

Ascenso hidráulico en y entre isletas de vegetación en la zona árida de Argentina

(Con 6 Figuras)

Hydraulic lift in and between vegetation patches in arid Argentina

(With 6 Figures)

Bonvissuto GL¹, CA Busso^{2*}

Resumen. Este estudio se llevó a cabo en el Monte Austral Neuquino (MAN), Provincia de Neuquén, Argentina (39°20' S; 69°19' O). La vegetación está distribuida sobre la superficie del suelo como isletas de vegetación. En el suelo de éstas isletas se pueden observar dos lugares superficiales muy contrastantes: ubicación1, debajo del follaje de las principales gramíneas perennes y arbustos más altos, y ubicación2, que incluye los corredores descubiertos de vegetación entre los parches vegetados. La hipótesis de éste trabajo fue que el fenómeno de ascenso hidráulico es de mayor magnitud debajo que entre isletas de vegetación en el MAN. Con este propósito, en cada una de dos isletas de vegetación se colocaron psicrómetros a termocupla debajo de los arbustos y en los corredores entre isletas, y se midió el potencial hídrico del suelo. Además, se determinó el contenido hídrico del suelo por gravimetría. Los datos obtenidos conducen a rechazar la hipótesis enunciada. No se hallaron evidencias de la ocurrencia de ascenso hidráulico debajo de las isletas o en los corredores entre las mismas, ya que la humedad del suelo (determinada por gravimetría) y el potencial hídrico del suelo no se incrementaron cuando la transpiración fue inhibida cubriendo las isletas con carpas plásticas. Es probable que el ascenso hidráulico no juegue un rol ecológicamente importante en el fenómeno de facilitación producido por la presencia de arbustos, hecho que ha sido demostrado en otras investigaciones paralelas a la informada. Se discuten varias alternativas que podrían contribuir a explicar los resultados obtenidos.

Palabras clave: *Atriplex lampa*, *Larrea divaricata*, *Leymus erianthus*, potencial hídrico, *Stipa neaei*

Abstract. This study was conducted in the Monte Austral Neuquino (MAN), Provincia de Neuquén, Argentina (39°20' S; 69°19' W). Vegetation is distributed at the site as vegetation patches. There are two contrasting sites on the soil of these patches: location 1, under the canopy of major perennial grasses and shrubs, and location 2, which includes the vegetation uncovered interspaces between the patches. The hypothesis of this work was that hydraulic lift is greater under than between the vegetation patches. Thermocouple

¹ E.E.A. INTA Bariloche, C.C. 277, 8104 – San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

² Departamento de Agronomía-CERZOS, Universidad Nacional del Sur, San Andrés 800, 8000 – Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.

* Dirección para correspondencia. Correo electrónico: cebusso@criba.edu.ar

Recibido 12.XII.2006: aceptado 27.XII.2006

psychrometers were placed under the shrubs and in the interspaces in each of two vegetation patches, and water potential measurements were taken. Soil water content was also determined by the gravimetric method. Obtained results lead to reject the posted hypothesis. Evidences of the occurrence of hydraulic lift were found neither under the shrubs nor in the interspaces between vegetation patches. This was because soil water content and soil water potential did not increase after transpiration was inhibited when plastic, black tents completely covered all plants in each vegetation patch. It is likely that hydraulic lift does not play an ecologically important role in the phenomenon of facilitation produced by the shrub presence, fact which has been demonstrated by parallel research to the one reported here. Several alternatives which could contribute to explain the obtained results are discussed.

Key words: *Atriplex lampa*, *Larrea divaricata*, *Leymus erianthus*, *Stipa neaei*, water potential

INTRODUCCIÓN

Según Callaway y Tyler (1999), los efectos positivos que unas plantas pueden tener sobre otras no fueron considerados hasta hace poco. Las interacciones positivas, o facilitación entre plantas, han mostrado ser importantes en diversos ecosistemas (Goldberg 1990; Carlsson y Callaghan 1991). Se ha demostrado que las plantas de algunas especies pueden directa o indirectamente mejorar la persistencia de otras especies en un área determinada proveyendo sombra, sustrato, nutrientes, oxígeno en el suelo, o protegiéndolas de la acción de los herbívoros o de un clima adverso (Callaway 1995, 1997). Ni la facilitación directa ni la indirecta ocurren independientemente de los efectos competitivos (Callaway, 1997). La facilitación directa a menudo ocurre cuando las especies leñosas proveen sombra y nutrientes o agua por medio de ascenso hidráulico, a las plantas herbáceas que crecen bajo su parte aérea (Parker y Muller 1982; Joffre y Rambal 1988; Callaway et al., 1991; Vetaas, 1992; Belsky, 1994; Caldwell et al., 1998).

El ascenso hidráulico es el movimiento pasivo de agua desde las raíces hacia capas de suelo con menores potenciales hídricos, mientras otras partes del sistema radical, ubicadas en capas más húmedas, generalmente en profundidad, están absorbiendo agua (Caldwell et al., 1998). El significado ecológico de este fenómeno fue demostrado por Richards y Caldwell (1987), quienes observaron que *Artemisia* (arbusto con un sistema radical de 2,2 m de profundidad), obtuvo agua de capas del subsuelo húmedo y las liberó en las capas de suelo más superficiales, donde fue absorbida por las raíces de *Agropyron desertorum*, una gramínea perenne cuyas raíces llegan sólo hasta 1,3 m de profundidad.

La rehidratación parcial temporaria de las capas superficiales del suelo provee una fuente de agua, junto con la humedad del suelo que se encuentra más profunda en el perfil, para ser evapotranspirada el día siguiente y que, bajo condiciones de alta demanda atmosférica, puede facilitar sustancialmente el movimiento del agua a través del sistema suelo-planta-atmósfera (Caldwell et al., 1998). La liberación de agua en los horizontes superficiales ha demostrado que puede brindar la oportunidad a las plantas vecinas para utilizar esa fuente de agua (Caldwell y Richards, 1989). Horton y Hart (1998) explican las implicancias ecológicas del ascenso hidráulico, el cual podría ser beneficioso para la planta que transporta el agua y para sus vecinas. El agua que ascendió podría humedecer las capas superficiales del suelo lo suficiente como para permitir a las raíces tomar nutrientes que de otro modo no estarían disponibles, prolongar el tiempo de absorción de esos nutrientes, permitir que micorrizas y otros microorganismos del

suelo permanezcan activos por más tiempo, homogeneizar la disponibilidad de nutrientes y aumentar la difusión de nutrientes en el suelo, y aumentar la longevidad de las raíces. Esto contribuiría a aumentar el crecimiento vegetal y la productividad primaria neta del ecosistema, reduciendo los costos de carbono asociados con la adquisición de recursos del suelo.

