
**CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA Y GROSOR DE LOS VASOS
DEL XILEMA EN CINCO MATERIALES DE VID SOMETIDOS
A DÉFICIT HÍDRICO**

Reinaldo Pire, María Elena Sanabria, Aracelys Pereira y Julio Díez

RESUMEN

La tolerancia de las plantas a la sequía está, en parte, relacionada con la resistencia al transporte del agua a través del xilema. El objetivo de este trabajo consistió en determinar las variaciones en la conductividad hidráulica del tallo de la vid por efecto del déficit hídrico en diferentes combinaciones de material genético así como establecer una correlación entre la conductividad y el grosor de los vasos del xilema. El ensayo se realizó utilizando plantas cultivadas en contenedores en Tarabana, estado Lara, Venezuela (10°02'N, 500msnm). Se evaluó el portainjerto Criolla Negra y los cvs. Chenin blanc y Syrah directos

o injertados sobre aquél para constituir cinco tipos de material vegetal. Se aplicó riego en tres niveles: abundante, moderado y escaso, lo que originó un arreglo factorial de 15 tratamientos en un ensayo completamente al azar con 12 repeticiones. La conductividad hidráulica del material vegetal disminuyó por efecto del déficit hídrico y varió dentro del mismo tallo, presentando los mayores valores hacia la base y los menores hacia el ápice. Esta disminución estuvo asociada con un menor grosor de los vasos del xilema. No se detectaron diferencias de conductividad entre los diferentes materiales de vid utilizados.

Introducción

La tolerancia a la sequía está determinada en parte por factores relacionados con el transporte del agua dentro de la planta (Tyree y Zimmermann, 2002). En tal sentido, la conductividad hidráulica es el parámetro más utilizado para estudiar el transporte y la mecánica de los fluidos dentro

de los vasos conductores de la planta.

En las últimas dos décadas se ha estudiado con mayor énfasis la conductividad hidráulica interna de la vid como un factor que puede ser controlado a mediano plazo por la planta para restringir el ascenso del agua en períodos recurrentes o prolongados de sequía (Schultz y

Matthews, 1993; Lovisolo y Schubert, 1998; Schubert *et al.*, 1999). En condiciones de déficit hídrico fuerte se han encontrado modificaciones de la conductividad no solo en el tallo sino también en la raíz (Peterlunger *et al.*, 2000). En tales casos, la restricción al paso del agua puede producirse por reducción del área xilemática o del grosor de

los vasos del xilema. Incluso en una misma rama de las plantas, la resistencia al paso de la savia puede aumentar ligeramente en la zona de los nudos (Salleo *et al.*, 1985).

Mediante la práctica de injertación se ha encontrado una disminución de la conductividad hidráulica absoluta y específica de diversos árboles frutales, como ocurre al

PALABRAS CLAVE / Anatomía Vegetal / Relaciones Hídricas / Riego / Uva / *Vitis vinifera* /

Recibido: 17/04/2006. Modificado: 27/11/2006. Aceptado: 28/11/2006.

Reinaldo Pire. Ingeniero Agrónomo, Universidad Centroccidental (UCO), Venezuela. MSc. en Ciencias del Agua, University of California, Davis, EEUU. Doctor en Producción Vegetal, Universidad de Valladolid, España. Profesor, Universidad Centroccidental Lisandro

Alvarado (UCLA), Venezuela. Dirección: Post-Grado de Agronomía UCLA, Tarabana. Apartado 400 Barquisimeto, Venezuela. e-mail: rjpire@reacciun.ve
María Elena Sanabria. Licenciada en Biología y M.Sc. en Botánica, Universidad de Oriente

(UDO), Venezuela. Profesora, UCLA, Venezuela. e-mail: mesanabria@ucla.edu.ve
Aracelys Pereira. Técnico Superior Agropecuario, UCLA, Venezuela. Asistente de Investigación, UCLA, Venezuela. e-mail: aracelysp@ucla.edu.ve

Julio Díez. Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad de Salamanca, España. Doctor en Ciencias, Universidad Politécnica de Madrid, España. Profesor, Universidad de Valladolid, Palencia, España. e-mail: jdcasero@pvs.uva.es

SUMMARY

Drought tolerance in plants is partially conditioned by factors related to the resistance to water transport through the xylem tissue. The purpose of this experiment was to assess the changes in hydraulic conductivity of the grapevine stem due to water deficits in five combinations of plant material, and to establish a correlation between the conductivity and the xylem vessel thickness. The experiment was conducted in Tarabana, Lara State, Venezuela (10°02'N, 500masl). Five different kinds of plant materials were conformed using the Criolla Negra

rootstock and the cultivars Chenin blanc and Syrah grafted or grown on their own roots. Three irrigation treatments were applied: high, moderate, and low level. The factorial arrangement of 15 treatments was analyzed in a completely randomized design with 12 replicates. The plant hydraulic conductivity decreased with water deficit, a response that was associated with lower thickness of the xylem vessels. The values obtained were highest at the base and lowest toward the branch apex. No differences were detected among the different plant materials.

