al potencial de agua (ecuación 2).

De igual modo se ha podido constatar experimentalmente que el flujo de agua no se describe por la ley de Hagen-Poiseuille (H-P) (ecuación 6) en cuanto a la relación entre la conductividad y la cuarta potencia del radio del capilar,¹³ lo cual ocurriría si el proceso tuviera lugar en la zona I, en ausencia de embolismo. Tampoco la ley de H-P se cumple para el caso de ausencia de embolismo

(sin burbujas), debido a la presencia de los poros transversales a las paredes de las traqueidas. En este trabajo se empleó la ley de H-P como una vía aproximada para estimar los valores de K_0 , (máxima conductividad), despreciando las imperfecciones de las paredes de los vasos conductores.

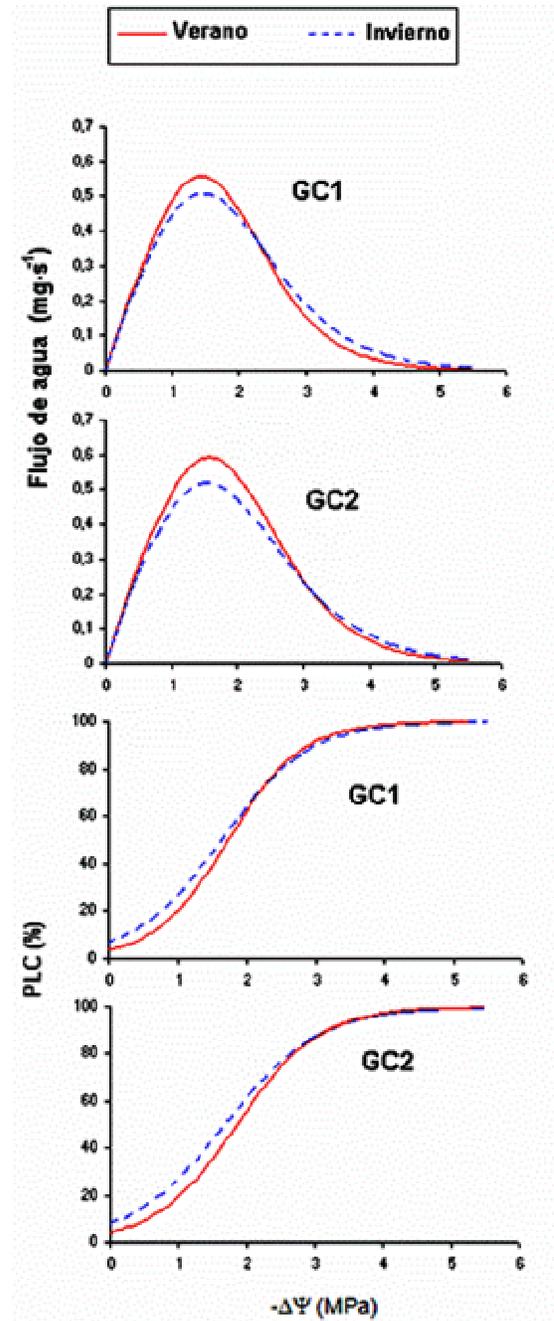


Figura 1. Curvas de flujo de agua y porcentaje de pérdida de conductividad utilizando los valores de los coeficientes a y b para los clones de eucalipto GC1 y GC2 (datos provenientes de Pammenter y Vander Willigen, 1998),¹⁰ y valores estimados para las dimensiones de un vaso xilemático.

Según la hipótesis propuesta, el coeficiente “ a ” representa la constante de incremento de las burbujas, que

implican una reducción significativa de la conductividad (Postulado 1). Los valores de la tabla II representan los valores del flujo máximo de agua y a que valor de $-\Delta\psi$ esto ocurre.

Tabla II

Valores del potencial de agua $-\Delta\psi_{MAX}$ donde se alcanza el valor máximo de flujo de agua* (I_{MAX}), para diferentes valores del parámetro 'a'.

a (MPa ⁻¹)	$-\Delta\psi_{MAX}$ (MPa)	I_{MAX} (g·s ⁻¹)
0.75	1,855	0.393
1.00	1,555	0.348
1.25	1,305	0.325
1.50	1,155	0.313
1.75	1,050	0.308
2.00	1.000	0.307
2.25	0,950	0.308

*Los valores fueron obtenidos por simulación de la ecuación (8), utilizando los datos de las magnitudes generales de la Tabla I, para b = -1 MPa.

