



**Measuring and modelling transpiration  
of pine and oak forest stands  
in a Mediterranean mountain area (Vallcebre, NE Spain)**

**TESI DOCTORAL**

**Rafael Poyatos López**

**2006**





Departament de Biologia  
Vegetal,  
Facultat de Biologia,  
Universitat de Barcelona



Institut de Ciències de la Terra Jaume  
Almera,  
Consell Superior d'Investigacions  
Científiques

# Measuring and modelling transpiration of pine and oak forest stands in a Mediterranean mountain area (Vallcebre NE Spain)

---

Memòria presentada per

**Rafael Poyatos López**

Per optar al grau de Doctor en Biologia Vegetal  
Programa de Doctorat en Biologia Vegetal (Opció Fisiologia), Bienni 2002-2004

Amb el vist-i-plau de

Directors de tesi

Pilar Llorens Garcia

Josep Piñol Pascual

Francisco Domingo Poveda

Científica Titular,  
Institut de Ciències de la Terra  
Jaume Almera  
(CSIC)

Professor Titular d'Ecologia,  
Universitat Autònoma de  
Barcelona

Científic Titular,  
Estación Experimental de  
Zonas Áridas  
(CSIC)

Tutora acadèmica

Leonor Alegre Batlle  
Catedràtica , Fisiologia  
Vegetal  
Universitat de Barcelona

Barcelona, Juny de 2006

## Agraïments/Acknowledgements

### Entrenadors:

Pilar Llorens: DIRECTORA. Ha exercit de primera entrenadora, entregada des del principi a la realització d'un bon joc. El seu guiatge ha estat clau per a la consecució de la victòria.  
Pep Piñol: EFECTIU. La seva visió de joc ha facilitat el desencallament del partit en moments difícils, com per exemple, la modelització.  
Paco Domingo: PRÀCTIC. Ha identificat amb encert les llacunes en el joc de l'equip, oferint solucions pràctiques i adients a cada moment.

### Equip tècnic:

Francesc Gallart: SÚPER-JEFE. No calen més paraules.  
Jordi Martínez-Vilalta & Mauricio Mencuccini: GENIALS. Acostumats a la duresa del futbol escocès, han demostrat una compenetració difícil d'igualar entre els davanterers del continent  
Jan Čermák : VENERABLE. Font inesgotable de coneixement sobre el terreny de joc amb una àmplia experiència internacional.

També en va formar part: Nadja Nadezhdina, Leonor Alegre, Josep Matas  
(Camps Experimentals UB.

### Companys d'equip

Carles Rubio: MESTRE JEDI. Basa tot el seu joc en la força.  
Montse Soler: ASSISTENT. Precisa en l'última passada  
Jerôme Latron: ZIDANE. Ha demostrat sobradament la seva vàlua sobre el camp. Sabia que t'agradaria aquest nom...  
Juliana Delgado:VEGETARIANA. Deu estar farta de què li fem conyes sobre els seus hàbits alimentaris.  
Nuria Martínez-Carreras: REVELACIÓ. Revoluciona l'equip cada vegada que ve de Luxemburg.  
Javier García: MURCIANO. Continua entrenant-se quan tothom plega. Això, però, no té res a veure amb que sigui de Múrcia.  
Andrea Butturini: FUGAÇ. Va rebre millors ofertes d'altres equips.  
Xavier Huguet: DISTRIBUÏDOR. Tot el joc passa per ell.

*Altres reforços temporals a l'equip*

Joan Estrany, Martin Čermák, Juanfran Rodríguez, Juanma Quiñonero

*Amb record especial per als Almeja Suckers...*

### Companys d'equip a l'exili

*Mendel University F.C. (Brno, República Txeca)*

Radim Hédli: HOSPITALARI.  
Lucie Misakova, Mila Blechova: INTERLOCUTORES  
Erasmus Ibèrics i no-Ibèrics: HOOLIGANS

*University of Edinburgh F.C. (Edinburgh, Scotland)*

Manolo: INIESTINHA  
Emiliano Pegoraro: CHICKEN WINGS LOVER  
Lasse Loepfe: NIGHTCLUBBING PARTNER  
Evi Korakaki: EURO-CHAMPION 2004  
Rob: SPLENDID CHEF  
Tough Scottish players of Friday afternoons.

Also...other people in Maurizio's lab: Hazandi, Argyro, Giorgos

And...Emma & Boris!

*Chumbo F.C. (Almería)*

Luis Villagarcía & Ana Were: INTERMITENTES.

Sergio Contreras: CARRILERO.

Mónica García: fichada del ZAPILLO FC.

Rachid: VELOZ.

Emiliano Pegoraro: SUFRIDO. No, en el desierto de Tabernas no hace calor...

Ana Rey: por su fichaje de *University of Edinburgh F.C.* nos regalaban a Emiliano

Roberto & Alfredo: TE LA LÍAN EN EL CAMPO

Iván, Laura, Juande y otros integrantes del equipo chumbil.

### **Uitllers**

Òscar Àvila, Miquel Àngel Gonzàlez i Juanjo Cepero

Personal d'administració de l'Institut Jaume Almera

Romà Ogaya (CREAF)

A Vallcebre, la senyora Montserrat i la oficina de Cal Sastre.

### **Ingressos televisius**

Beca FPI Ministeri d'Educació i Ciència

Projectes PROHISEM (REN2001-2268-C02-01/HID), PIRIHEROS (REN2003-08768/HID), CANOA (CGL2004-04919-C02-01) i RESEL

### **Jugador nº 12**

La fauna Montcadenca...

La família Estorach-Fatsini (amb la seva fauna corresponent)

Els meus pares i el meu germà...

I sobretot, Marga, la 'fan incondicional' número 1

## Contents

---

1. Introduction	
Resum global de la tesi doctoral	1
2. Transpiration of montane <i>Pinus sylvestris</i> L. and <i>Quercus pubescens</i> Willd. forest stands measured with sap flow sensors in NE Spain	27
3. Variation in the radial patterns of sap flux density in pubescent oak ( <i>Quercus pubescens</i> Willd.) and its implications for tree and stand transpiration measurements	51
4. Parameterisation and validation of a two-source evapotranspiration model for <i>Pinus sylvestris</i> L. stands	75
5. Response of co-occurring Scots pine ( <i>Pinus sylvestris</i> L.) and pubescent oak ( <i>Quercus pubescens</i> Willd.) to soil and atmospheric water deficits	113
6. Plasticity in structural and functional hydraulic characters in Scots pine: Analysis of variability across Eurasia	137
7. General Conclusions	167

## 1. Introduction

---

## Introduction

### Forest transpiration in a global context

Evaporation from the Earth surface is a key component in global water cycle, the largest material flow in the biosphere (Chahine 1992). About  $70 \times 10^{15}$  kg of water is evaporated annually from land surfaces while precipitation over land amounts to  $110 \times 10^{15}$  kg (Jackson et al. 2001).

Vegetation influences two processes by which water is transferred to the atmosphere. In forests, direct evaporation of intercepted rainfall accounts for a significant fraction of whole ecosystem evaporation (Calder 1998), and is passively controlled by canopy structure through its influence on turbulent transfer with the atmosphere. Transpiration from leaves, the evaporation of water which has been absorbed from the soil, often, but not always, represents the main exchange flux between canopy and atmosphere in forest ecosystems (Calder 1998).

Forests occupy the 30 % of total land surface (FAO 2005), and therefore play an important role in the global land-atmosphere exchange of vapour and  $\text{CO}_2$ . Vegetation and climate interact in a two-way fashion, by which the changing climate influences plant communities and vice-versa (Foley et al. 2003). In addition, the importance of water as a resource adds a human dimension on the issue of hydrological effects of global change on the dynamics of water resources. While deforestation takes place in developing countries to gain arable land, with the associated effects on land degradation, the opposite trend in developed countries (Ramankutty and Foley 1999) has led to an increasing concern on the consequences of afforestation on water resources. Indeed, the rise in forest cover in headwater areas has been shown to significantly reduce catchment water yields (Farley et al. 2005).