RESUMO

A tolerância das plantas à seca está, em parte, relacionada com a resistência ao transporte da água através do xilema. O objetivo deste trabalho consistiu em determinar as variações na condutividade hidráulica do caule de la vid por efeito do déficit hídrico em diferentes combinações de material genético assim como estabelecer uma correlação entre a condutividade e a espessura dos vasos do xilema. O ensaio se realizou utilizando plantas cultivadas em containers em Tarabana, estado Lara, Venezuela (10°02'N, 500msnm). Avaliou-se o porta-enxerto Criolla Negra e os cvs. Chenin blanc e Syrah diretos ou enxertados

sobre aquele para constituir cinco tipos de material vegetal. Aplicou-se irrigação em três níveis: abundante, moderado e escasso, o que originou um arranjo fatorial de 15 tratamentos em um ensaio completamente aleatório com 12 repetições. A condutividade hidráulica do material vegetal diminuiu por efeito do déficit hídrico e variou dentro do mesmo caule, apresentando os maiores valores para a base e os menores para o ápice. Esta diminuição esteve associada com uma menor espessura dos vasos do xilema. Não se detectaram diferenças de condutividade entre os diferentes materiais de vid utilizados.

utilizar portainjertos de bajo vigor en manzana (Olien y Lakso, 1986; Atkinson *et al.*, 2001; Cohen y Naor, 2002), en nectarina (Motisi *et al.*, 2004) y en melocotón (Basile *et al.*, 2003). En el caso de la vid, se ha encontrado que la injertación puede afectar en uno u otro sentido la conductividad hidráulica del injerto (Bavaresco y Lovisolo, 2000; Smith, 2001).

El objetivo de este trabajo consistió en determinar las variaciones en la conductividad hidráulica en segmentos del tallo de cinco diferentes materiales de vid por efecto del déficit hídrico, así como establecer una correlación entre la conductividad hidráulica y el grosor de los vasos del xilema.

Materiales y Métodos

El ensayo se llevó a cabo en el área experimental del Posgrado de Horticultura de la Universidad Centrocidental "Lisandro Alvarado", en la localidad de Tarabana, estado Lara, Venezuela (10°02'N, 500msnm). Se utilizaron plantas del portainjerto conocido como Criolla Negra (*Vitis sp.*) así como de los cultivares de uva para vino Chenin blanc y

Syrah (*Vitis vinifera* L.). Los cultivares se evaluaron tanto directos como injertados y se constituyeron los siguientes cinco tipos de material vegetal: Criolla Negra (CN); Chenin blanc (Ch); Chenin blanc sobre Criolla Negra (Ch/CN); Syrah (Sy) y Syrah sobre Criolla Negra (Sy/CN).

Las plantas fueron cultivadas en contenedores consistentes en bolsas de polietileno de 5 litros de capacidad. Como sustrato se utilizó un suelo constituido fundamentalmente por arena fina. Los injertos fueron realizados por el método de yemas y cada planta (una por contenedor) fue conformada por uno o dos brotes que fueron guiados verticalmente.

Se sometieron las plantas a tres tratamientos de riego en la siguiente forma: riego abundante (R1), que consistió en aplicar el agua cuando el potencial promedio de humedad en el sustrato alcanzaba valores cercanos a -0,015MPa registrados con la ayuda de tensiómetros; riego moderado (R2), que consistió en aplicar el agua cuando el potencial alcanzaba valores cercanos a -0,08MPa, es decir, aproximadamente la lectura máxima de los tensiómetros; y riego

escaso (R3), que consistió en aplicar el agua cuando el potencial de humedad alcanzaba valores de aproximadamente -0,20MPa. Este punto se obtuvo mediante la ayuda de la curva de retención de humedad a potenciales altos del sustrato y el peso promedio de los contenedores tomado antes de cada riego. En todos los casos, la fluctuación de los valores alcanzados fue inferior al 10% del valor previsto.

Los tratamientos de riego fueron aplicados a partir del momento en que el brote principal alcanzó 20-30cm de longitud, y se mantuvieron durante un período de seis meses. El riego se aplicó mediante un sistema de microtubos controlados mediante válvulas de paso para cada tratamiento. Para uniformizar el volumen de la descarga, los microtubos fueron cortados de diferente longitud de acuerdo a su ubicación en la línea lateral de alimentación, de manera que su longitud era menor en la medida que se utilizaban para regar las plantas más alejadas de la línea principal, donde existía menor presión hidrostática.