Los resultados obtenidos por Brooks et al. (2002) indican que el agua redistribuída puede constituir una fracción significativa de la evaporación diaria total durante los meses secos del verano y puede retardar la tasa de agotamiento de agua en la parte superficial del perfil del suelo. Aún más, el agua redistribuída puede aumentar la supervivencia de las plántulas del estrato inferior de la vegetación durante períodos de sequía severa.

Como los suelos tienden a secarse desde la superficie hacia abajo, y los nutrientes suelen ser más abundantes en las capas superficiales del suelo, el agua elevada por este medio puede proveer humedad que facilite las condiciones biogeoquímicas para favorecer la disponibilidad de nutrientes minerales, los procesos microbianos y la adquisición de nutrientes por las raíces (Caldwell et al., 1998). El ascenso hidráulico también puede prolongar o mejorar la actividad de las raíces finas manteniéndolas hidratadas (Caldwell et al., 1998). Una manera de demostrar la existencia de este fenómeno es detectar un aumento en el contenido hídrico del suelo luego de suprimir la transpiración al cubrir las plantas (Wan et al., 1993).

Observaciones de campo muestran que este tipo de transferencia de agua también ocurre hacia abajo y lateralmente (Burgess et al., 1998; Schulze et al., 1998) y está presente en arbustos de desierto y en árboles. Cuán significativa es esta transferencia de agua para el balance total de las plantas, cuán distribuída está en los ecosistemas y qué conjunto de condiciones ambientales y atributos específicos las facilitan, permanece pobremente explorado (www.Esb.utexas.edu/solberg, 2004).

El ascenso hidráulico también ocurre en parte como consecuencia del ascenso capilar, el cual es responsable de la pérdida de agua de la superficie del suelo por evaporación; el agua se puede mover más por acción capilar en suelos con pequeños poros (arcilla) que en suelos con poros grandes (arena); el agua capilar se mueve de las zonas más húmedas hacia las zonas más secas; entonces, las fuerzas adhesivas y las cohesivas pueden mover el agua contra la fuerza de gravedad (www.calaged.org/ResourceFiles/Curriculum/advcluster/7554.txt, 2005). Williams et al. (1993) desarrollaron un modelo en el cual consideraron que la recarga de la humedad del suelo ocurría exclusivamente como resultado del flujo de agua de las raíces hacia el suelo, pero advirtieron que el flujo de agua a través del suelo podría también producir los resultados observados.

Gebauer et al. (2002) sugieren que la ocurrencia de pulsos de recursos, que duran horas o días, está restringida a las capas superficiales de suelos (Sala et al., 1989). En capas de suelo más profundas, la dinámica del agua en el suelo está gobernada por procesos de más largo plazo, tales como patrones estacionales de precipitaciones y fluctuaciones estacionales en la actividad de las plantas (Schlesinger et al., 1987). Solamente una serie de eventos de lluvia durante la estación más fría puede infiltrar en horizontes más profundos.

La dinámica de la disponibilidad de agua en los estratos superficiales del suelo está gobernada por procesos físicos y no por la absorción de las plantas. Se podría predecir que la competencia por agua más profunda del suelo domina las interacciones entre las plantas de ecosistemas de desierto. La competencia por recursos en pulsos parece ser relativamente poco importante para estructurar las comunidades vegetales ralas de desierto, a menos que los pulsos de agua sean lo suficientemente grandes como para penetrar en los estratos más profundos del

suelo. El balance competitivo de las comunidades de desierto estará más afectado por los cambios en las precipitaciones invernales que en las precipitaciones de verano, correspondiente a la diferencia en la profundidad de recarga. Brown et al. (1997) encontraron que la expansión de las leñosas perennes puede ser explicada por inviernos inusualmente húmedos y no por variaciones de las lluvias de verano.

Este estudio fue conducido en el Monte Austral Neuquino (MAN) cerca del pueblo de Picún Leufú, Provincia de Neuquén, Argentina, dentro de un área de 15 km x 15 km (39°20' 32"S; 69°19' 30"O). La distribución de la vegetación sobre la superficie del suelo es en forma de parches o isletas de vegetación. En la superficie del suelo de las isletas de vegetación se pueden observar 4 sectores: sector 1, pequeña duna acumulada a sotavento; sector 2, en el borde de la pequeña duna, y debajo de las especies de arbustos y gramíneas perennes más importantes de las isletas de vegetación; sector 3, ubicado en el borde de las isletas de vegetación, y sector 4 que incluye los corredores desprovistos de vegetación entre las isletas de vegetación.

En base a los antecedentes previamente enunciados, se formuló la siguiente hipótesis de trabajo: el fenómeno de ascenso hidráulico es de mayor magnitud debajo que entre isletas de vegetación en el MAN. El objetivo de ésta investigación fue determinar la ocurrencia del fenómeno de ascenso hidráulico en las isletas de vegetación y en los corredores entre isletas en el Monte Austral Neuquino.

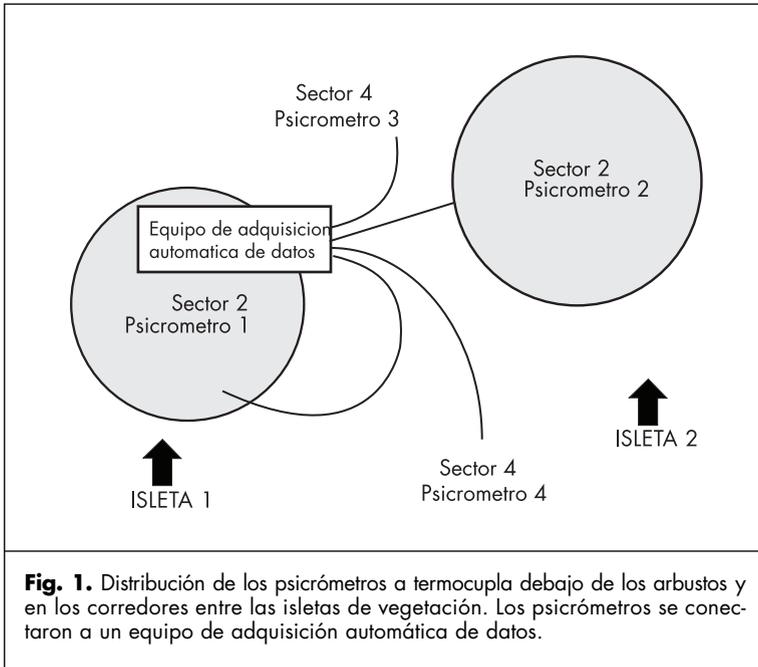
MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se condujo en la estepa arbustiva de *L. divaricata* y *A. lampa* del MAN. Como en otros ambientes áridos y semiáridos del mundo, la vegetación en el sitio de estudio tiene una distribución esparcida en forma de isletas de vegetación (Aguar et al., 1992; Aguiar y Sala, 1999). Cuatro sectores superficiales se pueden observar en el suelo de estas isletas de vegetación: sector 1, pequeña duna acumulada a sotavento que generalmente tiene una cobertura de broza; sector 2, se observa rodeando los bordes de la pequeña duna, y contiene los arbustos más altos y las gramíneas perennes más importantes de la isleta; sector 3, a sotavento y ubicado en el borde de la isleta de vegetación, y sector 4 que son los corredores desprovistos de vegetación entre las isletas. Se seleccionaron 2 isletas de vegetación y en cada una se investigaron 2 sectores: debajo de *L. divaricata* (sector 2) y en los corredores descubiertos de vegetación entre las isletas (sector 4) (Fig. 1).