Because of its global importance, water vapour (and  $\text{CO}_2$ ) exchange of terrestrial biomes with the atmosphere is intensively studied, using both experimental and modelling efforts at different scales across the world (Baldocchi et al. 2001). Current predictions of the intensification of the hydrological cycle due to global warming may lead to an increase of evapotranspiration (Houghton et al. 2001), although the effects on forest ecosystems are difficult to elucidate, as the influence of the rise in temperature and  $\text{CO}_2$  concentrations on physiological regulation of transpiration is governed by complex interactions between plant and environment (Cramer et al. 2001).

## Long distance water transport in trees

### *The pathway of water from soil to leaves*

In surface-dry canopies, water evaporates fundamentally from substomatal cavities and diffuses through stomatal pores into the atmosphere. As water loss and CO<sub>2</sub> absorption (the main substrate for photosynthesis) both occur through stomata, plants must actively regulate their gas exchange rates to avoid potentially dangerous water deficits without hampering carbon assimilation (Cowan 1977).

Leaves are supplied with water by the xylem, a tissue formed by lignified, non-living cells, which conform the fundamental pathway for long-distance transport from absorbing roots to leaves. Root hairs in the epidermis of fine roots are ultimately responsible for water absorption, which moves radially through the root cortex before reaching the vascular tissue (xylem).

### *Driving force for transpiration: transpiration and sap flow*

The Cohesion Tension theory (Dixon and Joly 1894; Hales 1727) is the currently accepted explanation for the ascent of sap in vascular plants. Briefly, this theory states that evaporation from stomatal cavities triggers upwards water transport through a hydraulic continuum composed by roots, main stem, branches and leaves (Tyree 1997). The energetic status of water along this soil-to-leaf pathway is described by its water potential. Due to the low solute concentration in xylem sap, pressure and gravitational components of water potential determine the energetic status of xylem sap (Nobel 1983)

Using an electric analogy, the flow rate at each point depends on the water potential gradient and the resistance to water flow (van den Honert 1948). Although these resistances are not uniform along the pathway, we can describe liquid water flux through the main stem ( $Q$ ) in a lumped fashion:

$$Q = k_{s-l} (\psi_s - \psi_l - \rho_w g h) \quad (1)$$

Where  $Q$  is total tree water flux,  $k_{s-l}$  is whole-plant hydraulic conductance,  $\psi_s$  is soil water potential,  $\psi_l$  is leaf water potential,  $h$  is canopy height,  $\rho_w$  is water density and  $g$  is acceleration due to gravity. An important prediction of the cohesion-tension theory is the fact that water in the xylem is in a metastable state, under negative pressure, or tension (Scholander et al. 1965). If xylem water potentials becomes too negative due to high evaporative demands or low soil water potential, air can enter the conducting elements, and form emboli (Tyree and Sperry 1989). This would interrupt the water column at that

location (cavitation) and make xylem conductivity decrease. The decline in conductivity with increasing tension is species-specific and is described by a vulnerability curve (Tyree and Sperry 1989). Therefore, the capacity of the xylem to supply the leaves with water is not constant, but decreases with increasingly negative water potentials.

#### *Control of gas exchange rates by stomata*

The variable stomatal aperture has long been identified (de Candolle 1827), and recognised to exert a determinant influence on transpiration rates (Darwin 1916). Neglecting the effects of the leaf boundary-layer, leaf transpiration at the leaf level is proportional to the leaf-to-air vapour pressure deficit and the degree of stomatal aperture, represented by the stomatal conductance term (e.g. Jones (1992)). At the tree level we can describe this relationship as

$$E \propto G_s D A_L \quad (2)$$

Where  $E$  is transpiration rate,  $G_s$  is a canopy-averaged stomatal conductance,  $D$  is atmospheric vapour pressure deficit and  $A_L$  is tree leaf area.

Therefore, how  $G_s$  responds to varying environmental conditions, specially  $D$ , is crucial to unravel the specific physiological regulation of plant transpiration. Although much effort has been dedicated to the study of stomatal responses to single environmental variables, the underlying mechanisms of stomatal dynamics are still unknown exactly (Buckley 2005). We can outline, however, a set of phenomenological responses of stomata to different environmental variables. Stomata reach their maximum opening beyond a certain threshold of irradiance, tend to close at increasing leaf-to-air vapour pressure deficits, and are also reduced due to soil moisture deficits (Willmer and Fricker 1996).

Transpiration tends to plateau or even decrease at high  $D$  depending on the sensitivity of stomatal conductance to  $D$  (Franks 2004), but the existence of a direct sensing mechanism of  $D$  has been rejected (Mott and Parkhurst 1991). The initial assumption that  $G_s$  depended on bulk  $\psi_l$  alone was substituted for more complex explanations which involved the role of spatial variations of  $\psi_l$  within the leaf (Saliendra et al. 1995) and the influence of epidermal water status (Jones 1998). There is considerable evidence showing that stomata close to regulate leaf water potential within narrow limits (Whitehead 1998).

The simple hydraulic feedback between  $E$ ,  $G_s$  and  $\psi_l$  cannot explain the reduction of  $E$  with increasing  $D$ , and a feedforward-like mechanism was thus proposed, by which stomata close depending on cuticular transpiration (Cowan 1977). This feedforward behaviour has also been attributed to sensing of incipient soil moisture deficits by roots

and the delivery of chemical signals to shoots, which induce stomatal closure (Davies and Zhang 1991).

#### *Coordination between stomatal and hydraulic conductance*

A simple steady-state representation of vapour and liquid water transport through the plant (Whitehead 1998)

$$E = G_s D A_L = k_{s-l} (\psi_s - \psi_l) - \rho_w g h \quad (3)$$

Suggests that if stomata did not close with increasing  $D$ , the increase in the gradient of water potential would threaten the integrity of the hydraulic continuum provoking extensive xylem cavitation (Jones and Sutherland 1991). Further decreases in water potential would still mean more loss of conductivity (Tyree and Sperry 1988).

Although the relationship between the water potential threshold for stomatal closure and the species-specific vulnerability to cavitation is not always clear (Bond and Kavanagh 1999), there is increasing evidence for the role of hydraulic signalling in stomatal control of gas exchange (Meinzer 2002; Sperry 2000).

Whole-plant hydraulic conductance on a leaf area basis can be expressed as:

$$k_{L,s-l} = \frac{k_{s-l}}{A_L} \quad (4)$$

It can be further converted to conductivity ( $K_L$ , independent of path length,  $\Delta L_{s-l}$ ) and expressed as a function of sapwood-based conductivity ( $K_S$ ) and the ratio between sapwood and leaf areas ( $A_L:A_S$ ).

$$k_{L,s-l} = \frac{K_L}{\Delta L_{s-l}} = K_S (A_L : A_S)^{-1} \quad (5)$$

These relationships identify the elemental structural features that influence water supply to the leaves, which vary across species, and therefore are genetically constrained. Nevertheless, a certain degree of plasticity in these traits, confer tree species additional mechanisms, on top of short-term stomatal regulation, to face water deficits.

#### *Hydraulic adjustments to face climate- and size-related hydraulic constraints*

As shown by Eq. (5), trees can achieve similar levels of hydraulic sufficiency (e.g. similar  $k_{L,s-l}$ ) with increasing  $K_S$  or reducing  $A_L:A_S$ . This latter pattern has been frequently observed in pines, which reduce  $A_L:A_S$  with increasing evaporative demand to avoid potentially damaging water potentials (DeLucia et al. 2000; Mencuccini and Bonosi 2001).

In the absence of compensating mechanisms,  $k_{L,S-L}$  declines with increasing tree height (Eq. 4), leading to a decrease in  $G_s$  (Schäfer et al. 2000). Size-related hydraulic constraints are difficult to elucidate because of the confounding effects of tree age (but see Mencuccini et al. (2005)) and the disparity of results found across different species (Ryan et al. 2006). Compensating mechanisms to alleviate these hydraulic constraints have been shown in tall trees of some species, but not in others (McDowell et al. 2002).

The evidence of all these hydraulic adjustments, has led to propose that tree species maintain a constant water potential gradient across evaporative demand conditions (Magnani et al. 2002). Nevertheless, the presence or absence of this homeostatic regulation must undoubtedly be considered within the limits of the carbon balance of the plant. For example, a decline in  $G_s$  with tree height would reduce carbon assimilation, which conforms the basis for the hydraulic limitation hypothesis of tree height (Ryan and Yoder 1997). But a compensating decrease in  $A_L:A_S$ , that would alleviate hydraulic constraints, comes at the cost of reduced photosynthetic tissue and reduced light interception.

