

Biofísica del transporte de agua en el sistema suelo-planta:

Redistribución, resistencias y capacitancias hidráulicas

Lic. Fabián Gustavo Scholz

Director: Dr. Guillermo H. Goldstein

Tesis presentada para optar por el título de Doctor en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Universidad de Buenos Aires, Argentina

2006

Lic. Fabian G. Scholz

Dr. Guillermo H. Goldstein

A mi maravillosa familia

Agradecimientos

En estas situaciones pueden ser realizados al menos dos clases de agradecimientos; los que se deben a razones estrictamente académicas o que están relacionados con el desarrollo del trabajo en si y “los otros”, los que nacen desde lo profundo a partir de hechos trascendentales en la vida. En relación a estos últimos, uno se detiene para pensar y en un instante pasan por la mente infinidad de momentos de la vida, generalmente de los más gratos y donde intervienen los distintos personajes que han contribuido, en distintos tiempos y de diversas maneras, muchísimos de ellos sin saberlo, para llegar juntos al final de algún camino. Y entonces resulta difícil expresar en tan solo una o dos paginas la gratitud hacia ellos. En estos casos, cuando es posible, resulta adecuado usar pocas palabras; palabras que indiquen los importantes condimentos que han incorporado en su paso por nuestras vidas.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales por proveer el marco institucional para la realización de este trabajo

Al personal de la Reserva Ecológica del IBGE por el apoyo logístico brindado durante el desarrollo de los trabajos

A National Science Foundation por el financiamiento de los estudios

A los Dres. Leonel Sternberg (University of Miami), Marcelo Moreira (CENA, Sao Paulo), Augusto Franco (Universidade de Brasilia), Muridatan Haridasan (Universidade de Brasilia), Lucia Meirelles (EMBRAPA, Cerrados), Dalva Ribeiro (Universidade de Brasilia), Gretchen North (Occidental College), Michelle Holbrook (Harvard University), Fernando Miralles-Wilhelm (Florida Internacional University), Jack Fisher (Fairchild Tropical Botanic Garden), con quienes he aprendido diversas técnicas, o han contribuido de diferentes formas durante las distintas etapas del desarrollo del trabajo

Al Dr Frederick Meinzer (USDA, Corvallis) por idénticas razones, pero que merece una mención especial.

A José y Randol, por los momentos compartidos y por su invaluable ayuda durante las tareas de campo.

A todos los integrantes del LEF por el aporte individual al sostenido crecimiento de un increíble grupo de trabajo

Al U.S. Salinity Laboratory por proveer gentilmente el software con códigos que fueron utilizados en parte de este trabajo

A Cata, Xan, Gina, Italo, Beto, Alexandre, Sinara, Jair, Julio, Eddie, Marcelo y Silvialos “nuevos amigos” brasileros con quienes he compartido gratos momentos en Brasil y quienes siempre han tenido una gran consideración por mis trabajos de “pesquisa”

A Geno, Lía y Diego; firmeza, alegría y juvenil energía, respectivamente

A Paula, dedicación y perseverancia

A Gustavo, incondicional.

A Mariana y Mónica, amigas de siempre, y para siempre!

A Pablo, Elida, Tito y Frida, mis tíos, sencillamente mis tíos, y quienes siempre mostraron orgullo por mis diferentes logros.

A Mario, Ari, y Raúl, mis hermanos, y eso lo dice todo.

A Silvy, Maguie y Vane, mis “hermanas políticas” (y eso también lo dice todo!)

A Norita y Baby, mis suegros por definición, mis “otros padres” por adopción. Parámetros de mi vida. Una afinada combinación de sabiduría e inteligencia.

A Rosi y Mario, mis padres. Sin adjetivos, porque por más que los busco no logro encontrar. Simplemente, la “Biblia” en mi vida.

A Guillermo, más que un Director, un “Maestro”. Un amigo. Fuerza, fuerza y más fuerza para el desarrollo de ciencia de excelencia en Argentina. Generador de una increíble reacción “de formación de recursos humanos” en cadena.

A Sandra, mi esposa, para quien no encuentro calificativos que describan la dimensión de su importancia no solo en mi vida, lo que es obvio, sino en el desarrollo de este trabajo. Con toda seguridad su manera de hacer ciencia se traduce en estas páginas, pues mi introducción hacia el mundo de la ecofisiología ha sido de su mano.

Y más que un agradecimiento, un especial pedido de disculpas.....A Sofi e Ian, mis hijos. La permanente frase de Sofi: “¿Papá, ya terminó la tesis?”, seguramente podría traducirse: “Papá, ya es hora de que estés conmigo”

Tabla de contenidos

Resumen.....	1
Abstract.....	3
Capítulo 1. Introducción general.....	5
Capítulo 2. Evidencias y magnitud de la redistribución hidráulica en sabanas Neotropicales.....	9
Capítulo 3. Determinantes y efectos de la redistribución hidráulica en árboles de sabanas Neotropicales.....	21
Capítulo 4. Redistribución hidráulica y flujo de agua no saturado: sus contribuciones relativas a la dinámica del agua en suelos de sabanas Neotropicales.....	39
Capítulo 5. Variaciones diurnas y estacionales en los diámetros de troncos y propiedades biofísicas de los tejidos elásticos e inelásticos de árboles de sabanas Neotropicales.....	56
Capítulo 6. Conclusiones.....	67

RESUMEN

En el presente trabajo se investigaron mecanismos y procesos biofísicos y fisiológicos que regulan el transporte de agua a través del continuo suelo-planta-atmósfera en sabanas del planalto Brasileiro (Cerrado). Se evaluó la existencia, la magnitud y las posibles consecuencias de la redistribución hidráulica (*RH*) y el papel que desempeñan los reservorios internos de agua en el balance hídrico de los árboles del Cerrado. Al trabajar a distintas escalas fue necesaria la utilización de diferentes metodologías, incluyendo un modelo de simulación numérica para obtener resultados a nivel de ecosistema y explorar sus consecuencias. La existencia de *RH* fue determinada por tres técnicas independientes: a- uso de un método de pulsos de calor para la determinación de flujos reversos o negativos (desde la raíz al suelo) en las raíces de los árboles, b-utilización de técnicas isotópicas y c- a través del análisis de las fluctuaciones diarias en los potenciales hídricos del suelo (Ψ_{suelo}). Los patrones de flujo de las raíces de los árboles mostraron que durante la estación seca, el agua obtenida a profundidad es liberada, fundamentalmente durante la noche, en los horizontes más superficiales del suelo a través de los sistemas radiculares. En consistencia con esto, los experimentos de manipulación realizados con agua deuterada mostraron que el agua capturada por las raíces pivotantes de plantas que realizan *RH* es transportada y liberada al suelo por las raíces superficiales. La *RH* fue asociada con la dinámica foliar estacional de las plantas y la arquitectura de los sistemas radiculares. Las especies deciduas y brevideciduas con sistemas radiculares esencialmente dimórficos fueron las que presentaron la mayor frecuencia de ocurrencia de *RH*. Ambas técnicas permitieron determinar que la contribución de la *RH* por parte de los árboles al uso total diario de agua del ecosistema es de escasa magnitud (1%). Este aporte no explicó las fluctuaciones diarias en los Ψ_{suelo} , sugiriendo que la *RH* realizada por el estrato herbáceo-arbustivo o que los movimientos de agua en el suelo por flujo no saturado podrían ser los responsables de las recuperaciones nocturnas del Ψ_{suelo} . La posterior utilización de un modelo de simulación numérica permitió determinar que la mayor contribución al incremento del Ψ_{suelo} durante la tarde y la noche fue aportada por la *RH* y que el flujo de agua no saturado representa como máximo 9,6 % de dicho incremento. Las simulaciones de las variaciones de los Ψ_{suelo} indicaron que durante la estación seca la *RH* podría representar, en valor medio, el 28% de la evapotranspiración total media del Cerrado. Los resultados simulados en ausencia de *RH* mostraron que los Ψ_{suelo} de los horizontes superficiales disminuirían suficientemente como para que las raíces experimenten grandes pérdidas de sus conductividades hidráulicas con la consecuente disminución de la capacidad del sistema de transporte de agua de las plantas. El grado de ajuste entre los resultados obtenidos por simulación y los valores observados de Ψ_{suelo} en el campo para distintas profundidades varió

entre 82 y 91 %. Los estudios realizados sobre la capacitancia de los tejidos de los troncos y ramas (corteza y xilema) demostraron que los reservorios de agua contribuyen a mantener la eficiencia del sistema de transporte de agua y a reducir las variaciones diarias y estacionales en los potenciales hídricos foliares. Las especies con mayor capacitancia total ($190 \text{ Kg m}^{-3} \text{ MPa}^{-1}$) alcanzaron valores de potenciales hídricos foliares mínimos menores que especies con menor capacitancia ($60 \text{ Kg m}^{-3} \text{ MPa}^{-1}$). El uso de agua de los reservorios internos fue asociado a las fluctuaciones diarias en los diámetros de los troncos, medidas con dendrómetros electrónicos, y a la dinámica de los flujos basales de agua y de la transpiración. La contribución de estos reservorios al uso diario total de agua calculada a través de las propiedades biofísicas de los tejidos y de los retardos entre el inicio de los flujos basales y de las ramas representaron entre 11 y 30%, dependiendo de la especie. Este estudio demuestra que el transporte de agua en el continuo suelo-planta en árboles de sabanas Neotropicales no solo está determinado por las magnitudes y las variaciones de las resistencias y fuerzas motrices sino que también intervienen otros mecanismos y procesos como la *RH* y la capacitancia interna de las plantas que ayudan a amortiguar los efectos de déficit hídricos diarios y estacionales.

Palabras clave: *capacitancia, dendrómetros, flujo de agua no saturado, flujo reverso, método de pulsos de calor, potencial hídrico, sabanas Neotropicales, redistribución hidráulica, reservorios internos de agua, resistencias hidráulicas.*

ABSTRACT

Biophysical and physiological mechanisms and processes that regulate water transport along the soil-plant-atmosphere continuum were studied in the central savannas of Brazil (Cerrado). The magnitude and the possible consequences of the hydraulic redistribution (*HR*), as well as the role of the internal water storages on the water economy of Cerrado trees, were assessed using different approaches and scales. Consequently it was necessary to utilize several methodologies and techniques, including a mathematical model that was used to extrapolate to the ecosystem level studies done at a lower level of organization. Hydraulic redistribution was studied by three different independent techniques: 1. Heat pulse to estimate sap fluxes in roots and stems. 2. Stable isotope techniques, and 3. Diurnal fluctuations in soil water potentials. The observed sapflow patterns suggested that during the dry season water obtained by tap roots at depth was transported and released to upper and drier soil layers, particularly during the nighttime. Similar results were obtained with labeled water (deuterated water) that was observed in higher abundance in roots and around the soil of trees that hydraulically lifted water during the dry season. There is an association between frequency of trees within a species that performed *HR* and the seasonal patterns of leaf dynamics. Deciduous and brevideciduous tree species with dimorphic root systems tended to perform *HR* more frequently than evergreen tree species. Results from heat pulse and stable isotope techniques indicated that the contribution of *HR* from woody plants to the total daily water used of Cerrado vegetation was relatively small (1%). This result, as well as results of model simulations, suggested that the herbaceous layer should make substantial contribution to the ecosystem level *HR* in order to explain the daily and seasonal patterns of soil water potentials. Result of model simulation also indicated that non saturated water flow did not contributed more than 9.6 % to the water content fluctuations during the dry season. The model was able to predict between 82 and 91% of the observations in soil water potentials in the field suggesting that the assumptions of the mathematical model and parameter estimations were correct. The models suggest that *HR* maintain the water potentials of the upper soil layers relatively high to prevent cavitations and dysfunction of the water transport system. Without *HR*, the soil water potential would have dropped to very low soil water potential levels preventing water and nutrient uptake during the peak of the dry season. The elastic and inelastic stem water storage, that are very conspicuous in most Cerrado tree species, helped to maintain an adequate water relations of woody plants, even during the dry season. The species with higher capacitance (190 Kg m^{-3}) were able to maintain higher leaf water potentials than species with

lower stem capacitance (60 Kg m^{-3}). The diurnal changes in stem expansions and contraction, measured with electronic dendrometers, was consistent with water storage utilization and recharge and sap flow dynamics in the main stem. The contributions of the internal water storage to total daily water utilization ranged from 11 to 33%, depending on the species. This study demonstrated that the water transport in the soil-plant continuum in trees of Neotropical savannas is influenced by the magnitudes and variations of the hydraulic resistances and driving forces for water transport (gradient in water potentials) and also by processes and mechanisms such as *RH* and internal capacitance of plants which help to buffer the effects of diurnal and seasonal water deficits in the extreme seasonal environment of the tropical Brazilian savannas.

Keywords: *capacitance, dendrometers, heat pulse methods, hydraulic redistribution, isotopic techniques, neotropical savannas, reverse flow, soil-roots resistances, water potencial, unsaturated water flow, water storage.*

Capítulo 1

Introducción general

La disponibilidad de agua en el suelo constituye un factor clave para el crecimiento y la actividad fisiológica de las plantas, la composición y distribución de especies, así como el funcionamiento de los ecosistemas y los balances a largo plazo de agua, carbono y nutrientes. En los ecosistemas de sabanas, los cuales están caracterizados por la dominancia de un estrato continuo de plantas herbáceas y un estrato discontinuo de árboles y arbustos, la disponibilidad de agua para las plantas está determinada principalmente por los patrones estacionales de precipitación (Walter 1987). Las sabanas tropicales ocupan el 65% de la superficie de África, el 60% de Australia y el 35% de Sudamérica. Durante las últimas décadas, la actividad antrópica ha transformado parcialmente el paisaje de estos ecosistemas, y la magnitud de los cambios y factores que determinan aquella transformación varían de continente a continente. En particular las sabanas del Centro de Brasil (Cerrado), son un buen ejemplo de la expansión de las fronteras agrícolas y de la extracción de recursos forestales, lo cual afecta la biodiversidad y modifica el funcionamiento del ecosistema en términos de flujos de energía, agua y nutrientes.

La disponibilidad de agua en el suelo y los procesos de absorción de agua y nutrientes por las diferentes especies de un determinado ecosistema y en particular de las sabanas tropicales, son determinantes importantes de las respuestas de las plantas durante prolongados periodos de sequía. Información sobre la distribución de raíces y un conocimiento básico de los mecanismos de extracción de agua del suelo y del transporte de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera constituyen aspectos clave para comprender las diferencias entre las plantas respecto a las preferencias de hábitat y a sus requerimientos ecológicos. La presencia de sistemas radiculares extensos, dimórficos y profundos puede facilitar la absorción de agua desde un gran volumen de suelo o de los horizontes de mayor profundidad; por lo tanto un mayor aporte de foto-asimilados a las raíces puede ayudar a las plantas a mantener un balance hídrico favorable en condiciones ambientales caracterizadas por la estacionalidad marcada en las precipitaciones. La absorción de agua del suelo por las raíces depende de la densidad y distribución de raíces, de la presencia de gradientes de potencial hídrico entre las raíces y el suelo, de las características físicas del suelo y de la demanda de agua por la planta. La interacción entre estos factores determina la magnitud de los flujos de agua entre el suelo y las raíces. Los patrones de absorción, uso y redistribución de agua por las raíces de las plantas tienen un impacto considerable sobre los

ciclos hidrológicos de los ecosistemas terrestres (Jackson et al. 2000). Existen evidencias experimentales (Caldwell y Richards 1989, Dawson 1993, Ryel et al. 2002, Scholz et al. 2002, Ludwig et al. 2003, Moreira et al. 2003, Meinzer et al. 2004) de que en muchos ecosistemas áridos, plantas con sistemas radiculares que exploran diferentes horizontes del suelo pueden transferir agua desde las porciones más húmedas a las más secas del perfil, principalmente durante la noche (proceso conocido como Redistribución hidráulica). Aunque el rol de la redistribución hidráulica en la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas es reconocido, no existe información sobre cuán ampliamente está distribuido este proceso entre las especies y cual es su efecto sobre el balance hídrico de cada planta y a nivel de ecosistema. La magnitud y las consecuencias de la redistribución hidráulica están determinadas por múltiples factores incluyendo gradientes de potenciales hídricos entre varios puntos dentro del sistema suelo-planta, resistencias al flujo de agua dentro de la planta, resistencias al flujo de agua en el suelo y la distribución espacial de los sistemas radiculares.

El balance hídrico de las plantas, en general, no puede ser evaluado adecuadamente sin considerar las diferentes resistencias al flujo de agua desde las raíces hasta las hojas (Elheringer 1994). Cuando las plantas carecen de adaptaciones que controlan las pérdidas de agua por las hojas (Kramer 1980), tasas altas de transpiración podrían producir una disminución del potencial hídrico foliar que provocaría la disfunción del sistema de transporte de agua y la cavitación de conductos del xilema (Tyree y Sperry 1989). La regulación estomática de las pérdidas de agua puede modular la tasa de transpiración de modo que los efectos negativos como consecuencia de la disminución del potencial hídrico sean minimizados sin una restricción aparente en la ganancia de carbono (Meinzer 2002). Las diferencias existentes en el balance hídrico entre especies o dentro de una misma especie no solo dependen de diferencias en la sensibilidad de los estomas a factores ambientales, como una demanda evaporativa alta de la atmósfera, temperaturas elevadas o bajos potenciales hídricos del suelo o la hojas (Davies y Zhangs 1991), sino también del desarrollo diferencial de los sistemas radiculares (Larcher 2003). Por otro lado, diferencias intra o inter específicas en las fluctuaciones diurnas y estacionales en el potencial hídrico pueden ser indicadoras de acceso a diferentes fuentes de agua del suelo, las cuales varían con la profundidad.

Un análisis de los determinantes de la magnitud del flujo de agua y sus vías de circulación en

el continuo suelo-planta-atmósfera ha sido descrito mediante una analogía con la circulación de corriente en circuitos eléctricos (p.e. van den Hornert 1948, Tyree 1997). En esta analogía el flujo de agua es equivalente a la corriente eléctrica, las diferencias de potencial hídrico entre porciones del continuo son análogas a las diferencias de tensión en el circuito eléctrico y las resistencias hidráulicas al flujo de agua son asociadas con las resistencias eléctricas (Figura 1).

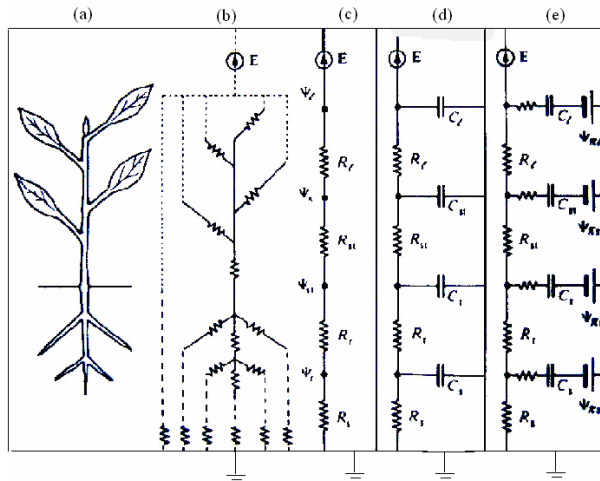


Figura 1. (a) Esquema simplificado de una planta; (b) la correspondiente red de resistencias al flujo, incluyendo las resistencias en el suelo, en las raíces, en el tronco y en las hojas y considerando la evaporación como el generador constante de la corriente (E); (c) un circuito simplificado con la red de (b) representada como una serie lineal con las resistencias hidráulicas en el suelo (R_s), en las raíces (R_r), en el tronco (R_t) y en las hojas (R_f), las cuales están indicadas como resistores simples; (d) como en (c) pero incluyendo la capacitancia (C) de los tejidos; (e) como en (d) pero incluyendo las resistencias a la transferencia de agua desde o hacia el reservorio y las fuentes de voltaje ($\Psi\pi$) que representa el potencial osmótico de cada componente. En este caso la caída de voltaje a través de cada capacitor representa la presión de turgor. (Adaptado de Jones 1992).

Sin embargo en el continuo suelo-planta-atmósfera, el flujo de agua no solamente está determinado por las resistencias y las fuerzas motrices o diferencias de potencial hídrico tal como sugiere la analogía hidráulica de la primera ley de Ohm. En una planta los determinantes son más complejos e incluyen la regulación de la cantidad de área foliar o superficie evaporativa, los movimientos de apertura y cierre estomático (Pearcy et al. 1989), las resistencias hidráulicas en el sistema de transporte determinadas principalmente por las características de los conductos del xilema (Tyree y Sperry 1989), la osmorregulación (Balling y Zimmermann 1990), la frecuencia con que ocurren la formación y reparación de embolismos y la presencia de reservorios internos de agua (Goldstein et al. 1998, Bucci et al. 2004). Todos estos componentes del balance hídrico de las plantas pueden producir relaciones no lineales y reacciones instantáneas entre el flujo de agua medido en el xilema activo de los troncos y la transpiración de las hojas. Los cambios en la

conductancia hidráulica que se observan a medida que la disponibilidad de agua en el suelo disminuye, pueden ser atribuidos parcialmente a variaciones en la proporción de raíces/hojas, o a la capacidad de absorción y permeabilidad de las raíces (Reich y Hinkley 1989, Steudle 2000).

Los mecanismos compensatorios o de ajustes que ocurren en las plantas durante el desarrollo de un periodo de sequía pueden ser el resultado de respuestas coordinadas entre la biomasa aérea (tallos y hojas) y la biomasa subterránea (Bradford y Hsiao 1992) y pueden depender de diferencias especie-específicas en el crecimiento de las raíces, de la accesibilidad al agua en diferentes horizontes del suelo, de la actividad de las raíces y de la eficiencia en el transporte de agua. La capacidad para acceder y mantener un abastecimiento estable de agua a los troncos y tallos así como para mantener conexiones hidráulicas adecuadas entre estos compartimientos, lo cual en última instancia asegura el balance apropiado entre la oferta y demanda de agua, puede determinar el éxito de una especie dentro del ecosistema.

El Cerrado está caracterizado por una fuerte estacionalidad en las precipitaciones, altos déficit de saturación del aire y suelos con baja disponibilidad de nutrientes. La diversidad de especies del Cerrado es una de las más altas entre todos los ecosistemas de sabanas (Solbrig 1996; Klink y Machado 2005). Aunque existe una proporción alta de árboles de especies siempreverdes, el Cerrado presenta un continuo de fenologías que abarca desde especies que permanecen sin hojas por largos periodos hasta especies siempre verdes que mantienen una importante superficie de intercambio de gases durante todo el año (Lenza 2005). Los sistemas radiculares de las especies leñosas del Cerrado no parecen explorar horizontes del suelo definidos, de acuerdo con el modelo de las dos capas de Walker y Noy-Meir (1982), sino que existiría un continuo en los patrones de utilización del agua del suelo por las plantas del estrato leñoso. Las plantas del Cerrado poseen diferentes combinaciones de características morfológicas y funcionales que les permiten mantener considerables actividades fisiológicas y metabólicas durante la estación seca, periodo en el que la mayoría de las especies leñosas renuevan sus hojas.

Los principales objetivos de este estudio fueron:

1. Estudiar factores que determinan el transporte de agua tanto dentro del suelo y de la planta como en la interface entre estos dos compartimientos del continuo suelo-planta-atmósfera en ecosistemas de sabanas Neotropicales.
2. Determinar la magnitud del movimiento de agua entre distintos horizontes del suelo vía los sistemas radiculares (Redistribución hidráulica) de las plantas leñosas del Cerrado e identificar factores ambientales y de las plantas que regulan este proceso.
3. Identificar las consecuencias de la redistribución hidráulica para la fisiología y crecimiento de las plantas del Cerrado.
4. Evaluar la importancia de mecanismos alternativos a la redistribución hidráulica, como el flujo

de agua no saturado, en el movimiento de agua entre diferentes horizontes del suelo.

5. Analizar el papel que desempeñan los reservorios internos de agua de las plantas leñosas en el balance hídrico de las mismas.

El enfoque de este estudio fue fundamentalmente biofísico, por lo cual fueron utilizados distintos métodos o consideraciones propias de la Física durante la investigación de los diferentes procesos. Se trabajó a diferentes escalas, se realizaron experimentos de manipulación bajo condiciones controladas y se utilizó un modelo de simulación numérica. Además se usó una gran cantidad de equipos electrónicos, algunos de los cuales fueron desarrollados, contruídos o adaptados durante el desarrollo de este estudio.

Los resultados de este estudio están presentados en cuatro capítulos independientes donde se incluye toda la información empírica y teórica obtenida durante el curso de la investigación, un capítulo de Introducción general (**Capítulo 1**) donde se indica el enfoque de estudio, el objeto de estudio y los objetivos generales, y un capítulo final (**Capítulo 6**) donde se presentan las conclusiones generales del trabajo. Los capítulos 2 a 5 son desarrollados mediante una introducción, descripción de los materiales y métodos usados, presentación de resultados y discusión de los mismos. Debido a esta forma de presentación, en algunos casos pueden existir reiteraciones, en particular en los materiales y métodos, pero facilita al lector la comprensión del material sin tener que recurrir a los capítulos anteriores.

En el **Capítulo 2** se evalúa la existencia de redistribución hidráulica en el Cerrado utilizando tres técnicas independientes: sistemas de pulso de calor para medir flujos en raíces y tallos, alimentación de raíces pivotantes con agua marcada con Deuterio y fluctuaciones diarias en los potenciales del suelo por medio de técnicas psicrométricas. Este capítulo constituye, en parte, un resumen de tres publicaciones en revistas con referato, de un capítulo de libro y de información no publicada. Las publicaciones, en las cuales siendo autor o coautor he tenido una activa participación en todas las etapas de su desarrollo, son:

- 1-Scholz, F.G., Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC. y Franco AC. (2002). Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 660-672.
- 2-Moreira MZ, Scholz F.G., Bucci SJ, Sternberg LS, Goldstein G, Meinzer FC, y Franco AC (2003) Hydraulic lift in a neotropical savannah. *Functional Ecology* 17(5): 573-581.
- 3-Meinzer, F.C., Brooks, J.R, Bucci, S.J, Goldstein G., Scholz F.G., y Warren J. (2004). Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types. *Tree Physiology* 24: 919-928.
- 4-Scholz, F.G, Bucci S.J, Moreira M., Goldstein G., L. Sternberg y Meinzer FC. (2004). Redistribución hidráulica de agua del suelo por árboles de sabanas neotropicales. En: *Fisiología Ecológica en Plantas*. Ed. Hernán Marino Cabrera, Valparaíso, Chile.

El **Capítulo 3** consiste en un estudio de los determinantes y efectos de la redistribución hidráulica. Se evaluó de que modo la variabilidad existente en la arquitectura de los sistemas radiculares de nueve especies arbóreas del Cerrado puede determinar la existencia o no de flujo de agua entre las capas más húmedas del suelo y las más secas vía las raíces y su relación con grupos fenológicos diferentes. Por otro lado se estudió el efecto que la redistribución hidráulica puede tener sobre las resistencias hidráulicas de las raíces y los posibles mecanismos que podrían influir sobre este proceso.

En el **Capítulo 4** se utiliza un modelo de simulación numérica para determinar las contribuciones del flujo de agua no saturado (movimiento de agua a través de los poros del suelo) y la redistribución hidráulica (movimiento de agua a través de las raíces) a la dinámica del contenido de agua del suelo.

En el **Capítulo 5** se estudian las fluctuaciones diurnas y estacionales en los diámetros de los troncos considerando al xilema y a la corteza en forma independiente y la relación de estas fluctuaciones con la utilización de agua almacenada en los troncos. Se evaluó la contribución de los reservorios internos de agua al balance hídrico de las plantas por dos métodos independientes: i- estudiando la dinámica diaria entre los flujos de agua en la base de los árboles y en las ramas terminales cerca de las hojas y ii- haciendo uso de propiedades biofísicas de los tejidos.

REFERENCIAS

- Balling, A. y U. Zimmermann. 1990. Comparative measurements of the xylem pressure of *Nicotiana* plants by means of the pressure bombs and pressure probe. *Planta* 182:325-338.
- Bradford, J. y T.C. Hsiao. 1992. Physiological responses to moderate water stress. In: O.L. Lange, P.S. Osmond, P.S. Nobel y H. Ziegler (Eds). *Encyclopedia of Plant Physiology*. 12 B. Physiological plant Ecology II. Water relations and carbon assimilation. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 263-324.
- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, J.A. Hinojosa, W.A. Hoffmann, y A. C. Franco. 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* 24:1119-1127.
- Caldwell M.M. y J.H. Richards. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by roots. *Oecologia* 79: 1-5.
- Davies, W.J. y J. Zhang 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plant in drying soils. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*.42:55-76.
- Dawson, T.E. 1996. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiology* 16: 263-272.
- Elheringer, J.R. 1994. Variation in gas exchange characteristics among desert plants. In E-D Shultze y M.M. Caldwell (eds). *Ecological Studies* 100:361-392.
- Goldstein G., J.L. Andrade, F.C. Meinzer, N.M. Holbrook, J. Cavelier, P. Jackson and A. Celis. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical

- forest canopy trees. *Plant Cell and Environment* 21:397-406.
- Jackson, R.B., J.S. Sperry y T.E. Dawson. 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends Plant Science*. 5:482-488.
- Jones, H.G. 1992. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press, 428p
- Klink, C.A. & Machado, R.B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19 (3).
- Kramer, P.J. 1980. Drought stress and the origin of adaptation. In; N.C. Turner y P.J. Kramer (eds). *Adaptation to water and high temperature stress*. New York, Brisbane, Toronto 353-361.
- Irvine J., M.P. Perks, F. Magnani y J. Grace. 1998. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology* 18:393-402.
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer-Verlag. Berlin. Heilderber, New York, pp.513.
- Ludwig, F., T.E. Dawson, H Kroon, F Berendse y H.H.T. Prins. 2003. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia* 134: 293-300.
- Meinzer, F.C. 2002. Co-ordination of liquid and vapor phase water transport properties in plants. *Plant Cell and Environment* 25:265-274.
- Meinzer, F.C., J.R. Brooks, S.J. Bucci, G. Goldstein, F.G. Scholz y J.M. Warren. 2004. Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types. *Tree Physiology* 24: 919-928.
- Moreira, M.Z., F.G. Scholz, S.J. Bucci, L.S. Sternberg, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2003. Hydraulic lift in a Neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573-581.
- Oliveira, E.D. Fenologia, demografia foliar e características foliares de espécies lenhosas de um cerrado sentido restrito no Distrito Federal e suas relações com as condições climáticas. Tese de mestrado. Universidade de Brasília, Brasil, pp. 155.
- Pearcy R.W., E.D. Schultze y R. Zimmermann. 1989. Measurement of transpiration and leaf conductance: In: Percy R.W., Ehleringer J. Mooney H.A., Rundel P.W. (eds). *Plant physiological ecology*. Chapman and Hall, London, pp 137-159.
- Reich, P.B., y T.M. Hinkley. 1989. Influence of predawn water potential and soil to leaf hydraulic conductance on maximum daily diffusive conductance on two oak species. *Functional Ecology* 3:719-723.
- Ryel, R.J., M.M. Caldwell, C.K Yoder, D. Or y A.J. Leffler. 2002. Hydraulic redistribution in a stand of *Artemisia tridentata*: evaluation of benefits to transpiration assessed with a simulation model. *Oecologia* 130:173-184.
- Scholz, F.G., S.J. Bucci, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by Neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- Solbrig O.T. 1996. The diversity of the savanna ecosystem. In: Solbrig O.T., Medina E. and Silva J.F. (Eds.) *Biodiversity and savanna Ecosystem Processes - A Global Perspective*, Ecological Studies, Vol. 121. Springer, Berlin.
- Stedde, E. 2000. The cohesion tension mechanisms and acquisition of water by plant roots. *Annual Review Physiology and Molecular Biology* . 52:847-875.
- Tyree, M.T., J.S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review Physiology and Molecular Biology* 40:19-38.
- Tyree, M.T. 1997. The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. *Journal of Experimental Botany*: 48:1753-1765.
- Van den Honert, T.H. 1948. Water transport implants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society* 3:146-153.
- Walter, B.H. 1987. Predicting savanna vegetation structure on the basis of plant available moisture (PAM) and plant available nutrients (PAN): A case of study from Australian. *Journal of Biogeography* 24: 813-825.
- Walter, B.H., y I. Noy Meir. 1982. Aspects of stability and resilience in the savanna ecosystems. In B.J. Huntley y B.H. Walker (eds). *Ecology of tropical savannas*. Ecological Studies 42:556-590.

Capítulo 2

Evidencias y magnitud de la redistribución hidráulica en sabanas Neotropicales

INTRODUCCION

El movimiento de agua desde las porciones más húmedas hacia las más secas del perfil del suelo a través de los sistemas radiculares de las plantas es conocido como ascenso hidráulico (Richards y Caldwell 1987, Caldwell et al. 1989). La dirección del movimiento del agua es típicamente hacia arriba, desde las capas más profundas hacia las más superficiales del suelo. Sin embargo algunos estudios recientes han demostrado que las raíces también pueden redistribuir agua desde las capas más superficiales hacia las más profundas (Burgess et al. 1998, Schulze et al. 1998, Smith et al 1999, Ryel et al. 2002). Es por este motivo que recientemente se ha denominado a este proceso como redistribución hidráulica (*RH*, Burgess et al. 1998). Es un proceso netamente pasivo que requiere, además de sistemas radiculares con raíces individuales que exploran diferentes horizontes del suelo, un gradiente de potencial hídrico en el suelo (Ψ_{suelo}), un potencial hídrico (Ψ) menos negativo en el xilema de las raíces que en el suelo circundante a ellas, resistencias relativamente bajas al flujo reverso en las raíces (en el sentido desde las raíces hacia el suelo) y en la interfase suelo-raíz. La *RH* ocurre usualmente durante la noche, cuando la transpiración ha disminuido lo suficiente como para permitir que el Ψ en las raíces sea mayor que el de las porciones más secas del perfil del suelo. Este proceso puede contribuir de manera significativa tanto al balance hídrico de las plantas que lo realizan como al de sus plantas vecinas (Dawson, 1993). El agua liberada por las raíces al suelo puede ser reabsorbida cuando la transpiración excede la cantidad de agua capturada por las raíces más profundas (Caldwell et al. 1998). Además de esta influencia positiva sobre el balance hídrico de las plantas durante periodos de sequía, la *RH* también puede mejorar la captura de nutrientes por parte de las raíces finas ubicadas en la porción superior del perfil del suelo, con mayor contenido de nutrientes, la cual normalmente sufre una severa disminución del contenido de agua en ambientes caracterizados por una prolongada estación seca, y así mismo podría contribuir para mantener la actividad de las micorrizas y las bacterias fijadoras de nitrógeno de las raíces.

El modelo clásico que explica el funcionamiento de las sabanas tropicales las describe como compuestas por dos estratos independientes (herbáceo y arbustivo-arbóreo), que exploran horizontes del suelo con diferente dinámica estacional

en la disponibilidad de agua (Walker y Noy-Meir, 1982, Knoop y Walker 1985, Sarmiento et al. 1985). De acuerdo a este modelo, propuesto inicialmente por Walker y Noy-Meir (1982), los sistemas radiculares superficiales de las gramíneas son los principales competidores por el agua en la parte superior del perfil del suelo, mientras que las plantas leñosas tienen acceso exclusivo a las fuentes de agua más profundas y más estables en el tiempo. En consistencia con este modelo de sabanas tropicales, las plantas siempreverdes de las sabanas de Venezuela mantienen, en general, potenciales hídricos foliares mínimos relativamente constantes durante la larga estación de sequía mientras las plantas herbáceas mueren o entran en receso metabólico a medida que sus potenciales hídricos disminuyen conforme lo hace el potencial hídrico de las capas superiores del suelo (Goldstein et al. 1985, Sarmiento et al. 1985).

Mientras las sabanas tropicales del norte de Sudamérica están caracterizadas por una diversidad de plantas leñosas relativamente baja, las sabanas del centro de Brasil (Cerrado) se caracterizan por presentar una amplia diversidad de especies leñosas con diferentes fenologías y patrones de los sistemas radiculares. En la región del Cerrado pueden encontrarse más de 500 especies de árboles y grandes arbustos (Ratter et al. 1996), y aun un área relativamente pequeña puede contener hasta 70 o más especies de plantas vasculares (Felfili et al. 1998). A partir del análisis de las abundancias naturales de isótopos de hidrógeno presentes en el agua de las plantas y del suelo, Jackson et al. (1999) concluyeron que los árboles del Cerrado extraen agua de un amplio rango de profundidades del suelo, y que las proporciones de isótopos de Hidrógeno en el perfil del suelo eran consistentes con el ascenso y liberación de agua por las raíces. La coexistencia del gran número de especies con diferentes morfologías de los sistemas radiculares y la posible redistribución de agua del suelo a través de las raíces sugiere que la utilización y la dinámica del agua del suelo sean más complejas que la propuesta por el modelo de las dos capas.

Las sabanas del centro de Brasil están sometidas a un prolongado periodo sin lluvias el cual conduce a una sequía intensa en la porción superior del perfil del suelo (Franco 1998) y consecuentemente a la formación de gradientes verticales del Ψ_{suelo} . Por otra parte el Cerrado está caracterizado por la presencia de plantas leñosas con diferentes arquitecturas de los sistemas radiculares (profundos, dimórficos y

superficiales), y por especies herbáceas con sistemas radiculares más superficiales (hasta 1 m de profundidad). Esta combinación de características debería representar un sistema ecológico favorable para evaluar la ocurrencia y la magnitud de la *RH*, proceso que podría tener consecuencias directas, principalmente durante las prolongadas estaciones de sequía, sobre las resistencias hidráulicas de las raíces y de la región de contacto suelo-raíz, las cuales constituyen una de las principales componentes de la resistencia hidráulica total al transporte de agua desde el suelo hasta la atmósfera a través de las plantas.

Los objetivos de este estudio fueron: 1- determinar la existencia de *RH* en las sabanas del Cerrado, 2- determinar el patrón y dirección de la captura y transferencia de agua por las raíces de especies leñosas dominantes del Cerrado durante la estación seca y su relación con la *RH*, 3- determinar el grado de contribución del agua ascendida y liberada por las raíces hacia el suelo al balance hídrico de plantas vecinas y 4- cuantificar la magnitud de la *RH* a nivel de comunidad. Se utilizó un sistema de pulsos de calor que permitió la medición bi-direccional de flujos en troncos y raíces (Burgess et al. 1998, Scholz 2001, Scholz et al. 2002). Se realizaron manipulaciones experimentales: a- se evaluó la respuesta de la *RH* a cambios en las condiciones ambientales o de las plantas a través de la irrigación de la superficie del suelo o de la cobertura de plantas para restringir la transpiración; b- se alimentaron con agua deuterada raíces pivotantes de plantas con sistemas radiculares dimórficos para evaluar la utilización por plantas vecinas del agua liberada por *RH*. También se evaluaron las fluctuaciones diarias de los potenciales hídricos y de los contenidos volumétricos de agua del suelo para diferentes profundidades.

MATERIALES Y METODOS

Descripción del sitio y material de estudio

La vegetación del Cerrado comprende diferentes clases fisonómicas de vegetación de las cuales se seleccionaron: cerrado denso, una sabana con alta densidad de árboles (2800 ind ha⁻¹) y campo cerrado, una sabana abierta (1700 trees ha⁻¹). Este estudio fue realizado durante las estaciones secas de 2000, 2001 y 2002 en la Reserva Ecológica del Instituto Brasileiro de Geografía y Estadística (IBGE), una estación experimental localizada a 33 Km al Sur de la ciudad de Brasilia, Brasil (15° 16' S, 47° 53' O, altitud 1100m). El promedio anual de precipitación en el área es de aproximadamente 1500 mm con una pronunciada estación seca desde Mayo a Setiembre, durante la cual la humedad relativa del aire es extremadamente baja durante el día, pudiendo disminuir hasta 10%. La temperatura media mensual varía entre 19 y 23 °C y la amplitud térmica diaria durante la estación seca es de 20 °C aproximadamente. Los suelos son oxisoles profundos, con un alto contenido de arcillas, pero a pesar de ello son extremadamente bien drenados.