Se aplicó fertilizante semanalmente en forma manual utilizando una solución del

producto comercial Gro-fol (formulación de 20-9-17% de N-P-K más los micronutrientes esenciales) en dosis de 2,5g·l⁻¹. Una vez al mes se aplicó riego en exceso con el fin de producir cierto drenaje y evitar acumulación de sales en el sustrato.

Los tres tratamientos de riego fueron distribuidos en un arreglo factorial con los cinco tipos de material vegetal ya señalados para constituir 15 tratamientos. Cada uno fue repetido 12 veces conformando un diseño experimental completamente aleatorizado con un total de 180 plantas.

Luego de transcurridos seis meses de crecimiento de las plantas se procedió a determinar la conductividad hidráulica del tallo, tanto absoluta (Kh) como específica (Ks). Para ello se utilizaron estacas duplicadas de tallo de aproximadamente 20cm de longitud tomadas de las zonas apical, media y proximal, cuyos diámetros variaron entre 0,48 y 0,69cm. Las estacas fueron cortadas dentro de agua y luego colocadas en el dispositivo preparado para realizar la medición, el cual constó de una batería de seis tubos plásticos transparentes de aproximadamente 1cm de diámetro y 1m

de longitud sujetos verticalmente mediante un soporte universal. Las estacas podían conectarse en el extremo inferior de cada uno de los tubos utilizando anillos concéntricos de goma látex que proporcionaban una conexión hermética del conjunto. Cada tubo fue llenado con agua y se permitió que ésta fluyera a través de la estaca, reponiéndola en el tubo a medida que el nivel descendía para mantener una altura constante de carga. El agua fue previamente hervida para eliminar el aire disuelto y se le adicionó ácido oxálico hasta 0,01M (con filtrado posterior a través de papel Whatman 1) para prevenir el desarrollo de microorganismos que pudiesen producir obstrucciones en los vasos del xilema (Sperry *et al.*, 1988). Una vez que el flujo de agua alcanzaba valores constantes, se midió el volumen colectado en un período de tiempo que varió de 10 a 15min. Finalmente, se obtuvo la conductividad hidráulica mediante la aplicación de la relación (Zimmermann, 1978):

$$Kh = vL / th$$

donde v: volumen colectado de agua, L: longitud de la estaca, t: tiempo de colecta, y h: altura constante de carga (1m en este experimento).

Para normalizar las comparaciones entre estacas de diferente diámetro, el Kh fue convertido a Ks (conductividad hidráulica específica) dividiendo los resultados entre el área de la porción ocupada por el xilema.

Los mismos segmentos de tallo empleados para realizar las determinaciones de conductividad hidráulica fueron utilizados para medir el diámetro de los vasos del xilema. Para ello se conservaron en solución de fijadora FAA (formol, alcohol y ácido acético al 70%) dos de los entrenudos ubicados en la porción media del tallo, en los que posteriormente se practicaron cortes transversales a mano alzada. Con la ayuda de un micrómetro de un microscopio óptico (400x) se determinó el radio

TABLE I
CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA ABSOLUTA ($\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\times 10^{-5}$) EN DIFERENTES ZONAS DEL TALLO DE LA VID EN FUNCIÓN DEL RIEGO Y EL MATERIAL VEGETAL

Riego	CN	Ch	Sy	Ch/CN	Sy/CN	Promedio	Promedio general
Zona basal (promedio \pm ES)							
R1	4,10 \pm 0,30	3,54 \pm 0,29	3,15 \pm 0,15	3,82 \pm 0,21	3,29 \pm 0,26	3,58	3,13
R2	3,88 \pm 0,21	3,35 \pm 0,32	4,01 \pm 0,29	3,00 \pm 0,28	3,00 \pm 0,18	3,45	
R3	2,64 \pm 0,24	2,66 \pm 0,19	2,20 \pm 0,32	2,35 \pm 0,25	2,00 \pm 0,21	2,37	
Zona media (promedio \pm ES)							
R1	1,20 \pm 0,09	1,08 \pm 0,14	1,05 \pm 0,06	1,05 \pm 0,18	0,80 \pm 0,12	1,02	0,92
R2	1,50 \pm 0,15	1,00 \pm 0,07	0,89 \pm 0,14	0,85 \pm 0,13	0,90 \pm 0,11	1,02	
R3	0,88 \pm 0,11	0,75 \pm 0,08	0,62 \pm 0,19	0,62 \pm 0,12	0,62 \pm 0,08	0,70	
Zona apical (promedio \pm ES)							
R1	1,27 \pm 0,12	1,00 \pm 0,08	0,84 \pm 0,15	0,71 \pm 0,08	0,80 \pm 0,08	0,93	0,69
R2	0,85 \pm 0,10	0,58 \pm 0,06	0,58 \pm 0,09	0,70 \pm 0,06	0,66 \pm 0,07	0,68	
R3	0,62 \pm 0,07	0,46 \pm 0,10	0,58 \pm 0,11	0,40 \pm 0,07	0,37 \pm 0,09	0,49	

