

Economía del agua de especies arbustivas de las Estepas Patagónicas

SANDRA J. BUCCI^{1,2✉}, FABIÁN G. SCHOLZ^{1,2}, PATRICIA A. IOGNA^{1,2} Y GUILLERMO GOLDSTEIN^{1,3,4}

¹Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

²Grupo de Estudios Biofísicos y Ecofisiológicos (GEBEF), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia, Argentina

³Laboratorio de Ecología Funcional (LEF), Departamento de Ecología, Genética y Evolución, FCEyN, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina

⁴Department of Biology, University of Miami, Coral Gables, P.O. Box 249118, Florida, USA

RESUMEN. La vegetación de la estepa patagónica está expuesta a una baja disponibilidad de agua y nutrientes, a bajas temperaturas, y elevadas velocidades y frecuencia de vientos. Estos factores físicos determinan la estructura y el funcionamiento del ecosistema y las características morfo-fisiológicas de sus especies. En esta revisión se presenta información ya publicada y nuevos resultados del efecto de la dinámica espacio-temporal del agua del suelo, sobre el estado hídrico, y características de la arquitectura hidráulica de 10 especies arbustivas dominantes que abarcan un rango de profundidades de enraizamiento desde los 50 cm hasta más de 200 cm. La dinámica del agua del suelo indica la existencia de un aumento de la disponibilidad de agua con la profundidad y un aumento durante el invierno. Las especies leñosas cuyas raíces acceden a fuentes de agua más estables, como *Schinus johnstonii* Barkley y *Berberis heterophylla* Jussieu Lam, tienen potenciales hídricos foliares mínimos menos negativos, pero sus sistemas de transporte de agua son menos eficientes (menor conductividad hidráulica específica) que las especies con sistemas radicales más superficiales, como *Senecio filaginoides* De Candolle y *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. Las características hidráulicas de las especies con raíces profundas y el acceso a horizontes más húmedos del suelo podrían limitar la velocidad de respuesta de estas especies a los pulsos de lluvia que ocurren durante el verano. A pesar de que la eficiencia de uso de agua tanto intrínseca como integrada en el tiempo y la tasas de fotosíntesis por unidad de biomasa tienden a ser mayores en las especies con raíces profundas y con mayor disponibilidad de agua, su menor capacidad de almacenamiento de agua, mayor densidad de madera y los elevados gradientes de potencial hídrico entre el suelo y las hojas sugieren que estas especies tendrían tasas de crecimiento bajas pero mantenidas por un período mayor a lo largo del año. Se presentan algunas preguntas para estudios adicionales, como por ejemplo por qué las plantas con sistemas radicales profundos no hacen un mayor uso del agua disponible en profundidad.

[Palabras clave: Contenido de agua del suelo; densidad de madera; Distrito Occidental de la Patagonia; eficiencia hidráulica; potencial hídrico del suelo y foliar; profundidad de sistemas radicales]

ABSTRACT. Water economy of woody species from the Patagonian steppes: The vegetation of the Patagonian steppe is exposed to low soil water and nutrient availability, low temperatures and strong and frequent winds. These factors determine the structure and functioning of the steppe and influence the morpho-physiological traits of species. This review emphasizes the effects of soil water spatial-temporal dynamics on plant water status and on the hydraulic architecture of

✉¹Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.
sj_bucci@unpata.edu.ar

Recibido: 5 de agosto de 2010; Fin de arbitraje: 23 de diciembre de 2010; Revisión recibida: 31 de enero de 2011; Aceptado: 23 de febrero de 2011

10 woody species with rooting depths ranging from 50 to 200 cm. Soil water availability in the Patagonian steppe increases with depth and with increasing rainfall during the winter. Species with deep roots exploring dependable soil water sources such as *Schinus molle* Barkley and *Berberis heterophylla* Jussieu Lam have less negative minimum leaf water potentials and lower water transport efficiency (low specific hydraulic conductivity) than species with shallow root systems such as *Senecio filaginoides* De Candolle and *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. Hydraulic characteristics of species with deep roots tapping deeper water sources could limit the response to summer rainfall pulses. Despite that intrinsic and time-integrated water use efficiency and leaf-mass-based photosynthesis rates are highest in species with deep root systems, their low hydraulic capacity, dense wood, and large soil-to-leaf water potential gradients, suggest that these species have relatively low growth rates which can be sustained over relatively long periods. Questions for future studies are suggested, including why species with deep roots are only using a portion of the water resources of moist soil layers.

[Keywords: Soil water content; wood density; Patagonia Occidental District; hydraulic efficiency; soil and leaf water potential; rooting depth]

INTRODUCCION

La precipitación es el principal factor determinante del agua disponible en el suelo, la que constituye uno de los recursos que impone grandes limitaciones al crecimiento de las plantas y a la productividad, en particular de los ecosistemas áridos o semiáridos (Noy-Meir 1973). Una de las características sobresalientes de estos ecosistemas es que, además de ser escasa, la precipitación ocurre en forma de pulsos infrecuentes, discretos e impredecibles. Esta variabilidad temporal ejerce un control importante sobre la composición de especies, la historia de vida y el comportamiento fisiológico de las plantas (Chesson et al. 2004). En la Patagonia extra-andina la precipitación es escasa y variable y, sumado a la elevada demanda evaporativa, los fuertes y persistentes vientos y las temperaturas bajas en invierno pueden generar desequilibrios en la capacidad de utilización del agua o imponer restricciones a su transporte desde el suelo a las hojas. Esta situación puede ser particularmente crítica para mantener el balance hídrico de las especies que tienen sus sistemas radicales relativamente superficiales y por lo tanto más expuestos a las consecuencias que estos factores físicos tienen sobre la disponibilidad de agua en el suelo.

Pese a la gran extensión que ocupan los ecosistemas esteparios en la Patagonia,

existen relativamente pocos estudios sobre la eco-fisiología de sus especies dominantes, y muchos de ellos se concentran sobre unas pocas especies herbáceas o leñosas, principalmente de las estepas del Distrito Occidental de la Patagonia (e.g., Soriano & Sala 1983; Sala et al. 1989; Fernández et al. 1992; Schulze et al. 1996; Golluscio et al. 1998; Bertiller et al. 2005; Golluscio et al. 2005; Golluscio & Oesterheld 2007; Armas et al. 2008; Bucci et al. 2009; Golluscio et al. 2009). El objetivo de esta revisión es presentar la información disponible sobre la economía de agua de las plantas arbustivas de la Estepa patagónica y, al mismo tiempo, ubicar esa información en el contexto, mucho más amplio, de la estructura y el funcionamiento de estos ecosistemas. En primer término se documentará la dinámica espacial y temporal del agua en el suelo para luego examinar las adaptaciones que desarrollan las plantas y les permiten aprovechar los pulsos de lluvia o el agua más profunda (por ejemplo la arquitectura y la profundidad de los sistemas radicales), el papel que desempeñan los reservorios internos de agua en la regulación del balance hídrico, y aspectos de su "arquitectura hidráulica" (magnitud y distribución de las resistencias al flujo de agua en fase líquida).

La información y/o de los ejemplos que se presentan en esta revisión provienen principalmente de las estepas arbustivas-graminosas del extremo sur del Distrito Occidental de la Provincia Patagónica (Soriano

1956). En las estepas del suroeste del Chubut y cercanas a la localidad de Río Mayo (45°41' S 70°16' O) dominan las especies como *Adesmia volckmanni* Philippi (ex *Adesmia campestris* Rowlee), *Berberis heterophylla* Jussieu Lam., *Mulinum spinosum*, *Senecio filaginoides* DC, *Stipa speciosa* Trinius et Ruprecht, *S. humilis* Cav. y *Poa lanuginosa* (Golluscio et al., 1982). Por otro lado, en las estepas del noroeste de Santa Cruz próximas a Perito Moreno (46°31' S, 71°03' O) dominan *Colliguaja integerrima* Gilles et Hooker ex Hooker, *M. spinosum* (Cav.) Pers, *B. heterophylla*, *Schinus johnstonii* Barkley, *Adesmia boronioides* J.D. Hooker y *S. speciosa*, *S. humilis* y *P. ligularis* Nees ex. Steud (Bucci et al. 2009). En estas comunidades la precipitación media anual varía entre 150 y 190 mm y está concentrada principalmente durante el otoño-invierno. Las temperaturas medias anuales varían entre 7 y 9°C. Los suelos en general son de textura gruesa con alto contenido de gravas y con presencia de una capa calcárea entre los 45 y los 150 cm de profundidad dependiendo del sitio (Paruelo et al. 1988; Bucci et al. 2009).

DINAMICA ESPACIAL Y TEMPORAL DEL AGUA EN EL SUELO

La capacidad de almacenamiento de agua en el suelo y la limitación en su captura por parte de las plantas durante períodos de lluvias insuficientes constituye un importante filtro abiótico en la determinación de la estructura de las comunidades de plantas y es la principal determinante de la productividad primaria neta anual en la estepa patagónica (Fernández et al. 1991; Jobbagy et al. 2002). Consistente con el patrón estacional de las precipitaciones, la disponibilidad y contenido de agua en el suelo varían temporal y espacialmente, y con mayor intensidad en los horizontes más superficiales. El contenido gravimétrico y volumétrico de agua en torno al primer metro de profundidad es extremadamente escaso durante los meses de verano, con valores menores al 2% en años secos (Bucci et al. 2009), mientras que en invierno puede superar el 12% (Scholz et al. datos no publicados). En concordancia con la