Para este estudio se seleccionaron diez especies entre las 25 especies leñosas con el mayor índice de valor de importancia (Felfili et al. 1994): *Sclerolobium paniculatum* Vog. (Leguminosae), un árbol siempreverde de hasta 12 m de altura con hojas compuestas con 4 a 6 folíolos de tamaño medio; *Schefflera macrocarpa* (Seem.) D.C. Frodin (Araliaceae), un árbol siempreverde de hasta 10 m de altura con hojas compuestas palmadas en racimos cercanos al ápice de las ramas; *Birsonima crassa* Nied. (Malpighiaceae), un arbusto o árbol brevideciduo de hasta 5 m de altura con hojas simples, de tamaño medio y escleromórficas; *Styrax ferrugineus* Nees y Mart. (Styracaceae), un árbol siempreverde de hasta 15 m de altura con hojas simples de tamaño medio; *Dalbergia miscolobium* Benth (Leguminosae), un árbol brevideciduo de hasta 12 m de altura con hojas compuestas con 5 a 10 pares de pequeños folíolos; *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae), un árbol deciduo, generalmente de pequeño tamaño, con hojas simples y opuestas; *Blepharocalix salicifolius* (H.B. y K.) Berg. (Myrtaceae), un árbol brevideciduo de hasta 10 m de altura con hojas simples pequeñas; *Vochysia elliptica* Mart. (Vochysiaceae), un árbol siempreverde de hasta 5 m de altura con hojas simples de pecíolos cortos y *Kielmeyera coriacea* Mart. (Guttiferae) y *Aspidosperma tomentosum*, Mart. (Apocynaceae), árboles deciduos de hasta 5 m de altura con hojas simples, grandes y escleromórficas. Se realizaron excavaciones de los sistemas radiculares de individuos representativos de estas especies para determinar su morfología.

Flujo de agua

Para medir los flujos de agua en raíces y troncos se utilizaron sistemas de pulsos de calor modificados; la técnica esta basada en el trabajo de Marshall (1958) y recientemente desarrollada por Burgess et al. (1998) y optimizada y justificada matemáticamente por Scholz (2001). Aplicando un voltaje conocido se liberaron pulsos de calor de duración controlada (3 a 6 seg.) a intervalos preestablecidos, a través de un calentador lineal (~18 Ω) formado por un arrollamiento denso de espiras de Ni-Cr introducidas en un micro-capilar de vidrio (10 μl) y luego en una aguja hipodérmica. El incremento de temperatura resultante fue medido por dos sensores de temperatura (termopares cobre-constantán) ubicados equidistantes del calentador y a 0,6 cm. corriente arriba y corriente abajo del mismo (Scholz et al 2002). Las termocuplas fueron conectadas, a través de cables de extensión de cobre-constantán doblemente aislados, a sistemas automáticos de adquisición de datos (data loggers CR10X, Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA) aislados dentro de una caja hermética para minimizar efectos de diferencias de temperatura entre las entradas de las termocuplas. El sistema de adquisición de datos controla a su vez la duración e intervalo de los pulsos. Para más detalles sobre el sistema de pulso de calor modificado y la correspondiente programación de los sistemas de adquisición de datos ver Scholz (2001). Tanto los sensores de temperatura como el calentador

de cada sistema fueron insertados, embebidos en pasta de disipación térmica, en orificios radiales realizados previamente sobre las raíces y/o troncos utilizando una guía para minimizar errores por espaciamento. La velocidad de los pulsos de calor (V_h , m s⁻¹) fue calculada de acuerdo a Marshall (1958) como:

$$V_h = D_t / x [\ln (\Delta T_1 / \Delta T_2)] \quad (1)$$

donde D_t (cm² s⁻¹) es la difusividad térmica de la madera fresca, x (m) es la distancia entre el calentador y los sensores de temperatura y ΔT_1 y ΔT_2 (°C) son los incrementos de temperatura en puntos equidistantes del calentador corriente abajo y corriente arriba respectivamente, luego de la liberación del pulso de calor. Los cálculos estuvieron basados en las mediciones realizadas entre los 60 y 100 segundos posteriores a la liberación del pulso de calor, intervalo en el que el cociente $\Delta T_1 / \Delta T_2$ es más estable (Scholz 2001). La difusividad térmica de la madera fresca fue calculada para tronco y raíces de cada una de las especies estudiadas de acuerdo al procedimiento sugerido por Burgess et al. (2001a) usando una ecuación presentada por Marshall (1958):

$$D_t = K_{sw} / (\rho_{sw} c_{sw}) \quad (2)$$

donde K_{sw} (Wm⁻¹°C⁻¹), ρ_{sw} (Kg m⁻³) y c_{sw} (J Kg⁻¹°C⁻¹) son, respectivamente, la conductividad térmica, la densidad y el calor específico del tejido de conducción de agua. La conductividad térmica fue estimada utilizando una modificación de Burgess et al. (2001a) de la ecuación presentada por Swanson (1983):

$$K_{sw} = K_s m (\rho_{dw} / \rho_s) + K_{dw} [1 - m (\rho_{dw} / \rho_s)] \quad (3)$$

donde K_s y K_{dw} (Wm⁻¹°C⁻¹) son, respectivamente, la conductividad térmica de la savia (agua) y de la madera seca, m es la proporción de agua en el tejido de conducción, ρ_{dw} (Kg m⁻³) es la densidad de la madera seca y ρ_s (Kg m⁻³) es la densidad de la savia. La conductividad térmica de la madera seca fue calculada de acuerdo a Swanson (1983) como:

$$K_{dw} = 4.184 \times 10^{-2} (21 - 20F_v) \quad (4)$$

donde F_v es la fracción vacía del tejido de conducción definida como uno menos la suma de las fracciones sólida y líquida. El calor específico del tejido de conducción fue calculado a partir del calor específico del agua y sus partes constituyentes sólidas (Anónimo 1995). Se obtuvieron al menos 10 muestras de tallos y raíces de cada especie para la determinación de los parámetros mencionados más arriba. En todos los casos las muestras fueron colectadas antes del amanecer. Los valores de D_t obtenidos de este modo variaron entre 0,0016 y 0,0022 cm²s⁻¹. Los pulsos de calor fueron aplicados cada una hora. Se consideraron como positivos a los flujos de agua con sentido desde el suelo hacia la planta y como negativos (o reversos) a los flujos con dirección desde el tronco hacia el suelo a través de las raíces

La velocidad de los pulsos de calor (V_h) fue corregida por los daños en el xilema asociados durante la instalación de los sensores de temperatura utilizando un modelo numérico generado por Burgess et al. (2001b) a partir de los trabajos de Swanson y Whitfield (1981), Swanson (1983) y Barret et al. (1995):

$$V_c = aV_h + bV_h^2 + cV_h^3 \quad (5)$$

donde los coeficientes a , b y c fueron obtenidos de Burgess et al. (2001a). El daño del xilema fue estimado a partir de la medición bajo lupa binocular (20X) de la decoloración del tejido de conducción en cortes de tejido de la región de instalación de los sensores de temperatura.

Los valores corregidos de la velocidad de los pulsos de calor fueron transformados a velocidades de flujo (V_s) usando una modificación (Barret et al. 1995) de una ecuación de Marshall (1958):

$$V_s = V_c \rho_{dw} (c_{dw} + mc_s) / (\rho_s c_s) \quad (6)$$

donde c_{dw} y c_s (J Kg⁻¹°C⁻¹) son, respectivamente, los calores específicos de la madera seca y del agua.

Los flujos de agua (F) en tallos y raíces fueron obtenidos multiplicando V_s por el área transversal efectiva de xilema activo. En el caso de los troncos el área de xilema activo para el transporte de agua fue obtenida inyectando tinta (azul de metileno) en una región próxima a la zona de instalación del sistema de pulso de calor para determinar luego el patrón de teñido (Meinzer et al. 1999). El área de xilema activo de las raíces fue calculada como el área transversal total menos el área de la médula (cuando existía) y de la corteza.

Para cada individuo estudiado se midieron simultáneamente los flujos del tronco, de la raíz pivotante y de entre 2 a 6 raíces laterales, generalmente las más superficiales. Dado que se trató de producir la menor perturbación durante la excavación de los individuos a ser estudiados y que por lo tanto al momento de la instalación de los sistemas de pulso de calor no se contaba con información concreta de la estructura del sistema radicular del individuo, los diámetros de las raíces fueron seleccionados de acuerdo a la morfología más característica del sistema radicular de la especie, de acuerdo con las excavaciones previamente realizadas sobre otros individuos de la misma especie, prevaleciendo la elección de las raíces más superficiales y de 1 a 3 cm de diámetro cuando fue posible, dependiendo de la especie. Luego de la instalación, los sistemas de medición de flujo fueron aislados térmicamente y todas las raíces fueron inmediatamente re-cubiertas con suelo. Al finalizar el periodo de medición se determinó la desviación del flujo cero para cada una de las raíces y tallos cortando ambos extremos (a aproximadamente 5 cm del calentador) de la sección que contenía el sistema de medición de flujo para el caso de las raíces y troncos de pequeño diámetro. En el caso de individuos con troncos de diámetros mayores, y para evitar el corte del tronco principal de la planta, se obtuvo un prisma (de aproximadamente 3 cm de base y

10 cm de altura) de la región de instalación de los sensores. Para más detalles de las desviaciones de flujo cero y correcciones por instalación incorrecta de los sensores ver Scholz (2001). En la foto 1 se muestran sistemas de pulsos de calor instalados en todas las raíces de un individuo de *K. coriaceae* y en el tronco principal.

Algunas plantas fueron manipuladas experimentalmente en algunos de las siguientes formas: 1- cubiertas con bolsas oscuras de polietileno para minimizar las pérdidas de agua por transpiración, o 2- porciones de una raíz de pequeño diámetro que exhibía flujo reverso durante todo el día fue irrigada para simular un evento de lluvia de 50 mm. En algunos casos la repetibilidad de los patrones de flujo observados en una dada raíz fue verificada por la reinstalación de los sensores en una porción comparable de la misma raíz.

Foto 1. Sistemas de pulsos de calor para la medición de flujos de agua instalados en las raíces y en el tronco de un individuo de *Kielmeyera coriaceae*.



Estudio con agua marcada y análisis isotópicos

Durante el final de la estación seca de 2001 se seleccionaron tres individuos de cada una de las especies *B. crassa* y *B. salicifolius* con sistemas radiculares dimórficos. Las especies fueron seleccionadas debido a la mayor frecuencia de la presencia de flujo reverso en las raíces entre todas las especies de las que se disponía de información de los patrones de flujo. Se realizaron excavaciones de aproximadamente 75 cm de radio y 1 m de profundidad centradas en el tronco de las plantas estudiadas, tomando las precauciones necesarias de modo de evitar posibles daños a las raíces laterales de las plantas. En cada uno de los individuos se instalaron sistemas de pulsos de calor en la raíz pivotante, a una profundidad entre 10 y 30 cm de la superficie del suelo, y en una a cuatro raíces laterales, a una distancia de 30 cm del tronco principal, aproximadamente. La región de la raíz donde se instalaron los sensores fue cubierta con goma espuma y papel de aluminio para disminuir las fluctuaciones de temperatura. Para evitar posibles

daños ocasionados por exposición a la luz, las raíces laterales fueron re-cubiertas con suelo.

Las raíces pivotantes fueron cortadas durante la misma tarde o el día posterior a la instalación de los sistemas de pulsos de calor. El primer corte fue realizado a aproximadamente 75 cm de la corona de la raíz e inmediatamente se recortaron, sumergidas en agua, a 25 cm por encima del primer corte para evitar o reducir la cavitación. Las raíces fueron alimentadas durante 3 días con una solución que contenía D₂O (75%) para lo que se utilizó un recipiente con graduación volumétrica de modo de poder registrar el consumo de D₂O durante todo el periodo de medición. Durante los tres días de mediciones se colectaron muestras de los tallos de las plantas tratadas a la mañana (8:00 hs) y al inicio de la noche (19:00 hs) y se las conservó en tubos Vacutainers sellados (7 ml, Becton Dickinson, NJ, USA) para el posterior análisis isotópico del contenido de agua. Al finalizar el estudio se cortaron todas las raíces en las que se instalaron sistemas de medición de flujo de modo de obtener las desviaciones de flujo cero. Con esa información se calibró cada sistema y se determinaron los valores de los flujos para todo el periodo de medición (ver Flujo de agua). Al mismo tiempo se colectaron muestras de todas estas raíces y de su suelo circundante y se las conservó en tubos Vacutainers sellados para el posterior análisis isotópico del contenido de agua. Para determinar las abundancias naturales de deuterio se colectaron muestras de raíces, de su suelo circundante y de tallos de plantas control de las dos especies estudiadas localizadas en todos los casos a distancias superiores a los 20 metros de las plantas tratadas. Las muestras fueron llevadas al laboratorio para la extracción de agua y la determinación del contenido de deuterio (*D*) de acuerdo a Moreira et al. (2000). Fue utilizada una ecuación de balance de masas para determinar la proporción de agua deuterada (*x*) capturada por el tronco. Los valores de δD fueron convertidos a fracciones molares y *x* fue calculada de acuerdo a:

$$x = (M_S - M_C) / (M_L - M_C) \quad (7)$$

donde *M_S*, *M_L* y *M_C* son, respectivamente, las fracciones molares de deuterio (*D*) en la muestra, en la solución con que se alimentaron las plantas y del valor medio de las correspondientes muestras control

Se seleccionaron seis arbustos o árboles pequeños vecinos a cada una de las plantas tratadas para determinar si capturaban agua deuterada liberada por *RH*. Se colectaron muestras de xilema de cada uno de los individuos a la mañana (8:00 hs) y al inicio de la noche (19:00 hs), durante los tres días de mediciones de flujo de agua y de alimentación de la raíz pivotante de las plantas tratadas. Las muestras fueron selladas en Vacutainers para el posterior análisis isotópico. La mayor proporción de agua deuterada utilizada por cada planta vecina fue calculada de tres maneras diferentes: 1- la proporción relativa a la cantidad total de agua absorbida por la raíz pivotante de las plantas tratadas (*y*); 2- la proporción relativa a la cantidad de agua absorbida por la raíz pivotante durante el periodo

nocturno (q) y 3- la proporción relativa a la cantidad de agua utilizada por el tronco de las plantas tratadas (t). El cálculo de y fue realizado sustituyendo la mayor fracción molar (D) encontrada en los tallos de las plantas vecinas durante todo el experimento en lugar de M_S en la ecuación 7. Para calcular q , se dividió y por la fracción volumétrica de agua deuterada capturada solamente durante la noche relativa al volumen total de agua deuterada capturada por la raíz pivotante. Para este cálculo se realizó la suposición de que la mayor parte del agua capturada durante la noche fue liberada al suelo y que la planta utilizó un porcentaje considerablemente menor (~20 %) en procesos como transpiración o recarga de reservorios de agua (Ver Capítulo 5). Para calcular t , se dividió y por la proporción de agua deuterada de los troncos de las plantas tratadas (x en la ecuación 7)

Las proporciones de isótopos de hidrógeno fueron expresadas como la desviación en partes por mil (‰) del estándar internacional V-SMOV (Viena-Standard Mean Ocean Water) por:

$$\delta D_{muestra} (\text{‰}) = [(D/H_{muestra}) / (D/H_{V-SMOV}) - 1] \times 1000 \quad (8)$$

donde D/H es la proporción deuterio/hidrógeno en el agua extraída de las muestras y en el agua estándar.

Potencial hídrico del suelo

Se midió el potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo} , MPa) durante todo el periodo de estudio utilizando psicrómetros de termocupla (PST-55, Wescor, Logan, UT, USA) calibrados individualmente con diferentes soluciones salinas, instalados a diferentes profundidades en el suelo (10, 20, 30, 60 y 100 cm) y con cuatro réplicas por cada profundidad y por sitio de estudio. Las mediciones fueron registradas cada 30 minutos con un sistema automático de adquisición de datos (data logger CR7X, Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA). Se estimó el potencial hídrico integrado entre 20 y 60 cm promediando los valores de todos los psicrómetros entre e incluyendo aquellas profundidades. Para estimar los Ψ_{suelo} en ausencia de recuperación nocturna de agua en la capa de 20 a 60 cm, los valores absolutos de las diferencias entre sucesivos máximos y mínimos fueron restados del valor inicial para la secuencia de días estudiada.

Contenido volumétrico de agua del suelo

Se realizaron mediciones continuas del contenido volumétrico de agua (θ , %) utilizando sondas de capacitancia con multisensores (EnviroSCAN, Sentek PTY Ltd, Australia) montadas sobre un riel de plástico el cual se introduce en un tubo de acceso de PVC. Cada sensor determina el contenido de humedad de un cilindro hueco de 10 cm de altura y 10 cm de radio medido a partir de la superficie exterior del tubo de acceso. El conjunto de sensores se conecta a un sistema automático de adquisición de datos (RT6, Sentek, Australia). Los sensores fueron ubicados a 10, 20, 30, 60, 100, 150, 200 y 250 cm de profundidad con 4 réplicas para cada profundidad y por sitio de estudio;

los resultados presentados aquí incluyen datos de los sensores ubicados entre 20 y 200 cm de profundidad. Se utilizó la ecuación de calibración provista por el fabricante dado que en un estudio previo ha sido determinado que solo existe una pequeña variación en los factores de calibración para un amplio rango de clases de suelo de diferentes áreas (Paltineanu y Starr, 1977). El agua almacenada en el suelo, medida en mm, fue calculada sumando el contenido de agua de cada sensor. Cuando no se disponía de sensor para una dada profundidad (por ejemplo para 40 y 50 cm) la reserva de agua correspondiente fue calculada por interpolación como un promedio de los sensores ubicados por encima y por debajo de la capa de suelo correspondiente. La recuperación parcial diaria del agua almacenada en el suelo, para la capa de 20 a 60 cm fue estimada restando el valor mínimo de la reserva diaria de agua desde el subsiguiente valor máximo.

Análisis estadístico

Los valores de δD del agua del suelo alrededor de las raíces de las plantas alimentadas con agua deuterada y del suelo alrededor de las plantas vecinas a las plantas tratadas, así como en las raíces de las plantas vecinas fueron comparados con las abundancias naturales de deuterio de la población control mediante una prueba T para una muestra. La abundancia de D entre los individuos de *B. salicifolius* y *B. crassa* alimentados con agua deuterada fueron comparados usando un test T de dos colas.

RESULTADOS

En las raíces de árboles de 6 de las 10 especies estudiadas fue detectado flujo reverso (en dirección al extremo distal de la raíz). Se muestran resultados representativos para *A. tomentosum*, *B. crassa*, *B. salicifolius* y *K. coriaceae*. Durante las estaciones secas del periodo de estudio fue observado tanto flujo positivo (en el sentido raíz-tronco-hojas) como flujo negativo (flujo reverso, o sea en sentido raíz-suelo) en al menos una de las raíces laterales superficiales de distintos individuos; por ejemplo en las dos especies deciduas, *K. coriaceae* y *A. tomentosum* y en una especie brevidecua, *B. crassa* (Figura 1). Mientras, el flujo de agua en el tronco principal y en la raíz pivotante fue siempre positivo (en dirección a las hojas) en las tres especies, el flujo en las raíces laterales fue siempre negativo durante la noche y generalmente positivo durante el día, a excepción de *A. tomentosum* donde también fue observado flujo negativo en la raíz lateral durante la mañana y a la tarde. El flujo reverso durante la noche alcanzó $-3 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1}$ en *K. coriaceae*, $-1,5 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1}$ en *A. tomentosum* y $-6,7 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1}$ en *B. crassa*. Hacia finales de la estación seca, entre el 1 y 3 de Agosto, las velocidades del flujo de agua en el tallo principal y en una raíz de 57 mm de un individuo de *B. salicifolius* fueron positivas o nulas durante la noche y positivas durante el día (Figura 2), mientras que en la raíz lateral de menor diámetro (45 mm) la velocidad del flujo fue positiva durante el día,

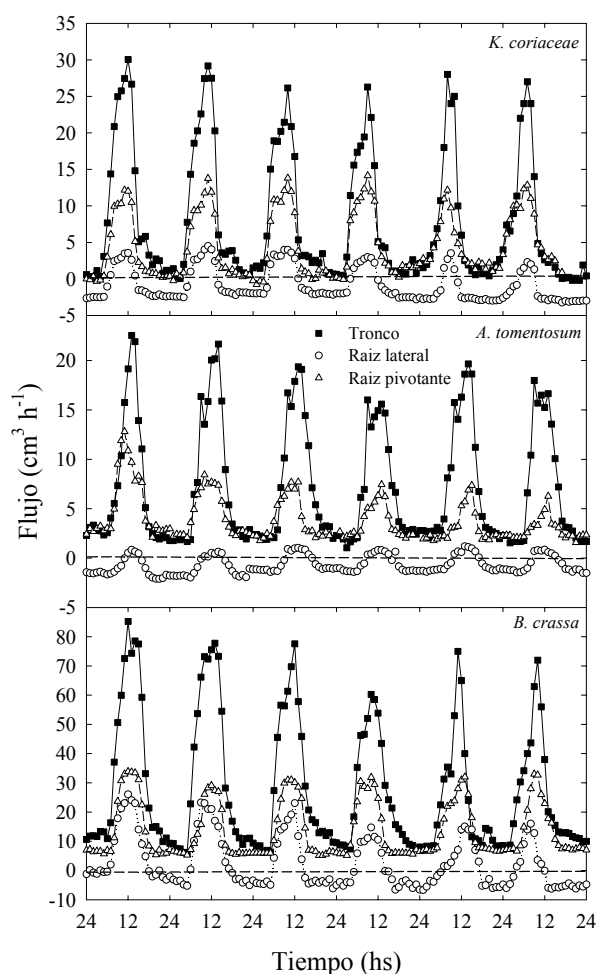


Figura 1. Patrones característicos de flujos de agua en el tronco principal, en la raíz pivotante y en una raíz lateral de *K. coriacea*, *A. tomentosum* y *B. crassa* medidos con el sistema de pulsos de calor durante la estación seca. Las medidas en *B. crassa* fueron realizadas en un área de campo cerrado y en *K. coriacea* y *A. tomentosum* en un cerrado denso.

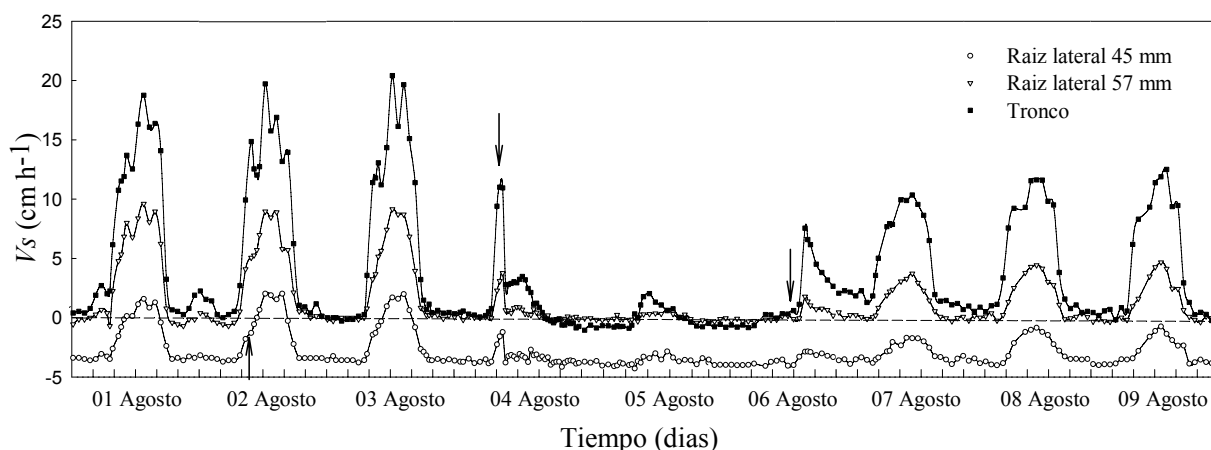


Figura 2. Velocidad de flujo (V_s) en raíces laterales de pequeño diámetro y en el tronco principal de un individuo de *B. salicifolius* desde 01 Agosto hasta 09 de Agosto de 2000 en la Reserva ecológica del IBGE. El 02 de Agosto los sensores del sistema de pulso de calor fueron transferidos a otra sección de la misma raíz de 45 mm (flecha hacia arriba). El 04 de Agosto el árbol fue cubierto con bolsas de polietileno oscuro para restringir la transpiración (flecha hacia abajo). Las bolsas fueron retiradas del árbol el 6 de Agosto (flecha hacia abajo). (Adaptado de Scholz et al. 2002).

pero negativa en el periodo nocturno. El 2 de Agosto los sensores de pulso de calor fueron transferidos a otra sección de la misma raíz de 45 mm (flecha hacia arriba). En la mañana del 4 de Agosto (flecha hacia abajo), el árbol fue cubierto con bolsas de polietileno oscuras para restringir la transpiración y fue removida aproximadamente el 50% del área foliar. Estas manipulaciones experimentales redujeron las amplitudes y las fluctuaciones diarias en los flujos de agua. Mientras el árbol permaneció con sus hojas cubiertas, el flujo de la raíz de menor diámetro fue siempre negativo, con valores aproximados de velocidad de -4 cm h^{-1} . Al remover las bolsas de polietileno en la tarde del 6 de Agosto (flecha hacia abajo) permitiendo que las hojas transpiren libremente, se observaron nuevamente las fluctuaciones diarias, sin embargo, las velocidades máximas positivas del tallo y de las raíces no retornaron a los valores previos a la manipulación como consecuencia de la reducción artificial del área foliar.

Previamente a la irrigación (ver Materiales y Métodos), dos raíces de diámetro pequeño de un individuo de *B. salicifolius* mostraban flujos de agua negativos durante todo el día, sugiriendo que el Ψ_{suelo} cerca de la superficie era más negativo que el potencial hídrico de las hojas, aún en periodos de alta demanda evaporativa (Figura 3). Cuando se irrigó la superficie del suelo por encima de la raíz de 19 mm (Figura 3, flecha), su flujo de agua se incrementó rápidamente a la mañana temprano hasta alcanzar su valor máximo después del mediodía, para luego disminuir hasta valores cercanos a cero al final de la tarde. Los patrones de flujo del tronco principal y de la raíz que no fue irrigada no presentaron cambios apreciables.

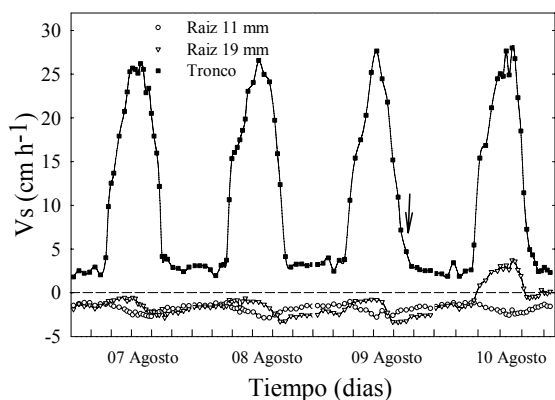


Figura 3. Velocidad de flujo (V_s) en raíces de 11 y 19 mm de diámetro y en el tronco principal de un individuo de *B. salicifolius* desde el 07 hasta el 10 de Agosto. La flecha sobre el final del 09 de Agosto indica el momento en que un área de suelo de 6 m² alrededor de la raíz de 19 mm fue irrigada. (Adaptado de Scholz et al. 2002).

Cuando las raíces pivotantes de individuos de *B. salicifolius* y de *B. crassa* (3 árboles de cada especie) fueron alimentadas con agua deuterada, se detectaron señales de Deuterio superiores a las correspondientes para abundancia natural en las raíces laterales (datos no mostrados) y en su suelo circundante en los tres árboles de *B. salicifolius* y en dos de *B. crassa* (Figura 4). Esto sugiere que el agua absorbida por las raíces pivotantes es transferida a las raíces laterales y luego liberada por estas al suelo (Figura 4). En general, el agua del suelo alrededor de los individuos de *B. salicifolius* tuvo mayor abundancia de Deuterio (valores de δD mayores) comparada con el agua del suelo alrededor de las raíces de los individuos de *B. crassa* ($F=8,66$, $P=0,04$).

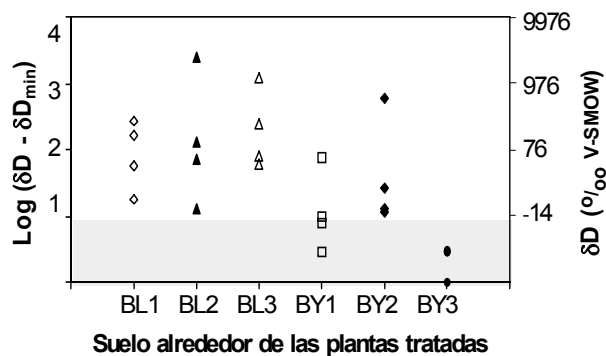


Figura 4. Log de la diferencia entre el valor de δD de agua del suelo proveniente de muestras colectadas cerca de las plantas tratadas con agua deuterada (BL = *Blepharocalix salicifolius* y BY = *Birsonima crassa*) y de muestras colectadas cerca de las plantas control. El área gris representa las abundancias naturales de Deuterio en el suelo y por lo tanto los valores de δD dentro de ella no difieren significativamente de los valores del suelo alrededor de plantas no tratadas. Los valores de δD equivalentes a los transformados en escala logarítmica se muestran sobre el eje derecho. (Adaptado de Moreira et al. 2003).

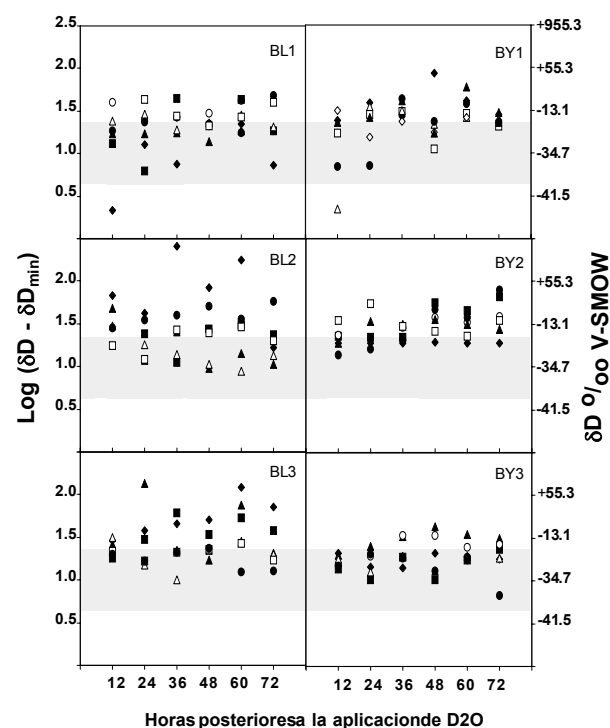


Figura 5. Log de la diferencia entre los valores de δD de agua del tallo de plantas vecinas a las plantas tratadas (BL = *Blepharocalix salicifolius* y BY = *Birsonima crassa*) y de las plantas control. El área gris representa las abundancias naturales de Deuterio en plantas no tratadas, y por lo tanto los valores de δD dentro de ella no difieren significativamente del control. Los valores de δD equivalentes a los transformados en escala logarítmica se muestran sobre el eje derecho. (Adaptado de Moreira et al. 2003).

Es imposible determinar la cantidad de agua elevada hidráulicamente que es liberada al suelo usando balance de masas porque se desconoce el volumen de suelo que es afectado por esta agua. Sin embargo, dado que en promedio entre el 30 y 70% de toda el agua absorbida por la raíz pivotante ocurrió durante el periodo nocturno, cuando la tasa de transpiración es menor, se puede suponer que gran parte del volumen de esta agua ha sido probablemente liberada al suelo.

El agua deuterada que fue liberada al suelo por las raíces laterales de las plantas tratadas fue absorbida por las raíces de las plantas vecinas (Figura 5). Fueron detectados altos valores de Deuterio (altos δD), comparados con los valores de δD de plantas control, en pequeños árboles y arbustos cercanos a los árboles tratados (Figura 5). Cada árbol alimentado con agua deuterada tuvo al menos dos plantas vecinas en las cuales fue detectado en sus tallos una abundancia de Deuterio superior al control (superiores a -13,5‰). Las abundancias mayores de Deuterio fueron encontradas para plantas vecinas a *B. salicifolius* (2 y 3). La proporción máxima media de *D* capturado por las plantas vecinas relativa a la cantidad total de agua absorbida por la raíz pivotante de la planta tratada, estuvo comprendida entre 0,05 y 0,15 x 10⁻⁴ (Tabla 1).

Tabla 1. Proporción de agua en los tallos que fue absorbida por las raíces pivotantes de las plantas tratadas, y medias (\pm ES) de las máximas proporciones de agua en los tallos de las plantas vecinas relativa a: 1- la cantidad total de agua absorbida por la raíz pivotante de la planta tratada, 2- la cantidad de agua absorbida durante la noche por la raíz pivotante de la planta tratada y liberada al suelo y 3- la cantidad de agua utilizada por los tallos de las plantas tratadas.

	BL1	BL2	BL3	BY1	BY2	BY3
Plantas tratadas*	1,0	35,7	58,2	72,0	0,1	5,6
Plantas vecinas						
Raíz	0,11	0,15	0,14	0,10	0,10	0,05
Pivotante*	(0,02)	(0,08)	(0,04)	(0,02)	(0,02)	(0,01)
Liberada al suelo*	NR	0,28	0,27	0,34	0,10	0,07
		(0,14)	(0,08)	(0,06)	(0,13)	(0,01)
Tronco **	1,004	0,04	0,02	0,01	14,5	0,10
	(0,16)	(0,02)	(0,01)	(0,00)	(2,80)	(0,01)

* Valores multiplicados x 10000

** Valores multiplicados x 10

NR sin valores registrados de absorción nocturna de agua en las raíces pivotantes de las plantas tratadas.

La proporción máxima promedio de absorción de Deuterio en las plantas vecinas relativa a aquella liberada al suelo por la planta tratada varió entre 0,07 y $0,34 \times 10^{-4}$, mientras que la relativa a la absorbida por los tallos de las plantas tratadas varió entre 0,001 y 1,45 (Tabla 1). Los valores más altos para esta última proporción correspondieron a las plantas vecinas a *B. crassa* (BY2) las cuales utilizaron el agua ascendida hidráulicamente más rápidamente que los tallos de las plantas tratadas.

En la Figura 6 se muestran cursos representativos del contenido acumulado de agua en diferentes horizontes del suelo y del Ψ_{suelo} para dos fisonomías de sabanas del Cerrado con diferente densidad de árboles (campo cerrado y cerrado denso) durante el final de la estación seca de 2002. Tanto el contenido de agua como el potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) en la capa de 20 a 60 cm muestran oscilaciones diarias con un importante incremento durante la tarde y la noche. Durante el día, principalmente en la mañana y a medida que las plantas comienzan a transpirar, disminuye el contenido de agua y el Ψ_{suelo} se hace más negativo.

Cuando la transpiración disminuye al final de la tarde o la noche hay una recuperación parcial o total del contenido de agua y del Ψ_{suelo} (Figura 6). En ambos sitios se observó que la recuperación parcial nocturna del agua almacenada en el suelo y del Ψ_{suelo} ocurrió principalmente en el horizonte del suelo entre 20 y 60 cm. Esto es consistente con la presencia de redistribución hidráulica, aunque el flujo de agua no saturado (FNS) podría también haber contribuido a estas variaciones del Ψ_{suelo} . La información del contenido volumétrico de agua y del Ψ_{suelo} para el horizonte de 0-20 cm no fue considerada debido a gran efecto que tienen las fluctuaciones diurnas de la

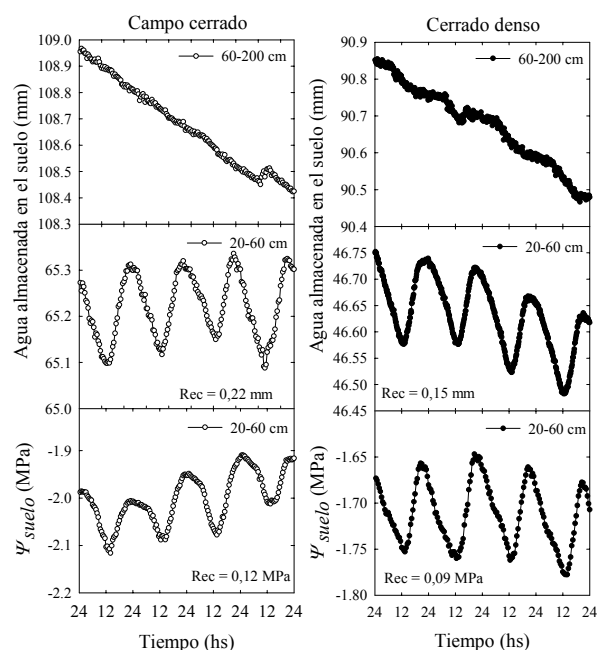


Figura 6. Cursos diarios de agua almacenada en el suelo y del potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) en dos fisonomías de sabanas del Cerrado con diferente densidad de árboles (campo cerrado y cerrado denso). La recuperación diaria media del Ψ_{suelo} (Rec) fue estimada restando el valor mínimo diario de agua almacenada, al valor máximo del día subsiguiente, y tomando el valor absoluto de la recuperación parcial nocturna del Ψ_{suelo} .

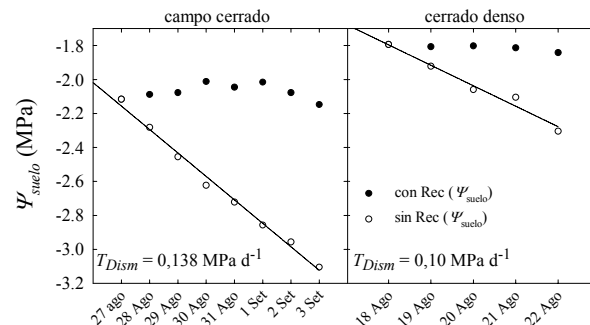


Figura 7. Potenciales hídricos medios del suelo (Ψ_{suelo}) entre 20-60 cm de profundidad medidos en el campo (con Rec, símbolos cerrados) y estimados al desconsiderar los incrementos diarios del Ψ_{suelo} (sin Rec, símbolos abiertos) durante el final de la estación seca para campo cerrado y cerrado denso. El cálculo de los valores estimados de Ψ_{suelo} en ausencia de recuperación de Ψ_{suelo} se describe en la sección Materiales y Métodos. En cada panel se muestra la velocidad de disminución del Ψ_{suelo} en ausencia de recuperación (T_{Dism}) obtenida como la pendiente de la regresión lineal ajustada a los valores de Ψ_{suelo} sin recuperación

temperatura a esas profundidades sobre los instrumentos de medición de estas variables. Aunque fueron realizadas correcciones por las variaciones de temperatura sobre las cámaras psicrométricas durante los cálculos de los Ψ_{suelo} , es probable que estas no fueran suficientes como para amortiguar los efectos de

las variaciones de temperatura sobre el psicrómetro instalado a 10 cm de profundidad. La magnitud de la recuperación parcial nocturna media (Rec) del agua almacenada en el suelo y del Ψ_{suelo} en la capa de 20-60 cm varió entre los dos sitios de sabanas y fue de 0,22 mm d⁻¹ en el campo cerrado y 0,15 mm d⁻¹ en el cerrado denso, al final de la estación seca. En el campo cerrado la *RH* y/o el *FNS* fueron suficientes para evitar la disminución neta en la cantidad de agua almacenada en el suelo y en el Ψ_{suelo} . A profundidades mayores de 60 cm ambas variables disminuyeron en forma prácticamente constante (datos no mostrados para Ψ_{suelo}). La tasa de disminución del Ψ_{suelo} estimada en ausencia de *RH* y/o *FNS* durante el final de la estación seca (ver materiales y métodos), fue sustancialmente más rápida que la observada en presencia de *RH* (Figura 7). En presencia de *RH* y/o *FNS* el Ψ_{suelo} disminuyó a una tasa de -0,14 MPa día⁻¹ para el campo cerrado y de 0,10 MPa d⁻¹ para el cerrado denso.