Clima

En Picún Leufú, la precipitación anual promedio a largo plazo (1928-1950) es 137,2 mm, y la precipitación anual promedio durante 1999-2005 fue 200 mm. Valores extremos de precipitación durante 1928-1950 han sido 62,7 y 245,3 mm (Morello, 1958). Las precipitaciones máximas y mínimas ocurren durante el invierno y la primavera, y el verano, respectivamente. Los valores promedio mensuales para las temperaturas diurnas y nocturnas son 28 y 15 °C en Enero, respectivamente, y 7 y 2 °C en Julio, respectivamente. La velocidad del viento promedio anual es 13 km h⁻¹ (Servicio Meteorológico Nacional, 1958). El verano es la estación ventosa. Noviembre, Diciembre y Enero tienen las velocidades del viento más altas, con un promedio de 17 km h⁻¹ a 2 m desde el nivel del suelo.



Vegetación

La estepa arbustiva de la especie dominante *L. divaricata* y la co-dominante *A. lampa* ocupa aproximadamente 1.080.000 hectáreas en el MAN. La altura promedio de esta estepa es 1,20 m. Usualmente está presente en planicies o en áreas con muy poca pendiente (<5%) (Movia et al., 1982). Dentro de cada isleta de vegetación en esta estepa se pueden identificar 3 estratos (Movia et al., 1982): (1) *L. divaricata*, *Bougainvillea spinosa* (Cav.) Heimerl, *Monttea aphylla* (Miers) Bentham et Hooker y *L. cuneifolia* Cav. están presentes con una altura promedio de 1,50 m, que puede ser reducida a 0,80 m en suelos pedregosos o con textura fina, (2) el segundo estrato varía entre 0,70-1,00 m y está caracterizado por la presencia de *A. lampa* (0,5-0,8 m de altura). Esta especie está presente en montículos arenosos junto con *Prosopis alpataco* Philippi, *Schinus polygamus* (Cav.) Cabr., *Lycium chilense* Miers (ex Bertero), *Chuquiraga erinacea* D. Don y *Fabiana peckii* Niederlein, o sólo en los interespacios, (3) arbustos pequeños [*Acantholippia seriphioides* (A. Gray) Moldenke, *Gutierrezia solbrigii* Cabr., *Verbena seriphioides* Gilles y Hook, *Senecio aff. Filaginoides* DC., *Cassia aphylla* Cav. y *Grindelia chilensis* (Corn.) Cabr.] y gramíneas perennes [*Stipa neaei* (Nees ex Steudel), *Poa lanuginosa* (Poirlet ap. Lamarck), *Poa ligularis* (Nees ap. Steudel), *Stipa speciosa* (Trinius et Ruprecht), y *Leymus erianthus* (Phil.) Dubcovsky forman el tercer estrato, que tiene 0,05-0,60 m de altura. Hay especies efímeras (*Schismus barbatus* Thellung and *Plantago patagonica* Jacquin) de 0,05 m de altura que no tienen una cobertura vegetal mayor al 15%.

Suelos

El área está dominada por Aridisoles. Principalmente hay viejas planicies estructurales. El paisaje está controlado por la disposición horizontal del manto subyacente. Este incluye Paleortides típicos y Calciortides típicos/Paleargides petrocálcicos y Torriortentes típicos fases somera y salina (Ferrer e Irisarri, 1989). De acuerdo al Servicio de Clasificación de Suelos, (Soil Survey Staff, 1975) no hay agua disponible durante largos períodos. La precipitación promedio anual es de aproximadamente 140 mm y no tiene una clara distribución estacional (Italconsult Argentina, 1966). Sin embargo, se puede observar una ligera tendencia al tipo Mediterráneo, con mayor humedad durante el invierno (Morello, 1958). Cuando las temperaturas son suficientes para el crecimiento vegetal, los potenciales hídricos del suelo son ≤ -1.5 MPa la mayor parte del tiempo. Durante la estación cálida, no existe un período continuo de 3 o más meses con humedad disponible (Soil Survey Staff, 1975). Además, la escasa lluvia tiene baja infiltración, especialmente entre los corredores desprovistos de vegetación entre isletas, y la mayoría de ésta es perdida por escurrimiento (Bonvissuto, observación personal, EEA INTA Bariloche, Argentina).

Procedimientos experimentales

En áreas no disturbadas durante el estudio bajo condiciones de campo, se colocaron psicrómetros en dos isletas de vegetación, a fin de determinar si las raíces de los arbustos liberan agua en las capas de suelo superficiales, después que ésta ha sido absorbida desde capas más profundas en el perfil. Tal como sugirieron Richards y Caldwell (1987), se asumió que sólo intervinieron en el proceso de ascenso hidráulico las raíces de los arbustos (principalmente *Larrea divaricata* y *Atriplex lampa*), ya que las gramíneas (en su mayoría *Stipa neaei*, *Leymus erianthus* y *Poa sp.*) están inactivas durante el período de sequía estival.