variación en el contenido de agua, en general se observa durante la mitad del verano un patrón de aumento del potencial hídrico del suelo (Ψ_s ; valores menos negativos) desde la superficie a profundidad, con una gran variabilidad interanual, reflejo de la variabilidad en las precipitaciones (Figura 1). Mientras que en la superficie del suelo el Ψ_s puede alcanzar valores tan bajos como -10 MPa, por debajo de los 150-200 cm de profundidad éste es relativamente alto y cercano a 0 MPa (Figura 1). La información brindada por Sala et al. (1989) indica que entre la superficie del suelo (5 cm) y los 60 cm de profundidad puede existir al final de la primavera un gradiente de Ψ_s de hasta 10 MPa, mientras que en los meses de invierno-principios de primavera este gradiente tiende a desaparecer, y en todo ese rango de profundidades el Ψ_s alcanza valores cercanos a 0 MPa. El contenido gravimétrico de agua en profundidad es considerablemente mayor que en superficie, llegando a superar el 15% a los 2 m y el 30% a los 3 m (o el 10% y 22% de contenido volumétrico, respectivamente) (Bucci et al. 2009). El alto contenido y disponibilidad de agua a profundidades de 3 m y su estabilidad a lo largo del año (Scholz et al. Información no publicada) sugieren la presencia de agua freática más que el resultado de drenaje desde capas superficiales del suelo. Estos resultados son consistentes con estudios anteriores en los que se documentó que en estas estepas las capas húmedas del suelo o el agua freática se ubican a profundidades de 2 a 3 m (Soriano & Sala 1983; Soriano et al. 1987; Soriano 1990; Schulze et al. 1996) y con los resultados de la aplicación del modelo DINAQUA (Paruelo & Sala, 1995) donde se estimó que la probabilidad de que el Ψ_s entre los 0.4 y 0.8 m sea superior a -1 MPa es mayor al 60% durante todo el año. Estas observaciones sugieren que las plantas con raíces explorando estas capas del suelo tendrían suficiente agua disponible durante todo el año. Sin embargo, y como se discutirá más adelante, las restricciones hidráulicas en el sistema de transporte de agua a larga distancia podrían estar limitando la capacidad de utilización de las fuentes de agua en el suelo. El alto contenido de agua en el suelo a 2 ó 3 m de profundidad parece ser común no sólo en estas estepas sino a lo largo de un

gradiente de precipitación (de 800 a 100 mm) entre los bosques dominados por *Nothofagus pumilio* y las comunidades más desérticas del Distrito Occidental de la Patagonia (Schulze et

al. 1996). Esta similitud en cuanto al contenido de agua en profundidad indica que la zonación de las comunidades de plantas no puede estar unívocamente determinada por el acceso de las raíces a agua profunda, pudiendo deberse también a otros factores tales como el establecimiento de plántulas, proceso controlado por la disponibilidad de agua en las capas superficiales del suelo y por las características del microambiente (Aguiar & Sala, 1994, 1999; Bertiller et al. 1996; Lauenroth et al. 1994).

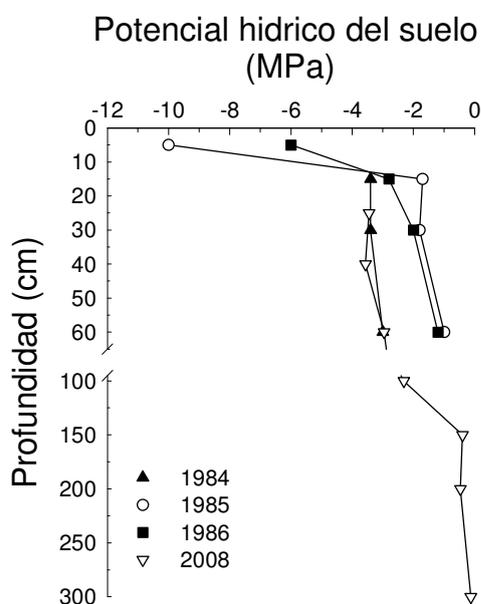


Figura 1. Potenciales hídricos del suelo de las estepas arbustivas del Distrito Occidental de la Patagonia durante la estación seca (febrero) en años con diferente precipitación. La información entre 1983 y 1985 fue obtenida de Sala et al. (1989) y corresponde a las estepas cercanas a Río Mayo (45°41'S, 70°16'O); la de 2008 fue obtenida de Bucci et al. (2009) y representa a las estepas próximas a Perito Moreno (43° 31' S, 71°03'O). Las precipitaciones fueron menores a los valores medios de ambas comunidades esteparias, excepto durante el periodo 1985-1986. Durante mayo 1983-Abril 1984 la precipitación fue 41mm; para el mismo periodo de 1984-1985 y 1985-1986 fueron 185 mm y 230 mm respectivamente y de 130 mm en enero 2007-2008.

Figure 1. Patagonian steppe soil water potential during the dry season (February) and four years with different precipitation. Information for 1984 to 1986 was obtained from Soriano and Sala (1989) and corresponds to steppe communities near Río Mayo (45°41'S, 70°16'O). Information for 2008 was obtained from Bucci et al. (2009) and corresponds to steppes near Perito Moreno (43° 31' S, 71°03'O). Precipitations were lower than annual mean values with the exception of 1985-1986 period. During May 1983 to April 1984 rainfall was 41mm; during the same periods of 1984-1985 and 1985-1986 precipitations were 185mm and 230mm respectively and of 130 mm between January 2007-2008.

La variabilidad interanual de la disponibilidad de agua en las capas superficiales es dependiente de factores como las precipitaciones y la frecuencia y velocidades del viento. En las regiones áridas del planeta, incluyendo el semidesierto frío de la Patagonia, los años húmedos frecuentemente difieren de aquellos más secos por la mayor ocurrencia de algunos pulsos "grandes" de lluvia durante el verano (e.g. mayores a 10 mm: Sala et al. 1992; Golluscio et al. 1998). La precipitación anual de la estepa patagónica está significativamente correlacionada con la cantidad de agua recibida por los pulsos de lluvia mayores a 10 mm, pero es independiente de la cantidad de agua recibida proveniente de pulsos de lluvia menores a 5 mm los cuales representan más del 85% del número total de pulsos y el 58% de la precipitación anual (Golluscio et al. 1998). Simulaciones realizadas con el modelo DINAQUA por Cipriotti et al. (2008), basadas en registros climáticos históricos, sugieren que sólo en el perfil superior del suelo (0-10 cm) no existen diferencias en el contenido de agua entre años húmedos y secos, mientras que a mayores profundidades se observa variabilidad en los contenidos de agua entre años con diferentes precipitaciones medias. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Bucci et al. (2009) quienes determinaron que en años húmedos el contenido gravimétrico de agua en los primeros 75 cm de profundidad puede alcanzar hasta el 10% (más de 6 veces respecto al contenido de agua en años secos). La ausencia de un aumento en el contenido de agua en la superficie del suelo probablemente responda a los altos niveles de evaporación directa desde el suelo (Paruelo & Sala 1995).

Además de la heterogeneidad vertical y temporal del agua del suelo, la escasa disponibilidad de este recurso, principalmente en los horizontes superficiales, promueve el desarrollo de una heterogeneidad horizontal. Dadas las características estructurales de la estepa patagónica de ser un "mosaico de dos fases" con micrositios con alta cobertura de plantas esparcidos en una matriz con baja cobertura (Aguilar & Sala, 1999), se generan parches con diferentes contenidos de humedad debido a cambios en las tasas de evaporación y transpiración (Cornet et al. 1988). Estas diferencias ecológicas entre los micrositios traen consigo diferencias en la estructura y el funcionamiento de las plantas. Por ejemplo, la tasa de supervivencia varía entre microhábitats expuestos y aquellos a sotavento de arbustos, como *M. spinosum*, siendo mayor en los sitios expuestos que en los sitios protegidos (Soriano & Sala 1986). La mayor disponibilidad de agua durante la estación seca en los parches desnudos es la responsable de favorecer la supervivencia de especies de pastos en estos sitios (Soriano & Sala 1986). Esta heterogeneidad horizontal también puede observarse entre sitios con diferente exposición debidos a la topografía. Laderas próximas, pero con diferente exposición al viento y radiación solar, presentan contenidos de agua en el suelo para los primeros 0.6 m que difieren en hasta un 30%, siendo mayores sobre las laderas con exposición al viento (oeste) pero con menor radiación incidente (Iogna et al. 2011). Estas diferencias microambientales generan cambios significativos en la estructura de la comunidad y en las respuestas morfofisiológicas de las especies. Similares resultados fueron encontrados por Coronato & Bertiller (1996) cuando compararon la humedad del suelo y la temperatura entre las partes planas de las mesetas (más expuestas al viento) y las laderas protegidas (laderas con orientación noreste).

PROFUNDIDAD DE LOS SISTEMAS RADICALES

La disponibilidad (y posibilidad de captura) de agua y nutrientes en los ecosistemas

áridos dependen, además de las condiciones ambientales, de la arquitectura y funcionalidad de los sistemas radicales. Los sistemas radicales son los únicos responsables en la absorción de los escasos recursos del suelo (agua y nutrientes), y su profundidad y distribución constituyen parámetros centrales en los modelos que describen la dinámica del agua en el suelo y su interacción con el medio por lo que últimamente se dedica mucho esfuerzo a la determinación de las funciones matemáticas que los representen adecuadamente. Resulta interesante notar que algunas de las primeras descripciones de sistemas radicales de plantas en comunidades naturales fueron realizadas en ecosistemas desérticos (Cannon 1911; Markle 1917). Aunque lamentablemente en general la estructura de los sistemas radicales no ha sido adecuadamente considerada en la mayoría de los estudios biológicos, las nuevas metodologías, junto con la convicción de la necesidad de su consideración por parte de los investigadores, han permitido progresos en el conocimiento y entendimiento de las interacciones entre las raíces y los factores abióticos y bióticos. La revisión realizada por Rundel & Nobel (1991) sobre la estructura y función de las raíces en ecosistemas áridos mostró que la gran heterogeneidad del agua del suelo en estos ecosistemas resulta en un patrón muy divergente de arquitecturas de los sistemas radicales. Posteriores revisiones sobre la profundidad máxima de las raíces o de la biomasa subterránea para los biomas del mundo y para diferentes grupos de plantas indican que los ecosistemas áridos están entre los ecosistemas con la menor biomasa de raíces pero con las mayores profundidades máximas de enraizamiento y proporción de biomasa subterránea a biomasa aérea (Jackson et al. 1996; Canadell et al. 1996; Schenk & Jackson, 2002a; Schenk & Jackson 2002b; Schenk 2005). La comparación de la biomasa total subterránea a lo largo de una transecta oeste-este en Chubut indicó que mientras los bosques de *Nothofagus* con 800 mm de precipitación anual tienen aproximadamente 7.5 kg/m², la estepa arbustiva dominada por *Nassauvia glomerulosa* con 125 mm anuales tiene una biomasa radical total de 0.3 kg/m² (Schulze et al. 1996).