DISCUSION

Los patrones de flujos de agua en raíces y troncos fueron consistentes con la redistribución hidráulica (*RH*) de agua del suelo en seis de las diez especies estudiadas (datos no mostrados para *Q. parviflora* y *S. ferrugineus*; Scholz et al. 2002). En esas especies fueron observados principalmente dos patrones de flujos diarios durante la estación seca. En el primer patrón las raíces laterales, generalmente las de menor diámetro, exhibieron flujos positivos durante el día y flujos negativos durante la noche, mientras los flujos en las raíces pivotantes fueron positivos durante todo el día. En este caso, es esperable que la recarga parcial de agua en las capas superiores del perfil del suelo por *RH* ocurra durante la noche, cuando el potencial hídrico de la planta es menos negativo que el Ψ_{suelo} de las capas superiores del perfil. Los flujos negativos máximos en las raíces estuvieron comprendidos entre -1,5 cm h⁻¹ y -7,0 cm h⁻¹ dependiendo de la especie, del tamaño de la raíz y de la época en que fue medido. El segundo patrón de flujo diario de las raíces fue similar al primero a excepción de que, aparentemente, el Ψ_{suelo} fue lo suficientemente bajo como para inducir un flujo de agua negativo durante todo el día, aún durante el periodo diurno, en las raíces de menor diámetro. En este caso, es esperable que la *RH* y la recarga parcial de agua de las capas superiores del perfil del suelo ocurran continuamente (Burgess et al. 2000). También han sido observados flujos de agua negativos (reversos) durante todo el día en raíces pivotantes luego del primer evento de lluvia, al inicio de la estación húmeda (Smith et al. 1999; datos no mostrados, Scholz et al. 2002).

No todas las especies leñosas del Cerrado tienen sistemas radiculares claramente dimórficos o patrones de flujos en sus raíces consistentes con la ocurrencia de *RH* de agua del suelo (ver Capítulo 3). Por ejemplo en *S. macrocarpa*, *V. elliptica* y *S. paniculatum* los flujos de todas las raíces medidas fueron positivos durante todo el día. Es posible que

bajo condiciones de menor disponibilidad de agua que las que prevalecieron durante este estudio, una mayor disminución en el Ψ_{suelo} pueda inducir flujos negativos en las raíces más superficiales de estas especies.

Las variaciones diarias registradas en el contenido acumulado de agua en el suelo (cantidad de agua almacenada en mm) y en el Ψ_{suelo} en la capa de 20-60 cm también fueron consistentes con la existencia de *RH*. La magnitud de los cambios diarios en el Ψ_{suelo} fue similar a la registrada en otros ecosistemas donde fue observada *RH* (Richards y Caldwell, 1987, Dawson 1993, Millikin et al. 2000, Brooks et al. 2002, 2005). Aparentemente el Ψ_{suelo} no fue lo suficientemente negativo como para causar rectificación de raíces (flujo unidireccional), el cual es un fenómeno común en plantas de desiertos y está asociado con cambios fisiológicos y anatómicos que conducen a importantes disminuciones en las conductividades axial y radial en las raíces (North y Nobel, 1996.). Nobel y Sanderson (1984) observaron una disminución muy grande y rápida de la conductividad hidráulica radial en dos plantas suculentas del desierto cuando sus raíces estuvieron sometidas a una sequía extrema ($\Psi_{suelo} = -9,36$ MPa). Sin embargo, con variaciones menores en el Ψ_{suelo} , la conductividad hidráulica radial aparentemente no disminuye lo suficiente como para restringir significativamente las pérdidas de agua (Richards y Caldwell, 1987, ver Capítulo 3). En caso de presencia de rectificación de las raíces, o de cavitación severa, aún si el gradiente de potencial hídrico entre las raíces y el suelo fuera favorable para el movimiento del agua desde las raíces de pequeños diámetros hacia las capas del suelo más superficiales y secas, el flujo de agua negativo en las raíces sería nulo. La *RH* puede contribuir para mantener el potencial hídrico del suelo próximo a la superficie de las raíces a valores suficientemente altos como para prevenir la rectificación y evitar o disminuir la cavitación.

Las plantas leñosas del Cerrado son conocidas por tener sistemas radiculares profundos (Sarmiento 1984, Rawitscher 1948) y algunas de ellas, tal como *Andira humilis* Benth., tienen raíces que pueden alcanzar los 18 m de profundidad (Rawitscher, 1948). También son comunes las especies en las cuales la biomasa de las raíces es comparable a la de la parte aérea de la planta (Abdala et al. 1998). En una revisión de la escasa literatura existente sobre la distribución de la biomasa subterránea en sabanas Neotropicales, Sarmiento (1984) concluyó que los sistemas radiculares de los árboles de estas sabanas pueden ser caracterizados generalmente como consistentes de un conjunto denso de raíces horizontales que se desarrollan a profundidades de 20 a 50 cm, y de grandes raíces que penetran profundamente en el suelo. Las sabanas del centro de Brasil presentan un patrón de distribución de raíces mucho más complejo, desde relativamente superficial hasta muy profundo, que es consistente con la alta diversidad de especies de plantas leñosas (Rawitscher 1948, Jackson et al. 1999, Capítulo 3). Los diversos patrones de flujo de agua en las raíces observados en este estudio sugieren la existencia de un amplio rango de arquitecturas de

sistemas radiculares entre las especies leñosas del Cerrado, muchas de las cuales podrían facilitar la transferencia de agua entre los distintos horizontes del suelo a través del proceso de *RH*.

Fue determinada la captura de agua deuterada por las raíces pivotantes para todas las plantas tratadas y, a excepción de un individuo de *B. salicifolius*, se encontró una buena correlación entre el volumen de agua capturada por estas raíces y las correspondientes mediciones de flujos de agua (datos no mostrados, Moreira et al. 2003). Es posible que los sensores de temperatura del sistema de pulsos de calor en el individuo de *B. salicifolius* no estuvieran localizados en una posición representativa del xilema de la raíz pivotante, conduciendo a una discrepancia entre los resultados obtenidos con estas dos técnicas. Esta correlación es importante para validar las mediciones de los sistemas de pulsos de calor y los correspondientes análisis realizados a partir de su información. La técnica isotópica también confirmó la existencia de flujo reverso en las raíces laterales ya que los niveles de deuterio encontrados en estas raíces, luego de la alimentación de la raíz pivotante con agua deuterada, fueron muy superiores a los niveles control (abundancia natural de deuterio en el agua de las raíces de plantas control). Asimismo, el movimiento de agua desde la planta hacia el suelo fue confirmado con la detección del enriquecimiento en deuterio del agua del suelo próximo a las plantas alimentadas con agua deuterada. Con la excepción de uno de los individuos de *B. crassa*, la variación en el contenido de deuterio (δD) del agua extraída del suelo alrededor de las plantas tratadas alcanzó hasta 2443 ‰, muy superior a las abundancias naturales de deuterio observadas en el suelo de este ecosistema. Por otra parte fue confirmada la utilización por pequeños árboles y arbustos del agua ascendida y liberada al suelo por *RH*. Todas las plantas tratadas tuvieron al menos dos plantas vecinas con abundancias de deuterio superiores al control en el agua de sus tejidos. Esos niveles de deuterio en las plantas vecinas estuvieron relacionados con los correspondientes a los del suelo alrededor de las plantas tratadas; por ejemplo, *Blepharocalix 2* tuvo la mayor concentración de *D* tanto en el suelo circundante como en sus plantas vecinas. Sin embargo, podrían existir caminos alternativos a través de los cuales el agua podría ser transportada desde una planta tratada a sus respectivos vecinos, tal como conexiones a través de las micorrizas o injertos entre sus raíces (Querejeta et al. 2003).

La aparente restricción de la mayor parte de la *RH* a la capa del suelo superior a los 60 cm fue probablemente una consecuencia de la combinación de dos factores: la distribución vertical de las raíces y el perfil vertical del Ψ_{suelo} . En el Cerrado y en otros sitios dominados por vegetación leñosa, las raíces más finas, desde las cuales seguramente se produce la liberación del agua redistribuida hidráulicamente, están principalmente confinadas a los primeros 60 cm del perfil del suelo (Schenk y Jackson, 2002a, 2002b, Rodin 2004). La mayor densidad relativa de raíces en los primeros 60 cm, conjuntamente con la evaporación desde la superficie y la captura de agua por parte de las

especies con sistemas radiculares superficiales, aceleró la disminución de agua de este horizonte en relación a los de profundidades mayores, originando un considerable gradiente vertical de Ψ_{suelo} que actuó como fuerza motriz para el movimiento de agua desde las capas más profundas a las más superficiales del suelo a través de las raíces. Aunque el Ψ_{suelo} mínimo medio en el horizonte 20-60 cm fue aproximadamente de -2,1 MPa para campo cerrado y de -1,7 MPa para cerrado denso bajo las condiciones de este estudio, han sido registrados valores mínimos para los 20 cm de profundidad de hasta -2,6 MPa y -2,3 MPa para campo cerrado y cerrado denso, respectivamente. A los 100 cm, la mayor profundidad a la cual fueron instalados los psicrómetros, los valores mínimos de Ψ_{suelo} fueron -1,2 y -1,1 MPa para campo cerrado y cerrado denso respectivamente. El aumento del contenido volumétrico de agua con la profundidad por debajo de los 100 cm sugiere que el Ψ_{suelo} tuvo el mismo comportamiento con el aumento de la profundidad y probablemente alcanzó niveles muy próximos a 0 MPa antes de los 2 m de profundidad. Esto indicaría que: a- Los gradientes máximos de Ψ_{suelo} estuvieron entre los 100 cm y las capas superiores a los 60 cm ; b- Aunque por debajo de los 60 cm se produjo un gradiente de Ψ_{suelo} considerable como para la ocurrencia de *RH*, los patrones diarios de Ψ_{suelo} para 100 cm no fueron consistentes con este proceso (se observó una disminución escalonada conforme avanzó la estación seca, datos no mostrados) tal vez como consecuencia de una escasa proporción relativa de raíces para horizontes inferiores a los 60 cm (~ 10%, Rodin, 2004).

La cantidad máxima de agua recuperada diariamente en el horizonte 20-60 cm fue de aproximadamente 0,22 mm día⁻¹ en el campo cerrado (mayor cobertura de plantas herbáceas) y 0,15 mm día⁻¹ en el cerrado denso. Aunque estas cantidades pueden parecer pequeñas, representan aproximadamente 90 % y 19 % de la utilización diaria de agua por las plantas leñosas del campo cerrado y del cerrado denso, respectivamente (calculado a partir de datos de Bucci et al. en preparación). Por otro lado esta cantidad de agua fue suficiente para reemplazar aproximadamente el 90% del agua utilizada del horizonte 20-60 cm durante el periodo más seco. La menor densidad de árboles del campo cerrado y las magnitudes similares de *RH* por individuo en ambos sitios sugieren que la contribución total de la *RH* de las plantas leñosas es menor en el campo cerrado que en el cerrado denso. Por lo tanto, el estrato herbáceo podría estar compensando la menor contribución de la *RH* total por parte de los árboles a la recuperación nocturna de Ψ_{suelo} . Debe tenerse en cuenta que esta magnitud estimada a partir de los cursos diarios de Ψ_{suelo} y del contenido volumétrico de agua integra los efectos de toda la vegetación, además de otras contribuciones como las aportadas por los movimientos de agua entre distintos horizontes por *FNS*. Desde otro punto de vista, se podría pensar que procesos antagónicos a la *RH* podrían ser más importantes en los sitios con mayor densidad de árboles. Por ejemplo la

transpiración nocturna y la rehidratación de los reservorios internos de agua podrían prolongar el tiempo durante el cual los tallos compiten con las raíces laterales y superficiales por el agua absorbida por las raíces profundas. En el Cerrado la apertura estomática y transpiración son relativamente altas durante la noche (Bucci et al. 2004) pero aún no se ha evaluado si existen diferencias en las magnitudes de estas variables entre sabanas con diferente densidad de árboles. Meinzer et al. (2004) encontraron que una comunidad de *Pinus menziessi* con una área total de tejido activo de transporte de agua de $18 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ presentó una menor magnitud relativa de *RH* y eficiencia para retardar la disminución del potencial hídrico del suelo que una comunidad de *Pinus ponderosa* con $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$.

Finalmente, en este estudio han sido demostradas evidencias claras de la satisfacción de tres condiciones necesarias esenciales para la existencia de la *RH* en el Cerrado: a- presencia de plantas con raíces que exploran distintos horizontes del suelo, desde los profundos hasta los más superficiales, a partir excavaciones y, principalmente, del análisis de los cursos diarios de los flujos de agua en las raíces; b- inversión de la dirección y sentido del flujo de agua en las raíces que exploran los horizontes más secos, a través de dos métodos independientes como la medición de los flujos de agua con la técnica de pulsos de calor y de la detección en las raíces laterales superficiales del deuterio capturado por las raíces pivotantes por medio de análisis isotópicos y c- la liberación de agua desde las raíces hacia el suelo, por medio de la detección del deuterio capturado por las raíces pivotantes en el suelo circundante a las raíces laterales. Este estudio también sugiere que la cantidad de agua liberada al suelo por *RH* de los árboles representa solo un porcentaje pequeño de la utilización diaria de agua por las plantas leñosas. Por otra parte se ha determinado que las contribuciones del agua ascendida por *RH* por los árboles del Cerrado constituyó un pequeño porcentaje de la cantidad de agua perdida por transpiración por las plantas vecinas. Por último, el cálculo de la magnitud de la *RH* a nivel de ecosistema para el horizonte 20-60 cm a partir de la información aportada por las variaciones diarias en el potencial hídrico y en el contenido volumétrico de agua del suelo, que es el resultado del uso de agua tanto de las especies leñosas como del estrato herbáceo, sugiere que la contribución del proceso es importante para el balance hídrico del ecosistema.

Este capítulo describe las evidencias y magnitudes del proceso de redistribución hidráulica; sin embargo hasta aquí persiste la incertidumbre en relación a los valores reales de *RH* a nivel de ecosistema dado que procesos como *FNS* podrían ser responsables por gran parte de las fluctuaciones del Ψ_{suelo} , utilizadas como herramienta para la cuantificación. Estos aportes son analizados en el Capítulo 4. Por otra parte hay otras preguntas clave que permanecen sin responder y que se relacionan con la alta diversidad de especies que caracteriza a estos ecosistemas de sabanas. La caracterización de los sistemas radicales de las plantas leñosas es de suma

importancia para determinar cuan ampliamente esta el proceso de *RH* distribuido entre estas especies. Otro aspecto fundamental esta relacionado con las variaciones en los patrones fenológicos: tienen las especies siempre verdes y deciduas comportamientos similares en términos de su capacidad de distribuir agua entre horizontes del suelo más húmedos a horizontes más superficiales y secos? Por otro lado es necesario estudiar cuales son los factores limitantes a este proceso. Estos y otros aspectos relacionados con la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de sabanas neotropicales serán analizados en el próximo capítulo.

REFERENCIAS

- Anónimo. Greenspan Technology. Warwick, Australia. 1995
- Barret, D.J., T.J. Hatton, J.E. Ash y M.C. Ball. 1995. Evaluation of the heat pulse velocity technique for measurement of sap flow in rainforest and eucalypt forest species of south-eastern Australia. *Plant, Cell and Environment* 18: 463-469
- Abdala, G.C., L.S. Caldas, M. Haridasan y G. Eiten. 1998. Above and belowground organic matter and root:shoot ratio in a Cerrado in central Brazil. *Brazilian Journal of Ecology* 2: 11-23
- Brooks J.R., F.C. Meinzer, R. Coulombe y J.Gregg. 2002. Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests. *Tree Physiology* 22: 1107-1117.
- Brooks, J.R., F.C. Meinzer, J.M. Warren, J.C. Domec y R. Coulombe. 2006. Hydraulic redistribution in a Douglas-fir forest: lessons from system manipulations. *Plant, Cell and Environment* 29 Issue 1: 138-150
- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, J.A. Hinojosa, W.A. Hoffmann y A.C. Franco. 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* 24: 1119-1127.
- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, W.A. Hoffmann, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2006. Regulation of soil water utilization along of tree density gradient in seasonal neotropical savannas. En preparación. Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner y C.K. Ong. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311.
- Burgess, S.S.O., J.S. Pate, M.A. Adams y T.E. Dawson. 2000. Seasonal water acquisition and redistribution in the Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes*. *Annals of Botany* 85: 215-224.
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner, C.R. Beverly, C.K. Ong, H.A. Khan y T.M. Bleby. 2001a. An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology* 21: 589-598
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner, C.R. Beverly, C.K. Ong, H.A. Khan y T.M. Bleby. 2001b. Correction: an improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology* 21: 1157
- Caldwell M.M. y J.H. Richards. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by roots. *Oecologia* 79: 1-5.
- Caldwell M.M., T.E. Dawson y J.H. Richards. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from roots of plants. *Oecologia* 113: 151-161

- Dawson, T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.
- Felfili, J.M., M. Haridasan, R. Cunha de Mendoza, T. Filgueiras, M.C. Silva y A.V. Rezende. 1994. Projeto biogeografia do bioma Cerrado: vegetacao e solos. *Cadernos de Geociencias*, Rio de Janeiro Oct/Dec: 75-166
- Felfili, J.M., M.C. Silva Junior, T.S. Filgueiras, y P.E. Nogueira. 1998. A comparative study of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. *Ciencia Cultura* (Sao Paulo) 50: 237-243.
- Franco, A.C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* 136: 69-76.
- Goldstein G., G. Sarmiento y F.C. Meinzer. 1985. Patrones diarios y estacionales en las relaciones hidricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Oecol. Plant.* 7: 107-119.
- Jackson P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E. y Causin, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717-724.
- Knoop, W.T. y B.H. Walker. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology* 73:235-254
- Marshall, D.C. 1958. Measurements of sap flow in conifers by heat transport. *Plant Physiology* 33: 385-396.
- Meinzer, F.C., G. Goldstein, A.C. Franco, M. Bustamante, E. Iglar, P. Jackson, L. Caldas y P.W. Rundel. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian Cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273-282.
- Meinzer, F.C., J.R. Brooks, S.J. Bucci, G. Goldstein, F.G. Scholz y J.M. Warren. 2004. Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types. *Tree Physiology* 24: 919-928.
- Millikin Ishikawa, C. y C.S. Bledsoe. 2000. Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: evidence for hydraulic lift. *Oecologia*. 125: 459-465
- Moreira, M.Z., L.S.L. Sternberg y D.C. Nepstad. 2000. Vertical patterns of soil water uptake by plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon: an isotopic approach. *Plant and Soil*. 222: 95-107
- Moreira, M.Z., F.G. Scholz, S.J. Bucci, L.S. Sternberg, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2003. Hydraulic lift in a Neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573-581.
- Nobel, P.S. y J. Sanderson. 1984. Rectifier-like activities of roots of two desert succulents. *Journal of Experimental Botany* 35: 727-737.
- North, G.B. y P.S. Nobel. 1996. Radial hydraulic conductivity of individual root tissues of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller as soil moisture varies. *Annals of Botany* 77: 133-142.
- Paltineanu, I.C. y I.L. Starr. 1977. Real-time soil water dynamics using multisensor capacitance probes laboratory calibration. *Soil Science Society American Journal* 61: 1381-1393.
- Querejeta, J.I., L.M. Egerton-Walburton y M.F. Allen. 2003. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia* 134: 55-64.
- Ratter, J.A., S. Bridgewater, R. Atkinson y J.F. Ribeiro. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinb. Journal of Botany*. 53: 153-180
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of vegetation of the campos cerrados in Southern Brazil. *Journal of Ecology*. 36: 238-268.
- Richards, J.H. y M.M. Caldwell. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.
- Rodin, P. 2004. Distribucão da biomassa subterrânea e dinâmica de raízes finas em ecossistemas nativos e em uma pastagem plantada no Cerrado do Brasil Central. Tesis de maestria. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasilia
- Ryel, R.J., M.M. Caldwell, C.K. Poder, D. Or y A.J. Leffler. 2002. Hydraulic redistribution in a stand of *Artemisia tridentata*: evaluation of benefits to transpiration assessed with a simulation model. *Oecologia*. 130: 173-184.
- Sarmiento, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Harvard university press, Cambridge. 235 Pag.
- Sarmiento, G, G. Goldstein y F.C. Meinzer. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biol. Rev.* 60: 315-355.
- Schenk, H.J. y R.B. Jackson. 2002a. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*. 72: 311-328.
- Schenk, H.J. y R.B. Jackson. 2002b. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water limited ecosystems. *Journal of Ecology* 90: 480-494.
- Scholz, F.G. 2001. Construcción y optimización de un sistema de medición de flujo de agua en plantas basado en la teoría de disipación de calor. Tesis de Licenciatura en Ciencias Físicas. FCEyN. UBA. 92 Pág.
- Scholz, F.G., S.J. Bucci, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by Neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- Schulze, E.D., M.M. Caldwell, J. Canadell, H.A. Mooney, R.B. Jackson, D. Parson, R. Scholes, O.E. Sala y P. Trimbora. 1998. Downward flux of water through roots (i.e. inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands. *Oecologia* 115: 460-462.
- Smith, D.M., N.A. Jackson, J.M. Roberts y C.K. Ong. 1999. Reverse flow of sap in tree roots and downward siphoning of water by *Grevillea robusta*. *Functional Ecology* 13: 256-264.
- Swanson, R.H. 1983. Numerical and experimental analyses of implanted-probe heat pulse velocity theory. Ph.D. Thesis, University of Alberta, Edmonton. 298 Pág.
- Swanson, R.H. y D.W.A. Whitfield. 1981. A numerical analysis of heat pulse velocity and theory. *Journal of Experimental Botany* 32: 221-239.
- Walker, B.H. y I. Noy-Meir. 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. En *Ecology of Tropical Savannas*. Eds. B.J. Huntley y B.H. Walker. *Ecological studies* 42. Springer Verlag, Berlin, Pag 556-590.

Capítulo 3

Determinantes y efectos de la redistribución hidráulica en árboles de sabanas Neotropicales

INTRODUCCION

La cantidad de agua capturada, redistribuida, almacenada, y transpirada por las plantas no solo es especie específica sino que también depende de condiciones ambientales y fisiológicas. Debido a que las plantas constituyen la principal vía de circulación de agua desde el suelo hacia la atmósfera (Schlesinger 1991), estas pueden determinar parcialmente la dinámica espacial y temporal del movimiento de agua en los ecosistemas (Money et al. 1995). Los sistemas radiculares que exploran distintos horizontes del suelo y tienen acceso a capas profundas del mismo pueden actuar como vías de transporte para desplazar agua desde los horizontes más húmedos hacia los más superficiales y secos del suelo. Este proceso es conocido como Ascenso Hidráulico (Richards y Caldwell 1987; Caldwell et al. 1989) y ocurre usualmente durante la noche, cuando la transpiración disminuye lo suficiente como para permitir que el potencial hídrico de las raíces exceda al de las capas más secas del perfil del suelo. Más recientemente se ha denominado a este proceso como Redistribución hidráulica (*RH*) (Burgess et al. 1998) debido a que se ha demostrado que las raíces también pueden distribuir agua desde las capas más superficiales hacia las más profundas (Schulze et al. 1998; Burgess et al. 2000; Ryel et al. 2002). Es un proceso puramente hidráulico (netamente pasivo), sin un componente osmótico (Mendel et al. 2002). En principio, la *RH* puede ocurrir en cualquier planta que posea una morfología de su sistema radicular apropiada y desarrollándose en suelos que poseen gradientes verticales de potencial hídrico.

Numerosos trabajos han demostrado la existencia de *RH* en gramíneas, arbustos y árboles de diferentes ecosistemas incluyendo desiertos (Richards y Caldwell, 1987; Yoder y Nowak 1999; Hultine et al. 2003), bosques de coníferas (Brooks et al. 2002, Meinzer et al. 2004) y sabanas (Scholz et al. 2002; Ludwig et al. 2003; Moreira et al. 2003). Algunos estudios han demostrado que la cantidad de agua redistribuida puede representar un porcentaje relativamente alto del agua transpirada diariamente por las plantas. Por ejemplo Dawson (1996) encontró que la *RH* aportó el 25% de la evapotranspiración diaria en una comunidad de *Accer saccharum*, mientras que Richards y Caldwell (1987) encontraron en una comunidad de *Artemisia tridentata* que esa contribución puede ascender hasta un 33%. Luego de la información obtenida durante la última década sobre la existencia de la *RH*, varios de los trabajos recientes se han dedicado a examinar las consecuencias y el

significado funcional de este proceso a nivel de planta y de comunidad. Por ejemplo, Brooks et al. (2002) encontraron para una comunidad de pino ponderosa que aunque las cantidades de agua elevadas por *RH* pueden ser pequeñas en valores absolutos, pueden representar hasta el 35% del agua removida diariamente por las plantas; Ryel et al. (2002) estimaron a partir de un modelo que en una comunidad de *A. tridentata* la *RH* puede incrementar la transpiración en un 3,5 % por un periodo de más de tres meses con contribuciones de hasta 20% en algunos días; Domec et al. (2004) encontraron que la *RH* disminuye el embolismo nativo de raíces de pino ponderosa y Douglas-fir.

A pesar de este gran cuerpo de evidencia aún permanecen aspectos clave sin resolver en relación a los factores que controlan la *RH* y a la importancia del proceso para el funcionamiento de las plantas y de los ecosistemas. Por ejemplo cuestiones sobre las variables y procesos fisiológicos que limitan las magnitudes de la *RH* a pesar del continuo aumento en la fuerza motriz ($\Delta \Psi_{\text{Suelo}}$) a medida que el suelo se seca necesitan ser aun mejor comprendidas. Del mismo modo y aunque se han realizado varias suposiciones, no fueron reportados estudios sobre las posibles influencias de la *RH* en la conductividad hidráulica de las raíces, lo que podría tener un efecto directo sobre el balance hídrico de plantas en suelos con baja disponibilidad de agua. Por otra parte, a excepción de algunos trabajos recientes donde se estudian aspectos de la *RH* en especies co-existentes (Espeleta et al. 2004; Ludwig et al. 2004; Zou et al. 2005), la mayoría de los estudios fueron realizados en comunidades mono-específicas y por lo tanto no existe suficiente información de las diferencias en la capacidad para la *RH* de especies que coexisten en ambientes naturales. Determinar cuales son las especies que realizan *RH* dentro de un ecosistema es importante para el conocimiento de los mecanismos de regulación del ciclo hidrológico.

Las sabanas del centro de Brasil (Cerrado) poseen suelos profundos, oligotróficos y con niveles altos de Hierro y Aluminio. Los prolongados periodos con ausencia de lluvias conducen a una severa sequía de la parte superior del perfil del suelo, produciendo gradientes verticales del potencial hídrico a lo largo del perfil. Por otra parte, el Cerrado esta caracterizado por la presencia de especies leñosas con sistemas radiculares profundos, algunos de ellos dimórficos, y por especies herbáceas cuyos sistemas radiculares se encuentran presumiblemente en las capas superiores del perfil del suelo. Esta combinación de características

resulta adecuada para estudiar aspectos de la *RH* que necesitan aún ser comprendidos.

Los principales objetivos de este estudio fueron estudiar la dinámica estacional de los flujos de agua en diferentes especies arbóreas en relación con las fuentes de agua del suelo para evaluar la posible existencia de una relación entre la fenología foliar y el proceso de *RH*, explorar la existencia de otros posibles factores determinantes de la *RH*, evaluar si características hidráulicas del sistema de transporte de las plantas leñosas del Cerrado pueden limitar la magnitud de la *RH* y analizar los efectos de este proceso sobre la eficiencia del transporte de agua en las raíces. Para determinar la magnitud y dirección de los flujos de agua en raíces y tallos de árboles se utilizó una técnica de pulsos de calor que permitió mediciones bi-direccionales de flujos de agua. Durante todo el periodo de estudio se midió el potencial hídrico del suelo a diferentes profundidades y variables ambientales. Para evaluar la respuesta de la *RH* a cambios en condiciones de las plantas se realizó una manipulación experimental que consistió en cubrir plantas para disminuir su transpiración. Se realizaron mediciones de conductividad hidráulica de raíces y de sus componentes, axial y radial, durante el pico de la estación seca y en la mitad de la estación de lluvias.

MATERIALES Y METODOS

Área y especies de estudio

El estudio se llevó a cabo entre el mes de Mayo de 2001 y el mes de Setiembre de 2003 en la Reserva Ecológica del IBGE, una estación experimental de campo localizada en el centro de Brasil, aproximadamente a 33 Km al sur de Brasilia (15°56' S y 47°53' O, altitud 1100m). La precipitación media anual es de 1500 mm distribuida principalmente entre Octubre y Abril, resultando en una pronunciada estación seca desde Mayo a Setiembre, durante la cual la humedad relativa del aire es extremadamente baja durante el día, pudiendo alcanzar hasta 10%. La temperatura media mensual oscila entre 19 y 23 °C y amplitudes térmicas de 20 °C son comunes durante la estación seca. Los suelos son clasificados como oxisoles profundos, con alto contenido de arcilla y baja capacidad de intercambio catiónico. A pesar del alto porcentaje de arcilla los suelos presentan la particularidad de ser extremadamente bien drenados. El Cerrado esta representado en la reserva ecológica de IBGE por diferentes clases fisonómicas de vegetación, de las cuales se seleccionaron: cerrado denso, un bosque de altura media con un dosel abierto, y campo cerrado, una sabana con abundantes árboles y arbustos conviviendo con un importante estrato herbáceo.

Para el estudio se seleccionaron nueve especies entre las 25 especies leñosas con el mayor índice de valor de importancia (Felfilli et al. 1994) de modo de abarcar las distintas fenologías foliares: las siempreverdes *Schefflera macrocarpa*, (Seem) D.C. Frodin (Araliaceae), *Sclerolobium paniculatum* Vog. (Leguminosae) y *Vochysia elliptica* Mart.

(Vochysiaceae); las deciduas *Aspidosperma tomentosum*, Mart. (Apocynaceae), *Kielmeyera coriacea* Mart. (Guttiferae) y *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae) y las brevideciduas *Blepharocalyx salicifolius*, Berg. (Myrtaceae), *Birsonima crassa* Nied. (Malpighiaceae) y *Dalbergia miscolobium* Benth. (Leguminosae). Tanto las especies deciduas como las brevideciduas renuevan y expanden completamente sus hojas anualmente y antes de la finalización de la estación seca; mientras las primeras permanecen sin hojas durante aproximadamente un mes las últimas permanecen sin hojas solo durante algunos días.

Se realizaron excavaciones sobre 155 individuos representativos de las diferentes especies para determinar la morfología y distribución espacial de los sistemas radiculares; en 41 de ellas se instalaron sistemas para la medición de flujo de agua en el tallo principal y en 3 a 7 raíces. Debido a las dificultades técnicas para obtener información completa de la distribución de raíces por excavación directa de la totalidad de los individuos estudiados, para determinar la morfología de los sistemas radiculares se utilizó una combinación de la información de las excavaciones parciales, hasta 1 m de profundidad, y de los patrones de flujos. Las características generales de los individuos utilizados para evaluar la presencia de *RH* están descritas en la Tabla 1.

Tabla 1. Fenología foliar, altura, diámetro basal y profundidad media de las raíces a las cuales se le instalaron los sensores de pulso de calor o fueron utilizadas para las medidas de conductividad hidráulica. En la última columna se indica la cantidad de individuos de cada especie que fueron estudiados.

Especie	Fenología foliar	Altura (m)	Diámetro basal (cm)	Profundidad media de las raíces (cm)	Cantidad de individuos estudiados
<i>S. macrocarpa</i>	Siempreverde	3,9±0,2	11,2±0,9	14,6±0,6	6
<i>S. paniculatum</i>	Siempreverde	6,0±0,3	15,3±1,1	11,0±3,2	4
<i>V. elliptica</i>	Siempreverde	4,0±0,2	5,1±0,1	11,8±1,3	5
<i>B. crassa</i>	Brevidecidua	2,1±0,1	9,0±0,4	6,5±0,6	35
<i>B. salicifolius</i>	Brevidecidua	4,0±0,1	9,6±0,6	7,6±0,7	35
<i>D. miscolobium</i>	Brevidecidua	4,2±0,3	12,6±1,3	14,0±1,0	5
<i>A. tomentosum</i>	Decidua	3,2±0,3	4,4±0,3	5,3±0,9	5
<i>K. coriacea</i>	Decidua	2,6±0,2	5,6±0,5	35,5±2,1	35
<i>Q. parviflora</i>	Decidua	2,6±0,2	5,2±0,3	33,0±1,7	25

Flujo de agua

Para medir los flujos de agua en raíces y troncos se utilizaron sistemas de pulsos de calor modificados; la técnica esta basada en el trabajo de Marshall (1958) y recientemente desarrollada por Burgess et al. (1998) y optimizada y justificada matemáticamente por Scholz (2001). Aplicando un voltaje conocido se liberaron pulsos de calor de duración controlada (3 a 6 seg.) a intervalos preestablecidos, a través de un calentador

lineal (~18 Ω) formado por un arrollamiento denso de espiras de Ni-Cr introducidas en un microcapilar de vidrio (10 μl) y luego en una aguja hipodérmica. El incremento de temperatura resultante fue medido por dos sensores de temperatura (termopares cobre-constantán) ubicados equidistantes del calentador y a 0,6 cm. corriente arriba y corriente abajo del mismo (Scholz et al. 2002). Las termocuplas fueron conectadas, a través de cables de extensión de cobre-constantán doblemente aislados, a sistemas automáticos de adquisición de datos (data loggers CR10X, Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA) aislados dentro de una caja hermética para minimizar efectos de diferencias de temperatura entre las entradas de las termocuplas. El sistema de adquisición de datos controla a su vez la duración e intervalo de los pulsos. Para más detalles sobre el sistema de pulso de calor modificado y la correspondiente programación de los sistemas de adquisición de datos ver Scholz (2001). Tanto los sensores de temperatura como el calentador de cada sistema fueron insertados, embebidos en pasta de disipación térmica, en orificios radiales realizados previamente sobre las raíces y/o troncos utilizando una guía para minimizar errores por espaciamiento. La velocidad de los pulsos de calor (V_h , ms⁻¹) fue calculada de acuerdo a Marshall (1958) como:

$$V_h = D_t / x [\ln (\Delta T_1 / \Delta T_2)] \quad (1)$$

donde D_t (cm²s⁻¹) es la difusividad térmica de la madera fresca, x (m) es la distancia entre el calentador y los sensores de temperatura y ΔT_1 y ΔT_2 (°C) son los incrementos de temperatura en puntos equidistantes del calentador corriente abajo y corriente arriba respectivamente, luego de la liberación del pulso de calor. Los cálculos estuvieron basados en las mediciones realizadas entre los 60 y 100 segundos posteriores a la liberación del pulso de calor, intervalo en el que el cociente $\Delta T_1 / \Delta T_2$ es más estable (Scholz 2001). La difusividad térmica de la madera fresca fue calculada para tronco y raíces de cada una de las especies estudiadas de acuerdo al procedimiento sugerido por Burgess et al. (2001a) usando una ecuación presentada por Marshall (1958):

$$D_t = K_{sw} / (\rho_{sw} c_{sw}) \quad (2)$$

donde K_{sw} (W m⁻¹ °C⁻¹), ρ_{sw} (Kg m⁻³) y c_{sw} (J Kg⁻¹ °C⁻¹) son, respectivamente, la conductividad térmica, la densidad y el calor específico del tejido de conducción de agua. La conductividad térmica fue estimada utilizando una modificación de Burgess et al. (2001a) de la ecuación presentada por Swanson (1983):

$$K_{sw} = K_s m (\rho_{dw} / \rho_s) + K_{dw} [1 - m (\rho_{dw} / \rho_s)] \quad (3)$$

donde K_s y K_{dw} (Wm⁻¹°C⁻¹) son, respectivamente, la conductividad térmica de la savia (agua) y de la madera seca, m es la proporción de agua en el tejido de conducción, ρ_{dw} (Kg m⁻³) es la densidad de la madera seca y ρ_s (Kg m⁻³) es la densidad de la savia. La

conductividad térmica de la madera seca fue calculada de acuerdo a Swanson (1983) como:

$$K_{dw} = 4.184 \times 10^{-2} (21 - 20F_v) \quad (4)$$

donde F_v es la fracción vacía del tejido de conducción definida como uno menos la suma de las fracciones sólida y líquida. El calor específico del tejido de conducción fue calculado a partir del calor específico del agua y sus partes constituyentes sólidas (Anónimo 1995). Se obtuvieron al menos 10 muestras de tallos y raíces de cada especie para la determinación de los parámetros mencionados más arriba. En todos los casos las muestras fueron colectadas antes del amanecer. Los valores de D_t obtenidos de este modo variaron entre 0,0016 y 0,0022 cm²s⁻¹. Los pulsos de calor fueron aplicados cada una hora. Se consideraron como positivos a los flujos de agua con sentido desde el suelo hacia la planta y como negativos (o reversos) a los flujos con dirección desde el tronco hacia el suelo a través de las raíces

La velocidad de los pulsos de calor (V_h) fue corregida por los daños en el xilema asociados durante la instalación de los sensores de temperatura utilizando un modelo numérico generado por Burgess et al. (2001b) a partir de los trabajos de Swanson y Whitfield (1981), Swanson (1983) y Barret et al. (1995):

$$V_c = aV_h + bV_h^2 + cV_h^3 \quad (5)$$

donde los coeficientes a, b y c fueron obtenidos de Burgess et al. (2001a). El daño del xilema fue estimado a partir de la medición bajo lupa binocular (20X) de la decoloración del tejido de conducción en cortes de tejido de la región de instalación de los sensores de temperatura.

Los valores corregidos de la velocidad de los pulsos de calor fueron transformados a velocidades de flujo (V_s) usando una modificación (Barret et al. 1995) de una ecuación de Marshall (1958):

$$V_s = V_c \rho_{dw} (c_{dw} + mc_s) / (\rho_s c_s) \quad (6)$$

donde c_{dw} y c_s (J Kg⁻¹ °C⁻¹) son, respectivamente, los calores específicos de la madera seca y del agua.

Los flujos de agua (F) en tallos y raíces fueron obtenidos multiplicando V_s por el área transversal efectiva de xilema activo. En el caso de los troncos el área de xilema activo para el transporte de agua fue obtenida inyectando tinta (azul de metileno) en una región próxima a la zona de instalación del sistema de pulso de calor para determinar luego el patrón de teñido (Meinzer et al. 1999). El área de xilema activo de las raíces fue calculada como el área transversal total menos el área de la medula (cuando existía) y de la corteza.

Para cada individuo estudiado se midieron simultáneamente los flujos del tronco, de la raíz pivotante y de entre 2 a 6 raíces laterales, generalmente las más superficiales. Dado que se trató de producir la menor perturbación durante la excavación de los individuos a ser estudiados y que por lo tanto al momento de la instalación de los sistemas de pulso de

calor no se contaba con información concreta de la estructura del sistema radicular del individuo, los diámetros de las raíces fueron seleccionados de acuerdo a la morfología más característica del sistema radicular de la especie, de acuerdo con las excavaciones previamente realizadas sobre otros individuos de la misma especie, prevaleciendo la elección de las raíces más superficiales y de 1 a 3 cm de diámetro cuando fue posible dependiendo de la especie. En la Tabla 1 se indican las profundidades medias de las raíces en las cuales se midió flujo de agua. Luego de la instalación, los sistemas de medición de flujo fueron aislados térmicamente y todas las raíces fueron inmediatamente re-cubiertas con suelo. Al finalizar el periodo de medición se determinó la desviación del flujo cero para cada una de las raíces y tallos cortando ambos extremos (a aproximadamente 5 cm del calentador) de la sección que contenía el sistema de medición de flujo para el caso de las raíces y troncos de pequeño diámetro. En el caso de individuos con troncos de diámetros mayores, y para evitar el corte del tallo principal de la planta, se obtuvo un prisma (de aproximadamente 3 cm de base y 10 cm de altura) de la región de instalación de los sensores. Para más detalles de las desviaciones de flujo cero y correcciones por instalación incorrecta de los sensores ver Scholz (2001).