#### *Differences in physiological regulation of transpiration in co-occurring species*

Other implications of the relationships between hydraulic conductance and gas exchange is the possibility that certain combinations of structural traits and stomatal control patterns may confer hydraulic sufficiency to very different species, allowing the coexistence of taxons with diverse water use strategies (e.g. (Stratton et al. 2000)).

Isohydic species show a tight stomatal control to maintain water potential above a certain level, and avoid substantial losses of xylem conductivity due their vulnerability to cavitation. On the contrary, anisohydic species show a less strict stomatal control and allow water potential to decline, because of their resistance to cavitation.

Stomatal control of xylem embolism has been shown both for Scots pine (Irvine et al. 1998) and deciduous oaks in general, including pubescent oak (Cochard et al. 1996). Their different geographic distributions, however, mean that the latter species has been fundamentally studied in Mediterranean climates while the former has been widely studied in cool-temperate environments. As a result, the general perception is that Scots pine may fit in the isohydic classification (or drought avoider) while pubescent oak is more anisohydic (or drought tolerant), but the study of physiological responses of these species when they co-occur should shed light on how they cope with similar drought conditions. Functional convergence with respect to plant water economy has been shown to occur across species (Meinzer 2003), suggesting that the observed differences

in water use strategies between these species under different climates might not hold when they grow under similar climatic conditions.

## **Experimental and modelling approaches in forest transpiration studies**

### *Evapotranspiration measurements in forest stands*

The development of micrometeorological methods, specially the eddy covariance technique, has enabled the study of gas exchange between canopy and atmosphere at the stand scale in the last few years. However, the use of sap flow methods, together with sound upscaling procedures (Čermák et al. 2004), provides a better insight into the mechanisms of physiological regulation of transpiration.

Thermal sap flow methods are by far, the most popular in ecophysiological and hydrological studies interested in transpiration at the tree and stand levels. Particularly, the heat dissipation method (Granier 1985) has been widely used due to its simplicity and low cost, but serious difficulties are encountered when measuring sap flow in ring-porous species, due their narrow sapwood and large radial gradients in sap flux density (Clearwater et al. 1999).

The combination of water balance studies at the catchment scale with ecophysiological monitoring at the plot scale (Wilson et al. 2001) often yield interesting results on the relationship between plant water relations and catchment water balance. For example, the effects of afforestation on water balance (Engel et al. 2005), the different stomatal control according to topographic position (Sala and Tenhunen 1994) or the influence of tree age on water yields (Cornish and Vertessy 2001).

### *Evapotranspiration models*

Water vapour exchange on a ground area basis, between tree crowns and the atmosphere can be initially described by the Penman-Monteith combination equation (Monteith 1965). This equation includes two terms to account for aerodynamic and physiological control of transpiration. Aerodynamic resistance is a function of vegetation structure and wind speed, whereas canopy conductance can be expressed as the average stomatal conductance of individual leaves multiplied by leaf area index. When these two resistances are fixed according to FAO standards, we obtain a reference evapotranspiration value ( $ET_0$ ), an index of evaporative demand (Allen et al. 1998).

Simple ratios between measured transpiration or evapotranspiration and reference evapotranspiration have been used to parameterise crop coefficients which, in their more

complex form, can vary with phenology and soil moisture availability (Wallace 1995). However, measured evaporative fluxes are more commonly combined with the Penman-Monteith equation to obtain values of canopy and aerodynamic resistances, which are subsequently modelled as functions of environmental variables.

The Penman-Monteith model assumes that there is only one evaporative surface which completely covers the ground. The need for adequate representations of partially closed canopies, led to the development of multi-source schemes which are based in the Penman-Monteith equation, and consider the contribution of soil and understory fluxes and their interactions with the main canopy fluxes (Shuttleworth and Wallace 1985). These models lie between the 'big-leaf' assumption and the complex multi-layer descriptions of canopy micrometeorology (e.g. Leuning (1995)). Although the use of the *K*-theory (based on turbulent diffusive coefficients) for within-canopy fluxes may be an oversimplification (Raupach 1989), it has not yielded significantly different results from more complex Lagrangian models, based on the tracking of individual air parcels (McNaughton and Van Den Hurk 1995).

#### *Modelling the physiological regulation of transpiration*

The examination of the phenomenological responses of stomatal conductance to a suite of environmental variables led to the formulation of a multiplicative algorithm in which individual functions of the main environmental variables constrained a value of maximum conductance (Jarvis 1976). Another group of semi-empirical models (coupled models) link stomatal conductance to leaf photosynthesis, air humidity deficit and CO<sub>2</sub> concentration at the leaf surface (e.g. Leuning (1995))

The principle that stomatal regulation has been tuned by natural selection to achieve a given goal, is the basis of teleonomic models of stomatal conductance. In these models, stomatal conductance is simulated to maximize carbon gain per unit of foliar nitrogen (Williams et al. 1996) or per amount of water lost (Mäkelä et al. 1996). In other cases, the goal is to keep transpiration below a value beyond which catastrophic loss of xylem conductivity would occur (Sperry et al. 1998). Some of these modelling approaches have been successfully combined with hydrological models in order water balance predictions (Engel et al. 2002).

Finally, complex models which couple not only water and carbon dynamics, but also other relevant processes for tree physiology (Buckley and Roberts 2006) may in the future help to elucidate the underlying mechanisms involved in water use in the context of the rest of resources used by the plant.

## Objectives and structure of the thesis

This thesis deals with several ecohydrological issues of interest in the context of the hydrological effects of spontaneous afforestation in headwater areas in the Eastern Pyrenees. Most of the work carried out in this study has been done within the research framework of the Vallcebre research catchments (Gallart et al. 2005), representative of the abovementioned land-use changes (Poyatos et al. 2003). The widely reported decrease in water yields due to increases in forest cover led to the study of forest interception (Llorens et al. 1997), soil moisture dynamics (Gallart et al. 2002; Rubio 2005) and the adequacy of sap flow measurements for long-term transpiration monitoring (Oliveras and Llorens 2001).

The five central chapters of this thesis will aim at:

- (a) Quantifying forest transpiration in two representative forest stands of the Mediterranean montane areas in the Eastern Pyrenees and test of a simple transpiration model for Scots pine, based on reference evapotranspiration and soil moisture deficit (Chapter 2).
- (b) Studying the influence of radial patterns of sap flow in the estimation of oak transpiration (Chapter 3).
- (c) Parameterising a two-source evapotranspiration model to be used in Scots pine stands, using sap flow and soil evaporation measurements. The Generalised Likelihood Uncertainty Estimation (GLUE) methodology will be used to explore parameter sensitivity and predictive uncertainty associated with the model (Chapter 4).
- (d) Identifying the differences in physiological regulation of transpiration between Scots pine and pubescent oak under Mediterranean montane conditions (Chapter 5), investigating the relationships between stomatal control and hydraulic conductance.
- (e) Analysing the variation of sap flow responses to environmental variables in Scots pine across its geographic distribution, discussing the implications of hydraulic acclimation of this Eurosiberian species in drier/warmer climates (Chapter 6).

## Resum global de la tesi doctoral

### Introducció

#### La transpiració dels boscos en un context global

L'evaporació és un component fonamental en el cicle global de l'aigua (Chahine 1992). En aquest sentit, els boscos hi juguen un paper predominant, ja que cobreixen una bona part de les terres emergides (FAO, 2005) i per tant participen en gran mesura en l'intercanvi de vapor d'aigua i CO<sub>2</sub> amb l'atmosfera. L'evaporació directa de l'aigua interceptada per les capçades i la transpiració de l'aigua absorbida per la planta són els principals components de l'evapotranspiració dels boscos (Calder 1998).

Els canvis d'ús del sòl incideixen globalment en com la transpiració dels boscos afecta els recursos hídrics. La preocupació és doble, pels efectes negatius de la desforestació als països en desenvolupament i pels efectes de l'augment de la superfície forestal posterior a l'abandonament de les activitats agrícoles als països desenvolupats (Ramankutty and Foley, 1999). S'ha demostrat que un augment en la superfície forestal comporta una disminució dels recursos hídrics a escala de conca (Farley et al., 2005).