En cada isleta de vegetación, 2 psicrómetros nuevos (Wescor Sci. Inc.) fueron colocados en los sectores 2 (debajo de las especies de arbustos y gramíneas perennes más importantes) y 4 (corredores desprovistos de vegetación), a 20 cm de profundidad (Fig. 1). Sus cables fueron conectados a un equipo de adquisición automática de datos (Campbell Scientific, Inc.) que funcionó como un microvoltímetro. Este equipo interrogó a los psicrómetros una vez por hora durante 8 días, permaneciendo dentro de una caja que se cubrió con goma espuma para reducir los efectos de temperaturas extremas, y se enterró (Fig. 2). En cada oportunidad se registraron: lectura en microvolts antes de aplicar la corriente de enfriamiento (zero offset), lectura en microvolts luego de aplicar dicha corriente durante 30 segundos, y temperatura del psicrómetro. Los datos fueron almacenados en un cassette que se encontraba en un grabador conectado al equipo de adquisición automática de datos. Posteriormente la información fue transferida a una PC, y los datos convertidos a potencial hídrico del suelo usando el programa de Brown y Bartos (1982). Las mediciones se realizaron entre el 1 y el 8 de noviembre, entre el 29 de noviembre y el 6 de diciembre de 2001, y entre el 6 y el 13 de febrero de 2002.

El diseño del estudio fue el siguiente:

Día 1: **Mediodía:** Conexión de los psicrómetros al equipo de adquisición automática de datos. Determinación de humedad por gravimetría (Brown, 1995).

Atardecer: Determinación de humedad por gravimetría.

Día 2: **Amanecer:** Determinación de humedad por gravimetría.

A la mañana: Cobertura de las isletas y corredores con una carpa de plástico y malla media-sombra (Fig. 3)

Día 3: **Todo el día:** Isletas cubiertas con carpa de plástico y media-sombra

Día 4: **Todo el día:** Isletas cubiertas con carpa de plástico y media-sombra

Mediodía: Determinación de humedad por gravimetría

Atardecer: Determinación de humedad por gravimetría

Día 5: **Amanecer:** Determinación de humedad por gravimetría

A la mañana: Se sacan la carpa y la media-sombra; las isletas quedan descubiertas

Día 6: **Todo el día:** Isletas descubiertas

Día 7: **Mediodía:** Determinación de humedad por gravimetría

Atardecer: Determinación de humedad por gravimetría

Día 8: **Amanecer:** Determinación de humedad por gravimetría

A la mañana: Desconexión de los psicrómetros

La humedad por gravimetría se determinó tomando 2 muestras, una en cada una de 2 isletas de vegetación, a 20 cm de profundidad, en cada momento y en cada sector (2 y 4). El total de muestras en cada una de las 3 fechas fue de: 2 muestras/sector x 2 sectores/fecha x 9 fechas= 36 muestras. Las muestras fueron pesadas húmedas, luego secadas en estufa a 105°C y pesadas nuevamente.



Fig. 2. Equipo de adquisición automática de datos ubicado en el terreno, antes de comenzar a realizar las mediciones. Se observan las planchas de goma espuma, que posteriormente eran ubicadas encima del equipo de adquisición automática de datos, incluido en la caja azul, que luego se cubría con suelo.



Fig. 3. Aspecto de las carpas utilizadas para cubrir la vegetación, durante los estudios de ascenso hidráulico.

El contenido hídrico por gravimetría y el potencial hídrico del suelo se registraron con las isletas cubiertas y descubiertas. Para cubrir las isletas se utilizaron carpas de plástico negro recubiertas con malla de plástico media-sombra, que contribuyó a evitar el recalentamiento de las plantas mientras éstas se hallaban cubiertas (Richards et al., 1987) (Fig. 3).

El primer día de cada uno de los 3 períodos de muestreo (en noviembre, noviembre/diciembre y febrero) se determinó la humedad inicial del suelo por gravimetría, a 5 diferentes profundidades (5, 15, 30, 60 y 110 cm). Para esto, se realizaron excavaciones y se tomaron 3 muestras a cada profundidad, en cada fecha.

RESULTADOS

No se hallaron evidencias de la ocurrencia de ascenso hidráulico debajo de las isletas o en los corredores entre las mismas, ya que la humedad del suelo (determinada por gravimetría) y el potencial hídrico del suelo no se incrementaron cuando la transpiración fue inhibida cubriendo las isletas con carpas plásticas (Figs. 4 y 5). El contenido de humedad y potencial hídrico del suelo durante los períodos de muestreo (1 al 8/11/2001, 29/11 al 6/12/2001 y 6 al 13/02/2002) fueron en general mayores en el sector 4 que en el sector 2 (Figs. 4 y 5).

La humedad del suelo a una profundidad de 110 cm fue mayor que aquella presente en los primeros 5 cm del suelo (Fig. 6), siendo aproximadamente 2,5:1, respectivamente, la relación entre ambas.