Potencial hídrico foliar, de las raíces y del suelo

Se determinó el potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar} , MPa) de hojas cubiertas y descubiertas para antes del amanecer y mediodía utilizando una cámara de presión del tipo Scholander (PMS, Corvallis, OR, USA). Las hojas cubiertas fueron colocadas y selladas herméticamente en bolsas plásticas y papel de aluminio para prevenir la transpiración y evitar un aumento de temperatura. El Ψ_{foliar} de hojas cubiertas reflejó el Ψ del tallo, y se asumió que este último es cercano al potencial hídrico de las raíces ($\Psi_{\text{raíz}}$, MPa) ya que es de esperar que el gradiente de tensiones en el tallo no sea de gran magnitud (Simonneau y Habib, 1991). Todos los valores reportados representan los valores medios de las mediciones sobre al menos 4 hojas.

Se midió el potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo} , MPa) durante todo el periodo de estudio utilizando psicrómetros de termocupla calibrados individualmente (PST-55, Wescor, Logan, UT, USA) instalados a diferentes profundidades (10, 20, 30, 60 y 100 cm) y con cuatro replicas por cada profundidad y por sitio de estudio. Las mediciones fueron registradas cada 30 minutos con un sistema automático de adquisición de datos (data logger CR7X, Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA).

Conductividad hidráulica de raíces y sus componentes axial y radial.

Los sistemas radiculares de individuos de *B. salicifolius*, *B. crassa* y *Q. parviflora* de una fisonomía de cerrado denso fueron cuidadosamente excavados hasta encontrar las raíces adecuadas para la medición de la conductividad hidráulica (L_p , m s⁻¹ MPa⁻¹), la

conductancia axial (K_h , m⁴ s⁻¹ MPa⁻¹) y la conductividad radial (L_R , m s⁻¹ MPa⁻¹). Para las mediciones se colectaron secciones de aproximadamente 25 cm de longitud de raíces de 2 a 4 mm de diámetro, una de cada uno de los 4 a 7 individuos seleccionados por especie y por periodo de medición. Las secciones fueron inmediatamente sumergidas en agua destilada, sus extremos recortados de modo de prevenir la inducción de embolismos y el sentido de flujo identificado; luego fueron trasladadas rápidamente al laboratorio para realizar las mediciones dentro de las 3 horas de colectadas. En el laboratorio fueron nuevamente recortadas de modo de obtener para todas las muestras una longitud final de 15 cm.

Conductividad hidráulica: Se siguieron los procedimientos indicados en North et al. (1992) y North y Nobel (1994): se retiraron todos los tejidos externos a la estela en una longitud de 1 cm del extremo proximal (corriente abajo en el sentido del flujo de agua en referencia al punto medio de la sección de raíz) y se lo adhirió firmemente, de modo de evitar cualquier posible filtración o fuga de agua, a una micro-pipeta graduada (mínima división 10 μ l) y llena con agua destilada en aproximadamente 1/10 de su capacidad a través de un tubo semi-rígido (Tygon) de muy corta longitud. El extremo distal (corriente arriba en el sentido del flujo de agua en referencia al punto medio de la sección de raíz) fue totalmente sellado con tres capas de pegamento rápido. Todo este proceso fue realizado con cada sección de raíz totalmente sumergida en agua destilada y filtrada a través de un filtro con tamaño de poros de 0,2 μ m (Whatman®, FL, USA). Para inducir el flujo de agua a través de la sección de raíz se aplicaron presiones entre -10 y -50 kPa desde el extremo libre de la micropipeta, manteniendo en todo momento la sección de raíz sumergida en agua destilada. Las presiones de vacío fueron ajustadas con una válvula de aguja y monitoreadas con un manómetro digital (Cole-Parmer® 68603, USA). El flujo de agua (Q_v , m³ seg⁻¹) fue calculado a partir de la distancia que recorrió el menisco dentro de la micro-pipeta. Cuando Q_v se mantuvo constante a una dada presión (P , MPa) se calculó L_p de acuerdo a Nobel, Schulte et al. (1990):

$$L_p = (\Delta Q_v / \Delta P)(1/A) \quad (7)$$

donde A (m²) es la superficie lateral de la sección de raíz.

Conductancia axial: Luego de la determinación de L_p se desconectó la micro-pipeta del sistema que producía el vacío, se cortaron aproximadamente 2 mm del extremo sellado del segmento de raíz, se trasladó la raíz a otro recipiente con agua destilada para evitar el bloqueo de los vasos del xilema por los residuos producidos durante el corte y se lo conectó inmediatamente a una manguera con agua destilada y filtrada (0,2 μ m) a una presión de 3.5 kPa producida por una cabeza hidráulica de 35 cm de altura. Los flujos fueron medidos del mismo modo que para L_p luego de un breve periodo en el cual se alcanzó el equilibrio. La conductancia axial fue calculada como:

$$K_h = Q_v / (\Delta P / L) \quad (8)$$

donde ΔP (MPa) es el gradiente de presión al cual está sometido el segmento de la raíz y L (m) es la longitud de la sección de la raíz.

La conductividad hidráulica específica (K_s , Kg m⁻¹s⁻¹MPa⁻¹) fue obtenida como:

$$K_s = K_h / AX \quad (9)$$

donde AX (m²) es el área activa de conducción

Conductividad radial: En cualquier punto a lo largo de una raíz, la conductividad radial (L_R , m s⁻¹MPa⁻¹) es igual al flujo de agua a través de la superficie de la raíz dividido por la diferencia de potencial hídrico entre la superficie y el xilema de la raíz (North et al., 2004). La L_R promediada sobre toda la sección de la raíz fue calculada incorporando las mediciones de L_p y K_h en el modelo de Landsberg y Fowkes (1978):

$$L_R = L_p \alpha / \tanh(\alpha L) \quad (10)$$

donde α (m⁻¹) es $(2 \pi r_{raiz} L_R / K_h)^{1/2}$; r_{raiz} (m) es el radio del segmento de raíz. L_R fue considerado inicialmente igual a L_p e incrementado gradualmente de modo tal que la ecuación (10) fue resuelta por iteración.

Al trabajar con plantas de campo se presentó el inconveniente de no contar con información de la edad de las raíces, lo cual es de importancia para que las diferentes mediciones puedan ser comparables. Por ese motivo las raíces fueron seleccionadas de acuerdo a su diámetro, a la distancia desde una raíz principal de la porción de raíz utilizada para las mediciones y a la profundidad a la cual fueron extraídas, de modo de trabajar con raíces de edades lo más similares posibles (entre periodos de medición) y en condiciones hídricas del suelo semejantes (para los diferentes individuos de una especie dentro del mismo periodo de medición). La profundidad a la cual fueron colectadas las muestras estuvo relacionada con la profundidad de los sistemas radiculares (Tabla 1) y fue la misma para cada especie en ambos periodos de medición. Para cada especie se trabajó con individuos de morfología y tamaños similares a los utilizados para las mediciones de flujo (Tabla 1).

En un estudio sobre las variaciones diarias y estacionales en la conductividad hidráulica del xilema de las raíces debida a embolismos para estas y otras especies del Cerrado (Domec et al. 2005), se determinó que los porcentajes de pérdida de la conductividad son de mayor magnitud al mediodía. Por esta razón todas las medidas de conductividad hidráulica para este trabajo se realizaron sobre secciones de raíces cortadas antes del amanecer y excavadas y seleccionadas el día anterior a las mediciones. Las medidas fueron realizadas durante cuatro días consecutivos en el pico de la estación seca de 2004 y a mitad de una estación de lluvias (enero 2005).

Estudio con agua marcada y análisis isotópicos.

Sobre el final de la estación seca de 2003 cinco árboles de distintas especies (*A. tomentosum*, *B. salicifolius*, *B. crassa*, *K. coriacea* y *Q. parviflora*) en los que se realizaban mediciones de flujo de agua en raíces y troncos desde el mes de Junio del mismo año, fueron utilizadas para el estudio con agua deuterada. Durante las excavaciones realizadas para la instalación de los sistemas de medición de flujos en las raíces, en el mes de Junio, se tomó la previsión de realizar una excavación diferencial para las raíces pivotantes de estos individuos de modo de dejar expuesta una longitud de aproximadamente 60 cm de las mismas, medidos a partir de la última raíz lateral encontrada con conexión directa a la raíz pivotante. Las aberturas realizadas fueron luego recubiertas con suelo hasta el momento de las manipulaciones; solo se mantuvieron expuestas las secciones en las que se instalaron los sistemas de medición de flujos, las que fueron recubiertas, como en todos los casos, con goma espuma y papel de aluminio para disminuir las fluctuaciones de temperatura y los posibles daños por exposición a la luz. En las primeras horas de la mañana del día de inicio del estudio fueron cortadas las raíces pivotantes. El primer corte fue realizado a aproximadamente 50 cm de la corona de la raíz; para prevenir posibles cavitaciones las raíces fueron inmediatamente recortadas bajo agua a aproximadamente 25 cm por encima del corte inicial. Las raíces fueron alimentadas durante 7 días con una solución que contenía D₂O (25%) para lo que se utilizó un recipiente con graduación volumétrica de modo de poder registrar el consumo de D₂O durante todo el periodo de medición. Al finalizar el estudio se cortaron todas las raíces en las que se instalaron sistemas de medición de flujo de modo de obtener las desviaciones de flujo cero. Con esa información se calibró cada sistema y se determinaron los valores de los flujos para todo el periodo de medición (ver Flujo de agua). Al mismo tiempo se colectaron muestras de todas estas raíces, de otras raíces similares de las plantas tratadas, del tronco y de suelo próximo a la mayoría de las raíces de las que se tomaron muestras y se las conservó en tubos Vacutainers sellados (7 ml, Becton Dickinson, NJ, USA) para el posterior análisis isotópico del contenido de agua. Para determinar las abundancias naturales de deuterio se colectaron muestras de raíces y tallos de plantas de cada una de las especies estudiadas localizadas en todos los casos a distancias superiores a los 20 metros de las plantas tratadas. Las muestras fueron llevadas al laboratorio para la extracción de agua al vacío y la determinación del contenido de deuterio de acuerdo a Moreira et al. (2000). Las proporciones de isótopos de hidrógeno fueron expresadas como la desviación en partes por mil (‰) del estándar internacional V-SMOV (Viena-Standard Mean Ocean Water) de acuerdo a:

$$\delta D_{muestra}(\text{‰}) = [(D/H_{muestra}) / (D/H_{V-SMOV}) - 1] \times 1000 \quad (11)$$

donde D/H es la proporción deuterio/hidrógeno en el agua extraída de las muestras y en el agua estándar

Análisis Estadísticos

Los resultados de las medidas de conductividades hidráulicas se compararon entre estaciones utilizando el test no paramétrico de Mann-Whitney con un nivel de error menor al 10 %, utilizando el software estadístico SPSS para Windows, versión 11.5.0 (Setiembre 2002). Se utilizó un test no paramétrico debido a la heterogeneidad de las varianzas y al número de las muestras.

RESULTADOS

La precipitación anual media para el periodo de estudio fue de 1200 mm y varió, dependiendo del año, entre 1154 y 1253 mm. Las lluvias ocurrieron principalmente entre Setiembre y Abril con eventos aislados en los meses de Mayo y Junio (Figura 1a). En los cuatro años de trabajo no se produjeron eventos de lluvias importantes durante los meses de Julio y Agosto; en 2004 este periodo se extendió a los meses de Junio y Setiembre.

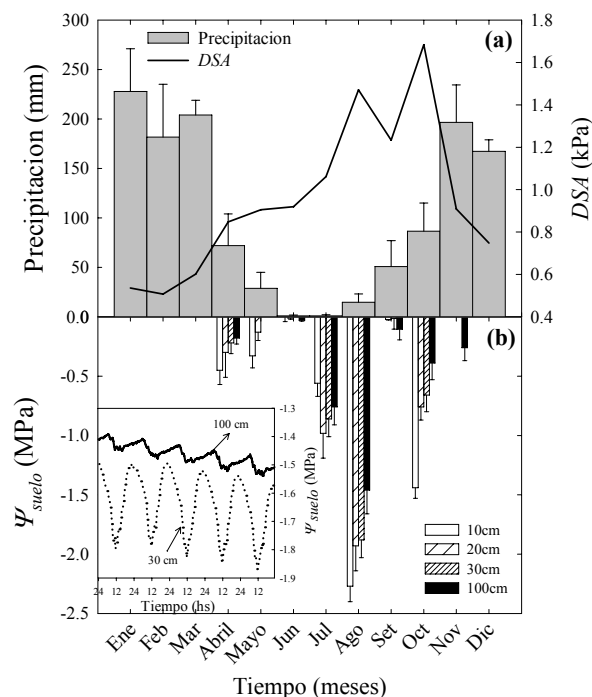


Figura 1. Variación estacional en: (a) la precipitación media mensual (+ 1ES) y el déficit de saturación del aire (DSA) entre 2001 y 2004, (b) potencial hídrico medio del suelo entre 2002 y 2004 en un área de cerrado denso de la Reserva Ecológica del Instituto de Geografía y Estadística de Brasil (IBGE). En el gráfico insertado en el panel b se muestran las fluctuaciones diarias del potencial hídrico del suelo a 10, 30 y 100 cm entre el 21 y 25 de Agosto de 2002.

El déficit de saturación del aire medio (DSA) varió estacionalmente desde un mínimo de aproximadamente 0,5 KPa en la estación húmeda a un máximo de aproximadamente 1,7 KPa durante el final de la estación seca e inicio de la transición desde la estación seca a la húmeda. Como consecuencia de la marcada

estacionalidad en las precipitaciones y en el DSA se observó un gradiente de potencial hídrico en la parte superior del perfil del suelo, $\Delta\Psi_{suelo}$ (Figura 1b). Se alcanzaron valores mínimos de potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) en el mes de Agosto, pico de la estación seca, de aproximadamente -2,3 MPa y -1,4 MPa para los 10 y 100 cm de profundidad respectivamente. El Ψ_{suelo} durante el periodo de sequía fue siempre más negativo a los 10 cm de profundidad que en los demás niveles del suelo. Las fluctuaciones diarias observadas en el Ψ_{suelo} disminuyeron con la profundidad durante el pico de la estación seca: por ejemplo, mientras que a 30 cm se registraron variaciones diarias de Ψ_{suelo} de aproximadamente 0,3 MPa, para 100 cm de profundidad las variaciones diarias fueron solo de 0,08 MPa (gráfico insertado en Figura 1b).

En cinco de las nueve especies estudiadas fue detectada la presencia de flujo reverso en las raíces más superficiales (desde la base del tronco hacia el suelo). En la Figura 2 se presentan cursos diarios representativos de flujos de agua en raíces y troncos de cada una de las especies. Con el aumento gradual en la magnitud del $\Delta\Psi_{suelo}$, conforme avanzó la estación seca, comenzó a ser detectada la presencia de flujo reverso (valores de flujo negativos) en raíces de la mayoría de los individuos estudiados de las especies deciduas y brevideciduas (Figura 2 a, b, d, e). En estas especies los flujos de agua en las raíces laterales superficiales fueron negativos (desde la planta hacia el suelo) durante la noche, se hicieron rápidamente positivos (desde el suelo hacia la planta) a la mañana, con el aumento en la tasa de transpiración, para comenzar a ser nuevamente negativos en las últimas horas de la tarde (Figura 2 a, b, d, e). La magnitud de los flujos negativos máximos durante las estaciones secas varió entre $-1\text{ cm}^3\text{ h}^{-1}$ y $-4\text{ cm}^3\text{ h}^{-1}$ para las especies deciduas y entre $-5\text{ cm}^3\text{ h}^{-1}$ y $-15\text{ cm}^3\text{ h}^{-1}$ para las especies brevideciduas; en los gráficos insertados en cada panel se muestran en detalle los patrones de flujo de las raíces. A excepción de un individuo de *B. crassa*, uno de *B. salicifolius* y otro de *K. coriacea*, en todos los demás individuos estudiados de estas especies fue detectado flujo reverso al menos en una de las raíces estudiadas. Un comportamiento esencialmente diferente para especies con estas fenologías foliares fue encontrado en tres de los cuatro individuos estudiados de *Q. parviflora* y en todos los de *D. miscolobium* para los cuales solo se detectaron flujos positivos en sus raíces (Figura 2 c, f). Para las especies siempreverdes, aún en el pico de la estación seca, cuando el $\Delta\Psi_{suelo}$ fue el de mayor magnitud de modo que la fuerza motriz para la ocurrencia del proceso de RH alcanzó su valor máximo, no fue detectado flujo reverso en ninguno de los individuos estudiados en este grupo de especies; en todos los casos las raíces laterales exhibieron flujos positivos durante todo el día (Figura 2 g, h, i).

La dinámica estacional de los patrones de flujos en raíces y troncos estuvo relacionada con la fenología foliar. Las especies deciduas mostraron una disminución considerable en el flujo total del tronco a medida que se avanzó desde la estación húmeda

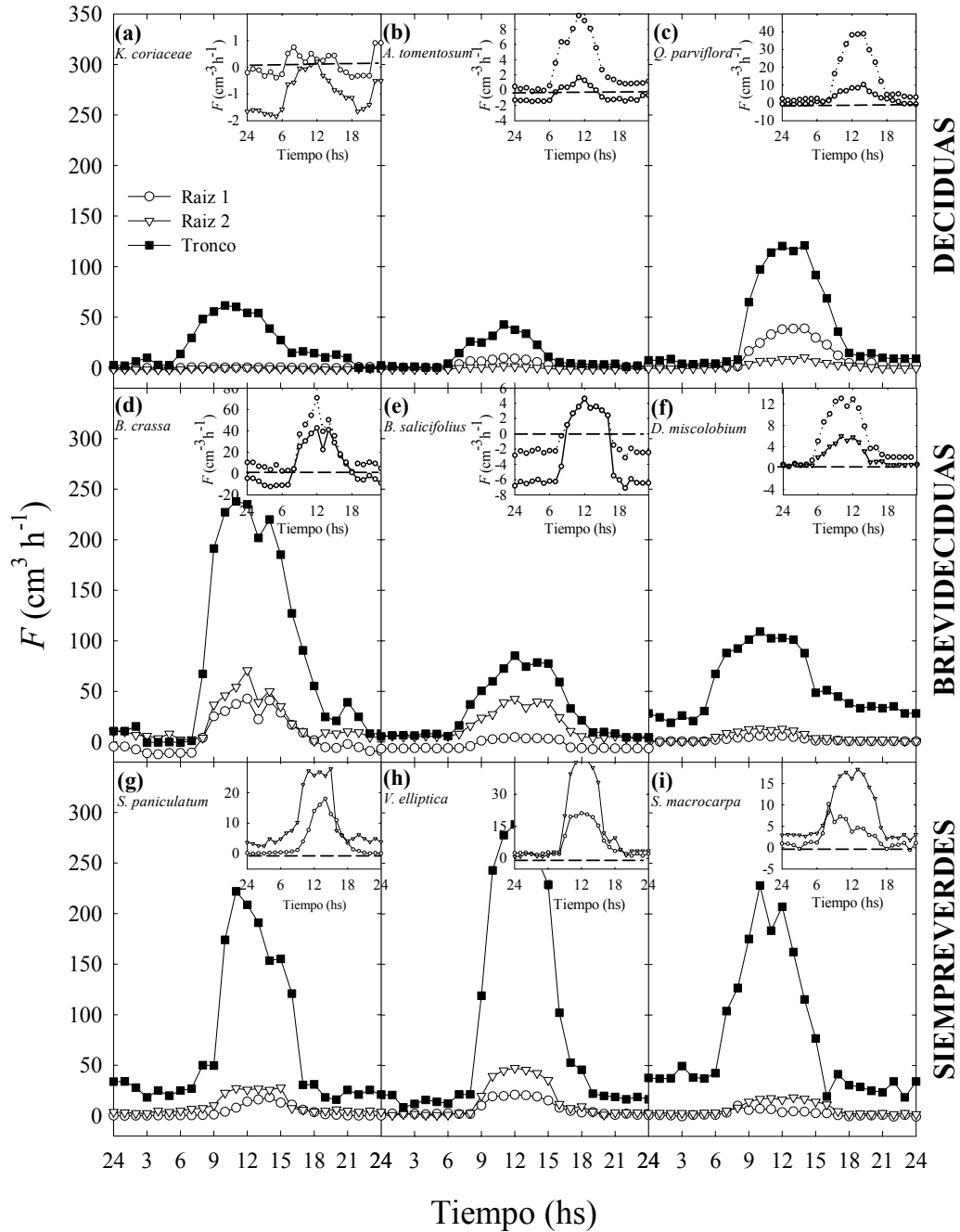


Figura 2. Patrones característicos de flujos en troncos y raíces laterales de árboles de especies dominantes deciduas ((a), (b), (c)), brevideciduas ((d), (e), (f)) y siempreverdes ((g), (h), (i)) en sabanas del Cerrado para un día representativo de la estación seca. Los gráficos insertados en cada panel muestran en detalle los patrones de flujos de las raíces. En algunos casos se ha omitido el título del eje Y de modo de obtener una mejor visualización.

hacia la estación seca (Figura 3 a, b, c) y una variación en la contribución relativa del flujo de las raíces al flujo total diario del tronco. Estas contribuciones relativas estuvieron relacionadas con la profundidad de cada raíz en el perfil del suelo; mientras que las raíces laterales superficiales realizaron una contribución de mayor magnitud durante la estación de lluvias, las raíces más profundas realizaron un aporte relativo mayor

durante la estación seca (Figura 3 a, b, c). Por ejemplo, mientras durante la estación húmeda la raíz lateral 2 y la raíz pivotante de un individuo de *K. coriacea* aportaron 23 % y 14 % del flujo total diario respectivamente (Figura 3a), durante la estación seca sus contribuciones fueron de 2 % y 47 % respectivamente. Un comportamiento similar fue observado en las especies brevideciduas (Figura 3 d, e, f), aunque las variaciones en las contribuciones de cada raíz al flujo total diario

fueron considerablemente menores. La contribución relativa de las raíces pivotantes al flujo total del tronco para estos dos grupos fenológicos es similar a la de otras raíces durante la mayor parte del año, aunque su aporte al flujo basal total del tronco es el de mayor importancia durante la estación seca (Figura 3). Por otra parte, las especies siempreverdes mostraron magnitudes similares de flujos para las distintas estaciones, tanto en las raíces como en los troncos (Figura 3 g, h, i). Aunque la alimentación de la raíz pivotante con agua marcada en individuos de

cinco de las nueve especies estudiadas mostró que todos los árboles realizaron *RH*, no todas las raíces contribuyeron al proceso (Figura 4a). Por ejemplo en *Q. parviflora* fueron detectadas señales de deuterio de magnitudes significativamente mayores a las de raíces de plantas control (que no fueron alimentadas con agua deuterada, zona sombreada), solo en una de las dos raíces analizadas. La otra raíz mostró valores de deuterio similares a los correspondientes a las abundancias naturales para estas especies del Cerrado (área gris).

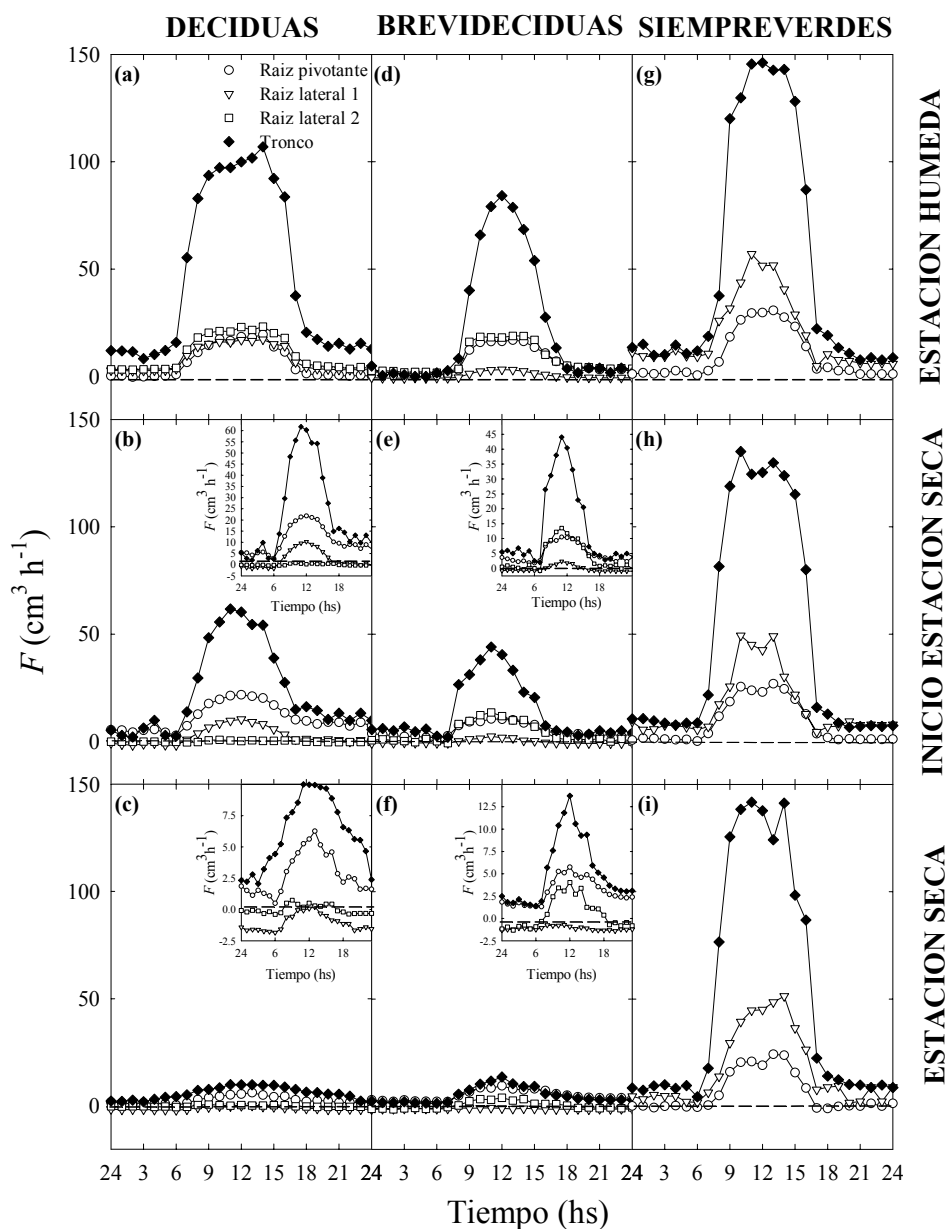


Figura 3. Patrones característicos de flujos en troncos y raíces de árboles de especies dominantes deciduas ((a), (b), (c)), brevideciduas ((d), (e), (f)) y siempreverdes ((g), (h), (i)) durante la estación de lluvias, inicio y final de la estación seca. Los gráficos insertados en los paneles b, c, e y f, muestran en detalle los flujos cuando las raíces presentan flujo reverso. Las especies siempre verdes están representadas por un individuo de *S. macrocarpa*, las brevideciduas por un individuo de *B. crassa* y las especies deciduas por un individuo de *K. coriacea*. Los paneles representan una secuencia temporal para cada grupo fenológico: desde la estación de lluvias hasta el pico de la estación de sequía.

La detección de agua marcada en las raíces de las plantas alimentadas con agua deuterada fue acompañada por la presencia de deuterio en el suelo circundante a estas raíces (Figura 4b). Una de las muestras de suelo asociadas a raíces sin presencia de deuterio mostró valores de δD significativamente mayores a los valores control correspondiente a suelo alrededor de raíces de plantas no tratadas con agua deuterada, tal vez como consecuencia de una posible contaminación al momento de la obtención de la muestra.

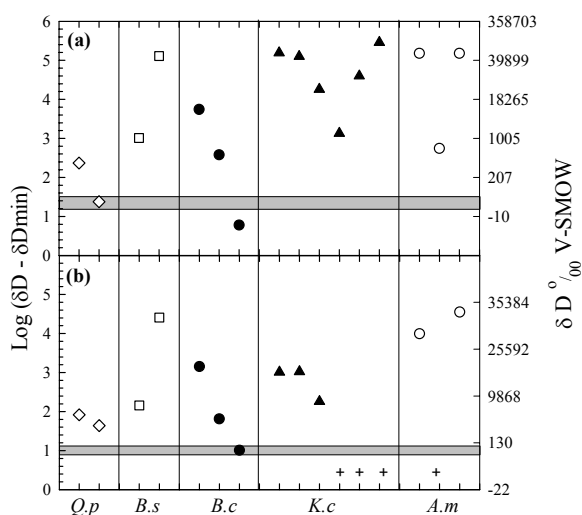


Figura 4. (a) Log de la diferencia entre δD del agua de las raíces de las plantas alimentadas con agua deuterada y de plantas control (δD_{min}) para las 5 especies usadas en el experimento. Los valores reales de δD , equivalentes a aquellos mostrados en la escala log, se muestran en el eje Y de la derecha. Las raíces con δD dentro de la franja gris no difieren significativamente de las raíces de las plantas control (con abundancias naturales de deuterio; $p < 0,05$). Las raíces con δD fuera de la franja gris difieren significativamente de las raíces de las plantas control, (b) Log de la diferencia entre δD de agua de suelo extraída de muestras colectadas en las proximidades de las raíces de las plantas alimentadas y de muestras de suelo control. En el eje Y de la derecha se muestran los valores reales de δD equivalentes a los mostrados en la escala log. El agua del suelo con valores de δD fuera del área gris difiere significativamente de los valores control para muestras de suelo ($p < 0,05$). Los símbolos (+) indican que no fueron colectadas muestras de suelo asociadas con las raíces correspondientes del panel (a).

Aunque la magnitud de los flujos negativos aumentó con el avance de la estación de sequía (gráficos insertados en Figura 3 b, c, e, f), el considerable incremento en la magnitud del $\Delta \Psi_{suelo}$ desde el inicio hacia el pico de la estación seca (Figura 1b) no fue acompañado por un aumento correspondiente en la magnitud de los flujos negativos en las raíces laterales; los valores máximos de flujos negativos se alcanzaron tempranamente al promediar la estación seca y fueron mantenidos hasta el final de la misma. Del mismo modo, cuando se relacionó la magnitud del flujo reverso con el incremento del gradiente ($\Psi_{suelo} - \Psi_{raices}$) de tres especies para las cuales

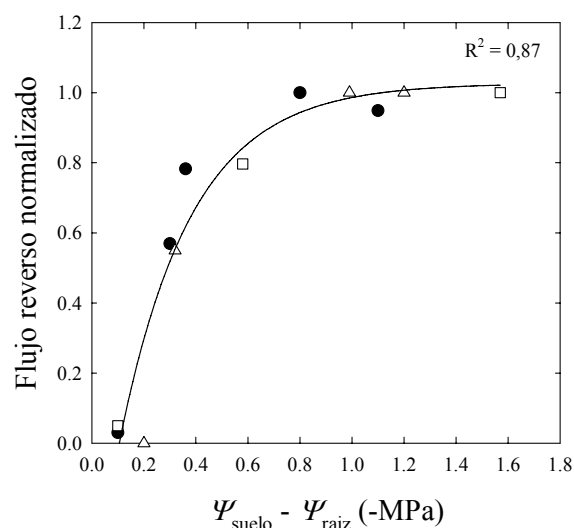


Figura 5. Relación entre el flujo reverso normalizado y el gradiente de potencial entre las raíces y el suelo ($\Psi_{suelo} - \Psi_{raiz}$) de un individuo de cada una de las especies *B. crassa*, *B. salicifolius* y *K. coriacea* durante diferentes días de la estación seca (desde el inicio hasta antes de las primeras lluvias). El flujo reverso diario total de cada raíz fue normalizado respecto al valor máximo alcanzado durante la estación seca. El Ψ_{suelo} es el potencial hídrico a la profundidad donde se encontraba cada raíz medida y el Ψ_{raiz} es el potencial hídrico de madrugada de hojas cubiertas, el cual refleja el potencial hídrico del tallo y es cercano al Ψ_{raiz} . La línea indica la relación funcional ajustada a los valores ($y = -0,41 + 1,41*(1 - \exp(-3,38x))$, $p < 0,0001$). Los símbolos corresponden a: (●) *B. crassa*, (△) *K. coriacea* y (□) *B. salicifolius*.

se disponía de información del potencial hídrico de sus raíces, todos los datos pudieron ser ajustados a una única relación funcional independientemente de la especie (Figura 5). Inicialmente el aumento del desequilibrio del potencial hídrico entre el suelo y las raíces produjo un incremento exponencial en la magnitud del flujo reverso; a mayores gradientes de potencial hídrico suelo-raíz, el flujo reverso se mantuvo aproximadamente constante. Los valores máximos de flujos negativos (o reversos) se alcanzaron cuando la magnitud del gradiente de potencial hídrico alcanzó un valor aproximado de 0,8 MPa, a mediados de la estación seca. Asimismo, la magnitud del flujo reverso en las raíces (también normalizado por el valor máximo de flujo reverso alcanzado por cada raíz durante todo el periodo de medición) aumentó exponencialmente hasta alcanzar un comportamiento asintótico con el porcentaje de flujo nocturno de agua medido en la base de los troncos (Figura 6) y se mantuvo relativamente constante a partir de que el flujo basal nocturno alcanzó valores próximos a 18% del flujo total diario. A pesar de que la magnitud de los flujos reversos de las raíces se mantuvo aproximadamente constante a partir de determinados umbrales de gradiente de potencial hídrico o de porcentaje de transpiración nocturna, en algunos individuos de *K. coriacea* (decidua), en los que se instalaron sistemas de pulsos de calor en la mayoría de sus raíces, se observó que al aumentar progresivamente

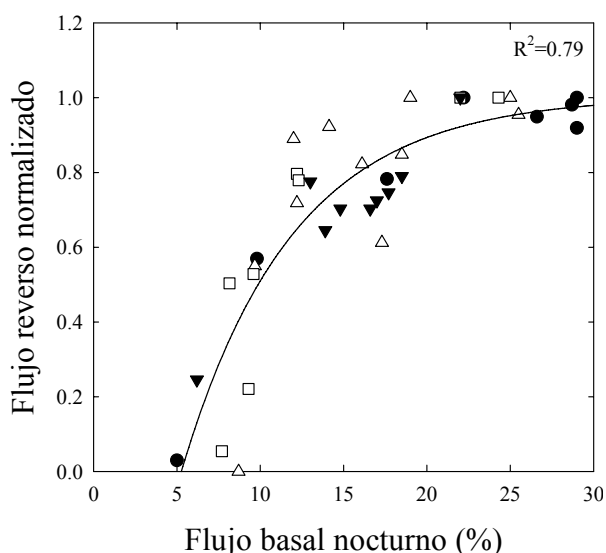


Figura 6. Relación entre el flujo reverso normalizado y el flujo basal nocturno de agua (porcentaje respecto al uso total diario de agua) para individuos de cuatro especies que presentaron flujo reverso durante la estación seca. La línea representa la relación funcional a la cual fueron ajustados los valores ($y = -1,2 + 3 \cdot 10^{-5} (1 - \exp(-2 \cdot 10^{-5} x)) + 2,2 (1 - \exp(-0,15 x))$), $p < 0,0001$, $n = 39$). Los símbolos corresponden a: (●) *B. crassa*, (△) *K. coriaceae*, (□) *B. salicifolius* y (▼) *A. tomentosum*.

el $\Delta \Psi_{suelo}$ y durante el periodo en que la planta se encontraba sin hojas, aumentó el número de raíces laterales en las que fueron registrados flujos negativos (Figura 7). Al inicio de la estación seca, cuando la planta tenía una considerable superficie foliar, la única raíz con flujo reverso se encontraba a una profundidad media de 35 cm (Figura 7a); sin embargo, dos meses más tarde, cuando la transpiración nocturna había cesado como consecuencia de la pérdida total de las hojas, se registraron flujos negativos en otras raíces distribuidas a mayores profundidades (45 y 50 cm) (Figura 7b). Cuando la planta (en las condiciones de la figura 7a) fue cubierta para evitar la transpiración nocturna, no solo aumentó la magnitud del flujo reverso de cada raíz y el número de raíces en las que fue registrado, sino que también se observó flujo reverso en el tronco durante la noche (Figura 7c).

La conductividad hidráulica de las raíces (L_p) varió estacionalmente en las cuatro especies estudiadas, aunque las diferencias fueron estadísticamente significativas ($p < 0,001$) para *Q. parviflora* y *K. coriaceae* (Figura 8a). Con excepción de *K. coriaceae* que experimentó un pronunciado aumento de L_p durante la estación seca, todas las especies tendieron a disminuir L_p durante este periodo. Se observó un comportamiento similar en la conductividad radial (L_R) (Figura 8b). En todas las especies fue observada una disminución de la eficiencia en el transporte de agua del xilema de las raíces (K_s) durante la estación seca, pero solo en *B. crassa* y *B. salicifolius* estos cambios fueron estadísticamente significativos ($p < 0,001$) (Figura 8c).

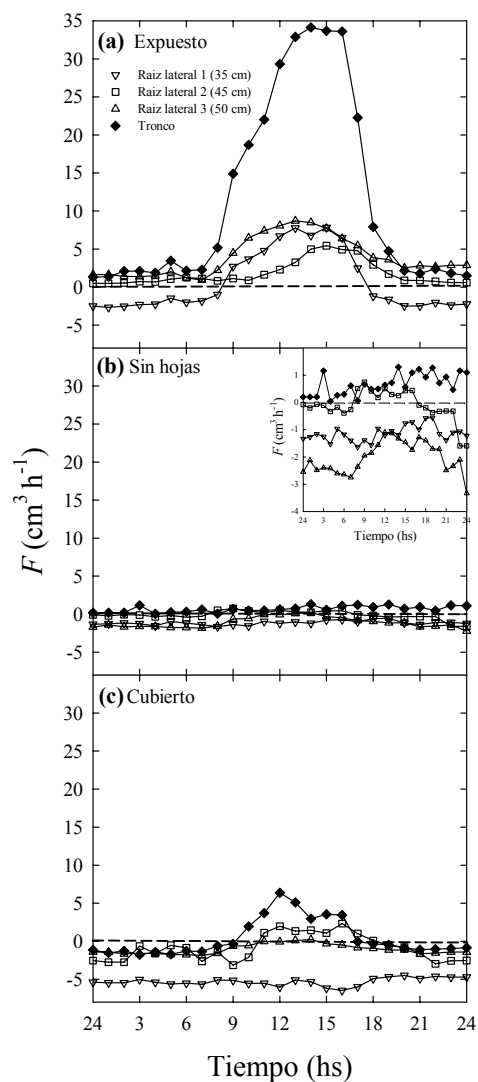


Figura 7. Patrones de flujo del tronco principal y de tres raíces laterales en un individuo de *K. coriaceae*: (a) a la mitad de la estación seca (2 de Julio 2003), cuando aun mantenía la totalidad de su superficie foliar, aunque con hojas senescentes, (b) al final de la estación seca (4 de Agosto 2003), cuando la planta estaba completamente sin hojas y (c) a la mitad de la estación seca (27 de Junio 2003), cuando la planta tenía una superficie foliar considerable y fue cubierta con bolsas de polietileno para restringir la transpiración. La profundidad de cada una de las raíces laterales en las que se instalaron los sensores de flujo está indicada en el panel (a). El gráfico insertado en el panel (b) muestra los detalles de los flujos.

Al inicio del periodo de transición de la estación seca a la húmeda y luego de 32 días sin lluvias, con elevado DSA y con un $\Delta \Psi_{suelo}$ entre los 10 y 100 cm de 1,2 MPa aproximadamente, una raíz lateral de *B. crassa*, ubicada a 7 cm de profundidad, presentó flujo reverso, mientras que otras raíces y el tronco mostraron flujos positivos (Figura 9a). Luego de una lluvia de 17 mm, que saturó el horizonte superficial del suelo, cesó el flujo negativo (Figura 9b); a partir de este evento de lluvia y durante todo el periodo subsiguiente en que se midieron los flujos de la planta hasta acumular una precipitación de 178 mm, no fue registrada inversión de flujo (desde la superficie

hacia horizontes más profundos del suelo) en la raíz pivotante (Figura 9c). El mismo comportamiento fue observado para otros individuos de la misma especie y para individuos de *K. coriacea* los cuales eran estudiados durante el periodo en que disminuyó el $\Delta \Psi_{\text{suelo}}$ hasta que el Ψ_{suelo} alcanzo un valor cero en todo el perfil en la estación de lluvias (datos no mostrados).