La intensificació del cicle hidrològic deguda al canvi climàtic podria dur a un augment de l'evapotranspiració (Houghton et al., 2001), encara que els múltiples efectes de l'increment de la temperatura i la concentració de CO<sub>2</sub> sobre les plantes, són difícils de predir (Cramer et al., 2001).

#### *El transport d'aigua a llarga distància als arbres*

La transpiració és l'evaporació de l'aigua a les cavitats subestomàtiques i que anteriorment ha estat transportada des de les arrels per la via del xilema. L'ascens de la saba per aquest conducte s'explica pel gradient de potencial hídric, que s'origina en produir-se l'evaporació a les fulles, i que es transmet per tot el xilema gràcies a les forces de cohesió de l'aigua (Dixon and Joly, 1894; Hales 1727). Aquesta teoria de la Tensió-Cohesió, implica la existència de pressions negatives (tensions) dins el xilema (Scholander et al. 1965), les quals en fer-se més negatives, poden provocar cavitacions als elements conductors (i.e. la interrupció del transport d'aigua per l'entrada d'aire) i la consegüent pèrdua de conductivitat hidràulica per embolisme (Tyree and Sperry 1989). Els fluxos d'aigua en al continu sòl-planta-atmosfera (van den Honert 1948) generalment es representen per una xarxa de resistències que s'oposen al pas de l'aigua (o

conductàncies, en l'invers), de manera anàloga al què succeeix en un circuit elèctric (Eq. 1).

Els estomes són porus situats a les fulles i que mitjançant la seva obertura variable, controlen les taxes de transpiració (Darwin 1916), i alhora, d'absorció de CO<sub>2</sub>. Per tant, l'economia hídrica i el balanç de carboni de la planta estan ineludiblement relacionats per la via estomàtica (Cowan 1977). La transpiració de la planta depèn del grau d'obertura estomàtica (conductància estomàtica) i del dèficit de pressió de vapor de l'aire circumdant (Eq. 2), i per tant la resposta estomàtica a la demanda atmosfèrica (i.e. al dèficit de saturació de l'aire) serà primordial en el manteniment d'un balanç hídric favorable per a la planta sense comprometre'n l'assimilació de carboni.

Els mecanismes que controlen la conductància estomàtica no es coneixen de manera exhaustiva (Buckley 2005), tot i que certes respostes del grau d'obertura estomàtic estan ben documentades. En general, la conductància estomàtica augmenta amb la radiació fins a un cert llindar, disminueix amb el dèficit de pressió de vapor i també amb la humitat del sòl (Willmer and Fricker 1996). La transpiració tendeix a estabilitzar-se o disminuir quan el dèficit de pressió de vapor augmenta (Franks 2004), però s'ha desestimat una resposta dels estomes al dèficit de pressió de vapor a través d'un sensor directe d'aquestes condicions (Mott and Parkhurst 1991). Es considera que és l'estat hídric de la fulla (el potencial hídric foliar) qui determina el grau de conductància estomàtica. Les múltiples observacions de tancament estomàtic amb potencials hídrics foliaris constants suggereixen o bé l'existència d'una regulació homeostàtica o l'existència de variacions locals del potencial hídric a la fulla (Saliendra et al. 1995). La influència directa de l'estat hídric del sòl en el control estomàtic té lloc a través de la producció a les arrels i transport cap a les fulles de certes hormones (i.e. àcid abscísic) que induïrien el tancament dels estomes (Davies and Zhang, 1991).

En una primera aproximació (Eq. 3), el lligam entre el transport de la saba pel xilema i el grau d'obertura estomàtica evidencia que una manca de control estomàtic podria conduir, en el cas d'una elevada demanda evaporativa i/o sequera edàfica, cap a pèrdues catastròfiques de conductivitat hidràulica (degudes a elevades tensions en el xilema) (Jones and Sutherland 1991; Tyree and Sperry 1989. No està clar quin és el llindar a partir del qual es produeix el tancament estomàtics (Bond and Kavanagh 1999), però és evident que ha d'existir una certa coordinació entre la capacitat conductora del xilema (i.e. la conductància hidràulica) i el control estomàtic de la taxa de transpiració (Meinzer 2002; Sperry 2000). D'altra banda, l'existència d'una certa plasticitat en els elements estructurals que determinen la capacitat transportadora del xilema, poden conferir a les espècies mecanismes per a prevenir elevades tensions en el xilema, a més del control estomàtic.

La reducció en l'àrea foliar respecte a l'àrea d'albeca (l'àrea del xilema que condueix la saba) és un dels mecanismes que permeten assegurar un bon proveïment d'aigua cap a les fulles sense incórrer en una crítica disminució del potencial hídric (Eqs. 4 i 5). De fet, aquest mecanisme ja ha estat observat en pins (DeLucia et al. 2000; Mencuccini and Bonosi 2001). L'increment en alçada dels arbres també exigeix aquests mecanismes per a compensar el consegüent declivi de la conductància hidràulica (Eq. 4) i els seus efectes sobre la disminució de la conductància estomàtica (Schäfer et al. 2000). L'existència de limitacions hidràuliques, tant degudes a dèficits hídrics com a la mida dels arbres, té uns efectes negatius en el balanç de carboni de la planta, generalment no compensats completament pels ajustos hidràulics estructurals.

La interdependència de les característiques hidràuliques i del control estomàtic implica que espècies amb combinacions de trets estructurals i control estomàtic diferents puguin coexistir (Stratton et al. 2000). Tant pel pi roig (Irvine et al. 1998) com pels roures caducifolis (Cochard et al. 1996), s'ha documentat que exerceixen un control estomàtic de l'embolisme, però generalment es considera, al roure martinenc, com una espècie tolerant a la sequera mentre que el pi roig és classificat com a evitador de la sequera. L'estudi de les dues espècies sota condicions climàtiques similars en facilitarà la identificació de les estratègies per afrontar la sequera exhibides per cada espècie.

#### *Aproximacions experimentals i models en estudis de transpiració forestal*

El desenvolupament de tècniques micrometeorològiques i de flux de saba ha permès la mesura de l'intercanvi de vapor d'aigua entre l'atmosfera i les cobertes vegetals a escala de parcel·la. No obstant, l'ús de tècniques de flux de saba (Čermák et al. 2004) permeten una millor avaluació de la regulació fisiològica de la transpiració per part de la planta. A una escala espacial més gran, la monitorització del balanç hídric de conques forestals) en combinació amb estudis de caire ecofisiològic (Wilson et al. 2001, ofereixen interessants resultats en la relació entre balanç hídric a escala de conca i relacions hídriques de la planta (Cornish and Vertessy 2001; Engel et al. 2005; Sala and Tenhunen 1994).

Els principals mètodes de flux de saba utilitzats són els de tipus tèrmic, dels quals el de dissipació tèrmica (Granier 1985) n'és el més popular, per la seva simplicitat i baix cost. Les espècies amb l'anatomia del xilema de porus anellat, però, presenten dificultats a l'hora de mesurar-ne el flux de saba, per la seva reduïda àrea d'albeca i els forts gradients radials en la densitat de flux (Clearwater et al. 1999).

#### *Models d'evapotranspiració*

L'equació de Penman-Monteith (Monteith, 1965) suposa una primera aproximació al modelat de l'evapotranspiració de cobertes vegetals, assumint que només hi ha una font evaporant. A aquesta font se li associen dos paràmetres que mesuren el grau d'oposició a la transferència de vapor d'aigua des de la vegetació cap a l'atmosfera; la resistència aerodinàmica, depenent únicament de l'estructura de la vegetació i la velocitat del vent, i la resistència superficial, que recull la regulació fisiològica de la transpiració per part de la planta. Fixant una coberta vegetal de referència, s'obté l'evapotranspiració de referència, un índex de demanda evaporativa (Allen et al. 1998).

Les mesures d'evapotranspiració han permès relacionar valors reals d'aquesta variable amb l'evapotranspiració de referència, obtenint-ne uns anomenats coeficients de cultiu, que poden utilitzar-se per a obtenir un valor d'evapotranspiració donada una evapotranspiració de referència i la coberta vegetal corresponent (Wallace 1995). No obstant, l'aproximació més utilitzada per a simular la regulació fisiològica de la transpiració és la obtenció de valors mesurats de les resistències aerodinàmica i superficial i modelar-les en funció de les variables ambientals.