Las formas de vida dominantes de la estepa patagónica (pastos y arbustos) tienen sistemas radicales que exploran, en conjunto, todo el perfil del suelo hasta por los menos los 3 m de profundidad (Tabla 1). Los pastos y muchas herbáceas dicotiledóneas se encuentran en un extremo de ese continuo, concentrando la mayoría de sus raíces por encima de los 0.3 m (Soriano et al. 1987; Golluscio & Sala 1993), mientras que las raíces de los arbustos y otras herbáceas dicotiledóneas pueden explorar capas más profundas del suelo (Tabla 1; Soriano & Sala 1983; Fernández &

Paruelo 1988; Golluscio & Sala 1993; Bucci et al. 2009). Aunque la presencia de raíces en una determinada capa de suelo no implica necesariamente que éstas estén ejerciendo un papel fundamental en los procesos de absorción de agua de esa capa, la distribución de las raíces para muchas especies dominantes conduce a pensar que la hipótesis de dos capas propuesta por Walter (1971) para los ecosistemas áridos y semiáridos del mundo representa una visión simplificada de los patrones de absorción de agua, en particular para la estepa patagónica. Los experimentos

Tabla 1. Formas de vida, fenología foliar, profundidad máxima de los sistemas radicales y rangos de potencial hídrico foliar a la madrugada (máximo) y de mediodía (mínimo) (Ψ_{Lpd} ; Ψ_{Lmin}) durante la estación seca para especies herbáceas y arbustivas de la estepa patagónica. Las especies están ordenadas por profundidad de los sistemas radicales.

Table 1. Life form, leaf phenology, maximum rooting depth and range of predawn (maximum) and midday (minimum) leaf water potential (Ψ_{Lpd} ; Ψ_{Lmin}) during dry years for some Patagonian steppe species including grass species (the first four of the list). Species sorted by rooting depth.

Especie	Forma de vida	Fenología foliar	Profund. raíces (cm)	Ψ_{Lpd} (MPa)	Ψ_{Lmin} (MPa)	Fuente Bibliográfica
<i>Stipa humilis</i>	pasto	siempreverde	<50	-2.2 a -4.0		Armas et al. 2008
<i>Stipa speciosa</i>	pasto	siempreverde	<50	-1.8 a -3.8	-4 a -6.5	Armas et al. 2008; Golluscio et al. 2009
<i>Stipa tenuis</i>	pasto	siempreverde	<50	-0.8 a -1.6	-2 a -11	Kropfl et al. 2002; Rodríguez 2008
<i>Poa ligularis</i>	pastos	siempreverde	<50	-1.4 a -4.6	-4 to -8	Sala et al. 1989; Golluscio et al. 1998
<i>Nassauvia glomerulosa</i>	arbusto	siempreverde	<50		-6 a 8	Schulze et al. 1996; Golluscio et al. 2009
<i>Brachyclados caespitosus</i>	arbusto	siempreverde	<100	-2.0 a -2.95	-2.7 a -4.5	Bucci et al. 2009
<i>Euphorbia collina</i>	arbusto	decidua	<100	-1.4 a -2.8	-2.2 a 4.1	Bucci et al. 2009
<i>Mulinum spinosum</i>	arbusto	decidua	<100	-1.2 a -4.2	-2 a 5.5	Golluscio et al. 1998; Bucci et al. 2009
<i>Senecio filaginoides</i>	arbusto	siempreverde	<100	-2.2 a -3.78	-3.1 a 5.1	Bucci et al. 2009
<i>Adesmia boronioides</i>	arbusto	siempreverde	<200	-0.65 a -1.2	-2.5 a 3.5	Bucci et al. 2009
<i>Adesmia volckmannii</i>	arbusto	decidua	<200	-0.9	-1.8	Soriano and Sala 1983; Golluscio et al. 2005
<i>Colliguaja integerrima</i>	arbusto	siempreverde	<200	-2.0 a -3.2	-2.9 a -4.5	Bucci et al. 2009; Iogna et al. 2011
<i>Lycium chilense</i>	arbusto	decidua	<200	-1.1 a -2.0	-3 a -4.3	Bucci et al. 2009
<i>Retanilla patagonica</i>	arbusto	decidua	<200	-3.40	-4.5	Iogna et al. 2011
<i>Berberis heterophylla</i>	arbusto	siempreverde	>200	-0.9 a -1.2	-3.2 a -3.5	Schultze et al. 2009; Bucci et al. 2009
<i>Larrea divaricata</i>	arbusto	siempreverde	>200		-2 a -15	Bertiller et al. 1991; Rodríguez 2008
<i>Schinus johnstonii</i>	arbusto	siempreverde	>200	-0.6 a -1.2	-2.6 a -2.7	Bucci et al. 2009

Sección especial

de remoción de pastos y arbustos realizados por Sala et al. (1989) indican que los pastos tienen acceso tanto al agua de las capas más superficiales como también de aquellas (hasta 0.5 m) donde también se encuentran raíces de arbustos. Por otro lado, y a pesar de que muchas de las especies de arbustos presentan raíces con profundidades máximas mayores que la de los pastos, sus sistemas radicales son dimórficos, es decir que presentan tanto raíces laterales, que en algunos casos son relativamente superficiales (5 cm de profundidad), como una o más raíces pivotantes que exploran las capas más profundas del suelo (Bucci et al. 2009). La presencia de raíces laterales superficiales permitiría a estas especies hacer uso del agua proveniente de los pulsos de lluvia, dependiendo lógicamente de su intensidad, cantidad, propiedades hidrológicas del suelo y de las resistencias hidráulicas radiales y axiales de las raíces. Por otro lado, en las especies con sistemas radicales dimórficos de ecosistemas donde existe un gradiente de potencial hídrico entre las diferentes capas de suelo, puede observarse, generalmente durante el período nocturno, movimiento pasivo de agua desde los horizontes del suelo más húmedos hacia los horizontes más secos a través del sistema radical de las plantas, proceso llamado redistribución hidráulica (Burgess et al. 1998; Scholz et al. 2008). Es posible que especies como *B. heterophylla* y *S. johnstonii* u otras especies con sistemas dimórficos exhiban redistribución de agua hacia las capas más superficiales y secas del suelo para luego ser absorbida, durante el próximo día, por las raíces superficiales de la planta misma o de plantas vecinas y así contribuyendo a su balance hídrico, tal como ha sido observado en otros ecosistemas (Dawson 1993; Moreira et al. 2003).

El uso de agua superficial, aún en las plantas con sistemas dimórficos que acceden a fuentes de agua menos variables, tendría la ventaja de una mayor absorción de nutrientes desde las capas más ricas del suelo (McCulley et al. 2004), de conservar el agua de las reservas más estables del suelo (Schwinning & Sala 2004) para poder utilizarlas en casos de extrema sequía, o de evitar las restricciones hidráulicas asociadas con la extracción de

agua a grandes profundidades (Meinzer et al. 1999). La determinación de las fuentes de agua utilizadas por las plantas empleando técnicas isotópicas (comparación del contenido isotópico de O e H en el perfil del suelo con el del agua del xilema) indicó que algunas especies de raíces profundas no hacen uso del agua de aquellas capas sino que utilizan agua superficial provenientes de las lluvias de ese año (Schulze et al. 1996).

EQUILIBRIO NOCTURNO ENTRE EL POTENCIAL HÍDRICO DEL SUELO Y DE LAS HOJAS

La disponibilidad de agua para cada especie puede determinarse teniendo en cuenta el Ψ_s y la biomasa de raíces en cada capa de suelo (Sala et al. 1981; Golluscio et al. 1998; Golluscio & Oosterheld 2007). Sin embargo, la presencia de raíces en una determinada capa no implica necesariamente que la especie esté absorbiendo agua a esa profundidad, debido a que las raíces también cumplen funciones mecánicas de anclaje, o bien pueden presentar una reducida capacidad fisiológica para transportar agua debido a los procesos de cavitación y formación de embolias en los conductos xilemáticos.

El potencial hídrico foliar de madrugada ($\Psi_{L_{pd}}$) es frecuentemente usado para estimar el promedio ponderado del potencial hídrico de la región del suelo donde las raíces de las plantas estarían absorbiendo agua (Ψ_s especie-especifico) (Bucci et al. 2004a). Aunque este supuesto de equilibrio nocturno provee la base para la interpretación de un amplio rango de variables fisiológicas y ecológicas, muchos trabajos han sugerido que el $\Psi_{L_{pd}}$ es mucho más negativo que aquel de la rizósfera para muchas especies (Donovan et al. 2001, 2003; Bucci et al. 2004b, 2005; James et al. 2006; Scholz et al. 2006). Diferentes mecanismos son los responsables de este desequilibrio nocturno, entre los que se encuentran la transpiración nocturna de agua como

consecuencia de la baja disponibilidad de este recurso o de nutrientes, o altos déficit de saturación del aire (D) (Donovan et al. 1999; Bucci et al. 2004b; Scholz et al. 2006; Howart & Donovan 2007; Hubbart et al. 2007; Moore et al. 2008). Se ha observado transpiración nocturna tanto en plantas herbáceas como leñosas de ecosistemas tan diversos como las sabanas neotropicales (Bucci et al. 2004b; Scholz et al. 2006), los desiertos fríos (Donovan

et al. 1999; Ludwig et al. 2006), los bosques templados (Kavanah et al. 2007) y los bosques subalpinos (Herzog et al. 1998).