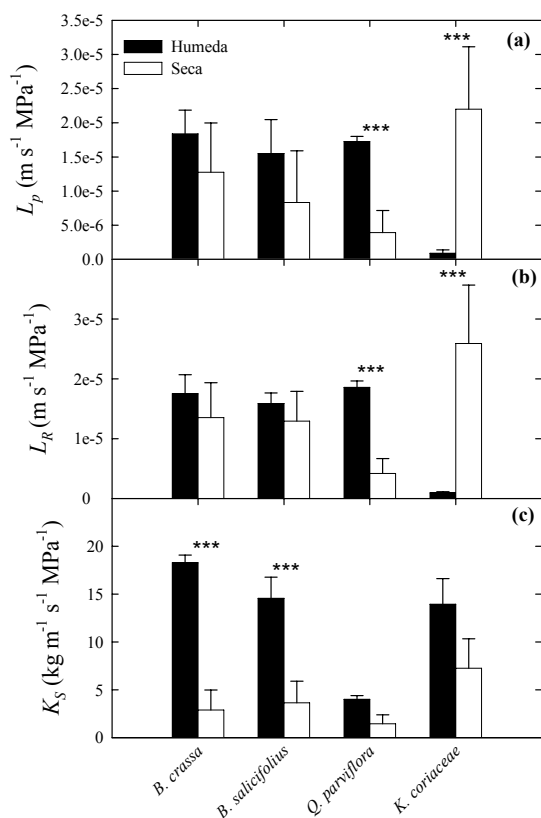


Figura 8. (a) Conductividad hidráulica (L_p); (b) conductividad hidráulica radial (L_R), (c) conductividad hidráulica específica (K_S) de raíces de cuatro especies leñosas del Cerrado durante las estaciones húmeda y seca. Las barras corresponden a los valores medios ($\pm 1 E$) de 3 o 4 raíces laterales. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre estaciones para una misma especie ($p < 0,001$).

DISCUSION

Los resultados de este estudio demuestran que dentro de un mismo grupo fenológico existen múltiples arquitecturas de sistemas radiculares, e incluso que existen marcadas diferencias entre individuos de una misma especie. Todo esto limita la posibilidad de clasificar a las especies de este ecosistema en grupos funcionales discretos basados en su fenología foliar y en la profundidad de sus sistemas radiculares. No obstante podría decirse, de modo general, que las especies deciduas y brevideciduas son las más compatibles con sistemas radiculares dimórficos. Del mismo modo, y como consecuencia de que uno de los requisitos para la existencia de redistribución hidráulica (RH) es la presencia de un sistema radicular

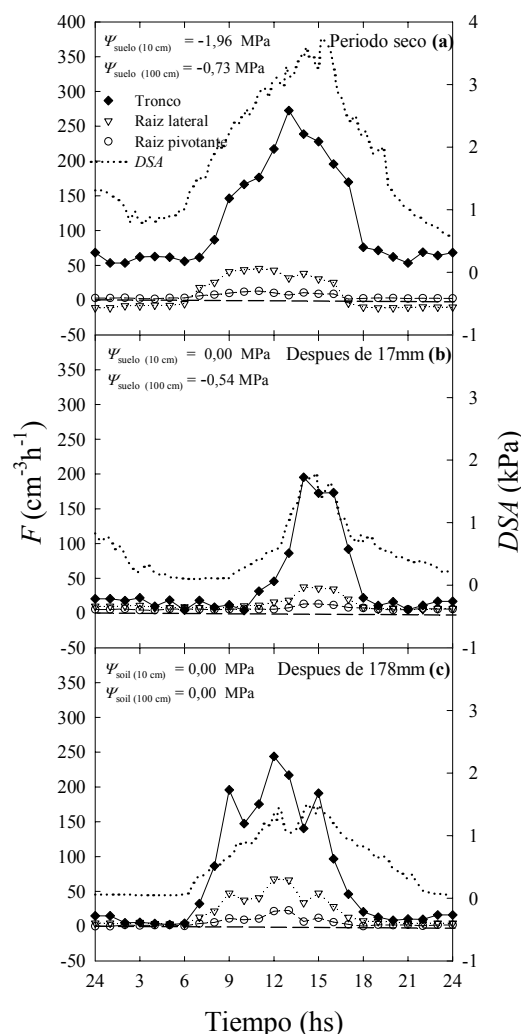


Figura 9. Patrones de flujo del tronco, de la raíz pivotante y de una raíz lateral superficial en un individuo de *B. crassa* en una sabana con baja densidad de árboles (campo cerrado) durante (a) el 27 de Octubre de 2002, luego de un periodo de 20 días sin precipitación, (b) el 29 de Octubre y luego de un pequeño evento de precipitación y (c) el 9 de Noviembre donde se acumularon 178 mm de agua. También se muestra el curso diario de déficit de saturación del aire (DSA) para los días de medición. Los valores de potencial hídrico del suelo a los 10 cm y 100 cm para cada uno de los días se muestran en cada panel.

con raíces que exploren diferentes horizontes del suelo, es posible asociar la ocurrencia de RH a una fenología foliar en particular, como será discutido posteriormente

A partir del gran número de excavaciones de los sistemas radiculares y del análisis de la dinámica de los flujos de agua de raíces y troncos se elaboraron modelos de las arquitecturas de sistemas radiculares para cada una de las especies estudiadas (Figura 10). En general, las especies deciduas y brevideciduas mostraron sistemas dimórficos, con una raíz pivotante (en algunos casos dos) y numerosas raíces laterales extendiéndose paralelamente a la superficie del suelo y en las capas más superficiales. Las magnitudes de los flujos de agua de algunas de las raíces de mayor diámetro, inicialmente superficiales, indicaron que estas penetraban luego hacia capas más profundas del suelo.

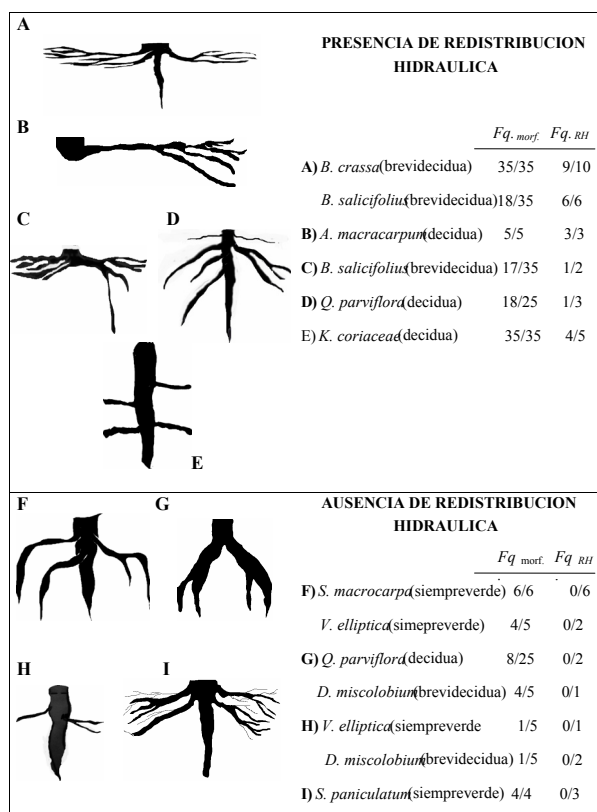


Figura 10. Esquema de las arquitecturas de los sistemas radiculares más representativos encontrados en la Reserva Ecológica de IBGE para las 9 especies estudiadas. Los diseños fueron realizados en base a excavaciones y a medición de los flujos de agua en raíces y tallos. La frecuencia de ocurrencia de cada morfología está indicada como Fq_{morf} y la frecuencia de ocurrencia de redistribución hidráulica asociada a una morfología en particular está indicada como Fq_{AH} .

Esto ocurrió particularmente para *B. salicifolius* y para *B. crassa*, generalmente cuando la primera carecía de raíz pivotante o cuando las contribuciones de estas raíces al flujo total en la base del tronco eran pequeñas. Estos patrones de sistemas radiculares concuerdan con los patrones de flujos generales registrados para estos grupos fenológicos en individuos sobre los que solo se realizaron excavaciones mínimas para la instalación de los sistemas de medición de flujo. En ellos se observó que una vez finalizada la estación húmeda y a medida que avanzó la estación de sequía, las mayores contribuciones relativas al flujo total de los árboles dejaron de ser las aportadas por las raíces más superficiales para pasar a ser, paulatinamente, las que provenían de raíces que exploraban horizontes cada vez más profundos. Para estas fenologías, excepciones al comportamiento esencialmente dimórfico estuvieron dadas por *D. miscolobium*, y *Q. parviflora*; mientras que ambas mostraron sistemas radiculares muy profundos y para la primera no se observaron raíces laterales, en la última, las escasas raíces laterales encontradas eran generalmente de pequeños diámetros

y de corta longitud. Las especies siempreverdes, en general, presentaron sistemas radiculares con escasas raíces, todas creciendo hacia horizontes profundos del suelo independientemente de que al inicio fueran o no superficiales. Por otra parte, la observación de que la contribución al flujo total diario de las raíces laterales y de la raíz pivotante fue similar entre estaciones (Figura 3), indica que todas ellas alcanzaron profundidades donde no existen restricciones hídricas y la disponibilidad de agua es constante durante todo el año. Los individuos de *S. paniculatum* no respondieron a los patrones típicos encontrados aquí para las otras especies siempreverdes; si bien se observaron raíces profundas también se encontró un gran número de raíces laterales superficiales de diferentes diámetros (Figura 10). La mayor frecuencia de ocurrencia de ascenso hidráulico (Fq_{AH}) fue encontrada asociada a las especies deciduas y brevideciduas con los sistemas radiculares descritos en el panel superior de la Figura 10.

Estudios recientes indican que en el Cerrado no se observan variaciones estacionales en los flujos de agua de los árboles a nivel de ecosistema significativos, debido a un pronunciado control estomático en respuesta al elevado déficit de saturación del aire y a una reducción del área foliar total durante la estación seca (Bucci et al. 2005; Bucci et al. 2006, en preparación). Sin embargo, en este estudio se observaron variaciones estacionales en los patrones de absorción de agua en las especies brevideciduas y deciduas que estuvieron relacionadas con la morfología de sus sistemas radiculares. Mientras las especies deciduas y brevideciduas utilizaron agua de horizontes cada vez más profundos a medida que avanzó la estación seca las especies siempreverdes, en general, utilizaron agua de profundidad durante todo el año. Sin embargo, restricciones hidráulicas a la extracción de agua a grandes profundidades limitarían la cantidad de agua que podría ser capturada y transpirada por los árboles (Meinzer et al. 1999). Estos resultados concuerdan parcialmente con los obtenidos en un estudio sobre las fuentes de agua utilizadas por especies con distinta fenología foliar en la misma área de Cerrado (Jackson et al. 1999). Si bien en cinco de las 6 especies en común entre ambos estudios (la excepción es *S. macrocarpa*) los patrones de los sistemas de raíces son consistentes con la profundidad del suelo a la cual las plantas capturan agua, los resultados son opuestos cuando se pretenden asociar a las distintas fenologías foliares. Mientras Jackson et al. (1999), utilizando abundancia natural de deuterio, sugirieron que las especies siempreverdes utilizan agua de horizontes más superficiales, los resultados de este estudio, basados en los flujos de agua y en excavaciones, y consistentes con Rawitscher (1948), muestran que estas especies alcanzan horizontes más profundos con contenidos de agua relativamente constante a lo largo del año. Estudios adicionales con otras metodologías no invasivas son necesarios para dilucidar las diferencias obtenidas entre ambas investigaciones.

Las especies estudiadas mostraron comportamientos diferentes en relación al proceso de

RH. Si bien fueron registrados flujos negativos en raíces de todas las especies a excepción de *S. paniculatum* (siempreverde) y *D. miscolobium* (brevidecidua), varió ampliamente la frecuencia con que fueron observados. Mientras en las especies brevideciduas *B. salicifolius* o *B. crassa* se detectaron flujos negativos prácticamente en la totalidad de los individuos estudiados, para *S. macrocarpa* (siempreverde) y *Q. parviflora* (decidua) solo fueron observados en un individuo. Por lo tanto se podría asociar la *RH* a las especies deciduas y brevideciduas que en general son las que poseen las características más adecuadas para realizar este proceso, seguramente relacionadas con la morfología de los sistemas radiculares. Las magnitudes absolutas de los flujos reversos en general fueron pequeñas comparadas con los flujos totales diarios medidos en la base del tronco. Por ejemplo el flujo reverso máximo en una raíz lateral de *B. crassa* (Figura 2d) fue de aproximadamente $15 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1}$ mientras que el flujo del tronco al mediodía para ese mismo individuo alcanzó aproximadamente $250 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1}$. Sin embargo a medida que los árboles comenzaron a perder las hojas, las magnitudes de estos flujos reversos relativos al flujo basal diario adquirieron mayor importancia, como consecuencia de una disminución de los flujos en la base de los troncos. Por otra parte aumentó la magnitud absoluta de la *RH* aunque no debido a un incremento en la magnitud de los flujos negativos en las raíces a nivel individual sino como consecuencia de un aumento en el número de raíces con flujos reversos (flujos negativos). Una estimación aproximada aunque conservadora, basada fundamentalmente en las mediciones de flujos de los individuos en los que se instalaron sistemas de pulsos de calor en la mayoría de sus raíces y en el tronco y luego extrapolando esos resultados a nivel de comunidad, indica que la cantidad de agua liberada al suelo representaría aproximadamente el 1 % ($0,004 \text{ mm dia}^{-1}$ y $0,008 \text{ mm dia}^{-1}$ para un campo cerrado y un cerrado denso, respectivamente) del uso total diario de agua de las plantas leñosas. Aunque el aporte individual de las especies que permanecen largos periodos sin hojas puede ser más significativo debido a que, en muchos casos, en esos periodos los flujos en raíces superficiales son reversos durante todo el día, la suma de todas las contribuciones no serían suficientes para generar las variaciones diarias en el contenido de agua medio del horizonte 20-60 cm ($0,22 \text{ mm dia}^{-1}$) observadas por Meinzer et al. (2004) y en el Capítulo 2 para las mismas áreas de este estudio, puesto que la vegetación del Cerrado esta caracterizada por una abundancia muy alta de especies siempreverdes (observación personal, datos no publicados). Las oscilaciones diarias en el Ψ_{suelo} y en el contenido de agua del suelo podrían generarse con el aporte mayoritario de los estratos herbáceo y arbustivo. Es bien conocido que las gramíneas de este ecosistema poseen una red de raíces finas distribuidas uniformemente a lo largo del perfil del suelo, concentrando el 95 % de su biomasa en los primeros 100 cm conjuntamente con los arbustos (Castro y Kauffman 1998), por lo tanto la magnitud de $\Delta \Psi_{\text{suelo}}$

entre la superficie y los 100 cm es suficiente para que este grupo funcional pueda realizar *RH*.

Considerando que las especies siempreverdes en general no mostraron evidencias de *RH*, que este grupo funcional representa el mayor porcentaje de las plantas leñosas del Cerrado y que en las plantas deciduas y brevideciduas la magnitud del *RH* fue pequeña, parecería que la contribución de las leñosas del Cerrado a este proceso no es demasiado relevante desde el punto de vista de la cantidad de agua que puede contribuir al balance hídrico a nivel de todo el ecosistema. Este análisis es consistente con los resultados del estudio de Moreira et al. (2003) donde se demostró que la cantidad de agua elevada por *RH* por plantas leñosas constituyó un pequeño porcentaje de la cantidad de agua perdida por transpiración por las plantas vecinas, como se discutirá mas adelante. Sin embargo, la *RH* podría constituir un factor clave en procesos fisiológicos a nivel de raíz en plantas deciduas y brevideciduas como se discutirá mas adelante.

Los resultados del estudio con agua marcada fueron consistentes con la información obtenida por los flujos de agua en relación a la presencia o ausencia de flujos negativos en las raíces. Con excepción de la raíz 1 del individuo de *Q. parviflora* para la cual fueron detectados bajos niveles de deuterio y no fue detectado flujo reverso, para las demás raíces hubo consistencia en los resultados de ambos métodos. Por otra parte, en concordancia con los resultados de las mediciones de flujos, no todas las raíces de una misma planta, similares por sus diámetros y ubicación en el perfil del suelo, mostraron niveles de deuterio superiores a las concentraciones naturales de las plantas control. Esta consistencia, que es de suma importancia para validar los análisis realizados en función de las mediciones de flujos, es más alta que la encontrada por Moreira et al. (2003) en un estudio para evaluar la existencia de *RH* en la misma área de trabajo. La diferencia puede deberse, entre otros factores, en que en el presente estudio las muestras fueron colectadas al amanecer para evitar que los flujos diurnos pudiesen lavar las señales de deuterio. El análisis de las muestras de suelo alrededor de las raíces mostró que el agua elevada por *RH* fue efectivamente liberada al suelo, lo que constituye la última etapa del proceso de *RH*.

Brooks et al. (2005) encontraron que la magnitud de la *RH* en una comunidad de Douglas-fir estuvo fuertemente determinada por la magnitud del $\Delta \Psi_{\text{suelo}}$. En el Cerrado, el incremento en la magnitud de la *RH* a nivel de individuo, como consecuencia del aumento en el número de raíces en las que fue detectado flujo reverso a medida que avanzó la estación seca, fue consistente con la dinámica de los incrementos del $\Delta \Psi_{\text{suelo}}$ para las distintas capas. Sin embargo, a nivel de raíz la magnitud de la *RH* aumentó proporcionalmente con la disminución del Ψ_{suelo} solo hasta determinados valores del $\Psi_{\text{suelo}} - \Psi_{\text{Raiz}}$ (un gradiente más adecuado para medir la fuerza motriz que determina el flujo y la liberación de agua hacia el suelo), promediando la estación seca. A partir de allí las magnitudes de los flujos reversos en las raíces se mantuvieron aproximadamente constantes a pesar de

que el Ψ_{Suelo} , para la respectiva profundidad, continuó disminuyendo hasta finalizar la estación seca. A pesar de que los Ψ_{Suelo} en superficie son menores en el campo cerrado que en el cerrado denso (una diferencia aproximada de 0,25 MPa durante la estación seca), en este estudio no se encontraron diferencias en las magnitudes de RH entre individuos de una misma especie distribuida en ambas fisonomías. La comparación fue realizada entre raíces de árboles de *B. crassa* y *K. coriacea*, similares en tamaño y distribución de sistemas radiculares (datos no mostrados). Por otra parte, cuando se alimentaron las raíces pivotantes con agua marcada no se registraron aumentos en los flujos negativos de las raíces laterales superficiales; esto podría deberse a que las raíces pivotantes llegaban a horizontes profundos con agua abundante y potenciales hídricos cercanos a cero, o bien, a que existen restricciones hidráulicas en las raíces u otros factores que impiden que aumente la magnitud de los flujos a pesar de un aumento en el gradiente de potencial hídrico entre ellas y el sitio de obtención de agua del suelo.

La menor dependencia de la RH con $\Delta\Psi_{suelo}$ o con $\Psi_{suelo}-\Psi_{raiz}$ a nivel de raíz al promediar la estación seca, puede ser atribuida a que otros procesos limitaron o inhibieron la RH . Factores como la transpiración nocturna, la capacitancia y la redistribución hidráulica contribuyen al desequilibrio nocturno entre el potencial hídrico de la planta y el suelo (Bucci et al., 2004). Estos factores podrían afectar los niveles de competencia entre las hojas, los reservorios de agua y las raíces superficiales, por el agua capturada por las raíces profundas. Las condiciones ambientales y las características morfo-fisiológicas de las plantas pueden determinar la dinámica de la dominancia de un proceso sobre el otro. Bucci et al. (2004 y 2005) y Scholz et al. (2006) encontraron que los flujos basales nocturnos a nivel de individuo en plantas del Cerrado contribuyen hasta 35% de la transpiración total diaria y que el agua es utilizada en los procesos de recarga de reservorios y de transpiración nocturna. Los mismos autores sugirieron que la RH podría contribuir para explicar el incompleto equilibrio nocturno entre el Ψ_{planta} y Ψ_{suelo} aún en plantas a las que se les restringió la transpiración. En el presente estudio se encontró que el flujo basal nocturno compitió con la RH al inicio de la estación seca para imponerse al promediar la misma y hasta que la RH fue anulada por los primeros eventos de lluvias. Consistentemente las especies siempreverdes, para quienes mayoritariamente no fue detectada RH , fueron las que mostraron mayor flujo basal nocturno (Figura 3). Cuando cesó la transpiración nocturna ya sea por la pérdida total de las hojas o por una manipulación experimental, se observó un importante aumento en la magnitud de la RH , sugiriendo que la pérdida nocturna de agua a través de las hojas es un proceso que puede limitar considerablemente la RH , dado que en presencia de transpiración nocturna el gradiente de potencial hídrico favorece el movimiento de agua entre el suelo y las hojas. Del mismo modo, la presencia de reservorios internos en los tejidos del tronco puede restringir la RH , ya que parte del agua capturada durante la noche

por las raíces más profundas es utilizada también para reemplazar el agua descargada de los tejidos internos durante el día. Bajo condiciones en las cuales las plantas carecen de hojas o se ha restringido artificialmente la transpiración, el gradiente de potencial hídrico sería favorable para el movimiento de agua desde el tronco hacia las raíces y posteriormente hacia el suelo conduciendo a una deshidratación parcial de los troncos. Por consiguiente sería necesaria la existencia de algún mecanismo capaz de evitar esa pérdida de agua. En este estudio solo fue detectado flujo negativo en los troncos cuando se manipularon experimentalmente algunas plantas de modo de evitar su transpiración pero no cuando naturalmente las especies deciduas permanecieron sin hojas por varias semanas. El mismo comportamiento fue observado por Bucci et al. (2004) cuando como parte de un estudio para identificar factores que impiden el equilibrio entre las plantas y el suelo, cubrieron individuos de especies siempreverdes del Cerrado para evitar su transpiración y por Scholz et al. (2002) en un individuo de *B. crassa* luego de un evento importante de lluvia. La ausencia de flujos negativos en los troncos de plantas deciduas y brevideciduas durante el periodo en que permanecen sin hojas podría ser el resultado de un aumento en la concentración de solutos osmóticamente activos en tejidos de reserva de agua del tallo que impedirían una transferencia de agua hacia las raíces. La pérdida de agua a través de la corteza de las ramas terminales, aunque mínima, también ayudaría a disminuir el potencial hídrico de esas porciones de la planta y transformarse en un sumidero de agua que competiría con el sumidero de los horizontes superficiales. El aumento de solutos en los reservorios podría ser pasivo como consecuencia de la disminución de la cantidad de agua de los mismos, o bien, activo como consecuencia de solutos osmóticamente activos retraslocados desde las hojas senescentes.

A pesar de la disminución observada en la conductividad hidráulica (L_p) y de la conductividad radial (L_R) de las raíces durante la estación seca en tres de las cuatro especies estudiadas, la cantidad de agua ascendida y liberada al suelo, aunque mínima, podría haber contribuido para mantener la conductividad hidráulica de las raíces a niveles suficientemente altos para conservar su actividad fisiológica aun cuando el potencial hídrico del suelo alcanzó sus valores mínimos. Esta suposición es consistente con la observación de que raíces con flujos negativos al final de la estación seca mostraron considerables flujos positivos inmediatamente después del primer evento de lluvia, aún antes de que se hubiera podido revertir una eventual rectificación parcial. Un comportamiento similar fue observado por Scholz et al. (2002) para raíces de *B. salicifolius* luego de una lluvia de 44,6 mm que indicó el fin de la estación de sequía. Las variaciones ínterespecíficas observadas en la absorción y liberación de agua por las raíces de diámetros similares, podrían ser explicadas por diferencias en la conductividad hidráulica radial (L_R) (Steudle 2001), especialmente durante la estación seca, las cuales a la vez podrían resultar de diferencias anatómicas y/o químicas de las raíces como la cantidad de capas de

células de la peridermis o la cantidad de suberina (Leuschner et al. 2004). *Qualea parviflora*, quien mostró la menor frecuencia de ocurrencia de *RH*, fue la especie en la que se observaron los menores valores de L_p y L_R durante la estación seca y la que experimentó los mayores porcentajes de disminución de conductancias entre estaciones. Por otra parte la gran variabilidad intra-específica observada en los valores de L_p y L_R fue consistente con la variabilidad en el comportamiento de las raíces frente a la *RH*; en algunos individuos de *B. crassa* y *B. salicifolius*, al medir los flujos en dos raíces similares por sus diámetros y ubicación en el perfil del suelo, solo se registró flujo negativo en una de ellas. Además de L_R , la conductividad hidráulica de la zona de contacto suelo-raíz ejerce un control importante sobre el flujo de agua en las raíces, especialmente durante la estación seca, manteniendo una vía continua para el transporte de agua entre el suelo y las hojas. La conductividad hidráulica en la zona de contacto podría disminuir rápidamente cuando la disponibilidad de agua en el suelo decrece, en particular en los suelos del Cerrado donde la porosidad total es alta (60,5%, Scholz et al., datos no publicados, ver Capítulo 4). Las mínimas cantidades de agua liberadas por *RH* podrían contribuir para mantener la conductividad hidráulica en la zona de contacto suelo-raíz. La gran disminución de L_R en *Q. parviflora* podría ser una consecuencia de la pérdida de contacto suelo-raíz ante la menor frecuencia de ocurrencia de un proceso que podría evitarla, como la *RH*. El comportamiento diferencial de L_p en *K. coriacea*, que experimentó un considerable aumento durante la estación seca en relación a la estación de lluvias, estuvo evidentemente determinado por las variaciones en la conductividad hidráulica radial (L_R), pues la magnitud de la contribución axial, K_s , no varió lo suficiente como para tener una influencia importante sobre L_p . Los bajos valores de L_R (y consecuentemente de L_p) para esta especie durante la estación húmeda pudieron haber sido una consecuencia de la gran cantidad de látex encontrada en los tejidos externos al xilema. Las especies que poseen elevadas cantidades de látex en sus tejidos presentan dificultades para efectuar mediciones de conductividad hidráulica y pueden verse afectadas las magnitudes medidas (G. North, comunicación personal). La diferencia en las cantidades de látex encontrada para los distintos periodos de medición podría estar asociada con el crecimiento estacional de las raíces. Por otra parte, las raíces de *K. coriacea* fueron extraídas de profundidades mayores (~40 cm) a las de las otras especies (~10 cm) y por lo tanto de horizontes menos secos del suelo; esto podría contribuir para explicar la mayor magnitud de L_p , L_R y K_s de *K. coriacea* durante la estación seca, en relación a las demás especies.

En el continuo suelo-hojas existen dos puntos hidráulicos de alta vulnerabilidad: la zona de la rizósfera, donde una disminución en el potencial hídrico del suelo puede crear zonas secas no conductivas, y el xilema, donde la cavitación puede reducir el transporte de agua (Sperry et al. 1998). En general gran parte de la resistencia al flujo de agua ocurre en las raíces (Tyree & Ewers, 1991) y estas son

más vulnerables a la cavitación que los tallos y actúan cerca de un valor crítico de potencial hídrico para la pérdida de la conductividad (Hacke & Sauter, 1995). Por esta razón un pequeño aumento en la disponibilidad de agua o en el Ψ_{suelo} como consecuencia de *RH* podría disminuir las tasas de formación de embolismos. En este estudio, la conductividad hidráulica específica varió estacionalmente aún en presencia de *RH*. Las dos especies con raíces laterales más superficiales, *B. crassa* y *B. salicifolius*, fueron las que más disminuyeron su capacidad de transporte de agua; sin embargo, *K. coriacea* y *Q. parviflora*, cuyas raíces laterales son más profundas, no mostraron variaciones significativas en K_s . Resultados similares fueron encontrados por Domec et al. (2004) para las variaciones diarias en la pérdida de la conductividad. Aunque la *RH* no evitó la pérdida de la conductividad en dos de las especies, es posible que en ausencia de ella el potencial hídrico de suelo hubiera disminuido lo suficiente como para que el potencial hídrico de las raíces alcance el valor crítico para causar un alto porcentaje de vasos cavitados. El 80% de la pérdida de la conductividad es alcanzada a valores que varían entre -1,5 MPa para *K. coriacea* a -2,5 MPa para *B. salicifolius* (Domec et al. 2005). A pesar de la disminución durante la estación seca, la magnitud de K_s es aun muy alta como para ejercer una gran influencia sobre L_p . De este modo L_p esta controlada casi exclusivamente por L_R , la cual determina la transferencia de agua entre el suelo y la raíz.

Ha sido documentado por algunos autores que cuando los horizontes superficiales del suelo se humedecen luego del primer evento de lluvia al finalizar la estación seca o mediante manipulaciones experimentales, el agua es transportada por las raíces desde la superficie hacia horizontes más profundos del suelo (Burgess et al. 1998, Schulze et al. 1998, Ryel et al. 2002). En este estudio, ninguno de los cinco individuos en los que se midió flujo cuando ocurrió el primer evento de lluvia (32,4 mm), marcando el fin de la estación seca, fue detectada inversión de flujo en la raíz pivotante. Esto podría deberse a diferentes razones o a una combinación de ellas: 1- que tales raíces llegaban a horizontes profundos por lo cual no existió un $\Delta\Psi$ en el suelo suficiente para producir tal movimiento de agua. De acuerdo a los patrones de contenido de agua del perfil del suelo, se sabe que a profundidades mayores a los 3 metros el contenido de agua no varía estacionalmente (Quesada et al. 2004) y que el suelo, de acuerdo a las curvas de retención de agua estaría saturado. 2- El suelo del Cerrado tiene una alta conductividad hidráulica no saturada (hasta 100 cm h^{-1} a los 10 cm de profundidad, ver Capítulo 4) y altas tasas de infiltración (valor medio de 1,26 m h^{-1} para 0-40 cm en un cerrado denso, Eiyti, 2001), por lo que luego de un evento de lluvia desaparecería rápidamente el posible gradiente de potencial hídrico entre la superficie y capas más profundas. 3- Los potenciales hídricos foliares podrían haber sido menores que los registrados para las capas profundas del suelo (-1,4 MPa a 100 cm, la máxima profundidad medida) por lo tanto el mayor gradiente de potencial

hídrico estaría formado entre la superficie del suelo y las hojas, hacia donde se favorecería el flujo de agua.

Los resultados de este estudio indican que las condiciones ambientales generan complejas interacciones y compromisos con y entre diferentes procesos, como transpiración nocturna, carga y descarga de los reservorios internos de agua y desarrollo o cambios morfo-fisiológicos estacionales en las raíces, que son quienes a la vez determinan la magnitud de la *RH*. Por todo ello, el Ψ_{suelo} , o mejor, el $\Delta\Psi_{suelo}$ no constituiría por sí solo el determinante de la magnitud de la *RH* sino que reflejaría el resultado final de tales interacciones. Por otra parte las raíces aparentemente limitan las cantidades de agua liberadas al suelo disminuyendo, esencialmente, la conductividad hidráulica radial. De acuerdo a estos resultados la cantidad de agua aportada por los árboles del Cerrado a las capas superficiales del suelo a través de la *RH* no es suficiente como para contribuir significativamente al balance hídrico del ecosistema. Sin embargo la *RH* puede ser fundamental para mantener la conductividad hidráulica de las raíces en niveles que les permitan mantener su funcionalidad durante la estación seca. Por otra parte el agua liberada a las capas superficiales del suelo permitiría la captura de nutrientes durante el periodo de producción de nuevas hojas, que en este ecosistema coincide en general con el final de la estación seca. Es decir, el agua proveniente de los horizontes profundos, pobres en nutrientes, que es liberada durante la noche en las capas más superficiales del suelo, sería luego reabsorbida durante el día, enriquecida en nutrientes, y transferida al sistema de transporte. Sería necesario un análisis de nutrientes del agua transportada por esas raíces en los periodos diurnos, cuando poseen flujos positivos, para poder estimar el efecto de la humidificación de los horizontes superficiales del suelo en los procesos de absorción de nutrientes. Por otra parte, debido a que el Cerrado es un ecosistema con baja disponibilidad de nutrientes, las micorrizas y las bacterias fijadores de nitrógeno desempeñen un rol importante en el ciclo de nutrientes de las plantas y la *RH* podría contribuir a mantener la funcionalidad de estos organismos simbióticos a medida que el perfil del suelo se seca. Finalmente, los resultados de este estudio indican que las especies siempreverdes poseen sistemas radiculares que en general no son adecuados para ascender agua desde horizontes relativamente profundos del suelo. La mayoría de los procesos de *RH* son realizados por especies deciduas o brevideciduas las cuales tienen abundancia relativamente grande de raíces superficiales. Estas especies producen hojas en forma simultánea hacia finales de la época de sequía. Es posible hipotetizar que la eficiencia de la retranslocación de nutrientes desde hojas senescentes a hojas nuevas es relativamente ineficiente dado que las hojas mueren antes de que se produzcan nuevas hojas. Las especies deciduas, por lo tanto, dependerían más de una fuente de nutrientes externas que las especies siempreverdes y por lo tanto mantener raíces superficiales activas (sin rectificación) en los horizontes del suelo más ricos en nutrientes sería necesario para la absorción de nutrientes y por lo tanto

para la producción y expansión de hojas nuevas con niveles nutricionales adecuados.

Este estudio demuestra por primera vez para un ecosistema con alta diversidad de especies, la variabilidad intra e inter-específica en la arquitectura radicular y en la intensidad y frecuencia de individuos que son capaces de realizar redistribución hidráulica. También sugiere que la contribución de la redistribución hidráulica por parte de los árboles del Cerrado a la economía de agua del ecosistema es relativamente pequeña. Mediante mediciones de las variaciones estacionales en la resistencia radial y axial de las raíces y de las variaciones estacionales en la magnitud del flujo reverso se pudo determinar que las especies leñosas deciduas y brevideciduas, debido a la arquitectura de sus sistemas radiculares, son las que con mayor probabilidad pueden realizar redistribución hidráulica. La ausencia de *RH* en algunos individuos de especies brevideciduas y deciduas o la presencia de algunos individuos de especies siempre verdes puede ser una consecuencia de la gran variabilidad en la morfología de los sistemas radiculares dentro de un mismo grupo fenológico e inclusive dentro de una misma especie. Esta variabilidad intra e inter-específica en los sistemas radiculares puede deberse a las características del micro sitio en el cual germinaron y se establecieron, la tasa de crecimiento y el estado de desarrollo ontogénico en el que se encuentran.

REFERENCIAS

- Anónimo. Greenspan Technology. Warwick, Australia. 1995
- Barret, D.J., T.J. Hatton, J.E. Ash y M.C. Ball. 1995. Evaluation of the heat pulse velocity technique for measurement of sap flow in rainforest and eucalypt forest species of south-eastern Australia. *Plant, Cell and Environment* 18: 463-469
- Brooks J.R., F.C. Meinzer, R. Coulombe y J.Gregg. 2002. Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests. *Tree Physiology* 22: 1107-1117.
- Brooks, J.R., F.C. Meinzer, J.M. Warren, J.C. Domec y R. Coulombe. 2006. Hydraulic redistribution in a Douglas-fir forest: lessons from system manipulations. *Plant, Cell and Environment* 29 Issue 1: 138-150
- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, J.A. Hinojosa, W.A. Hoffmann y A.C. Franco. 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* 24: 1119-1127.
- Bucci, S.J., G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco, P. Campanello y F.G. 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, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, W.A. Hoffmann, F.C.Meinzer y A.C. Franco. 2006. Regulation of soil water utilization along of tree density gradient in seasonal neotropical savannas. En preparación.
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner y C.K. Ong. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311.
- Burgess, S.S.O, J.S. Pate, M.A. Adams y T.E. Dawson. 2000. Seasonal water acquisition and redistribution in the

- Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes*. *Annals of Botany* 85: 215-224
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner, C.R. Beverly, C.K. Ong, H.A. Khan y T.M. Bleby. 2001a. An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology* 21: 589-598
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner, C.R. Beverly, C.K. Ong, H.A. Khan y T.M. Bleby. 2001b. Correction: an improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology* 21: 1157
- Caldwell M.M. y J.H. Richards. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by roots. *Oecologia* 79: 1-5.
- Castro, L.H.R. y J.B. Kauffman. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology*. 14: 263-283.
- Domec, J.C., J.M. Warren, F.C. Meinzer, J.R. Brooks and R. Coulombe. 2004. Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia* 141: 7-16.
- Domec, J.C., F.G. Scholz, S.J. Bucci, F.C. Meinzer, G. Goldstein & R. Villalobos-Vega. 2006. Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status. *Plant, Cell and Environment* 29 Issue 1: 26-35
- Dawson, T.E. 1996. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiology* 16: 263-272.
- Eiyti, K. 2001. Efeito da queimada na estabilidade de agregados na resistencia ao selamento superficial e na taxa de infiltração de água em solos de Cerrado. Tesis de Doctorado. Universidade de Brasilia, Brasil, 70p
- Espeleta, J.F., J.B. West & L.A. Donovan. 2004. Species-specific patterns of hydraulic lift in co-occurring adult trees and grasses in a sandhill community. *Oecologia*. 138: 341-349
- Felfilli, J.M., M.C. Silva Junior, T.S. Filgueiras and P.E. Nogueira. 1998. Comparison of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. *Ciencia Cultura* (Sao Paulo) 50: 237-243.
- Hacke, U. y J. Sauter, 1995. Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica*, *F. purpurea* and *Populus balsamifera*. *Journal of Experimental Botany* 46: 1177-1183.
- Hultine, K.R., D.G. Williams, S.S.O. Burgess y T.O. Keefer. 2003. Contrasting patterns of hydraulic redistribution in three desert phreatophytes. *Oecologia*. 135: 167-175
- Jackson P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E. y Causin, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717-724.
- Landsberg, J.J. y N.D. Fowkes. 1978. Water movement through plant roots. *Annals of Botany* 42: 493-508
- Leuschner, C., H. Coners y R. Icke. 2004. In situ measurement of water absorption by fine roots of three temperate trees: species differences and differential activity of superficial and deep roots. *Tree Physiology* 24: 1359-1367.
- Ludwig, F., T.E. Dawson, H. Kroon, F. Berendse y H.H.T. Prins. 2003. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia* 134: 293-300
- Ludwig, F., T.E. Dawson, H.H.T. Prins, F. Berendse y H. de Kroon. 2004. Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Letters* 7: 623-631.
- Marshall, D.C. 1958. Measurements of sap flow in conifers by heat transport. *Plant Physiology* 33: 385-396.
- Meinzer, F.C., G. Goldstein, A.C. Franco, M. Bustamante, E. Iglar, P. Jackson, L. Caldas y P.W. Rundel. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian Cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273-282.
- Meinzer, F.C., J.R. Brooks, S.J. Bucci, G. Goldstein, F.G. Scholz y J.M. Warren. 2004. Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types. *Tree Physiology* 24: 919-928.
- Mendel, M., S. Hergarten y H.J. Neugebauer. 2002. On a better understanding of hydraulic lift: A numerical study. *Water Resources Research*. Vol 38, NO 10, 1183-1192
- Millikin Ishikawa, C. y C.S. Bledsoe. 2000. Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: evidence for hydraulic lift. *Oecologia*. 125: 459-465
- Mooney, H.A., J. Luchenko, F. Dirzo y O. E. Sala. 1995. Biodiversity of ecosystem functioning: ecosystem analysis. En: Heywood, V.H. y R.T. Watson Eds. *Global Biodiversity assessment*. Cambridge University Press.
- Moreira, M.Z., L.S.L. Sternberg y D.C. Nepstad. 2000. Vertical patterns of soil water uptake by plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon: an isotopic approach. *Plant and Soil*. 222: 95-107
- Moreira, M.Z., F.G. Scholz, S.J. Bucci, L.S. Sternberg, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2003. Hydraulic lift in a Neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573-581.
- Nobel, P.S., P.J. Schulte y G.B. North. 1990. Water influx characteristics and hydraulic conductivity for roots of *Agave deserti* Engelm. *Journal of Experimental Botany* 41: 409-415
- North, G.B., F.W. Ewers y P.S. Nobel. 1992. Main root-lateral root junctions of two desert succulents: changes in axial and radial components of hydraulic conductivity during drying. *American Journal of Botany*. Vol. 79, Issue 9: 1039-1050
- North, G.B. y P.S. Nobel. 1994. Changes in root hydraulic conductivity for two tropical epiphytic cacti as soil moisture varies. *American Journal of Botany*. Vol. 81, Issue 1: 46-53.
- North, G.B., P. Martre y P.S. Nobel. 2004. Aquaporins account for variations in hydraulic conductance for metabolically active root regions of *Agave deserti* in wet, dry and rewetted soil. *Plant, Cell and Environment* 27: 219-228
- Quesada, C.A., A.C. Miranda, M.G. Hodnett, A.J.B Santos, H.S. Miranda y L.M. Breyer. 2004. Seasonal and depth variation of soil moisture in a burned open savanna (campo sujo) in central Brazil. *Ecological applications* 14 (4): 533-541.
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of vegetation of the campos cerrados in Southern Brazil. *J. Ecol.* 36: 238-268.
- Richards, J.H. y M.M. Caldwell. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.
- Ryel, R.J., M.M. Caldwell, C.K. Ponder, D. Or y A.J. Leffler. 2002. Hydraulic redistribution in a stand of *Artemisia tridentata*: evaluation of benefits to transpiration

- assessed with a simulation model. *Oecologia*. 130: 173-184.
- Schlesinger, W.H. 1991. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic Press. San Diego
- Scholz, F.G. 2001. Construcción y optimización de un sistema de medición de flujo de agua en plantas basado en la teoría de disipación de calor. Tesis de Licenciatura en Ciencias Físicas. FCEyN. UBA. 92 Pág.
- Scholz, F.G., S.J. Bucci, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by Neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- Scholz, FG, SJ. Bucci, G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco and F. Miralles-Welheim. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology* (en prensa)
- Schulze, E.D., M.M. Caldwell, J. Canadell, H.A. Mooney, R.B. Jackson, D. Parson, R. Scholes, O.E. Sala y P. Trimbora. 1998. Downward flux of water through roots (i.e. inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands. *Oecologia* 115: 460-462.
- Simonneau, T. y R. Habib. 1991. The use of tree root suckers to estimate the root water potential. *Plant, Cell and Environment* 14: 585-591
- Sperry, J.S., F.R. Alder, G.S. Campbell y J.P. Comstock. 1998. Limitations to plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant, Cell and Environment* 21: 347-359
- Stedle, E. 2000. The cohesion tension mechanisms and acquisition of water by plant roots. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52:847-875.
- Swanson, R.H. 1983. Numerical and experimental analyses of implanted-probe heat pulse velocity theory. Ph.D. Thesis, University of Alberta, Edmonton. 298 Pág.
- Swanson, R.H. y D.W.A. Whitfield. 1981. A numerical analysis of heat pulse velocity and theory. *Journal of Experimental Botany* 32: 221-239
- Tyree, M.T. y F.W. Ewers. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119: 345-360
- Yoder, C.K. y R.S. Nowak 1999. Hydraulic lift among native plant species in the Mojave Desert. *Plant Soil* 215: 93-102
- Zou, C. B., P.W. Barnes, S. Archer y C.R. McMurtry. 2005. Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree-shrub clusters. *Oecologia* 145:32-40

Capítulo 4

Redistribución hidráulica y flujo de agua no saturado: sus contribuciones relativas a la dinámica del agua en suelos de sabanas Neotropicales

INTRODUCCION

Desde los estudios de laboratorio de van Bavel y Baker (1985) y las mediciones de potencial hídrico del suelo de Richards y Caldwell (1987) se conoce que algunas plantas pueden transportar agua desde horizontes del suelo más húmedos hacia horizontes más secos a través de sus sistemas radiculares. Este proceso pasivo, inicialmente llamado ascenso hidráulico (Richards y Caldwell 1987, Caldwell y Richards 1989), es actualmente conocido como redistribución hidráulica (*RH*) dado que las raíces también pueden redistribuir agua hacia abajo (Burgess et al. 1998, Sakuratani et al. 1999, Smith et al. 1999) y lateralmente (Brooks et al. 2002). La *RH* ocurre principalmente durante la noche, cuando la transpiración ha disminuido lo suficiente como para permitir que el potencial hídrico de las raíces sea mayor que el del suelo circundante. La magnitud y las consecuencias de la *RH* están gobernadas por múltiples factores que incluyen los gradientes de potencial hídrico entre diferentes puntos dentro del sistema suelo-planta, las resistencias relativas al flujo de agua dentro de la planta, las resistencias al flujo de agua en el suelo y la distribución espacial de los sistemas radiculares. La ocurrencia de *RH* ya ha sido documentada en las sabanas del centro de Brasil (Cerrado) a distintos niveles de resolución y a través de diferentes metodologías (Scholz et al. 2002, Moreira et al. 2003, Meinzer et al. 2004). Si bien se ha determinado que el aporte de agua por *RH* del estrato leñoso al uso total diario de agua es de escasa magnitud, grupos funcionales como las gramíneas podrían aportar cantidades de agua suficientes como para justificar las fluctuaciones diarias observadas en el potencial hídrico del suelo.