En cobertes vegetals més complexes estructuralment, s'ha de considerar l'existència de dues o més fonts evaporants, ja sigui el sòl o el sotabosc. Entre les complexes representacions multi-capa de la vegetació i l'assumpció inicial del model de Penman-Monteith (la 'big leaf'), es van desenvolupar un tipus de models on es reconeix més d'una font evaporant i on els fluxos interaccionen i modifiquen les condicions microclimàtiques de la vegetació (Shuttleworth and Wallace 1985).

Per a la modelització de la regulació fisiològica de la transpiració, sovint s'ha optat per models fenomenològics on un valor màxim de conductància estomàtica és limitat per funcions individuals de les diferents variables ambientals (Jarvis 1976). Altres models semi-empírics combinen fotosíntesi i transpiració (Leuning 1995), mentre que els models més complexos simulen la conductància estomàtica de manera que s'optimitza una certa finalitat, respecte al balanç de carboni o el manteniment de la integritat hidràulica del xilema (Mäkelä et al. 1996; Sperry et al. 1998; Williams et al. 1996).

### *Objectius de la tesi doctoral*

Aquesta tesi tracta diversos aspectes ecohidrològics d'especial interès en àrees de muntanya mitjana Mediterrània i s'engloba en les investigacions de tipus hidrològic i geomorfològic dutes a terme a les conques experimentals de Vallcebre (Gallart et al. 2005). Aquestes conques són representatives dels processos d'aforestació que han tingut lloc a muntanya des del declivi de l'activitat agrícola (Poyatos et al. 2003). Els estudis

presentats es centren concretament en la transpiració de boscos, el principal component de l'evapotranspiració en els ambients estudiats.

La transpiració en aquest estudi ha estat avaluada mitjançant mesures de flux de saba, principalment el mètode de dissipació tèrmica. La regulació fisiològica de la transpiració s'ha avaluat des del punt de vista de la regulació estomàtica, el seguiment dels potencials hídrics foliars i de la capacitat conductora del xilema. En els últims anys s'ha demostrat que donades les interaccions entre el control estomàtic de la transpiració i les característiques estructurals que caracteritzen el camí de l'aigua des de les arrels fins a les fulles, cal estudiar les respostes de la planta als dèficits hídrics a nivell d'organisme. És important comprendre com funciona aquesta relació entre regulació fisiològica i estructural, tant en espècies diferents que conviuen en un mateix hàbitat, com per a una mateixa espècie sotmesa a diferents condicions ambientals.

Concretament, els objectius d'aquesta tesi són:

- (a) Avaluar la transpiració d'un bosc de pi roig i un de roure martinenc, relacionant aquesta variable amb el curs de la demanda evaporativa i el dèficit hídric al sòl. Per a pi roig, s'ha parametrizat un model simple de transpiració diària basat en aquestes dues variables (Capítol 2)
- (b) Incidir en la mesura del flux de saba en espècies amb anatomia de porus anellat ja que, requereix un precís coneixement de la variació del flux al llarg de l'àrea d'albeca i la correcta delimitació d'aquesta. La influència d'aquests factors en la determinació de la transpiració del roure martinenc s'ha estudiat utilitzant mesures de flux de saba a múltiples fondàries dins del xilema (Capítol 3).
- (c) A partir de mesures de transpiració pel mètode de flux de saba i dades d'evaporació del sòl, parametritzar un model d'evapotranspiració que considera les dues fonts (arbres i sòl) en l'intercanvi de vapor d'aigua amb l'atmosfera. La metodologia GLUE ha estat adoptada per a dur a terme un anàlisi de sensibilitat dels paràmetres i una estimació de la incertesa associada a les prediccions del model (Capítol 4).
- (d) Comparar les respostes als dèficits hídrics atmosfèrics i edàfics de dues espècies representatives de la muntanya mitjana Mediterrània, el pi roig i el roure martinenc, les quals presenten diferents característiques morfològiques i estructurals. S'ha estudiat en les dues espècies la relació entre el control estomàtic i la conductància hidràulica (Capítol 5).
- (e) Finalment, al Capítol 6 s'ha realitzat una metanàlisi del flux de saba i altres característiques hidràuliques del pi roig al llarg de la seva distribució geogràfica, amb l'objectiu d'estudiar l'aclimatació hidràulica d'aquesta espècie, que permeten

a aquesta espècie d'origen Euro-siberià, sobreviure en climes relativament càlids i secs.

### **Transpiració de boscos montans de *Pinus sylvestris* L. i *Quercus pubescens* Willd. mesurada amb sensors de flux de saba al NE d'Espanya**

La transpiració d'un cobert de pi roig (*Pinus sylvestris* L.) i d'un de roure martinenc (*Quercus pubescens* Willd.) va mesurar-se durant els períodes vegetatius dels anys 2003 i 2004 en una àrea de muntanya del Pre-Pirineu Oriental (NE Espanya) utilitzant sensors de flux de saba de dissipació tèrmica. L'objectiu principal de l'estudi fou avaluar les diferències quantitatives en la transpiració ( $E_c$ ) d'ambdós coberts i la seva resposta a la demanda evapotranspirativa, avaluada mitjançant l'evapotranspiració de referència ( $ET_0$ ) i el dèficit hídric al sòl (SMD).

Els sensors de flux de saba van ser fabricats als nostres laboratoris i consten de dues agulles, instal·lades dins l'albeca de l'arbre en la direcció del flux de saba, separades verticalment 12 cm. La superior està escalfada a potència constant i dos termoparells ubicats a cadascuna de les agulles mesura la diferència de temperatura entre elles. Aquests sensors permeten calcular empíricament la densitat de flux a partir de la diferència de temperatura mesurada i la diferència que es dona quan no hi ha flux, que es considera màxima. El flux de saba s'extrapola a escala d'arbre i bosc mitjançant l'àrea d'albeca. Aquest valor s'ha mesurat en testimonis de fusta d'arbres mostra i s'ha obtingut una relació entre el diàmetre de l'arbre i l'àrea d'albeca.

Tot i que els valors mesurats de densitat de flux de saba són majors en els roures, la major àrea d'albeca suposa una transpiració més elevada per al pi roig. Els resultats mostren que durant el període estudiat l'any 2003, caracteritzat per un eixut sever a l'estiu, el cobert de roures transpirà només 110 mm mentre que els pins transpiraren 239 mm. Tot i que el valor de transpiració de la roureda pot semblar excessivament baix, la raó entre la transpiració i l'evapotranspiració de referència ( $E_c/ET_0$ ) en el cobert de roures és comparable amb els valors predits en altres rouredes de baix índex d'àrea foliar (LAI) al sud d'Europa. Respecte a les diferents respostes a la demanda evaporativa i la humitat del sòl, el cobert de pins presentà una marcada reducció de  $E_c/ET_0$  durant el període de sequera, mentre que el de roures es veié menys afectat per el dèficit hídric dels horitzons superficials del sòl.

El segon objectiu del treball, i donat el contrast entre els estius del 2003 i del 2004, fou l'estudi de la variabilitat interanual de la transpiració a la parcel·la de pins. La precipitació durant els mesos d'estiu (Juny-Setembre) del 2003 fou gairebé un 40% inferior a la del mateix període l'any 2004. En conseqüència, la transpiració va reduir-se un 25% el 2003.

Per últim, les dades del 2003 i 2004 del pi roig van utilitzar-se per a la calibració d'un model simple de transpiració que utilitza la  $ET_0$  i el dèficit d'humitat del sòl (SMD) com a variables d'entrada i inclou implícitament les respostes estomàtiques al dèficit de pressió de vapor ( $D_d$ ) i a l'estat hídric del sòl.

### **Variació dels patrons radials de la densitat de flux de saba en roure martinenc (*Quercus pubescens* Willd.) i les seves implicacions per a les mesures de transpiració a nivell d'arbre i bosc**

La variació radial de la densitat de flux de saba al llarg del xilema fou determinada en diferents arbres de *Quercus pubescens* Wild. utilitzant el mètode de Deformació del Camp de Calor (HFD). Aquest mètode es basa en la mesura de la deformació del camp de temperatures al voltant d'un escalfador lineal, mitjançant l'avaluació d'un gradient de temperatura simètricament respecte a la font de calor i un ubicat asimètricament.

La fondària del xilema es determinà identificant en els patrons radials de flux de saba el punt on el flux és nul. Utilitzant aquesta tècnica les àrees de xilema obtingudes foren entre 1.5-2 cops majors que les prèviament identificades visualment als testimonis de fusta.