Para valores altos de 'a', ' $-\Delta\psi_{MAX}$ ' disminuye, es decir, N tiende a N_{MAX} con mayor rapidez, ante incrementos de la tensión entre los extremos del xilema. Sin embargo, el valor del flujo de agua por unidad de tiempo, aunque disminuye también, tiende a estabilizarse cerca de 307 mg·s⁻¹. Es decir, el aumento de la cinética de formación de las burbujas, va a afectar el movimiento de la columna de aire hasta cierto límite, aunque dicho límite se alcance con una presión negativa cada vez menor.

El hecho de que algunas especies sean más vulnerables al embolismo dependerá de la frecuencia de poros en las paredes de las traqueidas, ya que aquellas con una mayor comunicación con los vasos vecinos, poseen una mayor probabilidad de recibir burbujas de aire desde vasos afectados.² Por ejemplo, en el abeto balsámico (*Abies balsamea*), el embolismo total ocurre entre -2 y -3 MPa aproximadamente, mientras que el cedro de Virginia (*Juniperces virginiana*) posee un potencial umbral de -4 MPa y aún a -10 MPa, el 10% del agua que transpira lo hace por conductos intactos. Otro aspecto que influye es el diámetro de las traqueidas, que varían entre 10 y 50 μm y dependen además, del grupo y/o familia de plantas a las que pertenezcan.

Los factores abióticos que influyen en la aparición del embolismo xilemático son muy diversos. La experiencia ha demostrado que durante el día, cuando la cantidad de agua transpirada por unidad de tiempo es mayor (apertura de los estomas), existe una mayor probabilidad de obtener un mayor número de vasos cavitados.¹³ Se ha encontrado que en las plantas con una baja disponibilidad de agua en el suelo, la vulnerabilidad es aun mayor. El embolismo puede ser provocado además por el congelamiento de la columna xilemática.¹⁴

Sin embargo, esta situación de pérdida de conductividad, causada por la vulnerabilidad de estos sistemas al embolismo, es reversible y los vasos capilares de este te-

jido pueden volver a recuperar su continuidad. Este proceso de reparación consta de tres etapas.¹⁵ Una se caracteriza por el movimiento de agua dentro de los conductos con embolismo. La segunda refiere el aislamiento de los vasos cavitados, de modo que alrededor de ellos exista un número considerable de vasos continuos que permitan una presión de agua lateral hacia los capilares afectados. Finalmente en la tercera etapa debe existir suficiente conexión entre estos vasos adyacentes, de modo que se facilite el flujo de agua desde estos, para que las burbujas sean rellenadas de agua.

El proceso de reparación del embolismo xilemático genera no pocas polémicas. Teniendo en cuenta las características físicas de estos tejidos y el proceso de disolución de las burbujas, la reparación de los vasos debe ocurrir solo cuando la presión positiva sobre estas exceda el límite P_R , el cual se calcula por:¹⁶

$$P_R = P_A - \frac{T_{SF}}{r_B} \quad (12)$$

Donde P_A es la presión atmosférica, T_{SF} la fuerza de tensión superficial del agua y r_B el radio de la burbuja. Sin embargo existen trabajos experimentales que demuestran que el rellenado de las cavitaciones ocurre no solo en presencia de presiones positivas, ni siquiera cuando la tensión negativa sobre la columna de agua es menor, sino también en presencia de una tasa de transpiración elevada.¹⁴

Cuando la planta posee una suficiente disponibilidad de agua en el suelo, la presión radical favorece el llenado de los vasos afectados. Esto pudiera justificar como las plantas pueden reparar el embolismo en horario diurno, donde el potencial de agua en las hojas decrece.