El agua también puede desplazarse en el suelo por el proceso conocido como flujo de agua no saturado (*FNS*) o movimiento de agua en fase gaseosa, sin la intervención de las raíces de las plantas. La magnitud de este proceso está determinada por propiedades del suelo como la conductividad hidráulica y por el gradiente de potencial hídrico entre partes húmedas y secas del perfil. Existen otros mecanismos que pueden influir en el movimiento vertical del agua en el suelo como el ascenso capilar de agua, pero este proceso requiere de capas saturadas de agua u horizontes freáticos cercanos a la superficie del

suelo, condiciones que no existen en la mayoría de los suelos del Cerrado. El grado de dominancia de la *RH* y/o del *FNS* en las variaciones diarias y estacionales de la humedad del suelo puede estar determinado por la combinación de características ambientales, de la planta y de propiedades físicas y químicas del suelo. Aunque las variaciones diarias en los potenciales hídricos del suelo sugieren que la magnitud de la *RH* podría alcanzar hasta el 15 % del uso total diario de agua por la vegetación de una sabana abierta del Cerrado teniendo en cuenta los horizontes de 20 a 60 cm (Meinzer et al. 2004), aún se desconoce si procesos como el movimiento de agua en el suelo por *FNS* podrían conducir, al no ser considerados, a una sobreestimación de la magnitud de la *RH*. Es conocido que en suelos con alta conductividad hidráulica, la *RH* es mínima y los movimientos de agua son dominados por *FNS* (Burgess et al. 2000, Romero et al. 2005). Determinar los parámetros físicos y las funciones características de los suelos del Cerrado resultan factores clave para evaluar la contribución del *FNS* a la dinámica de agua del suelo, principalmente durante la estación seca.

Los procesos de extracción de agua por las raíces involucran tanto a factores de las plantas como del suelo; entre los factores de importancia relacionados con la porción subterránea de las plantas están las resistencias hidráulicas, la densidad, la longitud y la distribución de las raíces con la profundidad, mientras que entre los factores del suelo se encuentran el potencial hídrico y la conductividad hidráulica. La posibilidad de estudiar el proceso de *RH* con modelos de simulación numérica que incluyan estos componentes y la interacción entre ellos resulta de mucha importancia para discernir los alcances y las consecuencias del proceso a nivel de todo el ecosistema. Para este trabajo se realizaron modificaciones y adaptaciones de un modelo unidimensional de simulación del movimiento vertical de agua en el suelo (Ryel et al. 2002) que incluye la *RH* por las raíces y los efectos de la conductividad hidráulica del suelo.

Los objetivos de este estudio fueron: a- determinar la magnitud de la contribución del *FNS* a las fluctuaciones diarias y estacionales observadas en los potenciales hídricos del suelo; b- analizar la dinámica del proceso de *RH* para el Cerrado a través de un modelo de simulación numérica que considere las

resistencias asociadas con el transporte de agua en el suelo, en las raíces y en la interfase entre ambos componentes. Se determinó el potencial hídrico del suelo para diferentes profundidades. Se construyeron curvas de retención de agua del suelo. Se determinaron propiedades físicas del suelo como textura, macro y micro-porosidad, densidad, capacidad de campo, contenido saturado de agua y conductividad hidráulica saturada. A diferencia de los modelos donde se realizan estimaciones de la transpiración total del ecosistema o de la distribución de raíces en el suelo (Mendel et al. 2002, Ryel et al. 2002), en este trabajo se consideraron valores medidos de estas variables. La transpiración de los árboles fue calculada a partir de la medición de flujos en la base de los troncos y la correspondiente al estrato herbáceo-arbustivo con una cámara abierta (open top chamber). La información de la distribución de raíces en el suelo fue extraída de un estudio donde se utilizó la técnica de minirhizotrones (Rodin 2004).

MATERIALES Y METODOS

A- Movimiento de agua en el suelo – Desarrollo del modelo

Para describir el movimiento vertical de agua en el suelo fue modificado y adaptado el modelo de Ryel et al. (2002) generado a partir de una ecuación de balance de agua para cada una de las capas en las que fue dividido el perfil. Este modelo unidimensional asume que las variaciones en el contenido de agua se deben a movimientos verticales por *FNS*, a *RH* y al consumo de agua como resultado de la transpiración de las plantas. En el presente trabajo no fueron consideradas entradas de agua a nivel de la superficie del suelo por precipitaciones; del mismo modo, no fueron consideradas pérdidas de agua por evaporación desde la superficie del suelo.

El perfil del suelo fue dividido en 10 capas de 10 cm de altura para el horizonte de 0-100 cm. Se consideró que a 200 cm de profundidad el potencial hídrico del suelo es cero, una situación muy cercana a la real para los periodos simulados, y el horizonte 100-200 cm fue considerado como una capa única. Esta consideración no introduce errores importantes teniendo en cuenta principalmente la distribución de raíces a lo largo del perfil del suelo.

Función generatriz

Los cambios en el contenido de agua de la capa *i* fueron expresados según:

$$dQ_i/dt = J_i + R_i - T_i \quad (1)$$

donde Q_i (cm) es la cantidad de agua contenida en la capa *i*, t (h) simboliza el tiempo, J_i (cm h⁻¹) es el flujo de agua no saturado neto hacia la capa *i*, R_i (cm h⁻¹) es la cantidad de agua redistribuida por las raíces hacia la capa *i* y T_i (cm h⁻¹) es la cantidad de agua perdida por transpiración (absorción de agua) desde la capa *i*.

Flujo de agua no saturado

De acuerdo a la ley de Buckingham-Darcy (Jury et al 1991) el flujo vertical de agua neto no saturado en una columna de suelo puede ser expresado como:

$$J_i = -K(\theta_i) [(d\Psi/dz) + 1] \quad (2)$$

donde J_i (cm h⁻¹) es el flujo neto de agua en la capa *i*, $K(\theta_i)$ (cm h⁻¹) es la conductividad hidráulica no saturada para el contenido volumétrico de agua θ_i (cm³ cm⁻³) correspondiente a la capa *i*, y $d\Psi/dz$ es el gradiente de potencial mátrico (MPa cm⁻¹ o cm cm⁻¹) entre los extremos de la capa de suelo *i*, cuya altura es z (cm). La conductividad hidráulica no saturada para cada capa del suelo fue expresada en función de la conductividad hidráulica saturada (K_s , cm h⁻¹) y del contenido volumétrico de agua correspondiente, de acuerdo al modelo de Mualem (1976) que conduce a la ecuación (van Genuchten, 1980; van Genuchten et al. 1991):

$$K_i(\theta_i) = K_s S_i^l [1 - (1 - S_i^{1/m})^m]^2 \quad (3)$$

donde l es un parámetro de conectividad entre poros estimado por Mualem (1976) y es considerado como 0,5 para un amplio rango de suelos, m es una constante empírica que depende de las características del suelo y S_i es el grado efectivo de saturación o contenido de agua reducido para la capa *i* ($0 \leq S_i \leq 1$), definido como:

$$S_i = (\theta_i - \theta_r) / (\theta_s - \theta_r) \quad (4)$$

donde θ_r es el contenido volumétrico residual de agua, que especifica la cantidad máxima de agua del suelo que no contribuye a la fase líquida y θ_s es el contenido volumétrico saturado de agua.

Se utilizó la expresión de van Genuchten (1980) del grado efectivo de saturación, S_i , para expresar la relación entre el contenido volumétrico de agua y el correspondiente potencial mátrico (hídrico) de la capa *i*:

$$\theta_i = \theta_r + (\theta_s - \theta_r) / [1 + (\alpha \Psi_i)^n]^m \quad (5)$$

donde los parámetros empíricos: α (cm⁻¹), cuya inversa ($1/\alpha$) es generalmente relacionada con el valor de entrada de aire al suelo y n ($m = 1 - (1/n)$) de acuerdo al modelo de Mualem), dependen de las características del suelo.

Si bien existe una gran variabilidad de modelos físico-matemáticos para la determinación de las funciones características de suelos no saturados (Simunek et al. 1997, Arya et al. 1999, Kodesova et al. 1999, Poulsen et al. 1999) fue utilizado el procedimiento de van Genuchten (1980) debido a que el mismo reprodujo con efectividad estas funciones para varios tipos de suelos, entre los que se encuentran oasisoles con características similares a los de este estudio (Tomasella y Hodnett, 1997).

Redistribución Hidráulica

El modelo considera: a- que el agua redistribuida por las raíces es una función de la distribución de raíces activas, b- la conductividad radial de agua a través de la interfase suelo-raíz, c- que el proceso se detiene al amanecer, cuando comienza la transpiración, y d- que se reinicia al atardecer, cuando la demanda de agua desde las hojas ha disminuído considerablemente. Se asume que el movimiento de agua entre dos capas está limitado por la capa con la menor cantidad de raíces y por la conductividad de la rizosfera de la capa en la que se libera el agua. Con estas consideraciones, el movimiento neto de agua hacia la capa i desde las otras capas (j) fue expresado como:

$$R_i = C_{R\max} \sum_{(j>i)} \Delta \Psi_{i,j} \min \{c_i, c_j\} [(r_i * r_j) / (1 - r_i)] E_{Noct} \quad (6)$$

donde $C_{R\max}$ ($\text{cm MPa}^{-1} \text{h}^{-1}$) es la máxima conductancia hidráulica radial de la interfase suelo-raíz para la matriz completa de raíces activas presentes en el suelo, c_i es un factor que tiene en cuenta la variación de la conductancia hidráulica en la interfase suelo-raíz en función de los cambios en Ψ_i , r_i es la fracción de raíces activas en la capa i , y E_{Noct} es una función de "activación" de la RH , que toma el valor 1 durante la noche y 0 durante el día. La conductancia hidráulica relativa suelo-raíz fue modelada usando una relación empírica (Ryel et al. 2002) como:

$$c_i = 1 / [1 + (\Psi_i / \Psi_{50})^b] \quad (7)$$

donde Ψ_{50} (MPa) es el potencial hídrico del suelo para el cual la conductancia hidráulica suelo-raíz se reduce en 50 % y b es una constante empírica.

Transpiración

Se asumió que la extracción de agua por transpiración desde cada capa i estuvo gobernada principalmente por la conductancia hidráulica de la interfase suelo-raíz de la capa y por su correspondiente cantidad de raíces activas. Con estas consideraciones el término de transpiración en la ecuación de balance fue modelado como:

$$T_i = (T^A + T^{h+a}) r_i c_i \quad (8)$$

donde T^A representa la transpiración total por hora máxima de los árboles y T^{h+a} es la transpiración total por hora máxima del estrato herbáceo-arbustivo.

Modificaciones sobre el modelo de Ryel et al. (2002)

En el presente trabajo no se asume que el suelo es totalmente homogéneo y por consiguiente para cada capa del mismo se consideran valores propios de los parámetros θ_s , α , n , m y K_s . Esto no invalida la aplicabilidad de la ecuación de Buckingham-Darcy, pues se considera homogeneidad dentro de cada capa a partir de valores uniformes de contenido volumétrico de agua y de potencial hídrico (Jury et al. 1991).

- Se redujo la cantidad de parámetros a estimar, a partir de la inclusión de valores medidos en el campo para esas variables.

- Se asumió que el movimiento de agua entre dos capas a través de las raíces no es limitado por la conductividad de la rizosfera de la capa desde la cual las raíces obtienen agua sino por la correspondiente a la capa en la cual el agua es liberada o depositada. Esta consideración esta basada en Moltz y Peterson (1976) quienes en un estudio sobre transporte de agua en raíces observaron que la resistencia al flujo de agua desde la raíz al suelo era mayor que desde el suelo a la raíz.

- La transpiración no fue modelada a través de una función de "activación" durante el día y "desactivación" durante la noche. Por el contrario, para cada hora (diurna o nocturna) la transpiración representa valores reales obtenidos a partir de la aplicación sobre el modelo de una función representativa del flujo total diario. La transpiración de cada hora fue ponderada por el porcentaje correspondiente de la función representativa normalizado por el valor máximo. De este modo se mejora la resolución temporal, cambiando las ondas con forma de "diente de sierra" por ondas suavizadas y permite la incorporación de la transpiración nocturna, que en el Cerrado puede alcanzar hasta el 35 % de la transpiración total diaria para las plantas leñosas (Scholz et al. 2006).

Consideraciones generales

En este modelo no fueron consideradas variaciones en la cantidad de raíces de capa durante los periodos de simulación. No obstante en un campo cerrado similar al de este estudio, las diferencias en la cantidad de biomasa de raíces para el horizonte 1-36 cm fue de 11,3 % entre los meses de Junio y Agosto (Delitti et al, 2001). Debido a que las variaciones en la conductividad hidráulica axial son de escasa influencia sobre la conductividad hidráulica total de las raíces de las plantas leñosas del cerrado para las variaciones de potenciales hídricos del suelo observadas (ver Capítulo 3), no se incorporó a las ecuaciones del modelo. Se consideró un comportamiento similar para las raíces de los estratos arbóreo y herbáceo-arbustivo, en relación a la conductividad hidráulica. Por otra parte se consideró que la pérdida de agua por transpiración desde las hojas es equivalente a la absorción de agua desde las raíces.

B- Parámetros del modelo

Sitio de estudio

Los datos de campo utilizados en la parametrización del modelo fueron colectados en una fisonomía de cerrado denso, una sabana con alta densidad y diversidad de árboles y plantas herbáceas, en la Reserva Ecológica del Instituto Brasileiro de Geografía y Estadística (IBGE), una estación experimental de campo localizada a 33 Km al sur de la ciudad de Brasilia, Brasil ($15^\circ 16' \text{ S}$, $47^\circ 53' \text{ O}$, altitud 1100 m). El promedio anual de precipitación es de

aproximadamente 1500 mm con una pronunciada estación seca desde Mayo a Setiembre. Los suelos son caracterizados como oxisoles, con altos contenidos de arcillas que varían con la profundidad.

Potencial hídrico y conductividad hidráulica del suelo

Se midió el potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo} , MPa) periódicamente durante la estación seca utilizando psicrómetros de termocupla calibrados individualmente (PST-55, Wescor, Logan, UT, USA) instalados a diferentes profundidades (10, 20, 30, 60 y 100 cm) y con cuatro réplicas por cada profundidad. Las mediciones fueron registradas cada 30 minutos durante 5 a 6 días consecutivos de cada mes de la estación seca con un sistema automático de adquisición de datos (CR7X, Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA). Los valores de Ψ_{suelo} utilizados en las simulaciones correspondientes a las profundidades en las cuales no se instalaron psicrómetros, fueron calculados por interpolación a partir de los valores para las profundidades en las cuales fueron instalados psicrómetros, y ponderados por la densidad de raíces presentes para esa profundidad.

Se determinaron los parámetros α , n y m utilizando el código ROSETTA Lite V 1.0 (Schaap 1999) a partir de la introducción de los valores de granulometría, densidad aparente y contenido de agua a 0,033 y 1,5 MPa. Las propiedades físicas del suelo (Tabla 1) fueron determinadas en el Laboratorio de Física de Suelos de la Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuarias (Embrapa, CPAC) a partir de muestras de suelo (deformadas e indeformadas, según la propiedad a determinar) colectadas a las mismas profundidades a las cuales fueron instalados psicrómetros en el área de estudio ($n=4$ para cada profundidad y para cada tipo de muestra). La conductividad hidráulica saturada del suelo (K_s) fue determinada por el método del permeámetro de carga constante (EMBRAPA 1997). Se generaron curvas de retención, las cuales fueron luego comparadas con las simuladas con el código RETC (van Genuchten et al. 1991).

Tabla 1. Propiedades físicas del suelo de una fisonomía de sabana (cerrado denso) de la Reserva Ecológica del IBGE. Los valores son medias \pm ES ($n=4$). Las magnitudes de las propiedades físicas usadas como parámetros del modelo de simulación (contenido saturado de agua (θ_s) y la conductividad hidráulica saturada (K_s) se encuentran en la Tabla 2.

Profundidad	10 cm	20 cm	30 cm	60 cm	100 cm
Densidad aparente ($g\ cm^{-3}$)	0,81 \pm 0,07	0,92 \pm 0,11	1,02 \pm 0,04	1,11 \pm 0,14	1,13 \pm 0,19
Porosidad (%)	68 \pm 2	64 \pm 6	61 \pm 3	56 \pm 7	57 \pm 8
Macroporosidad (%)	21 \pm 6	19 \pm 4	18 \pm 7	14 \pm 4	16 \pm 5
Capacidad de campo (%)	48 \pm 2	45 \pm 0,5	43 \pm 1	42 \pm 1	42 \pm 1
Arcilla (%)	59 \pm 18	63 \pm 14	61 \pm 20	63 \pm 16	67 \pm 17
Limo (%)	14 \pm 1	14 \pm 1	16 \pm 8	12 \pm 3	11 \pm 6
Arena (%)	14 \pm 4	12 \pm 4	12 \pm 3	13 \pm 4	11 \pm 3

Distribución y características de las raíces

El patrón de distribución de la biomasa de raíces finas fue obtenido de Rodin (2004), quien trabajó en la misma área de cerrado denso en la que se colectaron los datos de campo utilizados en la parametrización del modelo. Las muestras fueron colectadas a lo largo de una transecta de 50 m, donde se seleccionaron al azar 10 puntos marcados cada 5 m. En cada punto fueron colectadas muestras a 0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-60, 100-110, 150-160, 200-210, 250-260, 300-310 cm de profundidad. Las raíces finas fueron separadas del suelo usando filtros con mallas de 2, 1 y 0,5 mm, según la metodología de Bohm (1979). Luego las raíces fueron secadas en estufa por 72 hs para obtener su peso seco. En ese estudio la cantidad de raíces finas disminuyó exponencialmente con la profundidad (Figura 1); mientras que en los primeros 10 cm del suelo la biomasa de raíces finas fue de 4,3 $Mg\ ha^{-1}$, a los 100 cm la cantidad de raíces disminuyó hasta menos de 0,5 $Mg\ ha^{-1}$.

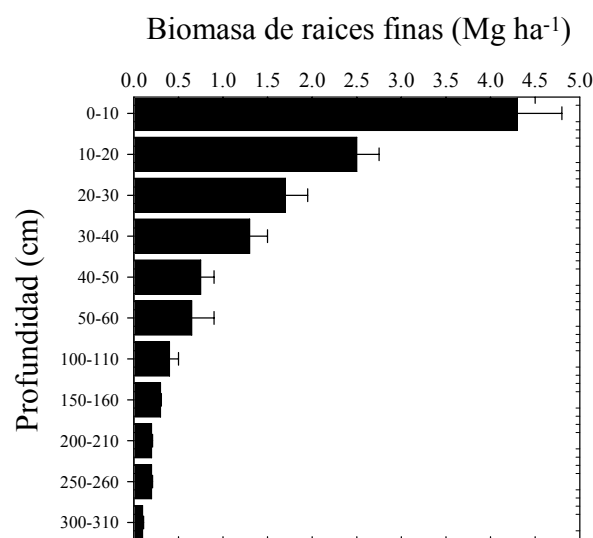


Figura 1. Distribución de la biomasa de raíces finas ($Mg\ ha^{-1}$) hasta 3 metros de profundidad en una área de cerrado denso de la Reserva Ecológica del IBGE. Las barras representan los valores medios + DS ($n=10$). (Adaptado de Rodin 2004)

Para la conductancia radial máxima suelo-raíz (C_{Rmax}) se consideró el valor medio de las conductancias radiales máximas calculados para dos ecosistemas diferentes (Williams et al. 1996, Ryel et al. 2004) considerando que el Cerrado, debido al conjunto de características ambientales y de la composición de la vegetación, podría tener un valor intermedio de C_{Rmax} entre los correspondientes a aquellos ecosistemas.

Las conductancias hidráulicas relativas suelo-raíz (c_i) fueron estimadas siguiendo los procedimientos de Ryel et al. (2002, 2004) a partir de la relación funcional entre la transpiración y el Ψ_{suelo} . Se asumió que la tasa de pérdida de agua desde cada capa es

directamente proporcional a la conductancia hidráulica de la interfase suelo-raíz (Sperry et al. 1998, Meinzer et al. 2004). De la regresión no lineal utilizada para ajustar los datos se obtuvieron los parámetros Ψ_{50} y b utilizados en la ecuación (7) e indicados en la Tabla 2.

Transpiración (T)

La transpiración de los árboles (T^A) fue determinada usando la técnica de disipación de calor constante (Granier 1985, 1987). Fueron seleccionados 24 árboles de las especies de mayor dominancia y se midieron sus flujos basales durante 4 o 5 días de cada mes de la estación seca. Los valores medios de flujo por árbol fueron luego extrapolados a nivel de ecosistema considerando el área basal total por hectárea.

La transpiración del estrato herbáceo-arbustivo (T^{h+a}) fue determinada usando una cámara abierta (open top chamber), construida especialmente para este fin. La cámara consiste de dos partes: una base cilíndrica de 0,8 m de diámetro y 0,95 m de altura, con estructura de alambre rígido y recubierta en material plástico transparente, y una corona cónica de idéntica estructura y cobertura. La altura total de la cámara es de 1,6 m. Una cantidad conocida de aire es introducida hacia la cámara por medio de un pequeño ventilador ubicado próximo a la base de la misma; el aire entrante, luego de interactuar con la vegetación, circula en dirección a la parte superior donde se encuentra un anemómetro de hélice que mide la velocidad del aire saliente de la cámara. Utilizando una bomba de succión se colectan muestras del aire entrante y saliente, las que son conducidas por tuberías de Tygon hacia un higrómetro de punto de rocío (DPH 2012, YES Inc., Notario, Canadá) para determinar las correspondientes densidades de vapor de agua. Las medidas fueron registradas por un sistema automático de adquisición de datos (21X Campbell Scientific, UT, USA) y los valores fueron transformados a mm día^{-1} . Se utilizaron 10 réplicas para realizar las medidas a intervalos de 2 hs durante un día de cada mes de la estación seca.

Simulaciones

Se realizaron simulaciones para comparar los resultados del modelo con las observaciones de campo de los Ψ_{suelo} . Uno de los periodos de simulación estuvo comprendido entre el 4 y el 8 de Agosto de 2003 cuando el Ψ_{suelo} a los 20 cm había disminuido a aproximadamente -1,65 MPa. El mayor periodo de simulación (70 días), para el cual se consideraron dos situaciones: presencia y ausencia de redistribución hidráulica, se inició considerando los valores de Ψ_{suelo} observados al 5 de Junio de 2003, cuando ya existía un gradiente de Ψ_{suelo} de 0,45 MPa entre los 10 y los 100 cm. También se realizaron simulaciones para diferentes valores de la conductividad hidráulica saturada (K_s). Todos los parámetros utilizados para las simulaciones se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Parámetros del modelo usados en las simulaciones. La descripción de cada uno de ellos está indicada en el texto. Debe tenerse en cuenta un parámetro adicional que considera la distribución de la biomasa de raíces finas (ver texto).

Parámetro	Símbolo	Valor	Unidades
Contenido volumétrico saturado de agua del suelo	θ_s		$\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$
- 10 cm		0,8	
- 20 cm		0,65	
- 30cm		0,53	
- 60 cm		0,47	
- 100 cm		0,46	
Contenido volumétrico residual de agua del suelo	θ_r	0,2	$\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$
Parámetro ajustado a las curvas de retención de agua	α		cm^{-1}
- 10 cm		0,28	
- 20 cm		0,15	
- 30cm		0,1	
- 60 cm		0,06	
- 100 cm		0,066	
Parámetro ajustado a las curvas de retención de agua	n		
- 10 cm		1,20	
- 20 cm		1,19	
- 30cm		1,18	
- 60 cm		1,16	
- 100 cm		1,16	
Conductividad hidráulica saturada del suelo	K_s		cm h^{-1}
- 10 cm		100	
- 20 cm		45,5	
- 30cm		4,86	
- 60 cm		4,91	
- 100 cm		5,76	
Conductancia hidráulica máxima de la red de raíces del ecosistema	C_{Rmax}	0,129	$\text{cm MPa}^{-1} \text{h}^{-1}$
Ψ_{suelo} donde la conductancia suelo-raíz disminuye al 50%	Ψ_{50}	-0,80	MPa
Parámetro	b	1.61	
Tasa máxima de transpiración	$T^A + T^{h+a}$	0,057	cm h^{-1}
Activación de la Redistribución Hidráulica	E_{noct}	1 o 0	

RESULTADOS

Los suelos del Cerrado poseen altos contenidos de arcilla (Tabla 1) y presentan variaciones en sus propiedades físicas con la profundidad. Por ejemplo, mientras que la densidad aparente aumenta aproximadamente un 40% desde los 10 a los 100 cm, la porosidad disminuye un 16% entre esos horizontes (Tabla 2). Estos cambios se reflejan en las diferentes respuestas del potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) frente a cambios en su contenido de agua (Figura 2a). Mientras una disminución en el Ψ_{suelo} desde 0 hasta 1,5 MPa ($1,53 \cdot 10^4 \text{ cm}$) corresponde a una disminución de $0,5 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ en el contenido de agua para 10 cm de profundidad, en horizontes más profundos (100 cm por ejemplo) para la misma disminución del Ψ_{suelo} el suelo disminuye su contenido de agua en $0,18 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$. No obstante, la disminución en el Ψ_{suelo} desde 0 hasta -0,1 MPa (1020 cm) se corresponde con la mayor tasa de disminución del contenido de agua. El Ψ_{suelo} de las curvas de retención fue expresado en cm y en una escala en base 10, como es usual en los estudios de suelos, de modo que pueda ser observada la dinámica cuando los contenidos de agua son altos. Al representar las curvas de retención con el Ψ_{suelo} en unidades de presión (MPa) como en el gráfico insertado en el panel superior izquierdo se pierde resolución y no es posible realizar ningún análisis para bajos valores de Ψ_{suelo} . La conductividad hidráulica saturada (K_s) es la propiedad física del suelo que exhibe la mayor variación en los primeros 30 cm del perfil; mientras que a los 10 cm su valor es aproximadamente 100 cm h^{-1} , a los 30 cm es de aproximadamente 5 cm h^{-1} del Ψ_{suelo} .

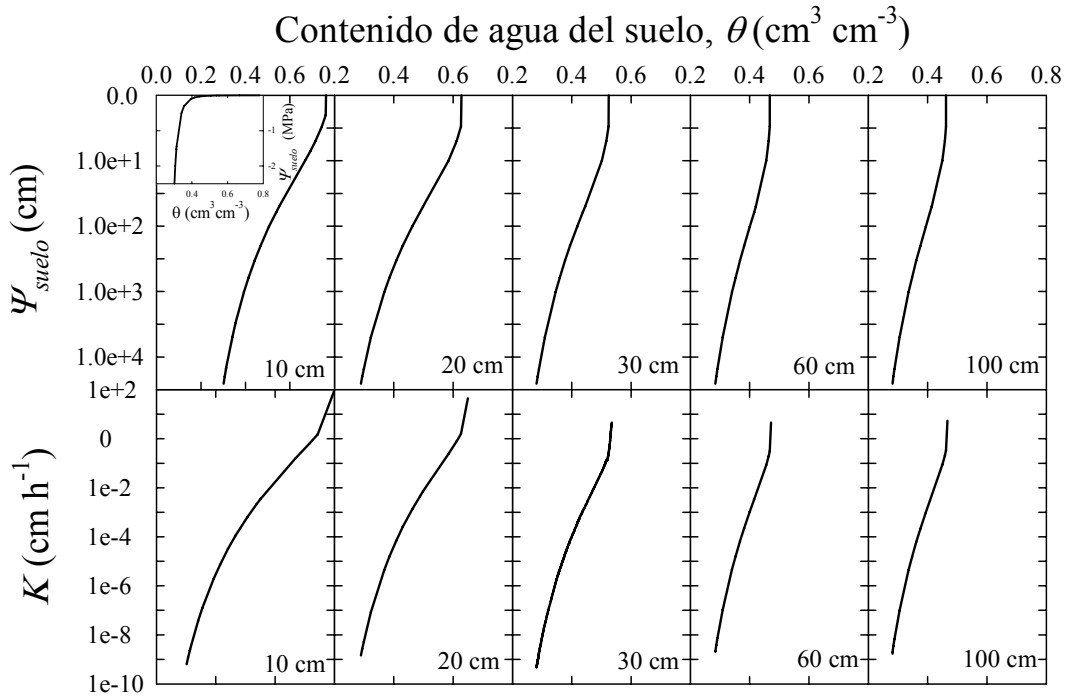


Figura 2. Paneles superiores: Curvas de retención de agua del suelo (potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) en función de su contenido de agua (θ) generadas a partir de muestras indeformadas ($10200 \text{ cm} = 1 \text{ MPa}$); paneles inferiores: conductividad hidráulica no saturada (K) en relación al contenido de agua, para 10-20-30-60 y 100 cm de profundidad en una área de cerrado denso de la Reserva Ecológica del IBGE. El gráfico insertado en el primer panel a la izquierda representa la curva de retención correspondiente a los 10 cm pero representada con el Ψ_{suelo} expresado en unidades de presión (MPa) en función de θ .

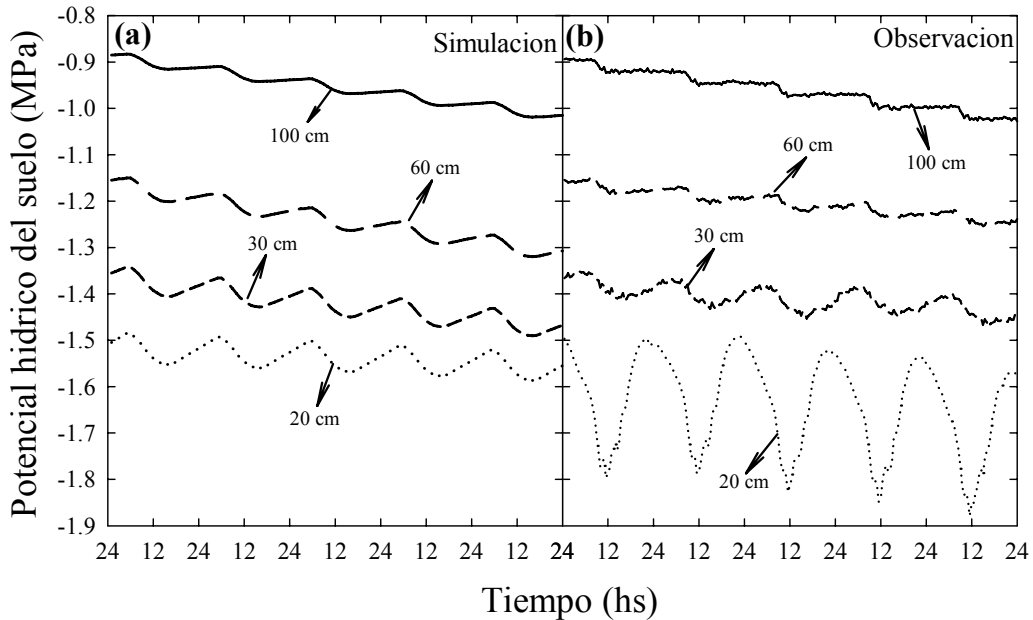


Figura 3. (a) Simulaciones de las variaciones del potencial hídrico del suelo a 20, 30, 60 y 100 cm de profundidad durante 5 días de la estación seca usando los parámetros de la Tabla 2 y la distribución de raíces finas de la Figura 1; (b) Potenciales hídricos del suelo a las mismas profundidades que en (a) medidos en muestras indeformadas colectadas en una área de cerrado denso de la Reserva Ecológica del IBGE durante el final de la estación seca de 2001 (4-8 Agosto). Los datos corresponden a los valores medios de 3 a 4 cámaras pycnométricas por profundidad.

Si bien los suelos con altos contenidos de arcilla presentan una disminución gradual de la conductividad hidráulica (K) a medida que disminuye el contenido de agua, los suelos del Cerrado mostraron un comportamiento opuesto, dado que K disminuyó abruptamente con la disminución del contenido de agua para todas las profundidades analizadas, independientemente de su valor de conductividad hidráulica saturada (Figura 2b). Los Ψ_{suelo} obtenidos mediante las simulaciones fueron, en general, muy similares a los medidos con los psicrómetros (Figura 3). Las fluctuaciones diarias en el Ψ_{suelo} simulado para los 20 cm durante un periodo de 5 días al final de la estación seca fueron de magnitudes menores que las observadas. Mientras que en la simulación el Ψ_{suelo} a los 20 cm fluctuó 0,05 MPa durante el día (Figura 3a), el Ψ_{suelo} medido en el campo varió 0,4 MPa durante el día (Figura 3 b). Para los horizontes más profundos se observó un buen ajuste del modelo a los valores observados, tanto respecto a los valores absolutos de Ψ_{suelo} como a las magnitudes de las fluctuaciones. A los 100 cm el Ψ_{suelo} tendió a disminuir durante el día y a mantenerse relativamente constante durante la noche (Figura 3 a y b).

Si bien la magnitud del flujo de agua no saturado (FNS) es una consecuencia del compromiso entre K y el gradiente de Ψ_{suelo} a una determinada profundidad y a un valor dado de Ψ_{suelo} , en este estudio la rápida disminución de K con θ (Figura 2b) determinó ampliamente el comportamiento del FNS . Como consecuencia, al aplicar el modelo de simulación para determinar las contribuciones de los procesos de FNS y redistribución hidráulica (RH) a los movimientos de agua en el suelo y, consecuentemente, a las fluctuaciones diarias en el Ψ_{suelo} durante un periodo de 70 sin precipitaciones, el aporte del FNS fue siempre de escasa importancia comparado con el de la RH (Figura 4). Mientras que la RH total integrada entre los 10 y 100 cm alcanzó un valor máximo de 0,75 mm día⁻¹ sobre el final del mes de Junio, el FNS exhibió su valor máximo de 0,01 mm día⁻¹ al inicio del periodo de simulación (Figura 4a). El porcentaje de contribución de estos dos procesos a la recuperación diaria del Ψ_{suelo} fue variable conforme avanzó la estación seca y de acuerdo a la magnitud de la recuperación de Ψ_{suelo} . Al inicio de la estación seca cuando los Ψ_{suelo} prácticamente no mostraban un incremento de sus valores durante la tarde y cuando existía un gradiente de Ψ_{suelo} entre los 10 y 100 cm de 0,43 MPa, el FNS contribuyó a esa recuperación con su máximo valor de 9,6 %, mientras que la contribución de la RH fue la de menor magnitud de todo el periodo de simulación (Figura 4b).