Els patrons radials de la densitat de flux de saba variaren entre arbres i diàriament, mostrant fluxos majors prop del càmbium, però amb una contribució significant de la part interior del xilema, que fou màxima (fins al 60% del flux total) durant les primeres hores del matí i a les últimes del vespre. Conseqüentment, la diferència normalitzada entre el flux a la part exterior i a la part interior de l'albeca fou bastant estable durant les hores centrals del dia, però mostrà una disminució a la tarda.

La distribució de la densitat de flux al llarg del xilema va permetre derivar uns coeficients de correcció per a les mesures de flux de saba puntuals obtingudes amb el mètode de dissipació tèrmica. S'utilitzaren com a coeficients promitjos diaris, que depenien de la forma de cada perfil radial i que variaven entre 0.45 i 1.28. Utilitzant aquests coeficients les taxes de flux de saba poden ser similars, majors o menors que les estimacions prèvies realitzades sense tenir en compte la variació radial.

La transpiració del cobert, calculada utilitzant les noves àrees d'albeca i els coeficients de correcció radial foren similars (any 2003) o un 25% superiors (any 2004) que els valors previs no corregits, i representant un 20-30% de l'evapotranspiració de referència. Finalment es mostrà com les inexactituds en la determinació de la fondària d'albeca i de la densitat de flux mitjana al llarg d'aquesta en espècies de porus anellat poden afectar les estimacions de la transpiració a escala d'arbre i de cobert. No obstant, cal tenir en compte que el fet de no mesurar simultàniament els patrons radials dels diferents arbres i

fer-ho només en una posició al llarg de la circumferència del tronc, pot implicar que les diferències observades en els patrons siguin degudes a variacions estacionals o a variacions azimutals del flux de saba.

### **Parametrització i aplicació d'un model d'evapotranspiració de dues fonts en un bosc de *Pinus sylvestris* L.**

L'evapotranspiració dels boscos ha estat objecte de diverses aproximacions en la modelització hidrològica i ecofisiològica, utilitzant representacions de l'estructura de la capçada i del control de l'evaporació de complexitat variable. En aquest article s'utilitza un model d'evapotranspiració de dues fonts per tal de predir la transpiració de la capçada ( $E_c$ ) i del sòl ( $E_s$ ) en una pineda de pi roig en condicions de muntanya Mediterrània.

La conductància estomàtica de la capçada ( $G_s$ ), obtinguda a partir de les mesures de flux de saba a escala de cobert, fou simulada utilitzant un model semi-empíric de tipus *Jarvis*. D'altra banda, la resistència del sòl a la evaporació es va obtenir a partir de mesures d'evaporació del sòl amb microlisímetres i posteriorment es va relacionar amb la humitat edàfica superficial mitjançant una equació potencial.

El model d'evapotranspiració s'utilitzà en primer lloc calibrant el model de  $G_c$  amb les dades de flux de saba obtingudes durant l'any 2004 realitzant una parametrització per envolvents (*boundary-line parameterisation*) emprant tècniques de regressió de quantils. La validació amb els dos altres jocs de dades (2003 i 2005) mostrà que el model tendia a sobreestimar  $E_c$  en un ample rang de condicions d'humitat del sòl. Els resultats del model pel que fa als valors diaris de  $E_c$  per als anys 2003 i 2004 estaven dins d'un rang acceptable per aquests tipus de models, però la validació amb les dades de l'any 2005 mostrà poca concordança amb les observacions. Les taxes màximes d' $E_s$  foren de  $0.7 \text{ mm dia}^{-1}$  amb una raó  $E_c/E_s$  normalment per sota de 0.3 durant el període de creixement.

Una calibració de tipus GLUE (*Generalized Likelihood Uncertainty Estimation*) s'utilitzà per calibrar el model utilitzant les dades del 2003 i del 2004. Aquesta metodologia assumeix que, donada la complexitat dels models ambientals i les dades limitades de què es disposen per avaluar-los, no és possible trobar un joc de paràmetres òptim. El GLUE estableix que tot un conjunt de jocs de paràmetres poden ser considerats tolerables, des del punt de vista de la seva adequada simulació del sistema estudiat. El GLUE es basa en l'avaluació de la versemblança dels diferents models a partir de múltiples (milers) de simulacions amb jocs de paràmetres triats aleatòriament, donats un rang i una distribució per a cada paràmetre.

El millor conjunt de paràmetres obtingut en l'anàlisi GLUE presentà millor resultats que la parametrització per envolvents. Els paràmetres representatius l'obertura estomàtica i la

sensibilitat al dèficit de pressió de vapor ( $D$ ) foren els més rellevants, mentre que els que controlen la resposta al dèficit hídric del sòl ( $SMD_{0-30}$ ) només resultaren sensibles quan es calibrà amb el joc de dades del 2003. La combinació dels resultats de les calibracions de 2003 i 2004 mostrà una reducció de la incertesa en la predicció i una restricció del rang d'alguns paràmetres. Un fet remarcable és que la raó entre la sensibilitat de la conductància estomàtica al dèficit de pressió de vapor ( $m$ ) i el valor de referència d'aquesta conductància ( $G_{s,ref}$ ), va situar-se al voltant de 0.6. Aquest valor concorda amb el valor trobat per espècies amb una regulació estomàtica del potencial hídric foliar.

Tot i l'exhaustiva exploració de l'espai de paràmetres en l'anàlisi GLUE, el model continuà simulant amb poca exactitud l'any 2005. Aquest fet suggereix que l'algoritme multiplicatiu que simula  $G_s$  utilitzat en aquest treball, i que és àmpliament utilitzat en models ecofisiològics i hidrològics, no és capaç de simular correctament la  $E_c$  a llarg termini sota les condicions ambientals estudiades.

### **Resposta del pi roig (*Pinus sylvestris* L.) i el roure martinenc (*Quercus pubescens* Willd.) als dèficits hídrics atmosfèric i edàfic.**

La resposta fisiològica al dèficit hídric del pi roig (*Pinus sylvestris* L.) i del roure martinenc (*Quercus pubescens* Willd.) en les mateixes condicions climàtiques, ha estat estudiada en dos coberts situats al Pre-Pirineu Oriental durant els anys 2003-2005. Degut a les seves distribucions geogràfiques, aquestes espècies han estat estudiades en diferents climes i, segons aquests estudis, presenten estratègies diferents respecte l'ús de l'aigua. El fet que ambdues espècies comparteixin hàbitat a la muntanya mitjana Mediterrània, ens permet identificar si es dona aquest comportament diferent sota les mateixes condicions de demanda evaporativa.

En les dues parcel·les estudiades, una per a cada espècie, es realitzaren mesures de potencials hídrics a les fulles i flux de saba, a més de registrar-se les variables meteorològiques i la humitat del sòl. Addicionalment, es mesurà l'intercanvi gasós a nivell de fulla en ambdues espècies durant el 2005, i la vulnerabilitat a l'embolisme del pi roig.

Els potencials hídrics mesurats a l'alba (*predawn*) foren generalment majors (menys negatius) pels roures, podent ser conseqüència d'una textura del sòl més fina en la parcel·la de roures o reflex de diferències en el comportament de les arrels en les dues espècies. Els potencials hídrics a migdia foren generalment menors en els roures, amb valors mínims de -3.2 MPa per aquesta espècie i de -2.1 MPa pel pi roig. Mentre que valors molt inferiors (menys de -4 MPa) han estat mesurats en roure martinenc a d'altres punts de la conca Mediterrània, els valors mesurats en pi roig són més baixos que els habitualment observats a d'altres ubicacions d'Europa Central i Septentrional.

El flux de saba relatiu al màxim específic de cada espècie disminuï a l'augmentar el dèficit de pressió de vapor ( $D$ ) per sobre d'un llindar d'aproximadament 1.2 kPa per ambdues espècies. No obstant, les condicions extremes de demanda evaporativa i de dèficit d'humitat del sòl (SMD) mesurades durant l'estiu del 2003, van accentuar el control estomàtic del pi roig.