Aunque la estepa patagónica está expuesta a estos factores ambientales que podrían impedir el equilibrio termodinámico nocturno entre el suelo y las plantas, los Ψ_{Lpd} de hojas cubiertas el día anterior para prevenir la pérdida nocturna de agua fueron similares a los Ψ_{Lpd} de hojas expuestas para 10 especies de arbustos (Figura 2), lo cual sugiere que la transpiración nocturna es nula o muy limitada. De este modo Ψ_{Lpd} refleja la disponibilidad de agua de las capas de suelo donde la planta extrae este recurso y está positivamente correlacionado con la profundidad de los sistemas radicales (Bucci et al. 2009) debido al gradiente vertical de disponibilidad y contenido de agua durante la estación seca (Figura 1; Soriano & Sala 1986; Sala et al. 1989; Schulze et al. 1996; Bucci et al. 2009; Iogna et al. 2011). Dado que estos estudios han sido realizados sobre estepas cercanas a masas de agua (e.g., como aquellas alrededor del Lago Buenos Aires y aquellas del Distrito del Golfo San Jorge próximas al Océano Atlántico) donde existe, dependiendo de la estación del año, formación de rocío nocturno, o donde D durante la noche no es suficientemente elevado (Bucci et al. 2009; Iogna et al. 2011), no es posible descartar la presencia de transpiración nocturna para otras áreas de la estepa patagónica u otros períodos del año.

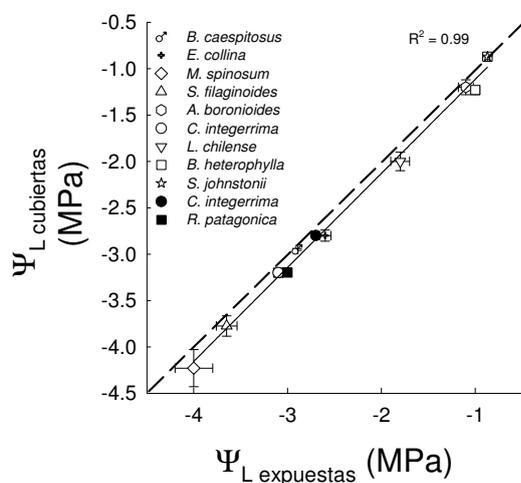


Figura 2. Relación entre el potencial hídrico foliar de madrugada de hojas cubiertas el día previo para evitar la pérdida nocturna de agua ($\Psi_{L\text{ cubiertas}}$) y el $\Psi_{L\text{ expuestas}}$ para 10 especies arbustivas de la estepa patagónica. Cada punto corresponde al valor medio \pm ES de 5 plantas por especie ($n=5$). Los símbolos vacíos corresponden a individuos de la estepa del Distrito Occidental de la Patagonia y los símbolos negros a arbustos de las estepas del Distrito del Golfo San Jorge. La línea sólida indica la regresión lineal ajustada a los datos ($R^2: 0.99$; $y=-0.1+0.1x$; $p<0.0001$); la línea punteada indica la relación 1:1. Datos de Bucci et al. (2009) e Iogna et al. (2011).

Figure 2. Relationship between predawn leaf water potential (Ψ_{Lpd}) of covered leaves and Ψ_{Lpd} of exposed leaves from 10 Patagonian steppe shrub species. Each point represents the mean value \pm ES of 5 plants per species ($n=5$). Open symbols correspond to plants of the Patagonian Occidental District and filled symbols to plants of Golfo San Jorge District. Solid line is the linear regression fitted to the data ($R^2: 0.99$; $y=-0.1+0.1x$; $p<0.0001$); dashed line indicates the 1:1 relation. Data from Bucci et al. (2009) and Iogna et al. (2011).

RELACIÓN DEL ESTADO HÍDRICO DE LAS PLANTAS CON LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO

Para mantener la actividad fisiológica las plantas deben tener la capacidad de abastecer, desde el suelo, las demandas de agua por parte de las hojas de modo de compensar las pérdidas de agua por transpiración o, en caso contrario, deben soportar las tensiones extremas que se generan en el xilema. El estado hídrico de las plantas estimado a través del potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_{Lmin}), refleja el balance entre la oferta, determinada

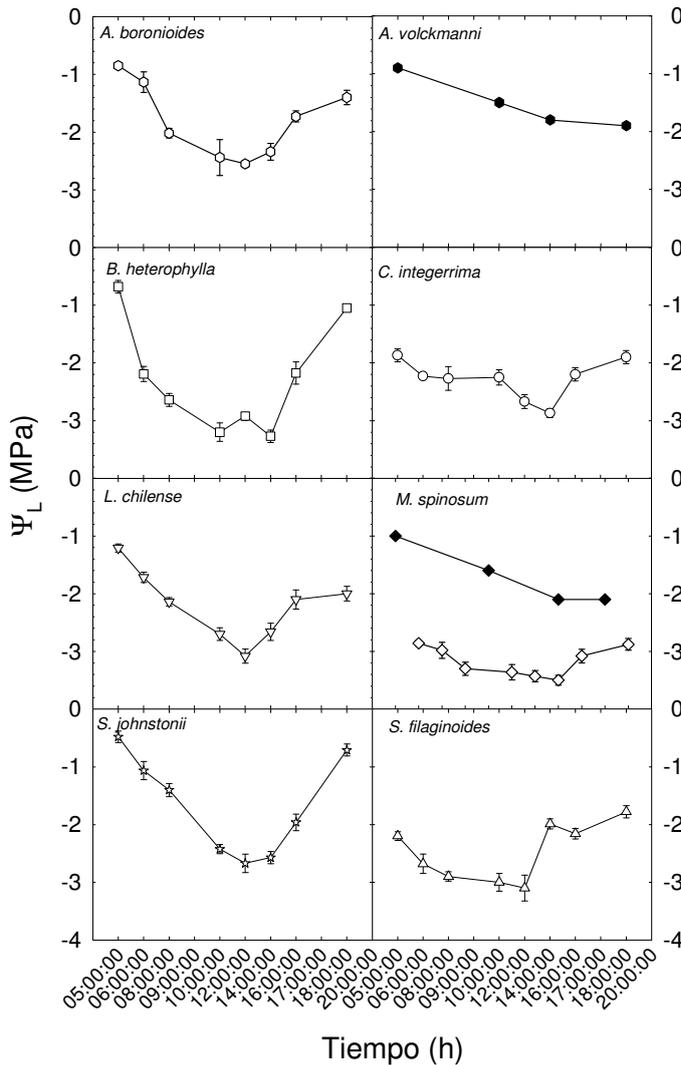


Figura 3. Dinámica diaria del potencial hídrico foliar (Ψ_L) para 8 especies arbustivas de la estepa patagónica durante el verano (enero-febrero) medidos con una cámara de presión (PMS, Corvallis, USA). Los símbolos corresponden a los valores medios \pm ES de 5 plantas por especie. La información de *Adesmia volckmanni* Philippi (ex *Adesmia campestris* Rowlee) y de *Mulinum spinosum* (símbolos negros) fue extraída de Soriano y Sala (1983). Símbolos como en Fig.2.

Figure 3. Daily dynamic of leaf water potential (Ψ_L) during the dry season for 8 Patagonian steppe shrub species. Symbols are mean values \pm ES from 5 plants per species. Information about *Adesmia volckmanni* Philippi (ex *Adesmia campestris* Rowlee) and *Mulinum spinosum* (filled symbols) were obtained from Soriano & Sala (1983). Symbols as Fig. 2

básicamente por la disponibilidad de agua en el suelo, y la demanda, definida por D . La variación diaria del Ψ_L para especies arbustivas dominantes de la estepa muestra un patrón de variación temporal típico de disminución durante el día (valores más negativos), cuando D y la radiación se incrementan, y de aumento durante la tarde-noche (valores menos negativos) cuando la humedad relativa aumenta y los estomas se cierran parcialmente (Figura 3). La ausencia de una recuperación visible del Ψ_L durante la tarde para los datos obtenidos por Soriano & Sala (1983) para *M. spinosum* y *A. volckmanni* pueden deberse a la falta de medidas en horas más tarde durante el día. Aunque en términos generales la

dinámica diaria es similar para todas las especies, existen variaciones interespecíficas en los valores absolutos y en el gradiente de potencial hídrico experimentado por cada especie durante la estación seca (Figura 3 y Tabla 1). Del mismo modo que sucede con el Ψ_{Lpd} , el Ψ_{Lmin} alcanzado entre las 13:00-15:00 h, también es menor (más negativo), en general, para aquellas especies que exploran las capas superficiales y más secas del suelo. Sin embargo, cuando se considera el máximo gradiente de potencial hídrico entre el suelo y las hojas ($\Delta\Psi_L$) el patrón se invierte (Figura 4a). Especies con sistemas radicales profundos y con acceso a fuentes de agua más estables (Ψ_s mayores a -1 MPa) experimentan

especie específico

un $\Delta\Psi_L$ superior a -1.5 MPa, mientras que especies que exploran capas de suelo con Ψ_S entre -3 y -4 MPa exhiben $\Delta\Psi_L$ menores a -1.5 MPa. Una de las causas que explican esta relación es probablemente la diferencia en la capacidad de transporte de agua del sistema vascular entre las especies, la cual será explicada detalladamente en la sección "eficiencia hidráulica y reservorios de agua".