CN: Criolla Negra, Ch: Chenin blanc, Sy: Syrah, Ch/CN: Ch injertado sobre CN, Sy/CN: Sy injertado sobre CN, R1: riego abundante, R2: riego moderado, R3: riego escaso.

de la sección transversal del tallo y el espesor correspondiente al tejido xilemático, así como los diámetros radial y tangencial de los ocho vasos conductores de mayor grosor en cada uno de ocho campos de visión por tratamiento. El área ocupada por el xilema fue calculada al sustraer del área transversal total del tallo las áreas ocupadas por la médula y la porción anular exterior al xilema considerando al conjunto como una sección circular. Finalmente, se obtuvo el promedio de los diámetros radial y tangencial de los poros y se realizó un análisis de regresión entre el diámetro medio de estos vasos y la conductividad hidráulica específica del tallo.

Los resultados fueron examinados mediante análisis de varianza y comparación de medias según la prueba de Duncan, así como pruebas de significancia en el análisis de regresión, mediante la utilización del programa SPSS versión 13.0 (Chicago, Illinois).

Resultados y Discusión

En general, los valores de conductividad hidráulica mostraron una tendencia descendente a medida que aumentó el déficit hídrico, independientemente de que la medición se realizara en la parte basal, media o apical del tallo (Tabla I). Estos resultados con-

cuerdan con los de Lovisolo y Schubert (1998) e indican que la respuesta de las plantas ante el déficit hídrico fue la de aumentar la resistencia al paso del agua a través del tallo, lo que le permitiría cierta forma de control de la pérdida del líquido en condiciones de sequía. Así mismo, en la Tabla I se observa que el promedio general del Kh tendió a disminuir de la zona basal hacia la apical lo cual lógicamente está en función del menor grosor que normalmente existe hacia el ápice de las ramas.

Al determinar la variación de la conductividad hidráulica específica (Ks) cuyo valor es independiente del grosor del tallo y representa una respuesta intrínseca de tipo ana-

tómico, se detectó que ésta varió significativamente en función de dos factores: el tratamiento de riego y la zona del tallo donde fueron realizadas las mediciones (Tabla II). En todas las combinaciones de material vegetal y zona del tallo, el Ks presentó el menor valor en el tratamiento de riego R3 (Figura 1) indicando que la planta desarrolló modificaciones anatómicas que le permitirían ejercer cierto control del movimiento del agua en la fase líquida ante condiciones de déficit hídrico. Esto podría considerarse como un mecanismo de defensa complementario al control estomático, tal como ha sido observado en otros estudios (Lovisolo y Schubert, 1998). Dicha modificación anatómica

TABLE II
EFECTOS PRINCIPALES DEL MATERIAL VEGETAL, RIEGO Y ZONA DEL TALLO SOBRE LA CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA ESPECÍFICA Ks ($\text{kg}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$) DE LA VID

Material vegetal	CN	Ch	Sy	Ch/CN	Sy/CN
	2,26 a	2,19 a	2,12 a	2,14 a	2,03 a
Riego	R1	R2	R3		
	2,34 a	2,29 a	1,82 b		
	Basal	Media	Apical		
Zona del tallo	2,38 a	2,11 b	1,96 c		

CN: Criolla Negra, Ch: Chenin blanc, Sy: Syrah, Ch/CN: Ch injertado sobre CN, Sy/CN: Sy injertado sobre CN, R1: riego abundante, R2: riego moderado, R3: riego escaso. Promedios seguidos por letras similares en cada fila son estadísticamente iguales entre sí según la prueba de Duncan ($P \leq 0,05$). No hubo interacción entre los factores estudiados.

representaría un mecanismo de control efectivo a mediano plazo, a diferencia del control estomático cuyo dinamismo implica una respuesta mucho más rápida. Así mismo, la disminución del K_s con el estrés hídrico supone que la planta debería desarrollar potenciales foliares más negativos para mantener la absorción de agua, lo cual involucra menor contenido relativo de agua y mayor riesgo de pérdida de la turgencia; por esto, aparentemente, representa una forma de control poco ventajosa en comparación con el control estomático.