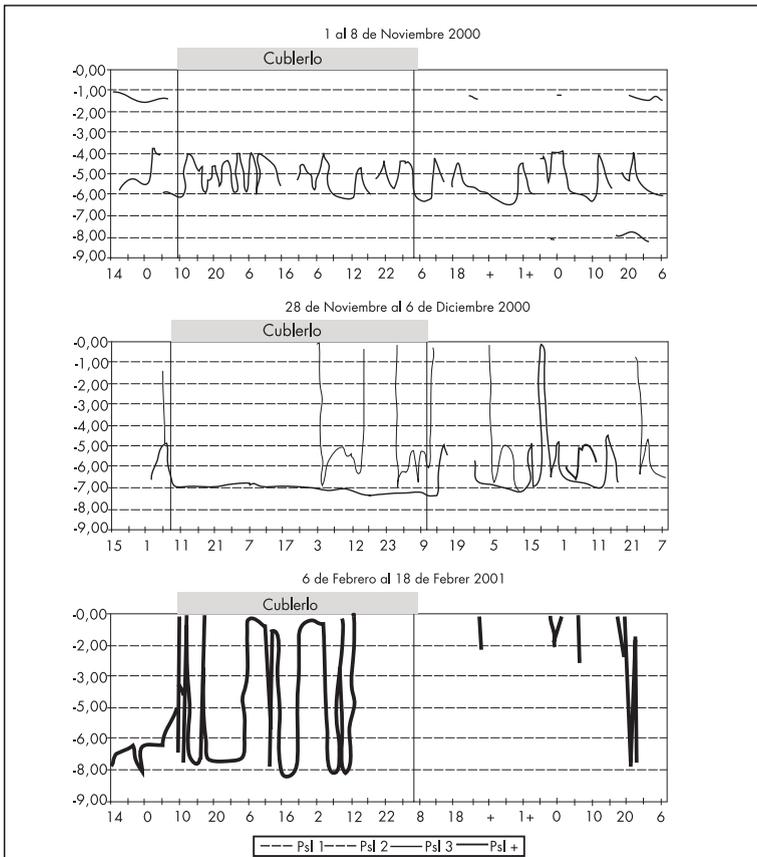
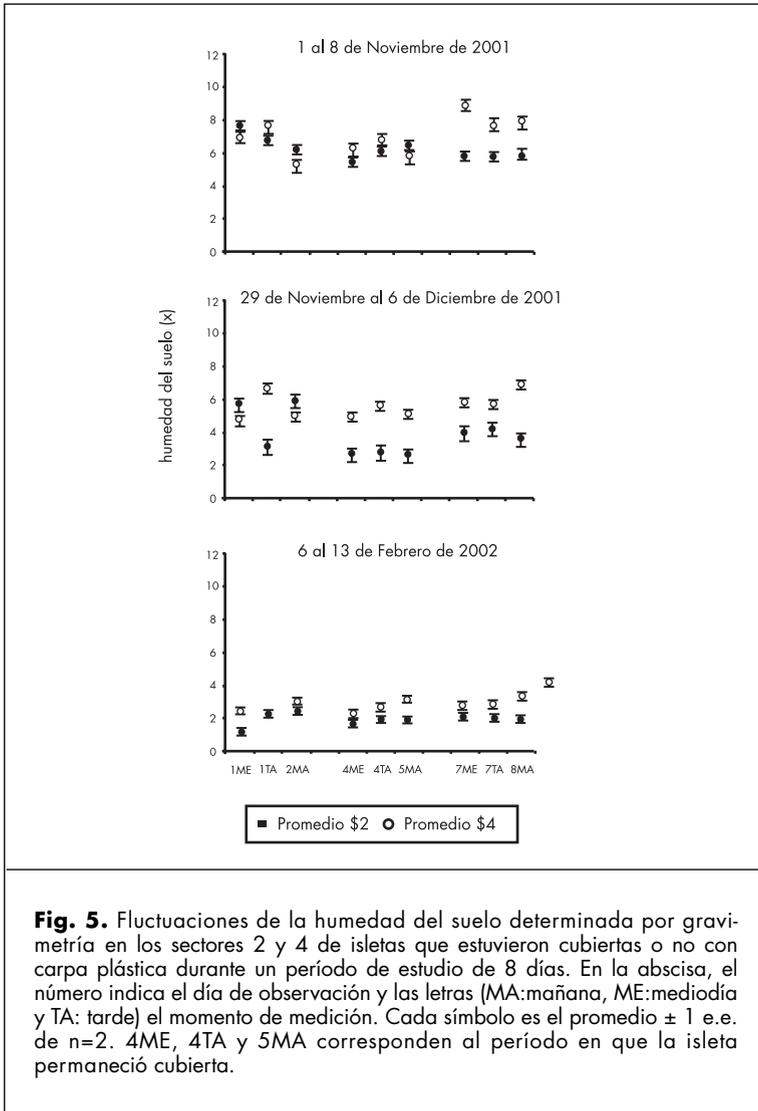
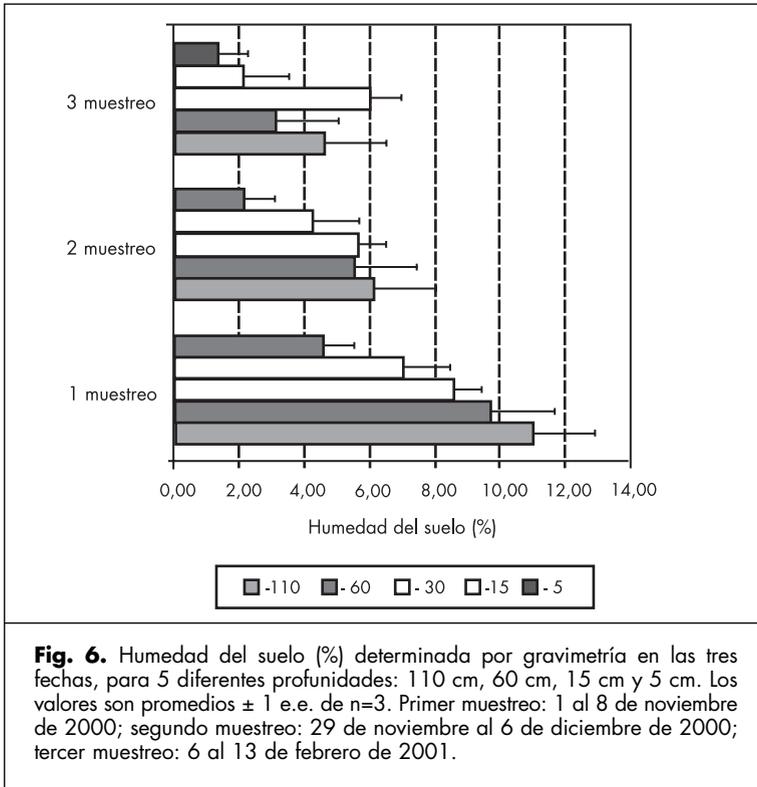


Fig. 4. Datos obtenidos por psicrometría en las 3 fechas de muestreo. Se marcan los períodos en que las isletas estuvieron cubiertas y descubiertas. Psi1 y Psi2: psicrómetros instalados en el sector 2; Psi3 y Psi4: Psicrómetros en el sector 4.



DISCUSIÓN

Experimentos de campo han demostrado cómo los arbustos de desierto transfieren el agua desde los estratos húmedos profundos hacia los estratos superficiales secos cuando la demanda atmosférica es baja y las plantas equilibran su potencial hídrico con el estrato húmedo del suelo (Richards y Caldwell, 1987). Este mecanismo fue denominado ascenso hidráulico debido a la dirección ascendente de la transferencia de agua.



Para poder afirmar que hubo ascenso hidráulico, se debería haber observado un incremento en la humedad o potencial hídrico del suelo cuando las plantas fueron cubiertas. Con los valores de contenido de humedad determinados por gravimetría (promedio de las 2 isletas para cada sector) y los errores estándar asociados a los mismos, no pareció haber evidencias de la ocurrencia de este fenómeno.

En función de los resultados obtenidos, podría decirse que probablemente el ascenso hidráulico no juegue un rol ecológicamente importante en el fenómeno de facilitación producido por la presencia de arbustos (Bonvissuto, 2005), al menos en las fechas en que se realizaron los muestreos, en las cuales los niveles de humedad del suelo en los primeros 20 cm fueron menores de 7%, 5% y 2% en noviembre, diciembre y febrero, respectivamente.