La Figura 5 muestra las magnitudes de la RH y el FNS para diferentes horizontes del suelo en función de la disminución del Ψ_{suelo} y de la cantidad de días sin precipitaciones. Los horizontes más superficiales fueron los que presentaron los mayores valores de RH a lo largo de toda la estación seca; el FNS mostró un comportamiento opuesto con el aumento de la profundidad. Para todas las profundidades la dinámica de la RH mostró un valor

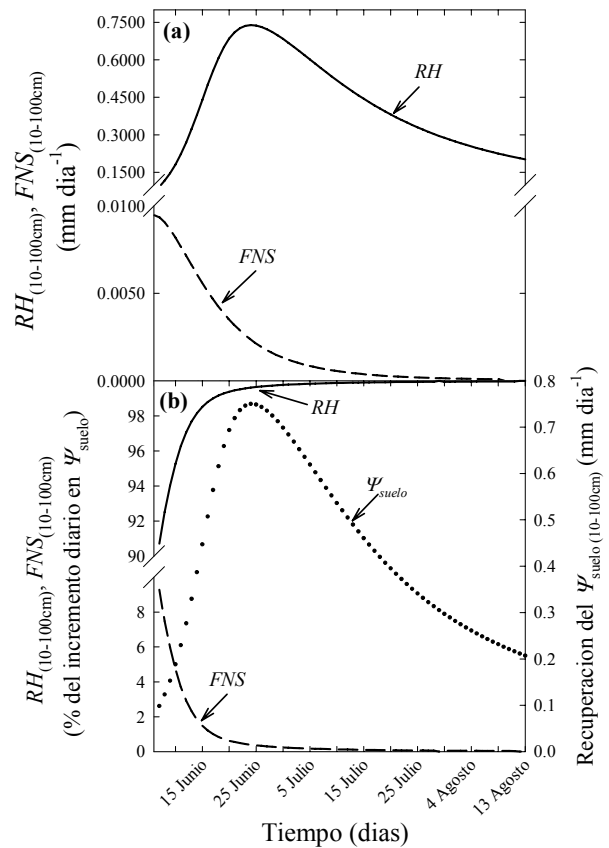


Figura 4. (a) Variaciones en la magnitud de la redistribución hidráulica (RH) y del flujo de agua no saturado (FNS), (b) variaciones de la RH y el FNS (expresadas en porcentaje respecto al valor de la recuperación diaria del Ψ_{suelo}) y de la recuperación del potencial hídrico del suelo integradas entre los 10 y 100 cm de profundidad durante la estación seca de 2003 obtenidas a través del modelo de simulación. *Observación:* Los ejes Y presentan su escala cortada para una mejor apreciación de las diferencias en las magnitudes y fluctuaciones de las variables

máximo a partir del cual comenzó una disminución gradual hasta el final de la estación seca. Estos valores máximos fueron alcanzados a diferentes valores de Ψ_{suelo} para cada profundidad (más negativos en superficie) (Figura 5a). Por otra parte se observó un retardo entre los tiempos para los cuales se alcanzaron los valores máximos de RH en cada profundidad, siendo que el horizonte de 100 cm presentó un retardo de 27 días en relación al momento en el que se alcanzó el máximo en superficie (Figura 5b). Los FNS exhibieron sus valores máximos a valores de Ψ_{suelo} altos independientemente de la profundidad, los cuales correspondieron al inicio de periodo de sequía simulado (Figura 5 c, d). Los potenciales hídricos del suelo simulados para un periodo de 70 días durante la estación seca con y sin RH y FNS se muestran en la Figura 6 a, b, c. Mientras que en presencia de RH y FNS los Ψ_{suelo} decrecen hasta -2,10 MPa, -1,9 MPa y -1,8 MPa en los horizontes de 10, 20, y 30 cm respectivamente, en ausencia de RH los Ψ_{suelo} para esas capas del suelo disminuyen hasta -3,8 MPa, -3,6 MPa y -3,2 MPa respectivamente. Dado que la contribución

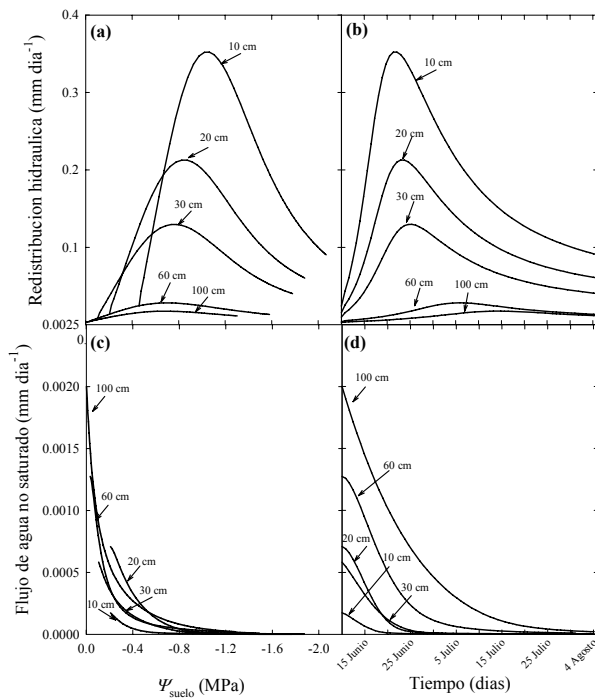


Figura 5. Magnitud de la redistribución hidráulica en función de: (a) la disminución del potencial hídrico del suelo a medida que transcurre la estación seca y (b) el periodo de sequía; y magnitud del flujo no saturado en función de: (c) la disminución del potencial hídrico del suelo a medida que transcurre la estación seca y (e) el periodo de sequía. La RH y el FNS fueron obtenidas a partir del modelo de simulación para un periodo de 70 días sin lluvias para 10, 20, 30, 60 y 100 cm de profundidad.

de la RH disminuye con la profundidad (Figura 5), los Ψ_{suelo} para 60 y 100 cm fueron menos afectados cuando se eliminó el efecto de la RH (Figura 6b). Cuando no se consideró el FNS , los resultados de la simulación no mostraron diferencias apreciables (Figura 6c) con las simulaciones que si incluyeron este aporte. Los valores obtenidos por simulación se ajustan en al menos un 82% con los valores medidos (ver leyenda de la Figura 6) alcanzando una correspondencia del 91% para el horizonte de 100 cm. Los horizontes más superficiales son los que presentan las mayores diferencias entre valores medidos y simulados. Tanto en presencia como en ausencia de RH los Ψ_{suelo} muestran dos fases de lenta disminución de sus magnitudes (al inicio y al final de la estación seca) y una fase intermedia de rápida disminución.

DISCUSION

A partir de la determinación y el análisis de propiedades físicas del suelo y de la cuantificación de la magnitud de la contribución de la redistribución hidráulica (RH) a las recuperaciones diarias del potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) mediante la aplicación del modelo de simulación numérica, se determinó que la recuperación nocturna del Ψ_{suelo} observada en el Cerrado es fundamentalmente una consecuencia del agua ascendida hidráulicamente por los sistemas radiculares de la plantas (más del 90%),

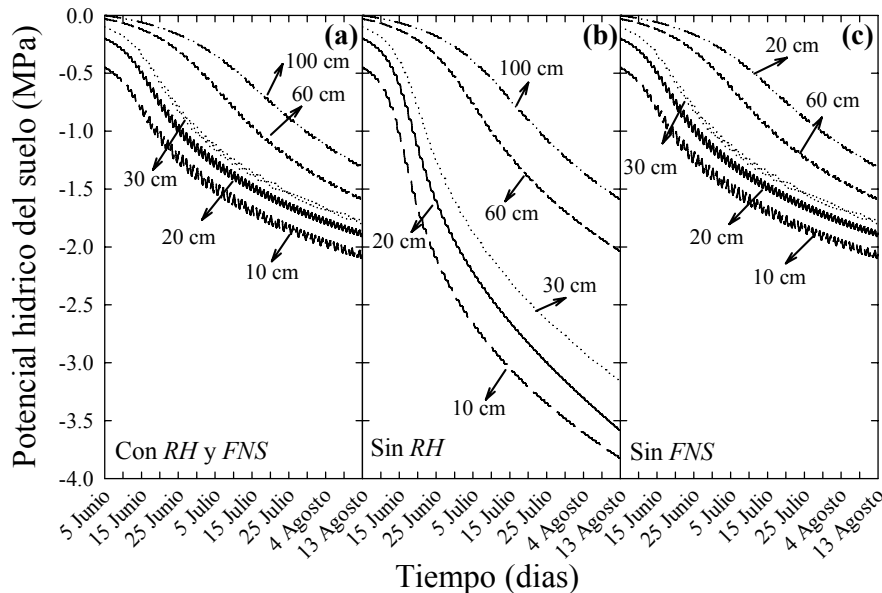


Figura 6. Simulaciones de las variaciones del potencial hídrico del suelo a 10, 20, 30, 60 y 100 cm de profundidad durante 70 días de la estación seca de 2003 usando los parámetros de la Tabla 2 y la distribución de raíces finas de la Figura 1. En (a) se tiene en cuenta la contribución de RH y el FNS , en (b) las simulaciones fueron realizadas anulando el efecto de RH sobre la dinámica del Ψ_{suelo} y en (c) las simulaciones fueron realizadas anulando el efecto del FNS sobre el Ψ_{suelo} . Los Ψ_{suelo} medidos con cámaras psicrométricas para el primer y último día del periodo de simulación son: $\Psi_{suelo(10)i} = -0,43$ MPa, $\Psi_{suelo(20)i} = -0,2$, $\Psi_{suelo(30)i} = -0,1$ MPa, $\Psi_{suelo(60)i} = -0,03$, MPa $\Psi_{suelo(100)i} = -0,00$ MPa, $\Psi_{suelo(10)f} = -2,23$ MPa, $\Psi_{suelo(20)f} = -1,96$, $\Psi_{suelo(30)f} = -1,89$ MPa, $\Psi_{suelo(60)f} = -1,81$ MPa $\Psi_{suelo(100)f} = -1,46$ MPa.

con un aporte mínimo del flujo de agua no saturado (*FNS*). Son bien conocidas las dificultades existentes para la determinación de las características hidráulicas de los suelos bajo condiciones no saturadas (van Genuchten 1980, Simunek y van Genuchten 1997) así como las limitaciones que pueden presentar las metodologías que se utilizan para tal caracterización (Wildenschild et al. 2001). No obstante, la rápida disminución de la conductividad hidráulica (*K*) para contenidos de agua del suelo levemente apartados de la saturación sugiere que es muy poco probable que el *FNS* pueda contribuir significativamente al movimiento de agua en los suelos del Cerrado, aún si la fuerza motriz del proceso (los gradientes de Ψ_{suelo} entre los diferentes horizontes) fueran mayores. Aunque en general los suelos con alta conductividad hidráulica saturada (K_s) favorecen el *FNS* en comparación con la *RH* (Burgess et al. 2000, Romero et al. 2005), al realizar simulaciones para diferentes valores de K_s con este modelo (y considerando homogeneidad o no del suelo con respecto a esta propiedad física), solo se observaron variaciones relevantes en las contribuciones del *FNS* a la recuperación de los Ψ_{suelo} para el inicio de la estación seca, cuando se consideró un suelo homogéneo con alta K_s (100 cm h⁻¹) para todo el perfil (datos no mostrados), lo que representa una condición muy alejada de la real para los suelos de este estudio. En general en los suelos arcillosos el tamaño de los microporos (5-30 μ m) y los ultra-microporos (0.1-5 μ m) favorecen el ascenso vertical del agua en los capilares de este tamaño, si existe un gradiente significativo de Ψ_{suelo} . En este sentido, en los suelos del Cerrado la escasa contribución del *FNS* (<9,6%) a pesar de los valores altos de K_s podría estar relacionada con la conectividad entre poros; aunque la porosidad es alta, la conectividad entre poros podría ser deficiente (Wildenschild et al., 2001).

Las variaciones del Ψ_{suelo} simuladas indican que la magnitud de la contribución total de la *RH* integrada desde los 10 a los 100 cm es, en promedio durante la estación seca de 0,42 (\pm 0,02) mm día⁻¹. Este valor representa el 28 % de la evapotranspiración total media (Giambelluca, et al. datos no publicados) entre los meses de Junio y Agosto. Ha sido determinado previamente que la contribución de la *RH* realizada por los sistemas radiculares de los árboles del Cerrado a la recuperación diaria de los Ψ_{suelo} es de poca magnitud (0.008 mm día⁻¹) (Scholz et al. 2002, Moreira et al. 2003, ver Capítulo 3). Por consiguiente, y debido al aporte limitado del *FNS*, la *RH* del estrato herbáceo-arbustivo sería quien realiza el mayor aporte a las recuperaciones diarias del Ψ_{suelo} en el Cerrado. Durante la estación seca la parte aérea de la mayoría de las especies herbáceas se encuentra senescente y por lo tanto, al reducirse la biomasa aérea y por consiguiente la superficie evapotranspiratoria, el agua que es capturada por las raíces más profundas de las plantas herbáceas podría ser liberada a los horizontes superficiales, dado que los mayores gradientes de Ψ estarían entre las raíces y el suelo. En consistencia con este análisis, Leffler et al. (2005) determinaron que a

pesar de la senescencia o de la eliminación de la parte aérea de plantas herbáceas (*Bromas tectorum*) fueron transportadas cantidades importantes de agua en el suelo por *RH* de los sistemas radiculares. Del mismo modo, en dos fisonomías de Cerrado con diferente cobertura de gramíneas y herbáceas: campo cerrado (Índice de área foliar máximo de 2,3 (Hoffmann et al. 2005)) y cerrado denso (Índice de área foliar máximo de 1,6 (Hoffmann et al. 2005)) mostraron grandes diferencias en la contribución de la *RH*; por ejemplo para 30 cm de profundidad los aportes fueron de 0,11 mm día⁻¹ y 0,06 mm día⁻¹, respectivamente (datos no mostrados).

Las diferencias entre los valores absolutos de potenciales hídricos obtenidos por simulaciones y los observados en el campo podrían deberse a la combinación de varios factores relacionados con las consideraciones realizadas durante la parametrización del modelo. Por ejemplo, el valor utilizado para la conductancia hidráulica máxima en la interfase suelo-raíz (C_{Rmax}) podría presentar diferencias con el valor medio real para el ecosistema del Cerrado. Esto podría ser probable debido a la gran diversidad de especies leñosas y herbáceas que coexisten en este ecosistema, lo que seguramente produce variabilidad de este parámetro. Además, se asumió que la transpiración está principalmente controlada por el potencial hídrico del suelo, cuando en realidad en el Cerrado existen otros factores que intervienen en la regulación de la transpiración, como el déficit de saturación del aire y la disponibilidad de nutrientes (Bucci et al 2005, Bucci et al. 2006). Por otra parte, las diferencias observadas en el área foliar entre el inicio y el final de la estación seca para el área de estudio (Hoffmann et al. 2005) podrían modificar la relación de proporcionalidad entre la tasa de pérdida de agua desde cada capa y la conductancia hidráulica de la interfase suelo-raíz asumida en este modelo (Meinzer et al 2004). A pesar de todas estas potenciales fuentes de error, las simulaciones de la dinámica del Ψ_{suelo} mostraron un muy buen ajuste con los valores observados en el campo, principalmente con los valores absolutos de Ψ_{suelo} para todas las profundidades y con las magnitudes de las variaciones diarias, a excepción de las correspondientes a los horizontes superficiales. Las discrepancias entre las fluctuaciones diarias del Ψ_{suelo} simuladas y observadas para los 10 y 20 cm de profundidad podrían deberse a: **a-** no haber considerado en el modelo la evaporación desde la superficie del suelo. La evaporación produciría una disminución mayor del Ψ_{suelo} durante el día, lo que a la vez conduciría a una mayor recuperación del Ψ_{suelo} durante la noche por *RH* en respuesta a un gradiente de Ψ_{suelo} mayor. Por lo tanto, las fluctuaciones diarias del Ψ_{suelo} para los horizontes más superficiales obtenidas a partir de las simulaciones serían de magnitudes más similares a las obtenidas por observación que las calculadas en este estudio. **b-** el resultado de artefactos introducidos por las variaciones de temperatura del suelo sobre las cámaras psicrométricas, que son mucho más pronunciadas cerca de la superficie del suelo. En este estudio se observó una fuerte correlación entre la

temperatura del suelo y los Ψ_{suelo} para esas profundidades ($R^2=0,84$ y $R^2=0,81$ para 10 y 20 cm respectivamente, $P<0,001$, datos no mostrados), mientras que para los horizontes más profundos no se encontró ninguna relación entre ambas variables. Por lo tanto, aunque los valores absolutos medidos de Ψ_{suelo} en los horizontes superficiales podrían representar adecuadamente la disponibilidad de agua del suelo, la influencia de las variaciones de temperatura sobre las fluctuaciones (tanto las disminuciones de Ψ_{suelo} producidas por el consumo de agua de las plantas como las recuperaciones por RH y FNS) conducirían a una sobreestimación de las magnitudes de las variaciones diarias cuando se utilizan cámaras psicrométricas. Aunque fueron realizadas correcciones por las variaciones de la temperatura sobre las cámaras psicrométricas durante los cálculos de los Ψ_{suelo} , tal vez estas no fueron suficientes como para amortiguar los efectos de las variaciones de temperatura sobre los psicrómetros instalados en las capas más superficiales del suelo. Debido al patrón de distribución de biomasa radicular, y a que al menos para los árboles del Cerrado la mayoría de las raíces que realizan RH se encuentran en los horizontes más superficiales (Scholz et al. 2002, Moreira et al. 2003, ver Capítulos 2 y 3), en las simulaciones realizadas fueron incorporadas las capas de 10-20 y 20-30 cm, aunque solo fueron comparadas las variaciones de Ψ_{suelo} a 20-30 cm con los valores reales observados en el campo.

Consistentemente con el patrón de distribución de raíces, con los patrones de flujos observados para los árboles (ver Capítulos 2 y 3) y con la disminución del gradiente del Ψ_{suelo} con la profundidad, las mayores magnitudes de la RH en las simulaciones corresponden a los horizontes más superficiales. Esto sugiere que si bien la conductividad hidráulica radial (L_R) de las raíces (y por lo tanto la conductancia hidráulica radial suelo-raíz), disminuye a medida que el suelo se seca (North y Nobel 1994, North y Nobel 2000, ver capítulo 3), esta disminución estaría compensada por el aumento del gradiente de Ψ_{suelo} entre los horizontes más profundos y los más superficiales, de modo que en estos últimos se liberan las mayores cantidades de agua. A pesar de esto, la magnitud de la RH no aumenta linealmente con el incremento $\Delta\Psi_{suelo}$ para todo el rango de Ψ_{suelo} observados durante la estación seca. La disminución de la magnitud de RH al final de la estación seca responde probablemente a una combinación de los efectos de la mortalidad de raíces finas (Rodin 2004), la pérdida parcial de L_R (ver capítulo 3) y/o del aumento de la resistencia en la interfase suelo-raíz. La conductancia hidráulica de la interfase suelo-raíz podría decrecer con la disminución del Ψ_{suelo} a una tasa mayor que la modelada aún en presencia de RH , dado que los suelos del Cerrado presentan alta porosidad total. El desplazamiento de los valores máximos de RH entre las distintas profundidades en función de los Ψ_{suelo} sugiere que existirían variaciones en la vulnerabilidad a la cavitación dependiendo de la profundidad a la cual se encuentran las raíces. Las raíces finas que se distribuyen en las capas más superficiales serían menos

vulnerables a la cavitación que las raíces de los horizontes más profundos. Por ejemplo, para los 10 cm habría raíces que comienzan a perder su conductividad a valores de -1,0 MPa, mientras que a los 100 cm este valor aumenta a -0,6 MPa. La mayor resistencia a la cavitación de las raíces más superficiales les permitiría extender el tiempo de obtención de nutrientes durante la estación seca, los cuales se concentran en los primeros centímetros del suelo. Por otra parte, la contribución de la RH comienza a disminuir más temprano en la estación seca a 10 cm que a 100 cm debido a la mayor tasa de disminución del contenido de agua en superficie seguramente como consecuencia de la evaporación directa y/o del mayor consumo de agua por las plantas.

Las diferencias entre los Ψ_{suelo} simulados con y sin RH sugieren que este proceso podría reducir la probabilidad de interrupciones en el flujo de agua desde el suelo hacia la atmósfera debidas a la pérdida de contacto suelo-raíz y/o a la formación de embolismos en el xilema. Aún en prolongados periodos con ausencia de precipitaciones la RH podría mantener parcialmente la disponibilidad de agua del suelo como para evitar que las raíces interrumpieran la captación de agua si sus conductividades hidráulicas han sido mantenidas por encima de un valor umbral. Luego del primer evento de lluvia al final de la estación seca las raíces superficiales de árboles del Cerrado son capaces de absorber agua rápidamente (Scholz et al. 2002, ver Capítulo 3) sugiriendo que ha sido evitada la disfunción completa del xilema en los horizontes superficiales o que la reparación de los embolismos en las raíces superficiales es un proceso que tiene lugar rápidamente luego de la recarga de agua del suelo. En caso de ausencia de RH los Ψ_{suelo} alcanzados al final de la estación seca para el horizonte superficial (-3,8 MPa) podrían producir la completa disfunción de los conductos del xilema. Esta suposición es avalada por mediciones de campo de la pérdida de la conductividad hidráulica axial para raíces de diámetros < 4 mm distribuidas en los primeros centímetros del perfil del suelo para la misma área de estudio, que muestran que para muchas especies del Cerrado el 100% de pérdida de la conductividad de sus raíces se alcanza a -3 MPa (Domec et al. 2006).

Los resultados obtenidos en este estudio utilizando un modelo de simulación numérica sugieren que el porcentaje de contribución del FNS a la dinámica del agua del suelo es pequeña en relación a la contribución de la RH . Por otra parte, se pudo determinar que la magnitud de la RH de las especies leñosas no es suficiente como para explicar las variaciones diarias y estacionales del contenido de agua en suelos del Cerrado. Es decir, debería existir una fuente adicional de suministro de agua en los horizontes superficiales del suelo que no podría ser asociada a procesos de transporte de agua como FNS o flujo capilar. Los flujos laterales en los suelos del cerrado son casi inexistentes debido a las pendientes muy poco pronunciadas y a su alta permeabilidad. El candidato ideal para explicar esa fuente adicional de agua sería la RH a través de las raíces de las plantas herbáceas, que se distribuyen a lo largo de los primeros

100 cm de profundidad, donde existe un gradiente de Ψ_{suelo} considerable. Estas pierden en su mayoría la parte aérea durante la estación seca, y por lo tanto el agua que asciende por sus raíces no encuentra un sumidero significativo en las hojas de las mismas. Es necesario realizar estudios experimentales para evaluar la contribución de la RH por parte de las plantas herbáceas a la dinámica del agua en suelos del Cerrado.

REFERENCIAS

- Arya, L.M., F.J. Leij, P.J. Shouse y M. T. van Genuchten. 1999. Relationship between the Hydraulic Conductivity Function and the Particle-Size Distribution. *Soil Science Society of America Journal* 63: 1063-1070.
- Bavel, C.H.M., y J.M. Baker. 1985. Water transfer by plant roots from wet to dry season. *Naturwissenschaften* 72: 606-607.
- Bohm, W. 1979. En: W.D. Billings, D.F. Golley, A.O.L. Lange, W.J.S. Olson y O. Ridge (eds.). *Methods of studying root systems*. Ecological Studies 33. Springer-Verlag. New York.
- Brooks J.R., F.C. Meinzer, R. Coulombe y J. Gregg. 2002. Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests. *Tree Physiology* 22: 1107-1117.
- Bucci SJ, G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco, P. Campanello y F.G. 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, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, W.A. Hoffmann, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2006. Regulation of soil water utilization along of tree density gradient in seasonal neotropical savannas. En preparación.
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner y C.K. Ong. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311.
- Burgess S.S.O., J.S. Pate, M.A. Adams y T.E. Dawson. 2000. Seasonal water acquisition and redistribution in the Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes*. *Annals of Botany* 85: 215-224.
- Caldwell M.M. y J.H. Richards. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by roots. *Oecologia* 79: 1-5.
- Delitti, W.B.C., J. G. Pausas y D. M. Burguer. 2001. Belowground biomass seasonal variations in two Neotropical savannas (Brazilian Cerrados) with different fire histories. *Annals of Forest Sciences* 58: 713-721.
- Domec, J.C., F.G. Scholz, S.J. Bucci, F.C. Meinzer, G. Goldstein & R. Villalobos-Vega. 2006. Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status. *Plant, Cell and Environment* 29 Issue 1: 26-35.
- Embrapa. 1997. *Manual de Metodos de Analise de Solo*. 2da Edicao. Centro Nacional de pesquisa de solos. Rio de Janeiro.
- Granier, A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42: 193-200.
- Granier, A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas fir stand by means of sap flow measurement. *Tree Physiology*. 3: 309-320.
- Hoffmann, W. A., E.R. da Silva, G.C. Machado, S.J. Bucci, F.G. Scholz, G. Goldstein y F.C. Meinzer. (2005). Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia* 145: 307-316.
- Jury, W.A., W.R. Gardner y W.H. Gardner. 1991. *Soil Physics*. John Wiley & Sons, Inc. New York, Fifth edition. 328 pag.
- Kodesova, R., S.E. Ordway, M.M. Gribb y J. Simunek. 1999. Estimation of soil hydraulic properties with the cone permeameter: field studies. *Soil Science Vol 164 Nro 8*: 527-541.
- Leffler, A.J., M.S. Peek, R.J. Ryel, C.Y. Ivans y M.M. Caldwell. (2005). Hydraulic redistribution through the root systems of senesced plants. *Ecology* 86(3): 633-642.
- Meinzer, F.C., J.R. Brooks, S.J. Bucci, G. Goldstein, F.G. Scholz y J.M. Warren. 2004. Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types. *Tree Physiology* 24: 919-928.
- Mendel, M., S. Hergarten y H.J. Neugebauer. 2002. On a better understanding of hydraulic lift: A numerical study. *Water Resources Research*. Vol 38, NO 10, 1183-1192.
- Molz F. J. y S.M. Peterson. 1976. Water transport from roots to soil. *Agronomy Journal* 68: 901-904.
- Moreira, M.Z., F.G. Scholz, S.J. Bucci, L.S. Sternberg, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2003. Hydraulic lift in a Neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573-581.
- Mualem, Y. 1976. A new model for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated porous media. *Water Resources Research*, 12: 513-522.
- North, G.B. y P.S. Nobel. 1994. Changes in root hydraulic conductivity for two tropical epiphytic cacti as soil moisture varies. *American Journal of Botany*. Vol. 81, Issue 1: 46-53.
- North GB, Nobel PS. Heterogeneity in water availability alters cellular development and hydraulic conductivity along roots of a desert succulent. *Ann Bot.* 2000; 85: 247-255.
- Or, D. y M. Tuller 1999. Liquid retention and interfacial area in variably saturated porous media: upscaling from single-pore to sample-scale model. *Water resources research* 35: 3591-3605.
- Poulsen, T.G., P. Moldrup, T. Yamaguchi y O.H. Jacobsen. 1999. Predicting saturated and unsaturated hydraulic conductivity in undisturbed soils from soil water characteristics. *Soil Science Vol 164 Nro 12*: 877-887.
- Richards, J.H. y M.M. Caldwell. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.
- Rodin, P. 2004. Distribuição da biomassa subterrânea e dinâmica de raízes finas em ecossistemas nativos e em uma pastagem plantada no Cerrado do Brasil Central. Tesis de maestría. Departamento de Ecología. Universidade de Brasília.
- Romero, H.S., L.S.L. Sternberg, M.Z. Moreira y D.C. Nepstad. 2005. Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movements and depth of water uptake. *American Journal of Botany* 92(3): 443-455.
- Ryel, R.J., M.M. Caldwell, C.K. Poder, D. Or y A.J. Leffler. 2002. Hydraulic redistribution in a stand of *Artemisia tridentata*: evaluation of benefits to transpiration assessed with a simulation model. *Oecologia*. 130: 173-184.
- Ryel, R.J., A.J. Leffler, M.S. Peek, C.Y. Ivans y M.M. Caldwell. 2004. Water conservation in *Artemisia tridentata* through redistribution of precipitation. *Oecologia*. 143: 335-345.

- Sakuratani, T., T Aoa y H. Hikuchi. 1999. Reverse flow in roots of *Sebania rostrata* measured using the constant power heat balance method. *Plant Cell and Environment* 22: 1153-1160.
- Schaap, M. G. (1999). ROSETTA code. United States Department of Agriculture. Agricultural Research Service. United States Salinity Laboratory. Riverside. CA
- Scholz, F.G., S.J. Bucci, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by Neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- Scholz, FG, SJ. Bucci, G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco and F. Miralles-Welheim. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology* (en prensa)
- Simunek, J. y M.T. van Genuchten. 1997. Estimating unsaturated soil hydraulic properties from multiple tension disc infiltrometer data. *Soil Science* Vol 162 Nro 6: 383-398.
- Smith, D.M., N.A. Jackson, J.M. Roberts y C.K. Ong. 1999. Reverse flow of sap in tree roots and downward siphoning of water by *Grevillea robusta*. *Functional Ecology* 13: 256-264.
- Sperry, J.S., F.R. Adler, G.S. Campbell y J. Comstock. 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant, Cell and Environment* 25: 251-263
- Tomasella, J. y M.G. Hodnett. 1997. Estimating unsaturated hydraulic conductivity of Brazilian soils using soil-water retention data. *Soil Science*. Vol 162 Nro 10, Pag 703-712
- van Genuchten, M.T.. 1980. A closed form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Science Society of America Journal* 44: 893-898
- van Genuchten, M.T., F.J. Leij y S.R. Yates. 1991. The RETC Code for Quantifying the Hydraulic Functions of Unsaturated Soils. U.S. Environmental Protection Agency, ADA, Oklahoma. EPA/600/2-91/065. December
- Wildenschild, D., J.W. Hopmans y J. Simunek. 2001. Flow rate dependence of soil hydraulic characteristics. *Soil Science Society of America Journal* 66: 35-48
- Williams, M., E.B. Rastetter, D.N. Fernandes, M.L. Goulden, S.C. Wofsy, G.R. Schaver, J.M. Melillo, J.W. Munger, S.M. Fan y K.J. Nadelhoffer. 1996. Modelling the soil-plant- atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil plant hydraulic properties. *Plant Cell and Environment* 19:911-927.

Capítulo 5

Variaciones diurnas y estacionales en los diámetros de los troncos y propiedades biofísicas de los tejidos elásticos e inelásticos de árboles de sabanas Neotropicales

INTRODUCCION

El flujo de agua a través del continuo suelo-planta-atmósfera depende de la demanda de agua desde la atmósfera y de la disponibilidad de agua en el suelo. El transporte de agua a larga distancia es generalmente modelado usando una analogía con la ley de Ohm relacionada con el transporte de corriente en un circuito eléctrico y que asume un flujo en estado estacionario y por lo tanto una resistencia constante. Sin embargo, las plantas no solo actúan como una vía para el transporte de agua desde el suelo a la atmósfera, sino que tanto las raíces como los troncos pueden contener reservorios internos de agua. Es por este motivo que en muchos estudios se reconocen las condiciones de estado no estacionario y se incorpora formalmente a la capacitancia en modelos que describen el transporte de agua en plantas (ej. Edwards et al. 1986, Tyree 1988, Phillips et al. 1997, Peramaki et al. 2001, Zweifel y Hasler 2001). En estos modelos la capacitancia de un tejido es definida en términos termodinámicos como la tasa de cambio en su contenido de agua en relación a los cambios en su potencial hídrico.

En los tejidos vasculares de las plantas leñosas el agua puede almacenarse en diferentes compartimientos: los espacios capilares apoplásticos (reserva capilar), las células vivas del tejido xilemático, los reservorios elásticos como la médula y los tejidos parenquimáticos de la corteza de tallos y troncos; por otra parte el agua liberada por la cavitación de los conductos del xilema también es considerada como agua almacenada y disponible para funciones metabólicas y fisiológicas (Tyree y Young 1990, Holbrook 1995). La distancia que el agua debe recorrer desde el suelo hasta las hojas, sumada a las resistencias hidráulicas a lo largo del recorrido, incrementan las posibilidades de que se generen déficit hídricos foliares, en particular durante periodos del día en los cuales la demanda evaporativa de la atmósfera es alta y/o cuando la disponibilidad de agua en el suelo es baja (por ejemplo durante periodos de sequía). Los desbalances entre la oferta y la demanda de agua pueden reducirse a través de la utilización de agua almacenada en los tejidos internos de las plantas más próximos a los sitios de evaporación, desacoplando la dependencia del estado hídrico de la hoja de las resistencias asociadas con el movimiento de agua a

través del suelo, las raíces y porciones del tronco (Meinzer 2002). Las estimaciones de las contribuciones del agua almacenada en esos reservorios internos a la transpiración diaria para coníferas y árboles tropicales varían ampliamente, desde 10-20% (Loustau et al. 1996, Goldstein et al. 1998) hasta 30-50% (Waring et al. 1979, Holbrook y Sinclair 1992) del total del volumen de agua absorbido diariamente.

Las variaciones en los diámetros de los troncos son el resultado de la integración de cuatro procesos: 1- el crecimiento radial irreversible, 2- los procesos reversibles de deshidratación e hidratación de las células vivas, 3- la expansión y contracción térmica y 4- la expansión de las células muertas del xilema debido a un incremento o relajación de las tensiones internas (Daudet et al. 2005). Las fluctuaciones en los diámetros causadas por los recurrentes procesos de contracción y expansión que son resultado de los cambios en los niveles de hidratación pueden exceder considerablemente a aquellos que resultan de los otros tres componentes (Kozłowski 1971). Los cambios reversibles en los diámetros de los troncos en un ciclo diurno, por lo tanto, se asocian a variaciones en el contenido de agua; esto a su vez puede reflejar la dinámica de los flujos y las tensiones en el xilema debido a que en periodos de 24 horas el aumento en diámetro por crecimiento es relativamente pequeño en comparación con las variaciones reversibles como consecuencia de los cambios en el contenido hídrico de los tejidos del tallo. En condiciones estacionarias los cambios en los diámetros de los troncos están estrechamente relacionados con el potencial hídrico de las hojas, pero en condiciones no estacionarias las fluctuaciones diurnas en los diámetros presentan un retardo de varios minutos u horas respecto a los cambios en el potencial hídrico foliar. Este tiempo de retardo entre el inicio de la transpiración en el nivel superior del dosel y el inicio del flujo de agua en la base de los troncos o de la contracción del tronco ha sido atribuido a la descarga y recarga de los reservorios de agua y al tiempo necesario para la liberación del agua almacenada (Goldstein et al. 1998, Zweifel y Hasler 2001). Las resistencias hidráulicas entre los tejidos de almacenamiento y los conductos del xilema son quienes determinan la velocidad de intercambio entre las fuentes y los sumideros, es decir entre los reservorios elásticos y los vasos y traqueidas.

Varios autores suponen que los cambios diarios en los diámetros de los troncos están relacionados con los cambios en el contenido de agua de la corteza y en el floema más que con los cambios en el contenido de agua del xilema (Dobbs y Scout 1971, Hinckley y Bruckerhoff 1975, Zweifel et al. 2000, Zweifel and Hasler 2001). Sin embargo, la gran mayoría de los estudios sobre reservorios de agua han sido realizados teniendo en cuenta solamente las fluctuaciones del diámetro externos de los troncos (ej. Hinckley et al. 1974, Zweifel and Hasler 2001), lo cual dificulta el análisis de las contribuciones de cada tejido en particular (xilema, floema, corteza). De acuerdo a la teoría tenso-coheso-transpiratoria, el agua en el xilema se encuentra bajo tensión (presión negativa); las variaciones en tal tensión, inducidas por la transpiración, son quienes producen los cambios diarios en el diámetro del xilema (Irvine y Grace 1997, Peramaki et al. 2001). En ausencia de reservorios internos de agua, solo las propiedades elásticas del xilema pueden hacer que sus variaciones en diámetro tengan un retraso respecto a los cambios en la tensión del xilema y que por consiguiente ambos pueden estar desfasados en el tiempo. Esta tensión es también transmitida a los tejidos externos al xilema. Además del movimiento vertical, el agua y los solutos pueden moverse radialmente entre el xilema y el floema a lo largo de un gradiente de disminución del potencial hídrico (Nobel 1991). Los cambios diarios en el floema no son solo cambios pasivos, sino que el agua puede ser descargada en el floema aún si la presión hidrostática disminuye considerablemente en el xilema.

A pesar de la importancia que tienen los reservorios internos de agua en la regulación del balance hídrico de las plantas, no existe información sobre tejidos de reserva de agua en árboles de sabanas Neotropicales, como el Cerrado del Centro de Brasil. Los árboles de sabanas están sometidos a una fuerte estacionalidad de las precipitaciones y a altas demandas evaporativas de la atmósfera, pero a pesar de ello mantienen un comportamiento homeostático en sus potenciales hídricos durante todo año (Bucci et al. 2005), pudiendo ser, en parte, una consecuencia de la utilización del agua almacenada en los troncos y tallos. El objetivo principal de este estudio fue determinar la existencia y las contribuciones de diferentes tipos de reservorios de agua al balance hídrico de 8 especies leñosas de sabanas del Cerrado. Para ello fueron medidas las fluctuaciones diarias en el diámetro del xilema y de la corteza (floema+parénquima) y fueron analizadas propiedades biofísicas de la corteza y el xilema tales como el contenido gravimétrico de agua, la densidad, la capacidad de retención de agua y la capacitancia intrínseca del xilema y la corteza (excluyendo el tejido muerto externo o ritidoma). Se analizó también el significado funcional de estos reservorios y sus contribuciones a la economía de agua de las especies estudiadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio y materiales de estudio

El estudio fue realizado en una sabana con alta densidad de árboles (cerrado denso) en la Reserva Ecológica del Instituto Brasileiro de Geografía y Estadística (IBGE), una estación experimental de campo localizada a 33 Km al Sur de la ciudad de Brasilia, Brasil (15° 16' S, 47° 53' O, altitud 1100 m). El promedio anual de precipitación es de aproximadamente 1500 mm con una pronunciada estación seca desde Mayo a Setiembre. En general, durante los meses de Junio, Julio y Agosto no se registran lluvias significativas. La temperatura media mensual varía entre 19 a 23°C y la amplitud diaria durante la estación seca es de 20°C aproximadamente. Los suelos son oxisoles profundos, con un alto contenido de arcillas, pero a pesar de ello son extremadamente bien drenados debido a su alta porosidad.

Tabla 1. Características de los árboles estudiados. Los diámetros y las proporciones de área de corteza y área de xilema (A_c/A_{xa}) corresponden a una altura en el tronco de entre 30 a 50 cm sobre la superficie del suelo. Los valores son medias (± 1 ES) de 4 a 6 árboles por especie. Los diseños muestran la proporción entre el área de la corteza (negro), el área de xilema secundario (blanco) y la medula (gris).

Especie y fenología	Diámetro basal (cm)	Altura (m)	Área de corteza/Área de xilema (A_c/A_{xa})	
<i>B. crassa</i> Brevidecidua	6,5 \pm 1,2	2,1 \pm 0,1	0,17	
<i>B. salicifolius</i> Brevidecidua	8,5 \pm 0,6	4,6 \pm 0,1	1,21	
<i>C. brasiliense</i> Brevidecidua	13,5 \pm 0,9	3,9 \pm 0,1	1,87	
<i>S. macrocarpa</i> Siempreverde	14,3 \pm 0,4	5,4 \pm 0,3	1,16	
<i>S. paniculatum</i> Siempreverde	10,2 \pm 0,7	6,5 \pm 0,6	2,24	
<i>V. tirsoideae</i> Siempreverde	9,3 \pm 0,4	6,3 \pm 0,9	0,32	
<i>K. coriaceae</i> Decidua	5,7 \pm 0,4	3,1 \pm 0,2	0,98	
<i>Q. parviflora</i> Decidua	4,9 \pm 0,3	2,8 \pm 0,3	0,69	

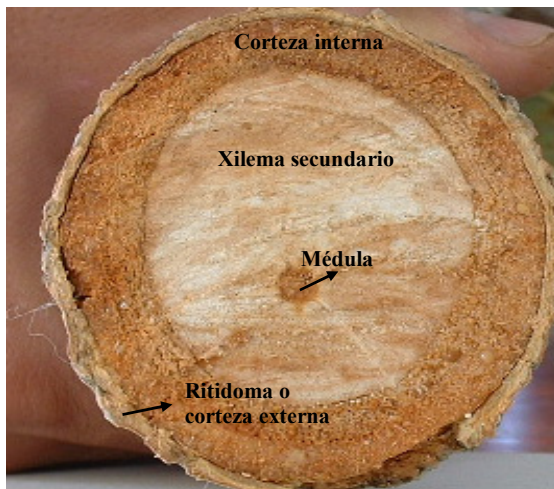
Fueron seleccionadas ocho especies leñosas dominantes del Cerrado, incluyendo especies siempre verdes, brevideciduas y deciduas (Tabla 1). Todas estas especies renuevan sus hojas al final de la estación seca con la excepción de *Schefflera macrocarpa*, la cual produce nuevas hojas a lo largo de todo el año y de *Sclerolobium paniculatum*, la cual renueva sus hojas durante la estación húmeda. Las especies siempreverdes también muestran una progresiva senescencia y abscisión foliar durante la estación seca. Las especies brevideciduas son funcionalmente siempreverdes porque ellas solo permanecen sin hojas durante unos pocos días al año. Las especies deciduas,

Kielmeyera coriacea y *Qualea parviflora* permanecen sin hojas por un mes aproximadamente, periodo que depende de la severidad de la estación seca. Todas las medidas fueron realizadas durante la estación seca de 2003 con la excepción de las mediciones con dendrómetros que también fueron realizadas durante la estación húmeda de 2002-2003.