El diámetro medio del tallo disminuyó en R3 debido a una reducción general del crecimiento de las plantas (datos no mostrados) y, en consecuencia, la conductividad disminuyó en comparación con las plantas del R1 y R2 (Tabla I). La conductividad hidráulica absoluta (K_h) varía en función del área ocupada por el xilema, que a su vez es función del área de la

sección transversal del tallo, y como tal es menor en los tallos más delgados (Sperry *et al.*, 1988). Sin embargo, cuando se calculó la conduc-

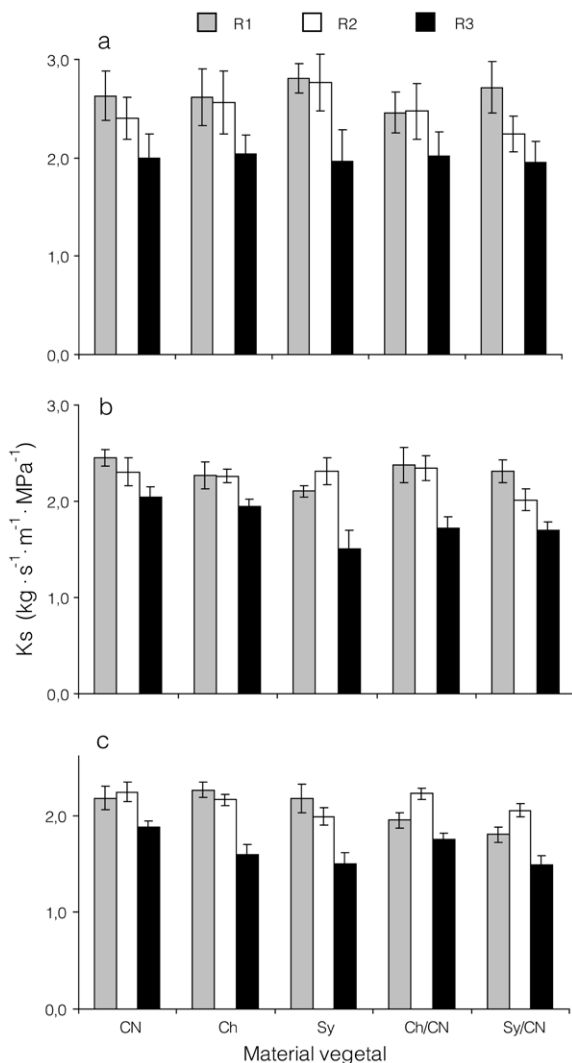


Figura 1. Conductividad hidráulica específica (K_s) en la zona basal (a), media (b) y apical (c) del tallo de la vid en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, Ch: Chenin blanc, Sy: Syrah, Ch/CN: Ch injertado sobre CN, Sy/CN: Sy injertado sobre CN, R1: riego abundante, R2: riego moderado, R3: riego escaso. Se observa que los menores valores ocurrieron siempre en R3.

tividad hidráulica específica (K_s) que es independiente del grosor del tallo, la diferencia aún se mantuvo. Esto podría significar la existencia de al-

guna, o ambas, de las siguientes dos situaciones: reducción de la relación entre el área ocupada por el tejido xilemático y el área transversal del tallo, o reducción del diámetro de los vasos del xilema.

La relación entre el área ocupada por el xilema y el área de la sección transversal del tallo no estuvo asociada con los tratamientos de riego, presentando valores individuales que variaron en un intervalo de 0,46 a 0,68; pero con promedios de 0,56 muy uniformes entre sí (Tabla III). Así mismo, fue aproximadamente constante la relación porcentual entre el área total de los vasos del xilema y el área total ocupada por el tejido xilemático (9%). Esto indica que la relación entre las áreas del xilema y el tallo no fue afectada por los tratamientos de riego; es decir, la reducción del grosor del tallo por efecto del déficit hídrico produjo también una reducción proporcional en el área ocupada por

el xilema. Sin embargo, se detectó una reducción significativa del diámetro promedio de los vasos conductores ante el déficit hídrico, por lo que se

puede atribuir a este factor la reducción en la conductividad específica observada en las plantas de R3 (Figura 1).

Esta respuesta al déficit hídrico, en la cual se controla el flujo de la fase líquida del agua mediante la disminución del diámetro de los vasos del xilema, parece corresponder a una forma de adaptación ecológica de la planta ante situaciones de déficit prolongado, ya que a diferencia del control ágil y eficiente de la fase gaseosa realizada por los estomas, la modificación anatómica de los vasos conductores requiere de períodos de tiempo moderadamente largos. Sin embargo, dado que los déficits hídricos moderados son comunes en las zonas vitícolas, la modificación del diámetro de los vasos probablemente es un mecanismo común de respuesta de la vid. En plántulas de *Olea oleaster*, un estrés hídrico fuerte produjo cambios anatómicos en la raíz la cual desarrolló paredes celulares muy suberizadas y como tal disminuyó considerablemente su conductividad hidráulica (Lo Gullo *et al.*, 1998). Sin embargo, la recuperación de la conductividad luego de estos cambios necesitó de la emergencia de nuevas raíces, reflejando que este mecanismo representa una opción de recuperación bastante lenta. Lo anterior indica que, aunque la resistencia estomática es el principal factor que controla la pérdida de agua en la planta ante el déficit hídrico, adicionalmente puede ocurrir un incremento de la resistencia en otros segmentos de la vía de transporte como son la raíz y el tallo.