EFFECTOS DEL MICROCLIMA Y DE LOS PULSOS DE LLUVIA SOBRE EL ESTADO HÍDRICO

El estado hídrico de las plantas puede verse afectado por el microclima generado ya sea por la protección de otras plantas (plantas "nodrizas") o por la topografía. En Patagonia muchos arbustos actúan como plantas nodrizas para el establecimiento de pastos (Soriano & Sala 1986; Aguiar & Sala 1994, 1999; Armas et al. 2008). El dosel de estas plantas mejora la calidad del microambiente reduciendo las fluctuaciones térmicas diarias, la evaporación directa del suelo, la acción del viento y mejorando la fertilidad del suelo (Soriano & Sala 1986; Aguiar & Sala 1994; Armas et al. 2008). Sin embargo, en la fase madura del estado sucesional del anillo de pastos (Aguiar et al. 1992), estas mejores condiciones microclimáticas que facilitarían el reclutamiento y supervivencia de los pastos son amortiguadas o sobre-amortiguadas por la competencia entre las raíces de los pastos y la disminución en la disponibilidad de agua del suelo (Aguiar et al. 1992). El estado hídrico de dos gramíneas, *S. humilis* y *S. speciosa* bajo el dosel del arbusto *A. volckmanni* en la fase degenerativa del anillo (arbusto muerto) se ve desfavorecido respecto de aquellas plantas creciendo en los sitios expuestos (Armas et al. 2008). El mismo efecto tiene el dosel de *Larrea divaricata* Cav, sobre el Ψ_{Lpd} y el crecimiento de *S. tenuis* en las estepas del monte austral (Kropfl et al. 2002). Sin embargo, cuando se tiene en cuenta el efecto sobre el Ψ_{Lmin} de los pastos, se observa que no hay una interacción negativa entre ambas especies creciendo juntas o aisladas y, es más, el Ψ_{Lmin} de *L. divaricata* es

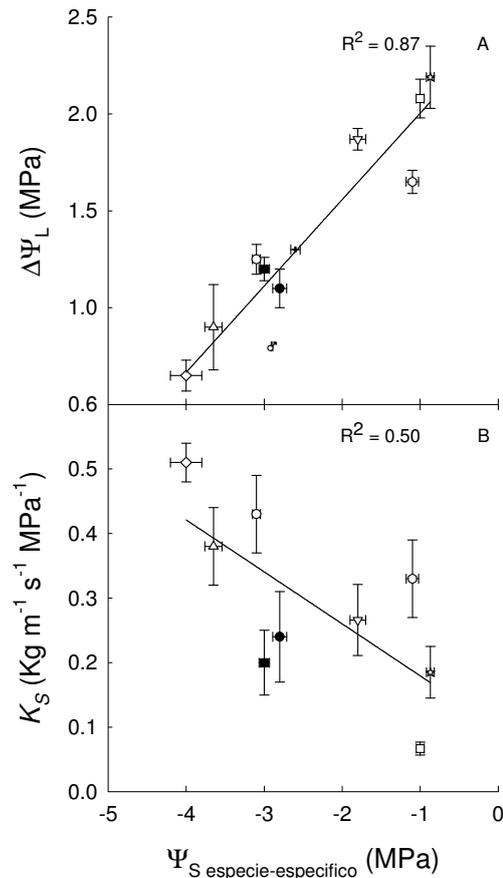


Figura 4. (a) Relación entre el gradiente de potencial hídrico foliar ($\Delta\Psi_L$; diferencia entre el valor mínimo y máximo) y el potencial hídrico del suelo (Ψ_S) especie-especifico estimado a partir del Ψ_{Lmax} de hojas cubiertas el día anterior. (b) Relación entre la conductividad hidráulica específica (K_S) y el Ψ_S especie-especifico. Cada punto corresponde al valor medio \pm ES de 5 plantas por especie. Los símbolos vacíos corresponden a individuos de la estepa del Distrito Occidental de la Patagonia y los símbolos negros a arbustos de las estepas del Distrito San Jorge. La línea sólida es la regresión lineal ajustada a los valores; A ($y=2.4 + 0.44x$; $p<0.001$); B ($y=0.1- 0.08x$; $p<0.05$). Símbolos como en Fig.2. Datos de Bucci et al. (2009) e Iogna et al. (2011).

Figure 4. (a) Leaf water potential gradient ($\Delta\Psi_L$) and (b) specific hydraulic conductivity in relation to soil water potential (Ψ_S) species-specific, estimated from Ψ_{Lpd} of covered leaves. Each point represents the mean value \pm ES of 5 plants per specie. Open symbols correspond to plants of the Patagonian Occidental District and filled symbols represent shrubs from the Golfo San Jorge District. The solid line indicates the linear regression fitted to the data; A ($y=2.4 + 0.44x$; $p<0.001$); B ($y=0.1- 0.08x$; $p<0.05$). Symbols as Fig. 2. Data from Bucci et al. (2009) and Iogna et al. (2011).

más favorable cuando crece en asociación con *S. tenuis* (Rodríguez 2008). Estos resultados contrapuestos sugieren que habría un conjunto de variables abióticas y bióticas que afectan las interacciones entre plantas y que resultan en las diferentes respuestas observadas.

Del mismo modo, los cambios microclimáticos generados a una escala espacial detallada como consecuencia de la topografía heterogénea son trasladados al estado hídrico de las plantas. Dos arbustos dominantes de la estepa patagónica, *C. integerrima* y *Retanilla patagónica* exhiben grandes diferencias en los Ψ_{Lpd} y Ψ_{Lmin} y en su capacidad para mantener la turgencia entre sitios muy próximos pero que difieren en sus condiciones microclimáticas (velocidad de viento, radiación solar, temperatura y humedad del aire, temperatura y humedad del suelo) (Iogna et al. 2011). Las plantas que crecen sobre las laderas con orientación oeste, más expuestas a los vientos prevalecientes en la Patagonia, tienen un mejor estado hídrico y por consiguiente no tienen el costo energético de disminuir sus potenciales osmóticos en el punto de pérdida de turgencia (π^0), como las plantas sobre las laderas a sotavento, con orientación este. La explicación de esto radica principalmente en que el suelo sobre las laderas con orientación oeste tienen un mayor contenido de humedad dado que reciben menor radiación y exhiben menores D que aquellas con orientación este, lo que reduce las tasas de evapotranspiración. Por otro lado, los fuertes vientos del oeste contribuyen a una mayor descarga de las precipitaciones sobre estas laderas cuando ambos ocurren simultáneamente (Iogna et al. 2011).

Las plantas leñosas de ambientes áridos y semiáridos pueden responder a los pulsos de lluvia, especialmente luego de prolongados períodos de sequía (Golluscio et al. 1998, 2009; Williams & Ehleringer 2000). La hipótesis propuesta por Lauenroth & Sala (1992) para estos ecosistemas sugiere que la eficiencia de uso de la lluvia es menor durante años húmedos que en años secos como consecuencia de restricciones estructurales en las plantas que las inhabilitan para hacer un uso eficiente de los pulsos de humedad. Experimentos de manipulación de la disponibilidad de agua

en el suelo han sido realizados para la estepa patagónica a los fines de evaluar la capacidad de los pastos o arbustos de responder a los pulsos de agua (Golluscio et al. 1998, 2009; Yahdjian & Sala, 2006; Kowaljow & Fernández 2011). Los pastos o arbustos con raíces más superficiales responden positivamente a la adición de grandes pulsos de agua (30 mm) tanto en años secos como húmedos, mientras que los arbustos sólo hacen uso de estos eventos de lluvia durante años secos (Golluscio et al. 1998). Las respuestas positivas al aumento artificial en la disponibilidad de agua se reflejan en un aumento del Ψ_L y/o cambios en la conductancia estomática (g_s) y las tasas de fotosíntesis (A) (Golluscio et al. 1998, 2009). En *S. filaginoides* y *M. spinosum* (sistemas radicales por arriba de los 100 cm del suelo) se han observado aumentos de hasta 3 MPa en los Ψ_{Lmin} posteriores a dos grandes eventos naturales de lluvia (cada uno mayor a 20 mm) que incrementaron Ψ_s entre la superficie y los 0.4 m desde -4 MPa hasta valores cercanos a 0 MPa. En las especies con raíces profundas (*B. heterophylla* y *S. johnstonii*), en cambio, no se observaron cambios significativos en Ψ_{Lmin} (Bucci et al. datos no mostrados). Similares respuestas fueron encontradas entre años secos y años húmedos (Bucci et al. 2009). En términos generales las respuestas a los pulsos de lluvia son diferenciales dependiendo de características de las especies como la profundidad de los sistemas radicales, la funcionalidad de las raíces, la fenología o el grado de xerofitismo (Fernández 2007; Golluscio et al. 2009). Además de estas características especie-dependientes, la magnitud del pulso de agua, las propiedades físicas del suelo y las condiciones microclimáticas al momento del pulso, ejercen un rol fundamental en determinar la existencia o carencia de respuestas biológicamente significativas (Sala & Lauenroth 1982; Schwinning & Sala 2004; Fravolini et al. 2005; Fernández 2007). Recientemente Kowaljow & Fernández (2011) postularon la hipótesis de que el uso diferencial de los pulsos de lluvia durante el verano depende de la necesidad de la planta de capturar N del suelo durante el proceso de absorción de agua dado que especies fijadoras de N atmosférico (e.g., *A. volkamanni* y *A. rigidum*), independiente de la

profundidad de su sistema radical o fenología, fueron incapaces de utilizar pulsos de lluvias comparado con aquellas especies no fijadoras tanto con raíces profundas como superficiales, deciduas o siempreverdes (e.g. *M. spinosum*; *B. heterophylla*).

El comportamiento anisohídrico de las especies con sistemas radicales superficiales es un extremo de un gradiente de mecanismos que regulan las tasas de transpiración y permiten mantener un adecuado suministro de agua cuando las condiciones ambientales varían (Franks et al. 2007). En términos generales, las plantas con comportamiento anisohídrico presentan una menor sensibilidad estomática al déficit de saturación del aire y al contenido de humedad del suelo permitiendo una amplia fluctuación en sus Ψ_{Lmin} que las plantas con comportamiento isohídrico (Tardieu & Simonneau 1998). La escasa información existente sobre intercambio de gases para la estepa patagónica no permite descartar ni corroborar la ausencia de un control estomático para las especies arbustivas con raíces más expuestas a las fluctuaciones en la disponibilidad de agua. Por ejemplo, las respuestas de pastos y arbustos a la adición de un pulso de agua de 16 mm indican que mientras todas las especies aumentan (en diferente grado) sus Ψ_{Lmin} , la g_s no sigue un patrón definido: aumenta en *S. speciosa*, disminuye en *N. glomerulosa* y se mantiene constante en *M. spinosum* (Golluscio et al. 2009).

EFICIENCIA HIDRÁULICA Y RESERVORIOS DE AGUA

Las plantas vasculares poseen un sistema de conducción que conecta las fuentes de agua con los sitios de evaporación en el mesófilo de las hojas. Las resistencias (o su inversa, las conductancias) y los reservorios de agua son características cuantitativas del sistema de conducción de agua. En general se usan dos términos: conductancia (k) cuando el flujo de agua es expresado en términos de diferencias de presión, y conductividad (K) cuando el flujo de agua es expresado por gradiente de presión.