Yoder y Nowak (1999) consideran que el ascenso hidráulico podría aumentar significativamente la efectividad de la absorción de agua y nutrientes en los ecosistemas de desierto, aumentando la eficiencia de las raíces profundas, pero observan que, entre otros factores, un pobre contacto entre la raíz y el suelo podría limitar su ocurrencia, como así también la conductividad hidráulica del suelo y los espacios con aire entre raíz y suelo, que limitarían la salida del agua de las raíces y así, el ascenso hidráulico.

Como la conductividad hidráulica del suelo y el contacto suelo-raíz están fuertemente influidos por la textura del suelo, ésta puede determinar en gran medida la ocurrencia o no del ascenso hidráulico cuando los potenciales hídricos son bajos. Yoder y Nowak (1999) explicaron que la frecuencia de observaciones del fenómeno de ascenso hidráulico estuvo correlacionada negativamente ($P < 0,01$; $r = -0,92$) con el porcentaje de arena en los suelos de su sitio en estudio, a 0,35 m de profundidad. Considerando que los suelos del MAN tienen entre 79 y 84 % de arena en la capa superficial, esto puede haber influido negativamente sobre la ocurrencia del ascenso hidráulico, supuestamente debido a un pobre contacto entre raíz y suelo y una baja conductividad hidráulica en condiciones secas.

Yoder y Nowak (1999) observaron que el ascenso hidráulico fue detectado para todas las especies arbustivas en primavera y verano, sólo cuando fueron precedidos por un invierno excepcionalmente húmedo. En nuestro caso, las precipitaciones (mm) del año 2001 se distribuyeron del siguiente modo: enero = 0, febrero = 0, marzo = 24, abril = 12,5, mayo = 50,1, junio = 11, julio = 27, agosto = 14,5, septiembre = 96 y octubre = 18,5, no registrándose precipitaciones durante el período de muestreo de ascenso hidráulico (noviembre 2001-febrero 2002).

Jackson et al. (2000) observaron que, en suelos más gruesos, la pérdida de conductividad del suelo con el secado es más severa. En estos casos el suelo, más que la planta, limita la absorción de agua.

La estructura del suelo también podría estar influyendo el contacto raíz-suelo. El suelo puede ser demasiado poroso para que las raíces puedan hacer suficiente contacto con la fase sólida del mismo (Passioura, 1991). Algunas veces puede ocurrir una sustancial resistencia entre las fases líquida y sólida del suelo al flujo de agua entre la raíz y el suelo. Tal resistencia parece estar inducida por la poca continuidad entre raíz y suelo, o sea poca superficie de contacto, cuando los suelos son muy arenosos o friables (Passioura, 1988).

Stewart et al. (1999) establecieron que la distribución espacial de las raíces en relación con la estructura de macroporos del suelo en el cual están creciendo, influye sobre cuán efectivas son para llegar a esos recursos. Se ha especulado acerca de las razones por las cuales las raíces se encuentran principalmente dentro de macroporos: a) los macroporos son creados por la actividad de las raíces a través de quebraduras que se ensanchan alrededor de las raíces a medida que el suelo se seca, b) las raíces proliferan más exitosamente en áreas que están bien aireadas o bien abastecidas de agua y nutrientes, c) las raíces crecen hacia y luego dentro de los macroporos los cuales constituyen una zona de menor resistencia mecánica, d) una vez que las raíces están dentro de los macroporos, ellas ya no pueden salir. La ubicación de las raíces cerca de los macroporos puede ser ventajosa para ellas porque: a) hay contacto raíz-suelo, b) el agua y el aire no tienen largas distancias para viajar hacia las raíces si entran al suelo por los macroporos, c) las raíces están cercanas a la zona de máximo ciclado de materia orgánica, actividad microbiana y por lo tanto, disponibilidad de nutrientes. Observaron que el 80 % de las raíces estaban dentro de los 2,2 mm de macroporoides y las distancias máximas entre raíz y poro iban de 2,5 a 5,0 mm

En el presente estudio, la humedad del suelo en profundidad no pareció ser una limitante para que se produzca un bombeo de agua por parte de la planta, desde las capas más profundas hacia las capas más superficiales del suelo. Esto sugiere que potencialmente existía la posibilidad de que se manifestara el fenómeno de ascenso hidráulico.

En el caso de *Larrea tridentata*, su sistema radical consiste de una raíz principal no muy profunda y varias raíces laterales secundarias, cada una de 3 m de longitud y 20 a 35 cm de profundidad. La raíz principal se extiende hasta una profundidad de aproximadamente 80 cm; la penetración a mayor profundidad está inhibida por el caliche. También, las raíces de *Larrea tridentata* requieren relativamente grandes cantidades de oxígeno para crecer (www.fs.fed.us/database/feis/plants...nical_and_ecological_characteristics.html). Esto se contrapone a lo observado por Morello (1958), en los sistemas radicales de dos especies de arbustos pertenecientes a la familia de las Zigofiláceas (a la cual pertenece *Larrea divaricata*), que pueden explorar el suelo hasta más de 4 m de profundidad y hasta 1,50 m o más de distancia lateralmente. La distribución lateral de raíces, tanto en uno como en el otro caso, podría contribuir a explicar en parte que los potenciales hídricos del suelo fueran mayores y los contenidos hídricos del suelo fueran similares o mayores durante los tres períodos de muestreo, en el sector 4 que en el sector 2 de las isletas de vegetación, porque en el caso de producirse el ascenso hidráulico las raíces que tienen distribución lateral podrían estar redistribuyendo la humedad en el suelo de los corredores entre isletas. También pueden contribuir las diferencias de textura entre los sectores 2 y 4, con mayor proporción de fracción fina en el sector 4 y el hecho que en el sector 4, despoblado de especies vegetales, sólo hay evaporación, mientras que en el sector 2 hay transpiración y evaporación.