El K_s disminuyó también a medida que las determinaciones se hicieron hacia los entrenudos más apicales, especialmente hacia las zonas aún verdes del tallo, lo cual ha sido observado en trabajos previos (Lovisolo y Schubert, 1998) y pudiera considerarse como una condición natural derivada del menor desarrollo de los vasos del xilema en los tejidos más jóvenes.

TABLA III
RELACIÓN ENTRE EL ÁREA TRANSVERSAL DEL TALLO (CONSIDERADO COMO DE SECCIÓN CIRCULAR) Y EL ÁREA OCUPADA POR EL XILEMA, SIN INCLUIR LA CORTEZA, FLOEMA Y MÉDULA (PROMEDIOS \pm ES)

Riego	CN	Ch	Sy	Ch/CN	Sy/CN	Promedio
R1	0,546 \pm 0,026	0,591 \pm 0,030	0,555 \pm 0,017	0,571 \pm 0,028	0,586 \pm 0,030	0,569
R2	0,579 \pm 0,027	0,554 \pm 0,019	0,565 \pm 0,021	0,545 \pm 0,029	0,552 \pm 0,025	0,559
R3	0,574 \pm 0,022	0,575 \pm 0,031	0,607 \pm 0,031	0,550 \pm 0,021	0,566 \pm 0,022	0,574
Promedio	0,566	0,573	0,576	0,548	0,568	0,568

CN: Criolla Negra, Ch: Chenin blanc, Sy: Syrah, Ch/CN: Ch injertado sobre CN, Sy/CN: Sy injertado sobre CN, R1: riego abundante, R2: riego moderado, R3: riego escaso.

Aunque las mediciones realizadas en segmentos de tallo de corta longitud, tal y como se hizo en este trabajo, pueden sobreestimar la conductividad hidráulica (Sperry *et al.*, 1988), Lovisolo y Schubert (1998) demostraron que, a pesar de ello, los resultados así obtenidos son representativos de la respuesta de la planta ya que mantienen la proporcionalidad con los valores reales.

Con relación al material vegetal, no se detectaron diferencias significativas en la conductividad hidráulica entre CN y los cvs. Chenin blanc y Syrah (Tabla II). La tendencia seguida por estos materiales fue bastante semejante, lo que indica que la respuesta fue condicionada más por el déficit hídrico que por el cultivar utilizado. Tampoco se detectaron diferencias importantes entre el material directo o injertado. Motisi *et al.* (2004) observaron que en plantas de nectarina (*Prunus persica*) injertadas ocurrió una reducción del Kh cuando el portainjerto era de bajo vigor, pero se mantuvo constante cuando el portainjerto era vigoroso; esto concuerda con los resultados del presente estudio en el que el Kh de los cultivares estudiados se mantuvo más o menos constante al estar injertados sobre CN, un portainjerto de alto vigor.

Los resultados señalados difieren de lo mencionado por Bavaresco y Lovisolo (2000) quienes encontraron, en varios materiales de vid, que la conductividad hidráulica específica era mayor en las plantas directas que en las injertadas sobre sí mismas. Igualmente, Atkinson *et al.* (2001) reportaron que los tejidos de la zona del injerto presentan mucha desorganización, especialmente el xilema, lo cual sugiere que es una zona de alta resistencia hidráulica que puede afectar el movimiento de agua, iones y sustancias hormonales en las plantas injertadas. Sin embargo, Else *et al.* (2001) encontraron que las perturbaciones anatómicas que se producen en el sitio de unión patrón-copa no influyen en el flujo de

TABLE IV
DIÁMETROS RADIAL (DR) Y TANGENCIAL (DT) PROMEDIO DE LOS VASOS MAYORES DEL XILEMA EN FUNCIÓN DEL RIEGO Y EL MATERIAL VEGETAL (VALORES EN $\mu\text{m} \pm \text{ES}$)

Riego	CN		Ch		Sy		Ch/CN		Sy/CN		Promedio
	DR	DT	DR	DT	DR	DT	DR	DT	DR	DT	
R1	79 ±8	91 ±6	72 ±7	64 ±5	75 ±8	59 ±6	90 ±9	82 ±5	71 ±7	63 ±4	74,6
R2	59 ±4	79 ±7	54 ±3	51 ±4	71 ±7	64 ±6	74 ±8	63 ±6	50 ±6	52 ±2	61,7
R3	69 ±9	65 ±5	55 ±4	49 ±5	46 ±5	42 ±3	43 ±6	41 ±4	70 ±9	57 ±6	53,7
Promedio	73,7		57,5		59,5		65,5		60,5		