El roure martinenc va mantenir una major fracció de la màxima conductància a potencials hídrics mínims, en comparació amb el pi roig. L'evolució estacional de la conductància hidràulica per unitat d'àrea foliar ( $k_{L,s-l}$ ) mostrà una disminució considerable entre la primavera i l'estiu pel pi roig. La  $k_{L,s-l}$  en els roures martinencs fou un ordre de magnitud inferior que en els pins, i mostrà una disminució simular a la dels pins durant l'estiu del 2005.

Els resultats demostren que el pi roig tanca els estomes per prevenir l'embolisme del xilema, en canvi en el roure, la comparació de la regulació estomàtica observada i les corbes de vulnerabilitat publicades per aquesta espècie no han permès obtenir conclusions clares. Ambdues espècies mostren combinacions dels trets estructurals i funcionals que els permeten coexistir en ambients de muntanya Mediterrània. De tota manera, els resultats d'aquest estudi, entre d'altres evidències, suggereixen que el roure martinenc és més resistent a les condicions d'eixut sever.

### **Plasticitat en els trets hidràulics estructurals i funcionals en pi roig: anàlisi de la variabilitat a Euràsia**

Aquest treball presenta una metanàlisi de mesures de flux de saba en *Pinus sylvestris* L. i de la seva resposta a les variables ambientals realitzada utilitzant bases de dades de tot el seu àmbit geogràfic. Un total de vuit localitzacions des del NE de la Península Ibèrica fins a Sibèria Central han estat incloses en aquest treball.

Per a cada localització, un model multiplicatiu de tipus *Jarvis* s'utilitzà per ajustar la relació entre flux de saba i PAR, dèficit de pressió de vapor ( $D$ ) i dèficit hídric del sòl (SMD); i una funció logarítmica s'utilitzà per a caracteritzar la resposta de la conductància estomàtica ( $G_s$ ) a  $D$ . Regressions entre els paràmetres ajustats d'aquests models i els paràmetres climàtics i estructurals permeteren l'estudi de l'aclimatació del pi roig a condicions seques/càlides.

El valor absolut de flux de saba i la seva sensibilitat a  $D$  i SMD augmentaren amb la demanda evaporativa mitjana a l'estiu. Encara que la sensibilitat relativa de  $G_s$  a  $D$  ( $m/G_{s,ref}$ ) no augmentà a l'incrementar la demanda evaporativa de les poblacions, i la transpiració per unitat d'àrea foliar ( $E_l$ ) per a un determinat  $D$  augmentà en climes més secs/càlids.

Aquesta aclimatació fisiològica es relaciona amb l'aclimatació climàtico-estructural de les relacions entre àrees de fulles i d'albeca ( $A_L:A_S$ ) descrita prèviament.

És poc clar perquè el pi roig té unes taxes de transpiració majors en localitzacions més seques/càlides a expenses d'una baixa eficiència en l'ús de l'aigua. En qualsevol cas, els resultats suggereixen que els ajusts estructurals poden no ser suficients per prevenir tensions més elevades al xilema en els llocs més secs.  $G_s$  a un  $D$  de referència ( $G_{s,ref}$ ) i la seva sensibilitat a  $D$  ( $m$ ), disminueix generalment amb l'edat/altura dels arbres tal i com s'havia descrit prèviament en altres espècies de pins.

## Conclusions generals

La transpiració del bosc de pi roig és superior a la del bosc de roure martinenc, tot i presentar similars índexs d'àrea foliar. No obstant s'ha de considerar que l'àrea basal del bosc de pi és més elevada i que, la transpiració del dens sotabosc a la roureda podria equiparar el consum d'aigua a nivell de parcel·la al de la pineda de pi roig.

La mesura del flux de saba a diferents punts al llarg del xilema ha permès una millor avaluació de l'àrea conductora del roure i la obtenció d'una correcció per a les mesures puntuals de flux de saba. Les variacions diürnes dels patrons radials presentaren dinàmiques inverses a les trobades en espècies de pins.

El model d'evapotranspiració de dues fonts parametritzat per al bosc de pi roig estudiat ha presentat bons resultats a escala diària per als anys 2003 i 2004, però no per l'any 2005. Aquests resultats i la discordança entre el curs diari de la transpiració simulada i la observada durant certes condicions, indiquen que hi ha aspectes millorables en la formulació del model de conductància estomàtica. S'ha demostrat, mitjançant la metodologia GLUE, que els paràmetres més importants del model són aquells que controlen la màxima obertura estomàtica i la sensibilitat al dèficit de pressió de vapor i la humitat del sòl.

El pi roig i el roure martinenc van mostrar similars patrons generals respecte a la relació entre flux de saba i dèficit de pressió de vapor i també una estreta relació entre l'intercanvi gasós a nivell de fulla i la conductància hidràulica del xilema. No obstant, el pi roig va demostrar ser més sensible a les condicions extremadament seques, confirmant que exerceix un control estomàtic de l'embolisme.

Finalment, es van associar els patrons d'aclimatació hidràulica prèviament observats en pi roig a les diferents respostes d'aquesta espècie a la demanda evaporativa al llarg de la seva àrea de distribució. No es va observar una major sensibilitat relativa de la conductància estomàtica respecte el dèficit de pressió de vapor en els llocs més càlids/secs. Aquests resultats indiquen que les poblacions més meridionals de pi roig

estan al seu límit de resistència a condicions de sequera extrema. La plena explicació d'aquests patrons i els mecanismes que els provoquen, requeriria la mesura d'altres paràmetres hidràulics en aquestes poblacions i l'anàlisi a partir d'un model que combinés l'ús dels diferents recursos emprats per les plantes (llum, aigua, nutrients)

## References

- Allen, R.G., L.S. Pereira, D. Raes and M. Smith 1998. Crop evapotranspiration. Guidelines for computing crop water requirements. *In* FAO Irrigation and Drainage Paper No.56 Ed. FAO, Rome. 290 p.
- Baldocchi, D., E. Falge, L. Gu, R. Olson, D. Hollinger, S. Running, P. Anthoni, C. Bernhofer, K. Davis, R. Evans, J. Fuentes, A. Goldstein, G. Katul, B. Law, X. Lee, Y. Malhi, T. Meyers, W. Munger, W. Oechel, U.K.T. Paw, K. Pilegaard, H.P. Schmid, R. Valentini, S. Verma, T. Vesala, K. Wilson and S. Wofsy 2001. FLUXNET: A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and Energy Flux Densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*. 82:2415-2434.
- Bond, B.J. and K.L. Kavanagh 1999. Stomatal behaviour of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*. 19:503-510.
- Buckley, T.N. 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytologist*. 168:275-292.
- Buckley, T.N. and D.W. Roberts 2006. DESPOT, a process-based tree growth model that allocates carbon to maximize carbon gain. *Tree Physiology*. 26:129-144.
- Calder, I. 1998. Water use by forests, limits and controls. *Tree physiology*. 18:625-631.
- Čermák, J., J. Kučera and N.Nadezhdina 2004. Sap flow measurements, integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. *Trees*. 18:529-546.
- Clearwater, M.J., F.C. Meinzer, J.L. Andrade, G. Goldstein and N.M. Holbrook 1999. Potential errors in measurement of nonuniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiology*. 19:681-687.
- Cochard, H., N. Bréda and A. Granier 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Annales des Sciences Forestières*. 53:197-206.
- Cornish, P.M. and R.A. Vertessy 2001. Forest age-induced changes in evapotranspiration and water yield in a eucalypt forest. *Journal of Hydrology*. 242:43-63.
- Cowan, I.R. 1977. Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research*. 4:117-228.
- Cramer, W., A. Bondeau, F.I. Woodward, I.C. Prentice, R.A. Betts, V. Brovkin, P.M. Cox, V. Fisher, J.A. Foley, A.D. Friend, C. Kucharik, M.R. Lomas, N. Ramankutty, S. Sitch, B. Smith, A. White and C. Young-Molling 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*. 7:357-373.
- Chahine, M.T. 1992. The hydrological cycle and its influence on climate. *Nature*. 359:373-380.
- Darwin, F. 1916. On the relationship between transpiration and stomatal aperture. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*:531-621.
- Davies, W.J. and J. Zhang 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 42:55-76.
- de Candolle, A.P. 1827. Chapter 6. *In* *Organographie Végétale, ou description raisonnée des organes des plantes*. Deterville, Paris, pp. 78-88.
- DeLucia, E.H., H. Maherali and E.V. Carey 2000. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biology*. 6:587-593.
- Dixon, H.H. and J. Joly 1894. On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*. 186:563-576.