Con respecto a lo que ocurre con el agua en la planta, Scholz et al. (2002) describen 3 patrones de flujo de savia: I. Raíces pequeñas, superficiales, exhibieron flujo de savia positivo durante el día y negativo durante la noche, mientras que el flujo de savia en las raíces principales era positivo durante las 24 horas. El humedecimiento del suelo superficial ocurría sólo durante la noche. II. Similar a I, excepto que el potencial agua del suelo era aparentemente lo suficientemente bajo como para inducir flujo de savia continuamente negativo en las pequeñas raíces. En este caso la redistribución hidráulica, y parcial rehumedecimiento de las capas de suelo superficiales, se espera que ocurra continuamente. También se ha visto flujo reverso continuo en raíces principales luego del comienzo de la estación húmeda. III. Al final de la estación seca, luego de volver a humedecerse la superficie del suelo por una lluvia intensa. El flujo de savia se hizo negativo en la raíz principal y en las pequeñas raíces durante la noche. Claramente, el agua del suelo se movió hacia las raíces superficiales, y de allí hacia raíces y capas más profundas del suelo. También observaron un flujo de savia transitorio (hacia abajo) en el tallo principal de *B. crassa* durante un evento mayor de 24 horas de lluvia. En el presente estudio quizás se haya producido el caso II, en el cual la redistribución hidráulica y parcial humedecimiento de las capas de suelo superficiales podría ocurrir continuamente.

Debido a lo errático de los datos obtenidos con los psicrómetros en el presente trabajo, se revisó la bibliografía para evaluar posibles causas que podrían contribuir a explicar las variaciones observadas en las mediciones de potencial hídrico. En cuanto al zero offset, Brown y Oosterhuis (1992) explican que los gradientes de temperatura se pueden detectar como una salida nula en microvolts o "zero-offset". Esta salida puede ser positiva o negativa, y es el resultado de diferencias de temperatura entre las varias uniones de la termocupla dentro del circuito del psicrómetro. Se puede usar como una aproximación de la magnitud de los gradientes de temperatura y se necesita para corregir los aparentes potenciales hídricos medidos. Aunque el zero-offset puede ser útil para corregir los potenciales hídricos en algunas situaciones, ellos

pueden también provocar confusión porque es posible que todas las termocuplas dentro del circuito estén a diferentes temperaturas pero generen una salida algebraica de cero microvolts (Brown y Chambers, 1987). Brown y Bartos (1982) aclaran que, a zero-offsets extremos, el modelo tiende a predecir potenciales hídricos más bajos que los valores reales. De todos modos, la variación de zero-offsets durante un ciclo de 24 horas en condiciones no isotérmicas fue minimizada desde que los psicrómetros fueron enterrados a más de 15 cm de profundidad del suelo (Brown y Chambers, 1987). La variabilidad entre psicrómetros y modelo depende del tiempo de enfriado. En general un tiempo de 30 segundos (como el empleado en el presente estudio) parece dar las mejores estimaciones de potencial hídrico en términos de la diferencia entre estimaciones reales y ajustadas. Los potenciales hídricos estimados para condiciones no isotérmicas, aunque quizás no tan exactos como los de condiciones isotérmicas, parecen ser adecuados cuando se aplica un tiempo largo de enfriamiento. Se utilizó un tiempo de enfriamiento de 30 segundos debido a que los psicrómetros habían sido calibrados utilizando dicho tiempo de enfriamiento. El tiempo de enfriamiento utilizado en la calibración de los psicrómetros tiene que ser el mismo que el utilizado durante su uso posterior (Brown, 1995).

En cuanto a la diferencia de humedad entre capas del suelo, Archer et al. (2002) observaron que la frecuencia de ocurrencia de ascenso hidráulico a menos de 50 cm de profundidad dependía de la diferencia de potencial hídrico entre el subsuelo y el suelo superficial. En el presente estudio la humedad se evaluó por gravimetría, y se observó que las capas más profundas del suelo tenían mayor humedad que las capas superficiales en las tres fechas de muestreo (Fig. 6).

Con respecto a la temperatura del suelo, Briscoe (1984) observa que la temperatura del suelo puede variar en un amplio rango durante un período de 24 hs. Si el suelo está expuesto a la luz directa, la temperatura en la superficie puede variar tanto como 20 a 30 °C desde la mañana temprano, hasta la tarde. De modo que se produce un flujo de calor hacia fuera del suelo durante la noche y hacia adentro del suelo durante el día. Briscoe (1984) considera que es difícil realizar mediciones exactas de potencial hídrico cerca de la superficie del suelo, sino imposible, durante los momentos de flujo máximo. Debido a que el flujo de calor cambia de dirección 2 veces por día, hay 2 períodos en los cuales los gradientes serán cercanos a cero a cualquier profundidad en particular (Brown y Chambers 1987). Los problemas de gradiente térmico pueden reducirse si las mediciones se hacen en esos períodos. En el presente estudio muy posiblemente los gradientes hayan afectado las mediciones realizadas durante los momentos de flujo máximo (Brown y Chambers, 1987), en tanto que tal vez no hayan sido afectadas las mediciones realizadas en los momentos de temperaturas mínimas diarias (entre las 4 y las 8 hs, aproximadamente) y máximas diarias (entre las 14 y las 18 hs, aproximadamente).

En el MAN posiblemente el aprovechamiento del agua del suelo, con respecto a la distribución de raíces en el perfil, sea semejante al explicado por Gibbens y Lenz (2001) para el desierto de Chihuahua, donde la mayoría de las raíces de las especies arbustivas pasan a través de los horizontes cálcicos y petrocálcicos hasta más de 5 m de profundidad y muchos arbustos poseen raíces que crecen hacia arriba alcanzando capas muy superficiales (< 10 cm), de modo que pueden acceder al agua y a los nutrientes del suelo superficial y profundo. En ese desierto, Gibbens y Lenz (2001) observaron que los sistemas radicales de los pastos en suelos arenosos podían extenderse radialmente hasta 1,4 m. Esto probablemente les permitiría capturar agua del

suelo durante los pequeños eventos de lluvia, frecuentes en ese ambiente; no se extendían a través de los horizontes cálcico y petrocálcico y ninguna llegaba a más de 1,6 m de profundidad. Las raíces de las hierbas latifoliadas perennes a menudo penetraban los horizontes cálcico y petrocálcico y, como los arbustos, parecían tener una ventaja sobre los pastos durante las sequías. Las raíces de las especies anuales alcanzaban profundidades de 0,5 a 1,2 m. Las raíces de todas las formas de vida estaban altamente entremezcladas en los horizontes superficiales del suelo, de modo que Gibbens y Lenz (2001) consideraron que la competencia por agua y nutrientes del suelo sería intensa.