CN: Criolla Negra, Ch: Chenin blanc, Sy: Syrah, Ch/CN: Ch injertado sobre CN, Sy/CN: Sy injertado sobre CN, R1: riego abundante, R2: riego moderado, R3: riego escaso.

la savia a las tasas normales de transpiración. Asimismo, Clearwater *et al.* (2004) no pudieron detectar que la zona del injerto ocasionara alguna reducción significativa de la conductividad hidráulica en plantas de kiwi (*Actinidia deliciosa*), a la vez que Basile *et al.* (2003) encontraron que el portainjerto no afectó la conductividad hidráulica en la copa ni en la zona del injerto al comparar dos patrones de diferente vigor en árboles de melocotón.

La reducción en conductividad hidráulica en función del déficit hídrico podría explicarse por la reducción del diámetro de los vasos de acuerdo con la ecuación de Poiseuille, según la cual el desplazamiento de los fluidos varía directamente con la cuarta potencia del diámetro del tubo conductor. El reducido crecimiento de los vasos del xilema en las plantas de vid sometidas a déficit hídrico moderado puede contribuir al control del flujo de agua.

El grosor promedio de los vasos del xilema tendió a disminuir en las plantas sometidas a estrés hídrico como una respuesta a la condición de sequía (Tabla IV). Este efecto se observó tanto en el diámetro radial como en el tangencial, independientemente del tipo de material vegetal. Además de tolerancia a la sequía, los vasos de pequeño diámetro pueden estar implicados en la tolerancia de las plantas a las enfermedades vasculares, ya que su reducido tamaño dificulta la distribución de las esporas del patógeno por los vasos del xilema (Díez *et al.*,

1995). El diámetro de los vasos varió entre valores puntuales extremos de 29 y 153 μm y se detectó una asociación significativa entre el grosor de los vasos y la conductividad (Figura 2). De forma similar, Hargrave *et al.* (1994) encontraron una alta correlación entre el diámetro de los mayores vasos del xilema y la conductividad hidráulica específica del tallo en plantas de *Salvia mellifera*, mientras que Yang y Tyree (1993) detectaron que la conductividad hidráulica absoluta tuvo una alta correlación con el diámetro basal de la rama en plantas de maple (*Acer saccharum*).

Los diámetros obtenidos fueron bastante altos si se comparan con los de muchas otras especies vegetales leñosas y semileñosas (Castro-Díez *et al.*, 1998). En tal sentido, Ewers *et al.* (1997) encontraron que los vasos de las plantas trepadoras tropicales (lianas) eran bastante grandes, incluso mayores que los vasos de las raíces, a diferencia de

lo que ocurre en los árboles y arbustos. Al igual que el diámetro, la mayor longitud de los vasos permite también una mayor conductividad hidráulica del tallo ya que, en promedio para un determinado segmento del mismo, existirá menor número de paredes transversales (las placas de perforación) que restrinjan el flujo del agua (Sperry *et al.*, 2005). En cualquier caso, independientemente de su longitud o diámetro, los resultados señalan que la planta de vid está en capacidad de reducir en el mediano plazo el grosor de los vasos conductores lo que le permitiría disminuir la pérdida de agua ante condiciones mantenidas de déficit hídrico.

Conclusiones

La conductividad hidráulica de las plantas disminuyó por efecto del déficit hídrico y varió dentro del tallo, presentando los mayores valores hacia la base y los menores hacia el

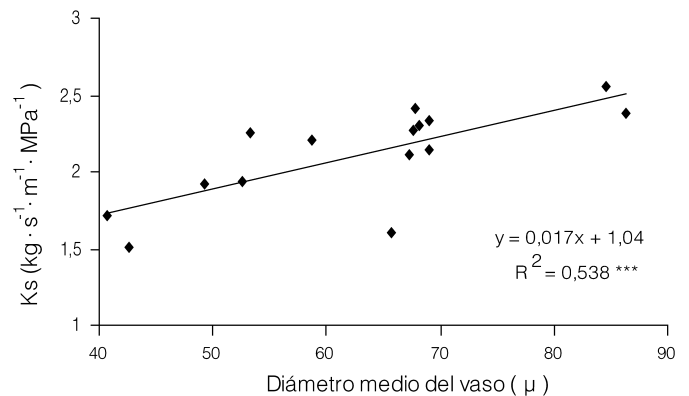


Figura 2. Análisis de regresión entre el diámetro promedio de los vasos del xilema y la conductividad hidráulica específica del tallo en vid. Los puntos agrupan todos los tratamientos de riego y material vegetal

ápice. Esta disminución estuvo asociada con un menor grosor de los vasos del xilema.