Así, el término "conductancia hidráulica" ($\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) se refiere a la tasa de flujo de agua dividida la diferencia de presión que induce el flujo de toda la parte de la planta bajo consideración (e.g. segmentos de ramas, raíces), y "conductividad hidráulica, K_h " indica la tasa entre el flujo de agua (F , kg s^{-1}) a través del segmento de planta bajo estudio y el gradiente de presión que causa dicho flujo (MPa m^{-1}). Cuando K_h es expresada por unidad de área de xilema activo (S) o por unidad de área foliar (A_f) se la indica como K_s (conductividad hidráulica específica; $\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) o K_L (conductividad hidráulica foliar específica; $\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) y representan, respectivamente, una medida de la permeabilidad del xilema y de la capacidad de la rama de suplir agua a las hojas. En general se asume que la conductividad hidráulica del sistema vascular de una planta es la responsable del suministro de agua a las hojas y por lo tanto afecta la tasa de transpiración y fotosíntesis. K_L varía de especie en especie, dentro de una especie de acuerdo a las condiciones de crecimiento y aún para un mismo individuo tanto a escala diaria como estacional (Maseda & Fernández 2006). Para especies arbustivas dominantes de la estepa patagónica se ha observado un gradiente de K_s de ramas que varía desde aproximadamente 0.05 a 0.5 $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ (Figura 4b y Bucci et al. 2009). Estos valores son relativamente bajos cuando se los compara con aquellos de especies de lugares méxicos o especies tropicales, pero son similares a los de otros ecosistemas áridos como los del desierto de Mojave (Jacobsen et al. 2007). Del mismo modo, la eficiencia de las ramas para abastecer de agua a las hojas (K_L) también varía en un rango de 0.0001 a 0.0015 $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, dependiendo de la especie (Bucci et al. 2009; Iogna et al. 2011) y están inversamente relacionadas con la profundidad de los sistemas radicales y por consiguiente con el Ψ_s donde las raíces están extrayendo agua (Figura 4b). *Berberis heterophylla*, una de las especies con raíces que superan los 200 cm de profundidad tiene la menor K_s entre las especies estudiadas (0.0001 $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), mientras que en el otro extremo, *M. spinosum* presenta la mayor eficiencia del sistema de transporte de agua (0.00143 $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$). Las especies explorando capas de suelo con

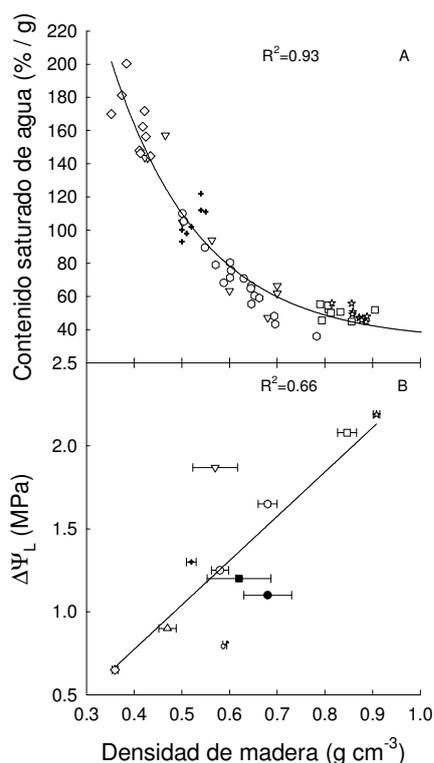


Figura 5. (a) Contenido saturado de agua de la madera por unidad de peso seco y (a) gradiente de potencial hídrico foliar ($\Delta\Psi_L$) en función de la densidad de madera para 10 especies arbustivas de la estepa patagónica. Cada punto en (a) corresponde al valor de contenido de agua y densidad de un segmento de rama de un individuo y en (b) es el valor medio \pm ES de 5 individuos por especie. La línea en (a) es la función exponencial ajustada a los datos ($y = 839 \exp(-3.2x) - 260 \exp(-3.2x)$; $p < 0.0001$) y en (b) corresponde a la regresión lineal ajustada a los datos ($y = -0.29 + 2.67x$; $p < 0.005$). Los símbolos vacíos corresponden a individuos de la estepa del Distrito Occidental de la Patagonia y los símbolos negros a arbustos de las estepas del Distrito del Golfo San Jorge. Símbolos como en Fig. 2. Datos de Bucci et al. (2009) e Iogna et al. (2011).

Figure 5. (a) Wood saturated water content and (b) leaf water potential gradient ($\Delta\Psi_L$) in relation to wood density of 10 Patagonian shrubs. Each point in (a) represents the saturated water content and wood density of one individual and in (b) is the mean value \pm ES of 5 plants per specie. The line in (a) is the exponential function fitted to the data ($y = 839 \exp(-3.2x) - 260 \exp(-3.2x)$; $p < 0.0001$) and in (b) is the linear regression fitted to the data ($y = -0.29 + 2.67x$; $p < 0.005$). Open symbols represent individuals of the Patagonian Occidental District and filled symbols represent to shrubs of the Golfo San Jorge District. Symbols as Fig. 2. Data from Bucci et al. (2009) and Iogna et al. (2011).

alto contenido de humedad compensan su bajo K_L mediante el desarrollo de una mayor fuerza motriz para el movimiento de agua desde el suelo a las hojas ($\Delta\Psi_L$) que las especies con raíces superficiales (Figura 5b y Bucci et al. 2009); de ese modo pueden sostener las tasas de intercambio gaseoso a valores similares o mayores que las otras especies coexistentes. Por otro lado una menor K_S en las especies con raíces profundas también es acompañada por un menor vulnerabilidad a la cavitación y por menor porcentaje de pérdida de la conductividad por formación de embolismos tanto a una escala diaria como estacional (Bucci et al. datos no publicados) lo cual puede ser consecuencia de las propiedades biofísicas de la madera como su densidad (ver abajo).

A diferencia de la plasticidad del sistema de conducción de agua observada para plantas de otros ecosistemas (Bucci et al. 2004a; Bucci et al. 2006), las características hidráulicas de *C. integerrima* y *R. patagónica* en dos laderas opuestas en las estepas del Golfo San Jorge indican que la arquitectura hidráulica de las ramas dentro de una especie es relativamente estable frente a cambios en el microclima (Iogna et al. 2011). A nivel de hoja, sin embargo, la eficiencia hidráulica (conductancia hidráulica foliar) presenta un alto grado de plasticidad, siendo significativamente mayor en los ambientes con mayor radiación incidente, compensando las altas tasas de transpiración potencial bajo una alta radiación solar. Del mismo modo que en las hojas, estudios recientes sobre características anatómicas de raíces de plántulas de arbustos patagónicos bajo dos condiciones de disponibilidad de agua sugieren un cierto grado de aclimatación a la sequía de la eficiencia y seguridad hidráulica, en particular en especies como *L. chilense* (Durante et al. 2011).

La baja capacidad de transporte de agua en las ramas puede estar acompañada también de una limitada conductividad hidráulica de sus raíces, pudiendo de esta manera disminuir la capacidad de aprovechamiento de los pulsos de agua durante la estación seca. Aunque la conductividad hidráulica de las ramas muestra coordinación con las profundidades de los sistemas radicales (Figura 4b), para los arbustos patagónicos la eficiencia de transporte

de agua de las raíces laterales más superficiales (tanto de las especies con enraizamiento máximo superficial como profundo) no sigue una relación directa con el acceso al agua del suelo (Scholz et al. datos no publicados). Estudios exhaustivos sobre la dinámica de la funcionalidad de las raíces incluyendo su capacidad hidráulica y medidas directas de flujos son necesarios para dilucidar las causas de la escasa o limitada respuesta de algunos arbustos con sistemas radicales dimórficos a los pulsos de lluvia o la ineficiente utilización de las fuentes de agua permanente.

La densidad de madera, además de sus reconocidas implicancias sobre las propiedades mecánicas y de estar relacionada con la tasa de crecimiento, es en general un buen estimador de la capacidad máxima de almacenamiento de agua y de la capacitancia hidráulica (i.e. la cantidad de agua que puede ser liberada de un tejido por unidad de cambio en el potencial hídrico del mismo; $\text{kg H}_2\text{O/MPa}$) (Stratton et al. 2000; Bucci et al. 2004a; Santiago et al. 2004; Scholz et al. 2007). Las plantas en general y los arbustos y árboles en particular pueden presentar tejidos en los que se almacena agua en forma transitoria, ya sea por periodos más o menos largos, dependiendo de la planta y de las condiciones ambientales. Es ampliamente reconocido que el agua almacenada es un factor importante en las relaciones hídricas de plantas (Waring & Running; 1978; Stratton et al. 2000; Pratt & Black 2006). Las estimaciones sobre la contribución del agua almacenada a la transpiración total diaria varía ampliamente desde un 10% hasta 50% para plantas de diversos ecosistemas (e.g. Holbrook & Sinclair 1992; Goldstein et al. 1998; Scholz et al. 2007).

A pesar de su pequeño tamaño, los arbustos patagónicos presentan reservorios hídricos en sus tejidos. Para muchas especies arbustivas de la estepa existe una relación exponencial negativa entre el contenido saturado de agua en función del peso seco y la densidad de madera (Figura 5a). Las especies con madera menos densa como *M. spinosum* tienen mayor capacidad de almacenamiento de agua que aquellas con madera más densa como *B. heterophylla* y *S. johnstonii*, lo que puede

ayudar a mantener la actividad fisiológica de especies sujetas a severas fluctuaciones estacionales en el Ψ_s . Por ejemplo, *M. spinosum* reinicia la actividad de crecimiento de los tallos y producción de ramas laterales al final del verano cuando aún el suelo está seco (Damascos et al. 2008), posiblemente beneficiado por el agua almacenada en sus tejidos. Históricamente los estudios sobre estrategias de resistencia a la sequía han sido focalizados en relación a la disponibilidad de agua del suelo; sin embargo, dado que el Ψ_{Lmin} es parcialmente determinado también por la arquitectura hidráulica de la planta, no necesariamente tendría que ser un reflejo unívoco de los patrones de disponibilidad de agua en el perfil del suelo. Especies que difieren en la capacitancia hidráulica o en el uso de agua almacenada pueden diferir en los $\Delta\Psi_L$ y así estar desacopladas de la disponibilidad de agua edáfica. Aunque los Ψ_{Lmin} de muchas de arbustos de la estepa están directamente relacionados con los potenciales hídricos de la rizósfera, la densidad de madera y así los reservorios de agua explican una gran fracción de la variación en la regulación fisiológica de la máxima fuerza para el transporte de agua (Figura 5b). Gradientes elevados de Ψ_L pueden ser desventajosos en términos de la pérdida de conductividad hidráulica dado que una baja K_s , como la observada en *B. heterophylla* y *S. johnstonii*, puede estar también acompañada por una alta vulnerabilidad a la cavitación del xilema con consecuencias sobre el crecimiento.