Engel, V., E.G. Jobbágy, M. Stieglitz, M. Williams and R.B. Jackson 2005. Hydrological consequences of Eucalyptus afforestation in the Argentine Pampas. *Water Resources Research*. 41:W10409-1-W10409-14.

Engel, V.C., M. Stieglitz, M. Williams and K.L. Griffin 2002. Forest canopy hydraulic properties and catchment water balance: observations and modeling. *Ecological Modelling*. 154:263-288.

FAO 2005. Global Forest Resources Assessment 2005. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, p. 320.

Farley, K.A., E.G. Jobbágy and R.B. Jackson 2005. Effects of afforestation on water yield: a global synthesis with implications for policy. *Global Change Biology*. 11

Foley, J.A., M.H. Costa, C. Delire, N. Ramankutty and P. Snyder 2003. Green surprise? How terrestrial ecosystems could affect earth's climate. *Frontiers in Ecology and Environment*. 1:38-44.

Franks, P.J. 2004. Stomatal control and hydraulic conductance, with special reference to tall trees. *Tree Physiology*. 24:865-878.

Gallart, F., J. Latron and P. Llorens 2005. Catchment dynamics in a Mediterranean mountain environment. The Vallcebre research basins (South Eastern Pyrennes) I: Hydrology. *In* Catchment dynamics and river processes: latest research with examples from the Mediterranean climate regions Eds. C. García and R. Batalla. Elsevier, pp. 1-16.

Gallart, F., P. Llorens, J. Latron and D. Regüés 2002. Hydrological processes and their seasonal controls in a small Mediterranean mountain catchment in the Pyrenees. *Hydrology and Earth System Sciences*. 6:527-537.

Granier, A. 1985. Une nouvelle méthode pur la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestieres*. 42:193-200.

Hales, S. 1727. *Vegetable Statics*. MacDonald, London.

Houghton, J.T., Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell and C.A. Johnson 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis: Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 881 p.

Irvine, J., M.P. Perks, F. Magnani and J. Grace 1998. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology*. 18:393-402.

Jackson, R.B., S.R. Carpenter, C.N. Dahm, D.M. McKnight, R.J. Naiman, S.L. Postel and S.W. Running 2001. Water in a changing world. *Ecological Applications*. 11:1027-1045.

Jarvis, P.G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*. 273:593-610.

Jones, H.G. 1992. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge. 428 p.

Jones, H.G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*. 49:387-398.

Jones, H.G. and R.A. Sutherland 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell and Environment*. 14:607-612.

Leuning, R. 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. *Plant, Cell and Environment*. 18:339-355.

Leuning, R., F.M. Kelliher, D.G.G. Pury and E.D. Schulze 1995. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environment*. 18:1183-1200.

Llorens, P., R. Poch, J. Latron and F. Gallart 1997. Rainfall interception by a *Pinus sylvestris* forest patch overgrown in a Mediterranean mountainous abandoned area I. Monitoring design and results down to the event scale. *Journal of Hydrology*. 199:331.

Magnani, F., J. Grace and M. Borghetti 2002. Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints. *Functional Ecology*. 16:385-393.

Mäkelä, A., F. Berninger and P. Hari 1996. Optimal control of gas exchange during drought: a theoretical analysis. *Annals of Botany*. 77:461-467.

McDowell, N., H. Barnard, B. Bond, T. Hinckley, R. Hubbard, H. Ishii, B. Köstner, F. Magnani, J. Marshall, F. Meinzer, N. Phillips, M. Ryan and D. Whitehead 2002. The relationship between tree height and leaf area: sapwood area ratio. *Oecologia*. 132:12-20.

McNaughton, K.G. and B.J. Van Den Hurk 1995. A Lagrangian' revision of the resistors in the two-layer model for calculating the energy budget of a plant canopy. *Boundary-Layer Meteorology*. 74:261-288.

Meinzer, F.C. 2002. Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants. *Plant Cell Environ*. 25:265-274.

Meinzer, F.C. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*. 134:1-11.

Mencuccini, M. and L. Bonosi 2001. Leaf/sapwood area ratios in Scots pine show acclimation across Europe. *Canadian Journal of Forest Research*. 31:442-456.

Mencuccini, M., J. Martínez-Vilalta, D. Vanderklein, H.A. Hamid, E. Korakaki, S. Lee and B. Michiels 2005. Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecology Letters*. 8:1183-1190.

Monteith, J.L. 1965. Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*. 19:205-234.

Mott, K.A. and D.F. Parkhurst 1991. Stomatal responses to air humidity and helox. *Plant Cell and Environment*. 14:509-515.

Nobel, P.S. 1983. *Biophysical Plant Physiology and Ecology*. W.H. Freeman and Company. 608 p.

Oliveras, I. and P. Llorens 2001. Medium-term sap flux monitoring in a Scots pine stand: analysis of the operability of the heat dissipation method for hydrological purposes. *Tree physiology*. 21:473-480.

Poyatos, R., J. Latron and P. Llorens 2003. Land-use and land cover change after agricultural abandonment. The case of a Mediterranean Mountain Area (Catalan Pyrenees). *Mountain Research and Development*. 23:52-58.

Ramankutty, N. and J.A. Foley 1999. Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles*. 13:997-1027.

Raupach, M.R. 1989. A practical Lagrangian method for relating scalar concentrations to source distributions in vegetation canopies. *Quarterly Journal - Royal Meteorological Society*. 115:609-632.

Rubio, C. 2005. Hidrodinámica de los suelos de un área de montaña media mediterránea sometida a cambios de uso y cubierta. *In* Departament de Biologia Animal, Vegetal i Ecologia. Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, Spain, p. 194.

Ryan, M.G., N. Phillips and B.J. Bond 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell and Environment*. 29:367-380.

Ryan, M.G. and B.J. Yoder 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth: What keeps trees from growing beyond a certain height? *BioScience*. 47:235-242.

Sala, A. and J.D. Tenhunen 1994. Site-specific water relations and stomatal response of *Quercus ilex* in a Mediterranean watershed. *Tree Physiology*. 14:601-617.

Saliendra, N.Z., J.S. Sperry and J. Comstock 1995. Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil droughts in *Betula occidentalis*. *Planta*. 196:357-366.

Schäfer, K.V.R., R. Oren and J.D. Tenhunen 2000. The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant Cell Environ*. 23:365-375.

Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.D. Bradstreet and E.A. Hemmingsen 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*. 148:339-346.

Shuttleworth, W.J. and J.S. Wallace 1985. Evaporation from sparse crops- an energy combination theory. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. 111:839-855.

Sperry, J.S. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*. 104:13-23.

Sperry, J.S., F.R. Adler, G.S. Campbell and J.P. Comstock 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: Results from a model. *Plant, Cell and Environment*. 21:347-359.

Stratton, L., A. Goldstein and F.C. Meinzer 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant Cell and Environment*. 23:99-106.

Tyree, M. 1997. The Cohesion-Tension theory of sap ascent: current controversies. *J. Exp. Bot*. 48:1753-1765.

Tyree, M.T. and J.S. Sperry 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction by dynamic water stress? *Plant Physiology*. 88:574-580.

Tyree, M.T. and J.S. Sperry 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*. 40:19-38.

van den Honert, T. 1948. Water transport as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*:146-153.

Wallace, J.S. 1995. Calculating evaporation: resistance to factors. *Agricultural & Forest Meteorology*. 73:353-366.

Whitehead, D. 1998. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree physiology*. 18:633-644.

Wilson, K.B., P.J. Hanson, P.J. Mulholland, D.D. Baldocchi and S.D. Wullschlegel 2001. A comparison of methods for determining forest evapotranspiration and its components: sap-flow, soil water budget, eddy covariance and catchment water balance. *Agricultural and Forest Meteorology*. 106:153-168.

Williams, M., E.B. Rastetter, D.N. Fernandes, M.L. Goulden, S.C. Wofsy, G.R. Shaver, J.M. Melillo, J.W. Munger, S.M. Fan and K.J. Nadelhoffer 1996. Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at Harvard forest: The regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties. *Plant, Cell and Environment*. 19:911-927.

Willmer, C. and M. Fricker 1996. Stomatal responses to environmental factors. *In* Stomata. Chapman & Hall, London, p. 375.