5 Conclusiones

A través de las consideraciones sobre las irregularidades de las traqueidas que componen los vasos xilemáticos en el tallo, se propone una expresión matemática para la formación de las burbujas que surgen como resultado de someter al elemento conductor bajo altas tensiones hídricas. A partir de ello se llega a una ecuación para la corriente de agua respecto al potencial de agua entre los extremos del vaso, la cual se acerca a la realidad experimental. Aunque los datos fueron obtenidos por medio de la simulación computarizada y valores estimados, el comportamiento de las curvas obtenidas arrojan resultados que pudieran ser utilizados para predecir el comportamiento de un gran número de especies de plantas superiores, ante situaciones de estrés hídrico.

Referencias

1. J. Barceló, N. Rodrigo, B. Sabarter, y R. Sánchez, *Fisiología Vegetal*, (Ediciones Pirámide S.A., Madrid, 1992).
2. M. Schopfer, *Plant Physiology*, (Springer, Berlin Heidelberg, 1995).
3. C. Wei, E. Steudle and M.T. Tyree, Water ascent in plants: Do Ongoing Controversies have a sound basis, Trends in Plant

Sciences, Vol. 4 No. 9, p. 372-375, (1999).

4. T. Brodribb and R.S. Hill, Increases in Water Potential Gradient Reduce Xylem Conductivity in Whole Plants. Evidence from a Low-Pressure Conductivity Method, *Plant Physiology*, Vol. 123 No. 3, p. 1021-1028, (2000).

5. A. Nardini, M.T. Tyree and S. Salleo, S, Xylem Cavitation in the Leaf of *Prunus laurocerasus* and Its impact on Leaf Hydraulics, *Plant Physiology*, Vol. 125 No. 4, p. 1700-1709 (2001).

6. P.J. Melcher, M.A. Zwieniecki, and N.M. Holbrook, Vulnerability of Xylem Vessels to Cavitation in Sugar Maple. Scaling from Individual Vessels to Whole Branches, *Plant Physiology*, Vol. 131 No. 4, p. 1775-1780, (2003).

7. J.S. Sperry and M.T. Tyree, Mechanism of water stress-induced xylem embolism, *Plant Physiology*, Vol. 88 No 2, p. 581-587, (1988).

8. J.S. Sperry and U.G. Hacke, Analysis of Circular Bordered pit function I. Angiosperm vessels with homogeneous pit membranes, *American Journal of Botany*, Vol. 91 No. 3, p. 369-385, (2004).

9. J.R. Lancashire and A.R. Ennos, Modelling the Hydrodynamic Resistance of Bordered Pits, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 53 No. 373, p. 1485-1493, (2002).

10. N.W. Pammenter and C. Vander Willigen, A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation, *Tree Physiology* 18, p. 589-593,

(1998).

11. H. Cochard, L. Coll, X. Le Roux and T. Améglio, Unraveling the effects of Plant Hydraulics on Stomatal Closure during Water Stress in walnut, *Plant Physiology*, Vol. 128 No. 1, p. 282-290, (2002).

12. M.T. Tyree, S. Yang, P. Cruiziat and B. Sinclair, Novel Methods of Measuring Hydraulic Conductivity of Tree Root Systems and Interpretation Using AMAIZED, *Plant Physiology*, Vol. 104, p. 189-199, (1994).

13. H.S. Neufeld, D.A. Grantz, F.C. Meinzer, G. Goldstein, G.M. Crisosto, and C. Crisosto, C, Genotypic Variability in Vulnerability of Leaf Xylem to Cavitation in Water-Stressed and Well-Irrigated Sugarcane, *Plant Physiology*, Vol. 100 No. 3, p. 1020-1028, (1992).

14. M.E. McCully, Root Xylem Embolisms and Refilling. Relation to Water Potentials of Soil, Roots, and Leaves and Osmotic Potentials of Root Xylem Sap, *Plant Physiology*, Vol. 119 No. 3, p. 1001-1008, (1999).

15. M.A. Zwieniecki and N.M. Holbrook, Bordered Pit Structure and Vessel Wall Surface Properties. Implications for Embolism Repair, *Plant Physiology*, Vol. 123 No 3, p. 1015-1020, (2000).

16. J.S. Sperry, V. Stiller, and U.G. Hacke, Xylem Hydraulics and the Soil-Plant-Atmosphere Continuum, *Agronomy Journal*, Vol. 95, p. 1362-1370, (2003).