La eficiencia de uso de agua tanto intrínseca (i.e., la cantidad de CO_2 que se asimila en relación a la cantidad de H_2O perdida, *EUA*) como la integrada en el tiempo (tasa de discriminación isotópica entre ^{13}C y ^{12}C ; $\Delta^{13}\text{C}$), la tasa de fotosíntesis por unidad de masa (*A*), la concentración de N foliar y el área foliar específica (*SLA*), todas están relacionadas con las tasas de crecimiento para muchas especies de diversos ecosistemas del mundo (e.g., Reich et al. 1999; Wright & Westoby 2000; Campanello et al. 2008). Para la estepa patagónica es extremadamente escasa la información sobre estas variables ecofisiológicas, pero los resultados presentados por Golluscio & Oesterheld (2007) y Golluscio et al. (2009) sobre

A, EUA y $\Delta^{13}C$, y por Bertiller et al. (2005) de concentración de N para arbustos explorando diferentes horizontes del suelo, sugieren que las especies con raíces más profundas tienen mayores tasas anuales de crecimiento. Sin embargo una madera densa, elevadas resistencias hidráulicas, una baja capacidad de almacenamiento de agua, una menor SLA y probablemente una mayor vulnerabilidad a la cavitación nos conduce a pensar que probablemente las tasas de crecimiento sean menores en plantas con sistemas radicales profundas pero sostenidas en el tiempo en comparación con aquellas de las especies con sistemas radicales superficiales.

PAUTAS PARA INVESTIGACIONES FUTURAS

No hay duda de que existe una carencia de información sobre este ecosistema relacionada con la dinámica de la disponibilidad de agua en el suelo y el comportamiento ecofisiológico de sus especies evaluadas a través de medidas directas, a pesar del interés global que la Patagonia despierta en la comunidad científica. Ciertamente hay importantes preguntas aún por responder y sobre las que deberíamos poner énfasis en nuestras futuras investigaciones:

¿Cuál es el consumo de agua de los arbustos dominantes? ¿Cuál es la contribución de cada forma de crecimiento a la evapotranspiración total? ¿Cuál es la contribución de los distintos factores físicos limitantes (agua, temperatura, nutrientes, viento) en determinar las tasas de crecimiento de las plantas? ¿Por qué no hay un uso más completo del agua presente a 2 ó 3 metros de profundidad? Un conocimiento más profundo sobre estos temas nos ayudará indudablemente a predecir con más exactitud los efectos que los cambios climáticos globales puedan tener sobre la estructura y funcionamiento de los frágiles ecosistemas áridos de la Patagonia, así como también al diseño de técnicas de manejo adecuadas para el aprovechamiento sustentable de la estepa patagónica.

REFERENCIAS

- AGUIAR, MR; A SORIANO; OE SALA. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Funct Ecol.*, 6:66–70.
- AGUIAR, MR & OE SALA. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*, 70:26–34.
- AGUIAR, MR & OE SALA. 1999. Patch structure, dynamics and implications for functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 14:273–277.
- ARMAS, C; FI PUIGNAIRE; OE SALA. 2008. Patch structure dynamics and mechanisms of cyclical succession in a Patagonian steppe, Argentina. *J. Arid Environ.*, 72:1552–1561.
- BERTILLER, MB; MP IRISARRI; ER BREVEDAN; P ZAIXSO. 1996. The establishment of *Festuca pallescens* in arid grasslands in Patagonia (Argentina): the effect of soil water stress. *J. Arid Environ.*, 32:161–171.
- BERTILLER, MB; CL SAIN; AL CARRERA; DN VARGAS. 2005. Patterns of nitrogen and phosphorous conservation in dominant perennial grasses and shrubs across an aridity gradient in Patagonia. *J. Arid Environ.*, 62:209–223.
- BUCCI, SJ; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; FG SCHOLZ; AC FRANCO; M BUSTAMANTE M. 2004a. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiol.*, 24:891–899.
- BUCCI, SJ; FG SCHOLZ; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; JA HINOJOSA ET AL. 2004b. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiol.*, 24:1119–1127.
- BUCCI, SJ; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; AC FRANCO; P CAMPANELLO; FG SCHOLZ. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plants in Neotropical savanna trees. *Trees*, 19:296–304.
- BUCCI, SJ; FG SCHOLZ; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; AC FRANCO; PI CAMPANELLO; R VILLALOBOS-VEGA; M BUSTAMANTE; F MIRALLES-WILHELM. 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savanna trees. *Plant Cell Environ.*, 29:2153–2167.
- BUCCI, SJ; FG SCHOLZ; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; ME ARCE. 2009. Soil water availability as determinant of the hydraulic architecture in Patagonian woody species. *Oecologia*, 160:631–641.
- BURGESS, SSO; MA ADAMS; NC TURNER; CK ONG. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia*, 115:306–311.
- CAMPANELLO, PI; MG GATTI; G GOLDSTEIN. 2008.

- Coordination between water transport efficiency and photosynthetic capacity in canopy trees at different growth irradiances. *Tree Physiol.*, **28**: 85-94.
- CANADELL, J; RB JACKSON; JR EHLERINGER; HA MOONEY; OE SALA; E-D SCHULZE. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, **108**:583-595.
- CANNON, WA. 1911. *The Root Habits of Desert Plants*. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington. Publication Number 131. 96pp.
- CHESSON, P; RLE GEBAUER; S SCHWINNING; N HUNTLY; K WIEGAND ET AL. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, **141**: 236-253.
- CIPRIOTTI, PA; P FLOMBAUM; OE SALA; MR AGUIAR. 2008. Does drought control emergence and survival of grass seedlings in semi-arid rangelands? An example with a Patagonian species. *J. Arid Environ.*, **72**:162-174.
- CORNET, AF; JP DELHOUME; AC MONTAN. 1988. Dynamics of striped vegetation pattern and water balance in the Chihuahuan desert. In: *Diversity and Pattern in Plant Communities*. During, H.J., Werger, M.J.A., Willems, J.H. (Eds.). SPB Academic, The Hague, The Netherlands, pp. 221-231.
- CORONATO, FR & MB BERTILLER. 1997. Climatic controls of soil moisture dynamics in an arid steppe of northern Patagonia, Argentina. *Arid Soil Res Rehab.*, **11**:277-2
- DAMASCOS, MA; D BARTHELEMYB; C EZCURRA; AP MARTÍNEZ; AC BRION. 2008. Plant phenology, shoot growth, and branching pattern in *Mulinum spinosum* (Apiaceae), a cushion shrub of the arid Patagonian steppe of Argentina. *J. Arid Environ.*, **72**:1977-1988.
- DAWSON, TE. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, **95**:565-574.
- DONOVAN, LA; DJ GRISÉ; JB WEST; RA PAPPOT; NN ALDER; JH RICHARDS. 1999. Predawn disequilibrium between plant and soil water potentials in two cold-desert shrubs. *Oecologia*, **120**:209-217.
- DONOVAN, LA; MJ LINTON; JH RICHARDS. 2001. Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia*, **129**: 328-335.
- DONOVAN, LA; JH RICHARDS; MJ LINTON. 2003. Magnitude and mechanisms of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology*, **84**:463-470.
- DURANTE, M; PH MASEDA; RJ FERNÁNDEZ. 2011. Xylem efficiency vs. safety: Acclimation to drought of seedling root anatomy for six Patagonian shrub species. *J. Arid Environ.*, doi:10.1016/j.jaridenv.2010.12.001
- FERNANDEZ, RJ & JM PARUELO. 1988. Root systems of two Patagonian shrubs a quantitative description using a geometrical method. *J. Range Manage.*, **41**: 220-223.
- FERNANDEZ, RJ; OE SALA; RA GOLLUSCIO. 1991. Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *J. Range Manage.*, **44**:434-437.
- FERNÁNDEZ, RJ; AH NUÑEZ; A SORIANO. 1992. Contrasting demography of two Patagonian shrubs under different conditions fo sheep grazing and resource supply. *Oecologia*, **91**:39-46.
- FERNANDEZ, RJ & JM PARUELO. 1992. Root systems of two Patagonian shrubs: a quantitative description using a geometrical method. *J. Range Manage.*, **41**: 220-223.
- FERNANDEZ, RJ. 2007. On the frequent lack of response of plants to rainfall events in arid areas. *J. Arid Environ.*, **68**:688-691.
- FRANK, PJ; PL DRAKE; RH FROEND. 2007. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell Environ.*, **30**: 19-30.
- FRAVOLINI, A; KR HULTINE; E BRUGNOLI; R GAZAL; NB ENGLISH; DG WILLIAMS. 2005. Precipitation pulse use by an invasive woody legume: the role of soil texture and pulse size. *Oecologia*, **144**:618-627.
- GOLDSTEIN, G; JL ANDRADE; FC MEINZER; NM HOLBROOK; J CAVELIER; P JACKSON; A CELIS. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell, Environ.*, **21**:397-406.
- GOLLUSCIO, RA; RJC LEON; SB PERELMAN. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del oeste del Chubut. Su relación con el gradiente ambiental. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, **21**:299-324.
- GOLLUSCIO, RA & OE SALA. 1993. Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *J. Veg. Sc.*, **4**:839-846.
- GOLLUSCIO, RA; OE SALA; WK LAUENROTH. 1998. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia*, **115**:17-25.
- GOLLUSCIO, RA; M OESTERHELD; MR AGUIAR. 2005. Phenology of twenty five Patagonian species related to their life form. *Ecography*, **28**:273-282.
- GOLLUSCIO, RA & M OESTERHELD. 2007. Water use efficiency of twenty-five co-existing Patagonian species growing under different soil water availability. *Oecologia*, **154**:207-217.