REFERENCIAS

- Archer SR, PW Barnes, CB Zou, CR MacMurtry, KE Jessup, Hydraulic lift: evidence of soilmoisture redistribution by *Prosopis glandulosa* in a semi-arid savanna parkland in Southern Texas. sino-eco.org/current/2002_esa_member_presentation/Archer_zou_HL.PDF. (2002).
- Belsky, A J (1994). Influence of trees on savanna productivity: test of shade nutrients and tree grass competition. *Ecology* 75 (2002) 922.
- Bonvissuto GL, Establecimiento de plántulas en y entre isletas de vegetación en el Monte Austral Neuquino. Tesis Doctoral, Departamento de Agronomía, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Pcia. Buenos Aires, Argentina. (2005) 180 p.
- Briscoe RD, Thermocouple psychrometers for water potential measurements. In: Proc. of the NATO Advanced Study Institute on Advanced Agricultural Instrumentation, II Ciocco (Pisa), Italy. (1984).
- Brooks JR, FC Meinzer, R Coulombe, J Gregg, Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests. *Tree Physiology* 22 (2002) 1107.
- Brown RW, DL Bartos, A calibration model for screen-caged Peltier thermocouple psychrometers. USDA Forest Service, Intermountain Research Sta. Res. Paper. INT-293. (1982) 155.
- Brown RW, JC Chambers, Measurements of *in situ* water potential with thermocouple psychrometers: a critical evaluation. (1987) 125-136. En: RJ Hanks and RW Brown (ed.) Proc. Intl. Conf. on Measurement of Soil and Plant Water Status, Vol. 1. Utah State Univ., Logan, UT. 6-10 July 1987. Utah State Univ., Agricultural Experiment Station.
- Brown RW, DM Oosterhuis, Measuring plant and soil water potentials with thermocouple psychrometers: some concerns. *Agronomy Journal* 84 (1992) 78.
- Brown R, The water relations of range plants: adaptations to water deficits. En: Bedunah, DJ and Sosebee, RE (Eds), 291-413. *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*. Society for Range Management, Denver, Colorado. (1995) 710 p.
- Brown J, T Valone, C Curtin, Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Science* 94 (1997) 9729.
- Burgess SSO, MA Adams, NC Turner & C.K. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115 (1998) 306.
- Caldwell MM, TE Dawson, JH Richards, Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113 (1998) 151.
- Caldwell MM, JH Richards, Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79 (1989) 1.
- Callaway RM, NM Nadkarni, BE Mahall, Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 72 (1991) 1484.
- Callaway RM, Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61(1995) 306.
- Callaway RM, Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112 (1997) 143.
- Callaway RM, C Tyler, Facilitation in rangelands: direct and indirect effects. Vth International Rangeland Congress Proceedings V.1 (1999) 197-202.
- Carlsson BA, TV Callaghan, Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *Journal of Ecology* 79 (1991) 973.
- Gebauer RLE, S Schwinning, JR Ehleringer, Interspecific competition and resource pulse utilization in a cold desert community. *Ecology* 83 (2002) 2602.

- Gibbens RP, JM Lenz, Root systems of some Chihuahuan Desert plants. *Journal of Arid Environments* 49 (2001) 221
- Goldberg DE, Components of resource competition in plant communities. In: Grace, J.B. and Tilman, D. (eds), pp. 27-49. Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego, CA. (1990).
- Horton JL, SC Hart, Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (1998) 232.
- Jackson RB, JS Sperry, TE Dawson, Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science* 5 (2000) 482.
- Joffre R, S Rambal, Soil water improvement by trees in the rangelands of Southern Spain. *Acta Oecologia* 9 (1988) 405.
- Morello J, La provincia fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana II. Univ. Nac. del Tucumán. Instituto "Miguel Lillo". (1958) 155.
- Parker VT, CH Muller, Vegetational and environmental changes beneath isolated live oak trees (*Quercus agrifolia*) in a California annual grassland. *American Midland Naturalist* 107 (1982) 69.
- Passioura JB, Water transport in and to roots. *Annual Review of Plant Physiology, Plant Molecular Biology* 39 (1988) 245.
- Passioura JB, Soil structure and plant growth. *Australian Journal of Soil Research* 29 (1991) 717.
- Richards JH, MM Caldwell, Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73 (1987) 486.
- Richards JH, MM Caldwell, JH Manwaring, EC Campbell, Diurnal fluctuations in soil water potential: evidence for nighttime water fluxes through plant roots. *Proc. of Int. Conf. on Measurement of Soil and Plant Water Status. Vol. 2 Plants.* Utah State University. Logan, Utah. (1987) 62.
- Sala OE, RA Golluscio, WK Lauenroth, A Soriano, Resource partitioning between shrubs and grasses in a Patagonian steppe. *Oecologia* 81 (1989) 501.
- Schlesinger WH, P Fontayn, G Marion, Soil moisture content and plant transpiration in the Chihuahuan Desert of New Mexico. *Journal of Arid Environments* 12 (1987) 119.
- Scholz FG, SJ Bucci, G Goldstein, FC Meinzer, A Franco, Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22 (2002) 603.
- Schulze ED, MM Caldwell, J Canadell, HA Mooney, RB Jackson, D Parson, R Scholes, OE Sala, P Trimborn, Downward flux of water through roots (i.e. inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands. *Oecologia* 115 (1998) 460.
- Servicio Meteorológico Nacional. (1958). Estadísticas climatológicas 1941-1950. Publicación B1. N° 3. Ministerio de Aeronáutica. República Argentina.
- Stewart JB, CJ Moran, JT Wood, Macropore sheat: quantification of plant root and soil macropore association. *Plant and Soil* 211 (1999) 59.
- Vetaas OR, Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3 (1992) 337.
- Wan C, W Xu, RE Sosebee, S Machado, T Archer, Does hydraulic lift exist in shallow rooted species? A quantitative examination with a half-shrub *Gutierrezia sarothrae*. *Plant and Soil* 153 (1993) 11.
- Williams K, MM Caldwell, JH Richards, The influence of shade and clouds on soil water potential: the buffered behavior of hydraulic lift. *Plant and Soil* 157 (1993) 83.
- www.calaged.org/ResourceFiles/Curriculum/advcluster/7554.txt. (2005). Agriculture Core Curriculum. (CLF 7000) Advanced Core Cluster: Plant and Soil Science .Management Practices Necessary for Irrigation and Drainage.
- www.Esb.utexas.edu/solberg. (2004). Water transfer in the soil.
- www.fs.fed.us/database/feis/plants...nical_and_ecological_characteristics.html. (2000). Botanical and ecological characteristics. Species: *Larrea tridentata*.
- Yoder CK, RS Nowak, Hydraulic lift among native plant species in the Mojave Desert. *Plant and Soil* 215 (1999) 93.