No se detectaron diferencias en la conductividad hidráulica entre las cinco diferentes combinaciones de material genético.

REFERENCIAS

- Atkinson CJ, Else MA, Taylor L, Webster AD (2001) The rootstock graft union: a contribution to the hydraulics of the worked fruit tree. *Acta Hort.* 557: 117-122.
- Basile B, Marsal J, Solar LI, Tyree MT, Bryla DR, Dejong TM (2003) Hydraulic conductance of peach trees grafted on rootstocks with differing size-controlling potentials. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 78: 768-774.
- Bavaresco L, Lovisolo C (2000) Effect of grafting on grapevine chlorosis and hydraulic conductivity. *Vitis* 39: 89-92.
- Castro-Díez P, Puyravaud JP, Cornelissen JHC, Villar-Salvador P (1998) Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 116: 57-66.
- Clearwater MJ, Lowe RG, Hofstee BJ, Barclay C, Mandemaker AJ, Blattmann P (2004) Hydraulic conductance and rootstock effects in grafted vines of kiwifruit. *J. Exp. Bot.* 55: 1371.
- Cohen S, Naor A (2002) The effect of three rootstocks on water use, canopy conductance and hydraulic parameters of apple trees and predicting canopy from hydraulic conductance. *Plant Cell Env.* 25: 17-28.
- Díez JJ, García ME, Menéndez Y, Gil LA (1995) Relaciones hídricas en olmo y su posible implicación en la resistencia a *Ophiostoma novo-ulmi*. *Mem. IV Cong. Luso-Español de Fisiología Vegetal*. Sociedad Española de Fisiología Vegetal. Estoril, Portugal. p. 65.
- Else MA, Coupland D, Dutton L, Jackson MB (2001) Hydraulic and chemical signalling in flooded and well-drained Castor oil (*Picinus communis* L.) plants. *Physiol. Plant.* 111: 46-54.
- Ewers FW, Carlton MR, Fisher JB, Kolb KJ, Tyree MT (1997) Vessel diameters in roots versus stems of tropical lianas and other growth forms. *IAWA Journal* 18: 261-279.
- Hargrave K, Kolb KJ, Ewers FW, Davis SD (1994) Conduit diameter and drought-induced embolisms in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytol.* 126: 695-705.
- Lo Gullo MA, Nardini A, Salleo S, Tyree MT (1998) Changes in root hydraulic conductance (K-R) of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation. *New Phytol.* 140: 25-31.
- Lovisolo C, Schubert A (1998) Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *J. Exp. Bot.* 49: 693-700.
- Motisi A, Pernice F, Sottile F, Caruso T (2004) Rootstock effect on stem water potential gradients in cv. 'Armking' nectarine trees. *Acta Hort.* 658: 75-79.
- Olien WC, Lakso AN (1986) Effect of rootstock on apple (*Malus domestica*) tree water relations. *Physiol. Plant.* 67: 421-430.
- Peterlunger E, Buccella A, Iacono F (2000) Physiological changes in grapevine during adjustment to water stress: ABA, leaf gas exchanges and root hydraulic conductivity. *Acta Hort.* 526: 201-208.
- Salleo S, Lo Gullo MA, Oliveri F (1985) Hydraulic parameters measured in 1-year-old twigs of some mediterranean species with diffuse-porous wood: changes in hydraulic conductivity and their possible functional significance. *J. Exp. Bot.* 36: 1-11.
- Schubert A, Lovisolo C, Peterlunger E (1999) Shoot orientation affects vessel size, shoot hydraulic conductivity and shoot growth rate in *Vitis vinifera* L. *Plant Cell Env.* 22: 197-204.
- Schultz HR, Matthews MA (1993) Xylem development and hydraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L.): evidence that low light uncouples water transport capacity from leaf area. *Planta* 190: 393-406.
- Smith JP (2001) *Physiological mechanisms underlying rootstock effects on scion vigour and yield in Shiraz grapevines*. Final Report of Project CSU 00/5. Grape and Wine Research and Development Centre. Geisenheim, Germany. 9 pp.
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Env.* 11: 35-40.
- Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK (2005) Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant Cell Env.* 28: 456-465.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002) *Xylem Structure and The Ascent of Sap*. Berlin, Alemania. 286 pp.
- Yang SD, Tyree MT (1993) Hydraulic resistance in *Acer saccharum* shoots and its influence on leaf water potential and transpiration. *Tree Physiol.* 12: 231-242.
- Zimmermann MH (1978) Hydraulic architecture of some diffuse-porous species. *Can. J. Bot.* 56: 2286-2295.