- GOLLUSCIO, RA; V SIGAL ESCALADA; J PEREZ. 2009. Minimal Plant Responsiveness to Summer Water Pulses: Ecophysiological constraints of three species of semiarid Patagonia rangeland. *Ecol Manage.*, **62**:171–178.
- HERZOG, KM; R THUM; G KRONFUB; H-J HELDSTAB; R HASLER. 1998. Patterns and mechanisms of transpiration in a large subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Ecol Res.*, **13**:105–116.
- HOLBROOK, NM & TR SINCLAIR. 1992. Water balance in the arborescent palm, *Sabal palmetto*. II. Transpiration and stem water storage. *Plant Cell Environ.*, **15**:401–409.
- HOWARD, AR & LA DONOVAN. 2007. *Helianthus* nighttime conductance and transpiration respond to soil water but not nutrient availability. *Plant Physiol.*, **143**:145–155.
- HUBBART, JA; KL KAVANAGH; R PANGLE; T LINK; A SCHOTZKO. 2007. Cold air drainage and modeled nocturnal leaf water potential in complex forested terrain. *Tree Physiol.*, **27**:631–639.
- IOGNA, PA; SJ BUCCI; FG SCHOLZ; G GOLDSTEIN. 2011. Water relations and hydraulic architecture of two Patagonian steppe shrubs: effect of slope orientation and microclimate. *J. Arid Environ.*, (aceptado).
- JACKSON, RB; J CANADELL; J EHLERINGER; HA MOONEY; OE SALA; ET AL. 1996. A global analysis of root distribution for terrestrial biomes. *Oecologia*, **108**: 389–411.
- JACOBSEN, AL; RB PRATT; SD DAVIS; FW EWERS. 2007. Cavitation resistance and seasonal hydraulics differ among three arid Californian plant communities. *Plant Cell & Environ.*, **30**:1599–1609.
- JAMES, JJ; NN ALDER; KH MUHLING; AE LAUHLI; KA SHACKEL ET AL. 2006. High apoplastic solute concentrations in leaves alter water relations of the halophytic shrub, *Sarcobatus vermiculatus* J. *Exp. Bot.*, **57**:139–147.
- JOBBAGY, EG; OE SALA; JM PARUELO. 2002. Patterns and controls of primary production in the steppe: a remote sensing approach. *Ecology*, **83**:307–319.
- KAVANAGH, KL; R PANGLE; A SCHOTZKO. 2007. Nocturnal transpiration causing disequilibrium between soil and stem predawn water potential in mixed conifer forests of Idaho. *Tree Physiol.*, **27**:621–627.
- KOWALJOW, E & RJ FERNÁNDEZ. 2011 Differential utilization of a shallow-water pulse by six shrub species in the Patagonian steppe *J. Arid Environ.*, **75**:211–214.
- KRÖPFL, AI; GA CECCHI; NM VILLASUSO; RA DISTEL. 2002. The influence of *Larrea divaricata* on soil moisture and on water status and growth of *Stipa tenuis* in southern Argentina. *J. Arid Environ.*, **52**: 29–35.
- LAUENROTH, WK & OE SALA. 1992. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecol. Appl.*, **2**:397–403.
- LAUENROTH, WK; OE SALA; DP COFFIN; TB KIRCHNER. 1994. Recruitment of *Bouteloua gracilis* in the shortgrass steppe: a simulation analysis of the role of soil water. *Ecol. Appl.*, **4**:741–749.
- LUDWIG F; RA JEWITT; LA DONOVAN LA. 2006. Nutrient and water addition effects on day- and night-time conductance and transpiration in a C3 desert annual. *Oecologia*, **148**:219–225.
- MARKLE, MS. 1917. Root systems of certain desert plants. *Bot. Gaz.*, **64**:177–205.
- MASEDA, PH & RJ FERNÁNDEZ. 2006. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *J. Exp. Bot.*, **57**:3963–3977.
- MCCULLEY, RL; EG JOBBAGY; WT POCKMAN; RB JACKSON. 2004. Nutrient uptake as a contributing explanation for deep rooting in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, **141**:620–628.
- MEINZER, FC; G GOLDSTEIN; AC FRANCO; M BUSTAMANTE; E IGLER ET AL. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Funct. Ecol.*, **13**:273–282.
- MOORE, GW; JR CLEVERLY; M OWENS. 2008. Nocturnal transpiration in riparian *Tamarix* thickets authenticated by sap flux, eddy covariance and leaf gas exchange measurements. *Tree Physiol.*, **28**:521–528.
- MOREIRA, MZ; FG SCHOLZ; SJ BUCCI; LS STERNBERG; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; AC FRANCO. 2003. Hydraulic lift in a Neotropical savanna. *Funct. Ecol.*, **17**:573–581.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Ann Rev Ecol Syst.*, **4**:25–52.
- PARUELO, JM; MR AGUIAR; RA GOLLUSCIO. 1988. Soil water availability in the Patagonian arid steppe: gravel content effect. *Arid Soil Res. Rehab.*, **2**:67–74.
- PARUELO, JM & OE SALA. 1995. Water losses in the Patagonian steppe: a modeling approach. *Ecology*, **76**:510–520.
- PARUELO, JM; EG JOBBAGY; OE SALA; WK LAUENROTH; IC BURKE. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecol. Appl.*, **8**:194–206.
- PRATT, RB & RA BLACK. 2006. Do invasive trees have a hydraulic advantage over native trees? *Biological Invasions*, **8**:1331–1341.
- REICH, PB; DS ELLSWORTH; MB WALTERS; JM VOSE; C. GRESHAM ET AL. 1999. Generality of leaf trait

- relationships: a test across six biomes. *Ecology*, **80**:1955–1969.
- RODRIGUEZ, MV. 2008. *Estructura y funcionamiento de los sistemas radicales en los ecosistemas áridos. Patrones de distribución y funcionamiento radical en el Monte austral*. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue. Argentina.
- RUNDEL, PW & PS NOBEL. 1991. Structure and function in desert root systems. In: *Plant Root Growth: An Ecological Perspective* Atkinson, D. (Ed.), London, UK: Blackwell Scientific Publications. 478 pp.
- SALA, OE; WK LAUENROTH; WJ PARTON WJ; MJ TRILCA MJ. 1981. Water status of soil and vegetation in a short grass steppe. *Oecologia*, **48**:327–331.
- SALA, OE & WK LAUENROTH. 1982. Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia*, **53**:301–304.
- SALA, OE; RA GOLLUSCIO; WK LAUENROTH; A SORIANO. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia*, **81**: 501–505.
- SALA, OE; WK LAUENROTH; WJ PARTON. 1992. Long term soil water dynamics in the shortgrass steppe. *Ecology*, **73**:1175–81.
- SANTIAGO, LS; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; JB FISHER; K MACHADO; ET AL. 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, **140**:543–550.
- SCHENK, HJ & RB JACKSON. 2002a. Rooting depths, lateral root spreads, and belowground/aboveground allometries of plants in water-limited ecosystems. *J. Ecol.*, **90**:480–494.
- SCHENK, HJ & RB JACKSON. 2002b. The global biogeography of roots. *Ecol. Monogr.*, **72**:311–328.
- SCHENK, HJ. 2005. Vertical Vegetation Structure Below Ground: Scaling from Root to Globe. *Progress in Botany*, Vol. 66.
- SCHOLZ, FG; SJ BUCCI; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; AC FRANCO; F MIRALLES-WELHEIM. 2006. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiol.*, **27**:551–559.
- SCHOLZ, FG; SJ BUCCI; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; FC FRANCO; F MIRALLES-WILHELM. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in neo-tropical savanna trees. *Plant Cell Environ.*, **30**:236–248.
- SCHOLZ, FG; SJ BUCCI; G GOLDSTEIN; MZ MOREIRA; FC MEINZER; J-C DOMEQ; R VILLALOBOS; FC FRANCO; F MIRALLES-WILHELM. 2008. Biophysical and life history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees. *Funct. Ecol.*, **22**:773–786.
- SCHULZE, ED; HA MOONEY; OE SALA; E JOBBAGY; N BUCHMANN ET AL. 1996. Rooting depth, water availability and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia*, **108**:503–511.
- SCHWINNING, S & OE SALA. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, **141**:211–220.
- SORIANO, A. 1956. Los Distritos Florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, **10**:323–347.
- SORIANO, A & OE SALA. 1983. Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, **56**:9–15.
- SORIANO, A & OE SALA. 1986. Emergence and survival of *Bromus setifolius* seedlings in different microsites of the Patagonian arid steppe. *Isr. J. Bot.*, **35**:91–100.
- SORIANO, A; RA GOLLUSCIO; EH SATORRE. 1987. Spatial heterogeneity of root systems of grasses in the Patagonian steppe. *Bull. Torrey Bot. Club*, **114**:103–108.
- SORIANO, A. 1990. Missing strategies for water capture in the Patagonian semidesert. *Acad nat Cienc Ex Fis Nat Buenos Aires Monogr.*, **5**:135–139.
- STRATTON, L; G GOLDSTEIN; FC MEINZER. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell Environ.*, **23**: 99–106.
- TARDIEU, F & T SIMONNEAU. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviors. *J. Exp. Bot.*, **49**:419–432.
- YAHDJIAN, L & OE SALA. 2006. Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe. *Ecology*, **87**: 952–962.
- WALTER, H. 1971. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- WARING, RH & RUNNING SW. 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. *Plant Cell Environ.*, **1**: 131–140.
- WILLIAMS, DG & JR EHLERINGER. 2000. Intra- and interspecific variation for summer precipitation use in pinyon juniper woodlands. *Ecol Monogr.*, **70**:517–537.
- WRIGHT, IJ & M WESTOBY. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytol.*, **155**:403–416.