Fluctuaciones en los diámetros de los troncos

Para determinar las contribuciones de cada tejido a las fluctuaciones diarias totales en el diámetro de los troncos fueron medidos los cambios en diámetro sobre la superficie del xilema secundario y de la corteza externa durante varios días de la estación húmeda y seca en las 8 especies seleccionadas. En la foto 1 se encuentran identificados los tejidos en un corte transversal de un tronco representativo de las especies leñosas del Cerrado. De cada una de las especies estudiadas fueron seleccionados entre 1 a 3 árboles de tamaño similar y en cada uno de ellos fueron instalados dos dendrómetros electrónicos automáticos (modelo DEX70 o DEX100, Dynamax Inc. Houston TX, USA) cerca de la base del tronco (Foto 2).

Foto 1. Corte transversal de un tronco representativo de árboles del Cerrado donde se identifican los diferentes tejidos



Las fluctuaciones totales del diámetro de los troncos y las del xilema fueron medidas a 20 cm y 30 cm sobre la superficie del suelo, respectivamente. En el caso de las fluctuaciones totales se consideraron todos los tejidos con excepción del ritidoma o corteza externa, el cual fue previamente removido. En el caso de las variaciones consideradas como correspondientes al xilema (xilema secundario y medula) fueron cuidadosamente removidos el ritidoma y la corteza interna. Todos los dendrómetros fueron cubiertos con goma espuma y papel aluminio para evitar los efectos de la radiación solar directa y de ese modo minimizar las fluctuaciones por variaciones en la temperatura. Los datos fueron obtenidos cada 10 seg y los promedios de 10 min fueron almacenados con un sistema automático de adquisición de datos (CR10X,

Campbell Scientific, USA), capturando la señal de un puente de Wheatstone con sus cuatro resistores variables montado a un marco flexible. La temperatura del marco fue medida con una termocupla de cobre constante para corregir los valores de las variaciones diamétricas por el efecto de la temperatura sobre la expansión del marco. Para estimar el factor de corrección por temperatura, los dendrómetros también fueron instalados sobre troncos cortados con los extremos sellados y todo el tronco cubierto con papel de aluminio para evitar la pérdida de agua. La corrección de temperatura fue de 0,046 mm por cada 20°C, la cual es similar a la corrección especificada por el fabricante de los dendrómetros (Dynamax Inc. Houston TX, USA).

Foto 2. Dendrómetro electrónico (Dynamax Inc. Houston TX, USA) instalado cerca de la base de un árbol de *S. macrocarpa*.



De modo de obtener mediciones comparables, e independientes del tamaño, de las fluctuaciones diarias de las dimensiones de los diferentes tejidos, los valores de los diámetros obtenidos con los dendrómetros y luego corregidos por temperatura fueron convertidos a valores de área y normalizados por el área inicial del tejido correspondiente. Se consideró arbitrariamente como diámetro inicial el correspondiente al determinado para la hora 0, luego de aproximadamente dos días de realizada la instalación del dendrómetro; por lo tanto este constituyó el punto de referencia considerado para determinar las contracciones y expansiones de los tejidos. De este modo, los valores de las variaciones de área normalizadas presentadas para el xilema (ΔA_{xa}) son simplemente el resultado de:

$$\Delta A_{xa} = \pi [(D_{xa}^i + \Delta D_{xa})^2 - (D_{xa}^i)^2] / (4A_{xa}^i) \quad (1)$$

donde D_{xa}^i es el diámetro inicial de xilema, ΔD_{xa} es la variación en el diámetro de xilema obtenida con el dendrómetro y A_{xa}^i es el área inicial de xilema.

Para calcular la variación en área correspondiente a la corteza interna (parénquima + floema), normalizada por su valor inicial, se sustrajo

a la variación en área total del tronco (corteza + xilema), la variación correspondiente al xilema sin normalizar por su área inicial ΔA_{xa} (sn); ese resultado fue dividido por el área inicial de la corteza. De este modo se obtuvo:

$$\Delta A_c = (\pi/4 A_c^i) * (D_{total}^i + \Delta D_{total})^2 - \Delta A_{xa} (sn) \quad (2)$$

donde ΔA_c es la variación en el área de la corteza por su área inicial (A_c^i), D_{total}^i y ΔD_{total} son el diámetro inicial y la variación en el diámetro total del tronco (corteza+xilema), respectivamente.

Flujo de agua

Se determinó el flujo de agua a través del xilema en la base de los árboles usando el método de disipación de calor constante (Granier 1985, 1987) en los mismos individuos a los que se les instalaron los dendrómetros. Cada medidor de flujo está formado por dos sensores de temperatura (termopares de cobre-constantán); cada termopar se ubica en el interior de un capilar de vidrio, el cual a su vez se introduce dentro de una aguja hipodérmica de 2 mm de diámetro externo y 20 mm de longitud. Alrededor de cada capilar se efectúan arrollamientos con espiras muy juntas entre sí fabricadas con alambre de constantán cubriendo una longitud de 20 mm. El medidor de flujo es instalado en dos orificios realizados sobre el eje del tronco o de la rama, separados por una distancia fija de 10 cm. El sensor ubicado corriente abajo en la dirección del flujo es calentado continuamente mediante una fuente de tensión regulada, mientras que el ubicado corriente arriba mide una temperatura de referencia dado que su calentador no es conectado a una fuente de tensión y solo se construye para obtener una respuesta térmica similar de los sensores. Una vez instalado el sistema se aísla con goma espuma y material plástico y se protege con papel de aluminio para disminuir los gradientes de temperatura producidos por la radiación de calor desde el tronco, suelo y aire sobre la sección del tallo o de la rama estudiada. Las diferencias de temperatura fueron corregidas por los gradientes naturales de temperatura entre los dos sensores (Do y Rocheteau 2002). Las temperaturas medidas por los termopares se registraron continuamente con sistemas automáticos de adquisición de datos (CR10X, Campbell Scientific Corp., Logan, UT, USA) equipados con 32-canales múltiples (AM416, Campbell Scientific) y se almacenaron los promedios de las temperaturas de cada 10 min. La densidad de flujo, u ($m s^{-1}$) fue calculada usando la relación empírica obtenida por Granier (1985, 1987) y revalidada por Clearwater et al. (1999):

$$u = 119 * 10^{-2} * K^{-1.23} \quad (3)$$

donde K , es una constante calculada como:

$$K = (\Delta T_{max} - \Delta T) / \Delta T \quad (4)$$

donde ΔT_{max} es la diferencia de temperatura entre el sensor superior y el sensor inferior cuando el flujo de

agua es nulo y ΔT es la diferencia de temperatura entre los sensores cuando el flujo es mayor que cero.

El flujo en masa de agua, F ($l h^{-1}$), fue obtenido como:

$$F = u * xa \quad (5)$$

donde xa es el área de xilema activo. Para determinar el xa se aplicó en al menos 5 árboles de diferentes tamaños por especie una solución de agua y colorante índigo-carmin en la corriente transpiratoria y luego de algunas horas se procedió a cortar los árboles por encima (aproximadamente 10 cm) del lugar de inyección de la solución coloreada. Posteriormente, el área de xilema coloreada por la solución fue determinada con la utilización de un calibre ($\pm 0,02$ mm). Una vez calculada el área activa de conducción se realizó una regresión entre ésta y el área total del xilema (activa e inactiva). El método, aunque es destructivo, se realiza una sola vez por especie, ya que de allí en adelante con sólo medir el diámetro externo se estima el área de xilema activo (xa) de cada árbol al cual se le esta midiendo el flujo. Los sensores de flujo fueron instalados en una posición cercana a los dendrómetros. Para calcular las contribuciones de los reservorios de agua al uso total diario de agua de los árboles, en seis de las ocho especies estudiadas también fueron instalados sensores de flujo cerca de las hojas.

Potenciales hídricos

Se midió el potencial hídrico foliar (Ψ_f) con una cámara de presión (PMS Corvallis, OR, USA). Las medidas fueron realizadas a intervalos de 2 o 3 hs a lo largo del día en tres individuos de cada una de las especies estudiadas con características similares en altura, diámetro y cobertura foliar a aquellos sobre los cuales se realizaban mediciones de flujo de agua y de las fluctuaciones en el diámetro de los troncos, para evitar en ellos cambios en estas variables debido a la remoción parcial del área foliar. Se colectaron entre cuatro a cinco hojas de cada árbol en cada periodo de medición e inmediatamente fueron colocadas en bolsas de polietileno herméticas mantenidas en una heladera hasta que la presión de balance fue determinada en el laboratorio, dentro de una hora luego de la escisión. El potencial hídrico del tallo (Ψ_{tallo}) fue estimado del potencial hídrico de hojas cubiertas con bolsas de polietileno y papel aluminio para evitar la pérdida de agua lo cual permite que el potencial hídrico en el xilema de las hojas alcance el equilibrio con el potencial hídrico del xilema de la rama en el punto de inserción del peciolo (Simonneau y Habib 1991). Las medidas fueron realizadas en 3 a 5 hojas por árbol antes del amanecer y al mediodía.

Se midió el potencial hídrico del tejido activo de conducción (Ψ_{xa}) en la base de los troncos, *in situ* durante la estación seca, con cámaras psicrométricas (Plant Water Status Instruments, Canadá) conectadas a un sistema automático de adquisición de datos (CR 7 Campbell Scientific, Logan, UT, USA). El Ψ_{xa} fue

medido solamente en un árbol de cada una de las especies estudiadas. Los valores de potencial hídrico fueron registrados a intervalos de 10 min. Las cámaras psicrométricas fueron cuidadosamente instaladas sobre el xilema activo en la región del tronco con menor exposición a la radicación solar directa para minimizar los gradientes de temperaturas; luego fueron cubiertos con goma espuma y papel de aluminio. Para evitar los gradientes térmicos dentro de las cámaras psicrométricas los valores del primer día luego de la instalación fueron descartados. Antes de su instalación en los árboles los psicrómetros fueron calibrados individualmente en el laboratorio con soluciones salinas de osmolalidad conocida.

Propiedades biofísicas de la corteza y del xilema

Todas las propiedades biofísicas analizadas fueron obtenidas de muestras colectadas en 3 individuos por especie y en los mismos árboles utilizados para obtener las medidas de Ψ_f . Estas medidas se realizaron en árboles diferentes a los utilizados para medir las fluctuaciones en el diámetro de los troncos y los flujos de agua para evitar los posibles efectos de la remoción de muestras de madera y de corteza sobre estas variables.

Fueron generadas curvas de retención de agua; para ello se colectaron cerca de la base de los árboles muestras de forma cilíndrica de corteza (excluyendo el ritidoma) y de xilema utilizando un barreno de 5 mm de diámetro interno, que fueron depositadas y selladas en tubos de vidrio para su transporte al laboratorio. Luego fueron sumergidas en agua destilada durante dos horas de modo de alcanzar su completa hidratación. Segmentos de 10 mm de las muestras hidratadas fueron depositados sobre las tapas de cámaras psicrométricas (JRD Cerril Specialty Equipment, Logan, UT, USA), pesados y luego sellados dentro del cuerpo de las cámaras para la determinación de las isotermas de potencial hídrico. Cada cámara, conteniendo 3 segmentos de muestra, fue depositada en un baño de agua a temperatura constante hasta alcanzar el equilibrio térmico (aproximadamente 3 horas), a partir de lo cual se iniciaron las mediciones de potencial hídrico usando un multi-voltímetro de punto de rocío (Wescor, model HR-33T, Logan, UT, USA). En cada periodo de medición del potencial hídrico las tapas de las cámaras psicrométricas conteniendo los segmentos fueron pesadas, expuestas al aire por 5 a 10 minutos para permitir una deshidratación parcial de las muestras y depositadas en el baño de agua para que alcancen nuevamente el equilibrio térmico y así iniciar un nuevo conjunto de medidas hasta que el potencial hídrico disminuyera aproximadamente hasta valores entre -2,5 y -5,0 MPa, dependiendo de la especie. Las curvas de retención de agua fueron generadas graficando el potencial hídrico en función del contenido relativo de agua (CRA). El contenido relativo de agua fue calculado como (peso fresco-peso seco)/(peso saturado-peso seco). El peso saturado fue obtenido luego de la hidratación de las muestras durante 24 horas y luego eliminando el exceso de agua de la superficie de las muestras.

Las curvas ajustadas a la relación entre el potencial hídrico (Ψ) y CRA fueron usadas para calcular la capacitancia de los tejidos como descrito por Meinzer et al. (2003). La capacitancia normalizada por el volumen de cada tejido ($\text{kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$) fue calculada como:

$$\text{Capacitancia} = dP_v/d\Psi \quad (6)$$

donde P_v es el peso del agua por unidad de volumen saturado del tejido. El volumen saturado del tejido fue calculado como:

$$P_v = [(P_{\text{saturado}}/P_{\text{seco}}) * \rho] - \rho \quad (7)$$

donde ρ es la densidad del tejido. Luego el peso acumulado de agua liberada por unidad de volumen (P_{av}) fue calculado como:

$$P_{av} = (1-CRA) * P_v \quad (8)$$

Los valores de capacitancia fueron determinados de las pendientes instantáneas de los gráficos de agua liberada contra potencial hídrico (Figura 7) usando solo la pendiente de las regresiones lineales fijadas a la porción inicial de cada curva.

Para determinar la densidad y el contenido de agua del xilema y de la corteza fueron colectadas muestras similares, y aplicando el mismo procedimiento, a las obtenidas para la generación de las curvas de retención de agua. La densidad (ρ) fue calculada como $\rho = M/V$, donde M (masa de la muestra) es el peso seco de la muestra (P) dividida por la aceleración de la gravedad ($g=9,81 \text{ m s}^{-2}$) y V es el volumen de la muestra. El volumen fue estimado sumergiendo la muestra saturada en un recipiente con agua destilada apoyado sobre una balanza digital ($\pm 0,001 \text{ g}$). Con la ayuda de una pequeña aguja se mantuvo a la muestra sumergida evitando el contacto con las paredes del recipiente. La muestra saturada desplazó una cantidad de agua igual a la magnitud de su volumen. El volumen de la muestra fue calculado por medio del peso del agua desplazada y considerando para el peso específico del agua 1 g cm^{-3} . El contenido de agua del xilema y de la corteza fue calculado como (peso fresco - peso seco)/peso seco. Una vez determinado el peso fresco de las muestras, estas fueron secadas a $80 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 72 hs para obtener el peso seco. Para evaluar la dinámica diaria de esta variable, conjuntos diferentes de muestras fueron colectados a intervalos de aproximadamente 2 horas entre las 6 y 21 horas durante un día de la estación seca.

Se determinó la concentración de solutos de la corteza utilizando un osmómetro (VAPRO 5520, Wescor). Para evaluar posibles variaciones diarias en la concentración de solutos, las muestras fueron colectadas antes del amanecer y entre las 15 y 17 horas durante la estación seca. La concentración de solutos fue determinada solamente para muestras de corteza debido a dificultades técnicas encontradas para la extracción del agua del xilema. No obstante es de

esperar que las variaciones diarias de las concentraciones de solutos en la solución acuosa del xilema no sean significativas.

Cálculos de los tiempos de retardo y de las contribuciones del agua almacenada al uso total diario de agua

Se determinaron los tiempos de retardo en el inicio entre: 1- las contracciones en el área del xilema y de la corteza, 2- las contracciones en el área del xilema o de la corteza y el flujo basal y, 3- el flujo basal y el flujo en el nivel superior del dosel. En todos los casos, los retardos fueron determinados usando el método de correlación cruzada (cross-correlation) donde una de las series de datos es desplazada en el tiempo con respecto a la otra hasta que se encuentra la mejor correlación.

La determinación de las contribuciones del agua almacenada en los tejidos internos al uso total diario de agua fueron obtenidas por dos métodos: a- usando las variaciones temporales en el flujo basal y en el nivel superior del dosel y b- usando propiedades biofísicas de los tejidos. En el primer caso se aplicó la metodología descrita por Goldstein et al. (1998): los valores de los flujos de las ramas obtenidos cada 10 minutos fueron normalizados respecto al valor máximo alcanzado durante el día, divididos por la suma diaria de los valores de flujo normalizados divididos por 6 y multiplicados por el flujo total diario medido en la base del tronco de cada árbol, el cual se asume que es equivalente a la transpiración diaria total. Estos cálculos permitieron estimar la transpiración del dosel para cada hora del día. La capacidad diaria total de almacenamiento de agua fue estimada sustrayendo de los flujos basales, los flujos de todo el dosel obtenidos cada 10 minutos y finalmente efectuando la suma de las diferencias divididas por 6 cuando el flujo basal fue menor que el flujo de todo el dosel. Para estimar las contribuciones de los reservorios de agua a la economía diaria de agua de cada árbol, se calculó el porcentaje que la capacidad diaria total de agua almacenada representó en el flujo diario total. Para el cálculo de las contribuciones a partir de propiedades biofísicas de los tejidos se consideró el potencial hídrico mínimo del xilema medido cerca de la base del árbol (Ψ_{xa}) alcanzado durante el día y luego se determinó la cantidad de agua que fue liberada para ese valor de potencial hídrico a partir de las curvas de retención de agua de cada uno de los tejidos. Las cantidades de agua liberadas por los dos tejidos (xilema y corteza) fueron sumadas y multiplicadas por el volumen de tejido correspondiente, desde la base del árbol hasta el inicio de las ramificaciones, el cual fue estimado considerando la geometría de los troncos como la correspondiente a un cono truncado. Luego fue calculado el porcentaje del flujo diario total que representó la cantidad de agua liberada por estos tejidos. Para este cálculo se consideró que los potenciales hídricos del xilema y de la corteza se encontraban en equilibrio dado que no se disponía de información sobre el potencial hídrico de la corteza.

Análisis estadísticos

La comparación de los contenidos de agua y de la concentración de solutos de la corteza para las distintas especies fue realizada a través del test no paramétrico de Mann-Whitney. Las diferencias de un 10% de probabilidad fueron aceptadas como significativas. El programa empleado fue SPSS 11.5.0. Todas las regresiones fueron realizadas en Sigma Plot versión 7 (SPSS Inc. San Rafael, California, USA y la significancia de los modelos de regresión fue evaluada a través del análisis de la varianza. Como fue indicado anteriormente el cálculo de los retardos en los tiempos de inicio de los flujos fue determinado usando una correlación cruzada (cross correlation)

RESULTADOS

Los cambios en los diámetros basales de los troncos (corteza+xilema) mostraron un patrón diurno caracterizado por una continua contracción desde las primeras horas de la mañana hasta alcanzar sus diámetros mínimos en la tarde (entre las 14 y 17 hs); luego comenzaron a expandirse hasta alcanzar sus valores máximos en las primeras horas de la mañana del día siguiente (Figura 1). Durante la estación seca no se observó una recuperación diaria completa de los diámetros de los troncos, por lo cual los troncos mostraron una continua disminución de sus diámetros externos (Figura 1) hasta alcanzar sus valores mínimos al fin del periodo seco (datos no mostrados). Las magnitudes de los cambios diarios en los diámetros fueron siempre mayores durante la estación seca comparados con la estación húmeda. Por ejemplo, para *B. salicifolius* la amplitud de la variación diaria fue de aproximadamente 280 μm durante la estación seca mientras que en la estación húmeda fue de 190 μm .

Las fluctuaciones diarias en las áreas de la corteza y del xilema normalizadas por el área inicial obtenidas durante la estación seca tuvieron patrones similares, aunque las magnitudes fueron siempre mayores en la corteza (Figura 2). El retardo entre el inicio de ambas contracciones varió entre 10 y 90 minutos dependiendo de la especie (Tabla 2, Figura 2). En general, la contracción de la corteza se inició más temprano en la mañana que la correspondiente al xilema. Las contracciones en el xilema se iniciaron antes que las correspondientes a la corteza solo en *B. salicifolius* y *Q. parviflora* (30 y 90 minutos antes, respectivamente). En el resto de las especies la corteza inició sus contracciones entre 10 a 40 minutos antes que el xilema (Tabla 2). En cuatro de las ocho especies no se observó retardo entre el inicio del flujo basal de agua y el inicio de la contracción de la corteza o del xilema, dependiendo de cual tejido se contrajo primero (Tabla 2, Figura 2). En *S. paniculatum* la contracción de la corteza comenzó con un retraso de aproximadamente 2 horas en relación con el inicio del flujo basal, mientras que en las otras 3 especies el retardo fue entre 10 a 20 minutos.

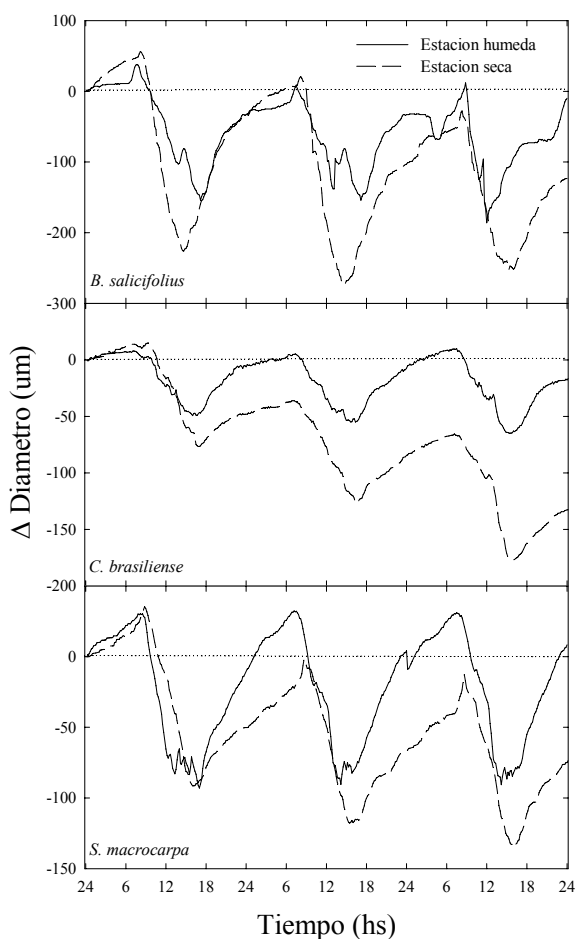


Figura 1. Cambios diurnos en los diámetros externos de los troncos (corteza+xilema) durante la estación húmeda (Enero) y la estación seca (Julio-Agosto) de 2003 para tres especies leñosas dominantes del Cerrado.

Los flujos basales en *B. crassa*, *C. brasiliense*, *S. macrocarpa*, *V. tirsoidea* y *Q. parviflora* se incrementaron rápidamente durante la mañana, alcanzando un máximo entre las 9 y 12 hs, y luego disminuyeron rápidamente hasta alcanzar un valor mínimo alrededor de las 3 y 5 de la tarde (Figura 2). El xilema y la corteza presentaron magnitudes diferentes en los contenidos de agua, siendo la corteza quien presentó mayor cantidad de agua en relación al peso seco (Figura 3). Para todas las especies estudiadas, en general, la corteza tuvo entre 1,0 y 2,5 gr de agua por gr de materia seca, mientras que el xilema tuvo menos de 1,0 gr por gr de materia seca, y en algunas especies alcanzó aproximadamente a 0,5 gr por gr de materia seca.

El contenido de agua de ambos tejidos varió durante el día (Figura 3) y la magnitud de la variación fue mayor en la corteza; no obstante los rangos de variación entre el máximo y mínimo contenido de agua respecto a los valores máximos alcanzados durante el día fueron similares entre los dos tejidos (15 a 45 % en la corteza y 15 a 40 % en el xilema). El máximo valor de contenido de agua de la corteza fue alcanzado durante las primeras horas de la mañana (entre las 6 y

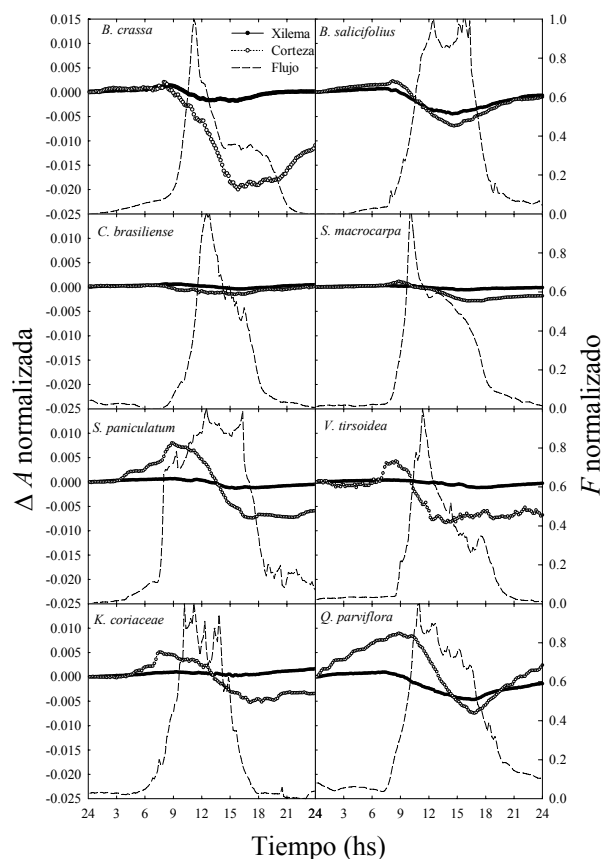


Figura 2. Fluctuaciones diurnas representativas del área de la sección transversal del xilema (símbolos cerrados) y de la corteza (símbolos abiertos) y del flujo basal de agua durante la estación seca (Julio y Agosto de 2003) para ocho especies dominantes del Cerrado. Para cada especie los cambios en las áreas de las secciones transversales de los troncos fueron normalizados por los valores iniciales de las áreas y los valores de flujo de agua fueron normalizados por los valores máximos alcanzados durante el día.

(8 hs) y, en general, el mínimo valor se alcanzó durante la tarde, entre las 15 y 18 hs, con la excepción de *C. brasiliense* que alcanzó el valor mínimo cerca de las 10 hs. Las diferencias entre el máximo y el mínimo contenido de agua diario de la corteza fueron estadísticamente significativas ($p < 0.1$) en todas las especies estudiadas (Figura 4a). El patrón de variación en el contenido de agua de la corteza fue consistente con el patrón de variación en la concentración de solutos (Figura 4b). La osmolalidad de la corteza fue mayor cuando su contenido de agua alcanzó el valor mínimo durante la tarde.

El potencial hídrico del xilema (Ψ_{xa}) medido cerca de la base del tronco varió durante el día en todas las especies estudiadas (Figura 5). Por ejemplo para *V. tirsoidea* el Ψ_{xa} varió entre -0,1MPa (valor alcanzado durante la noche) y -0,85 MPa (valor alcanzado al mediodía). El potencial hídrico foliar (Ψ_f) fue siempre menor (más negativo) que el Ψ_{xa} (Figura 5, gráficos insertados). El mayor gradiente de potencial hídrico entre las hojas y la base del árbol fue observado entre las 13 y 15 hs. Las máximas diferencias entre Ψ_f y Ψ_{xa} variaron entre 0,7 MPa (*V. tirsoidea*) y 1,7 MPa (*B. salicifolius*).

Tabla 2. Retardos entre (1) el inicio de las contracciones de la corteza (c) y del xilema (xa), (2) entre el inicio de la contracción de la corteza o del xilema y el flujo basal (F_{basal}), (3) entre el inicio del flujo basal y el flujo en las ramas (F_{ramas}) y contribuciones de los reservorios internos de agua al uso diario total, calculadas a partir de las variaciones temporales en el inicio de los flujos basales y en las ramas y a partir de características biofísicas de los tejidos. Los valores negativos indican que las contracciones en el xilema comienzan antes que las de la corteza. En el caso de *B. crassa* y *Q. parviflora* las contribuciones calculadas a partir de propiedades biofísicas fueron omitidas debido a las dificultades que se presentaron para la estimación del volumen del árbol como consecuencia de la corta longitud del tronco, desde la base hasta el inicio de las ramificaciones. Ver Materiales y Métodos para la descripción de los cálculos de las contribuciones. S/D indica ausencia de datos

	c/xa (min)	c-xa/ F_{basal} (min)	F_{basal} / F_{ramas} (min)	contribución (dinámica temporal entre F_{basal} y F_{ramas}) (%)	contribución (propiedades biofísicas) (%)
<i>B. crassa</i>	30	0	S/D	S/D	S/D
<i>B. salicifolius</i>	-30	0	130	18	12,54
<i>C. brasiliense</i>	10	20	10	22,5	14,60
<i>S. macrocarpa</i>	30	10	50	25,1	11,11
<i>S. paniculatum</i>	10	100	40	16	10,48
<i>V. tirsoidea</i>	40	0	80	12,8	20,47
<i>K. coriaceae</i>	20	10	110	30,82	30,64
<i>Q. parviflora</i>	-90	0	S/D	S/D	S/D

Los valores de flujo de agua fueron normalizados con respecto a los valores máximos alcanzados durante el día para permitir comparaciones directas entre el flujo en la base del tronco y en las ramas terminales. Los patrones diarios de flujo mostraron comportamientos similares entre todas las especies (Figura 6). El flujo se incrementó rápidamente durante la mañana y disminuyó más lentamente durante la tarde. Sin embargo hubo un retardo de 10 a 130 min, dependiendo de la especie, entre el inicio del flujo en la base del árbol y en las ramas terminales (Figura 6, Tabla 2).

La cantidad de agua descargada de los reservorios internos de los troncos calculada en base al método de Goldstein et al. (1998) (ver Materiales y Métodos), varió entre 13 a 31 % del flujo total diario, dependiendo de la especie (Tabla 2). Cuando se utilizaron propiedades biofísicas de los tejidos para calcular las contribuciones de las reservas internas de agua al flujo total diario de los árboles, las magnitudes presentaron algunas variaciones en relación a las obtenidas con el método de integración de los flujos entre el dosel y la base de los troncos, y en general tendieron a ser menores (Tabla 2). Solo para *K. coriaceae* las contribuciones calculadas por los dos métodos no presentaron diferencias sustanciales.

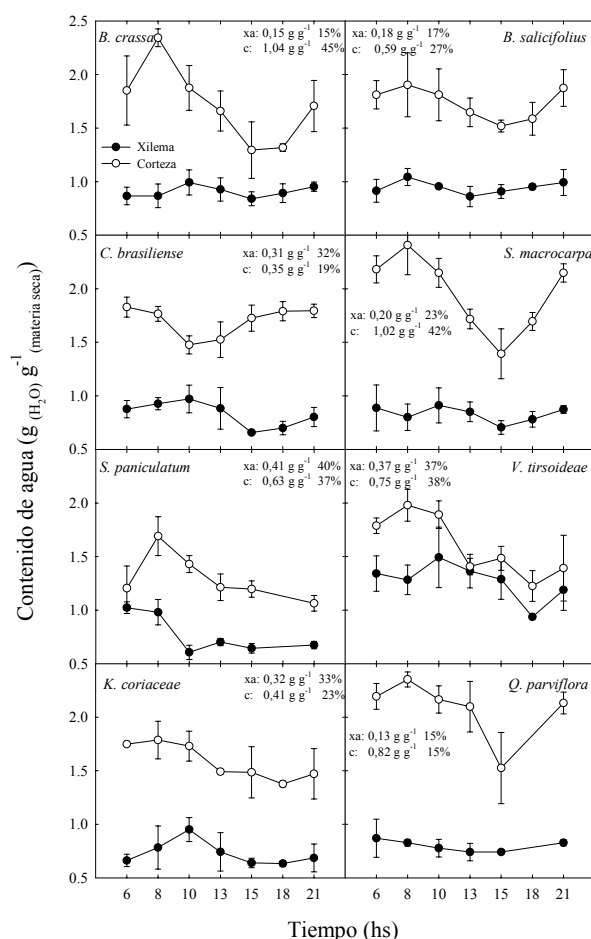


Figura 3. Fluctuaciones diarias en el contenido de agua del xilema (símbolos cerrados) y en el contenido de agua de la corteza (símbolos abiertos) durante la estación seca (Julio y Agosto de 2003) en ocho especies leñosas representativas del Cerrado. Cada punto representa el valor medio (\pm ES) de tres árboles por especie. Los valores indicados en cada panel muestran la cantidad de agua en gr^{-1} descargada de cada tejido durante el día y el porcentaje de disminución en el contenido de agua desde su valor máximo alcanzado a la mañana al valor mínimo alcanzado durante la tarde.

Las cantidades liberadas de agua almacenada en el xilema y en la corteza mostraron comportamientos diferentes ante las variaciones del Ψ_{xa} . Mientras la correspondiente a la corteza aumentó en forma constante con la disminución de Ψ_{xa} para todo el rango de su variación, la cantidad de agua liberada por el xilema mostró inicialmente un aumento lineal con la disminución del Ψ_{xa} hasta un valor determinado, para luego continuar aumentando en forma asintótica hasta alcanzar los valores diarios mínimos de Ψ (Figura 7). La cantidad de agua liberada fue mayor para el xilema que para la corteza en todos los casos estudiados, dentro del rango de potenciales hídricos que usualmente son alcanzados en el campo bajo condiciones naturales. La tasa de disminución del Ψ con el contenido relativo de agua (CRA) varió sustancialmente entre la corteza y el xilema (Figura 7, gráficos insertados). Mientras que el potencial hídrico de la corteza (Ψ_c) disminuyó linealmente con el CRA , el Ψ_{xa} decreció exponencialmente con la disminución en el CRA .

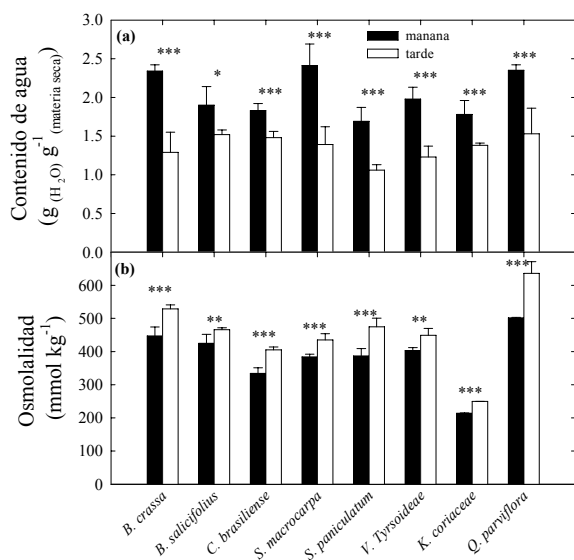


Figura 4. (a) Contenidos mínimos y máximos de agua de la corteza obtenidos de la Figura 3 y (b) concentración de solutos de la corteza (mmol kg⁻¹) para las especies estudiadas. Las barras representan los valores medios de tres replicas por especie (+ES). Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas: * p<0,1, **p<0,01 y ***p<0,001.

Las especies con mayor proporción de área de xilema (A_{xa}) que de corteza (A_c) fueron las que tuvieron mayor capacitancia normalizada por el volumen (Figura 8). La capacitancia total del tronco (corteza interna+xilema) varió en un rango de 70 kg m⁻³ MPa⁻¹ (*S. paniculatum*) a 190 kg m⁻³ MPa⁻¹ en (*V. tirsodeae*). La capacitancia del xilema disminuyó linealmente a través de las diferentes especies con el incremento en la densidad del xilema, pero no fue encontrada ninguna relación funcional entre la capacitancia y la densidad de la corteza (Figura 9). Mientras que para el xilema la capacitancia varió entre 40 y 160 kg m⁻³ MPa⁻¹ dependiendo de la especie, el rango de variación de la capacitancia de la corteza fue mucho menor (entre 25 y 60 kg m⁻³ MPa⁻¹) para las 8 especies estudiadas.

Los Ψ de las hojas y del xilema disminuyeron linealmente con un incremento en el flujo basal de agua en todas las especies y las pendientes de esas relaciones, una medida de la resistencia al flujo de agua, fueron mayores para el tejido foliar que para el xilema en la base del tronco (datos no mostrados). La resistencia hidráulica entre el suelo y el xilema basal (R_{xa}) obtenida a partir de la pendiente de la relación entre el potencial hídrico del xilema con el flujo basal de agua, fue menor que la resistencia entre el suelo y las hojas (R_f), obtenida a partir de la pendiente de la relación entre el potencial hídrico foliar con el flujo basal de agua (Figura 10). Mientras que R_{xa} varió entre 0,2 y 1,7 MPa h kg⁻¹ (Figura 10a), R_f varió entre 1,0 y 5,5 MPa h kg⁻¹ (Figura 10b). Ambas resistencias al transporte de agua se correlacionaron negativamente con la capacitancia total (Figura 10).

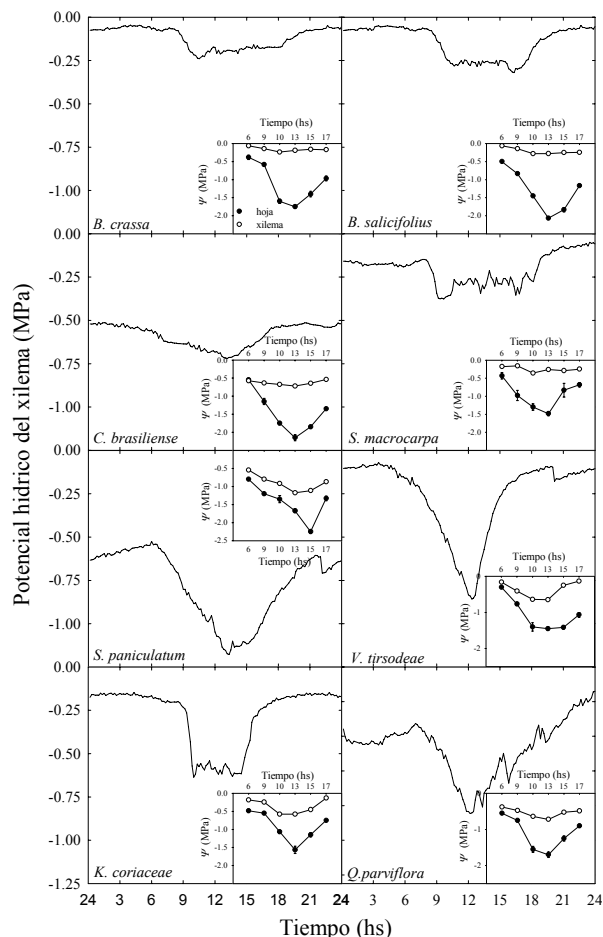


Figura 5. Patrones característicos de las variaciones diarias del potencial hídrico del xilema medido en la base de los troncos durante la estación seca de 2003 para ocho especies leñosas dominantes del Cerrado. Los gráficos insertados muestran los potenciales hídricos de las hojas (símbolos cerrados) y del xilema (símbolos abiertos) entre las 6-17 hs.

Las especies con menor capacitancia total, como *S. paniculatum* y *C. brasiliense*, presentaron los valores mayores de R_{xa} y R_f . El Ψ_F mínimo aumentó (menos negativo) con un aumento en la capacitancia del xilema (Figura 11a) y con la capacitancia total del tronco (corteza interna+xilema) (Figura 11b). A diferencia de la fuerte relación entre Ψ_F y la capacitancia del xilema (Figura 11a), no hubo una relación significativa entre Ψ_F y la capacitancia de la corteza (datos no mostrados).

La diferencia entre el promedio pesado del potencial hídrico del suelo en la zona de la rizosfera Ψ_{suelo} , estimado de la extrapolación de la relación entre Ψ_{xa} y el flujo basal de agua a flujo cero, y el potencial hídrico de hojas cubiertas ($\Psi_{F\text{ cubiertas}}$), es una medida del desequilibrio nocturno entre los potenciales hídricos del suelo y la planta. La capacitancia total del tronco estuvo relacionada con el grado de este desequilibrio nocturno entre el suelo y las hojas (Figura 12). Por ejemplo, *V. tirsodeae* y *K. coriacea*, las especies con mayor capacitancia total, exhibieron el mayor desequilibrio nocturno entre el suelo y las hojas, mientras que *S. paniculatum* y *C. brasiliense* con las

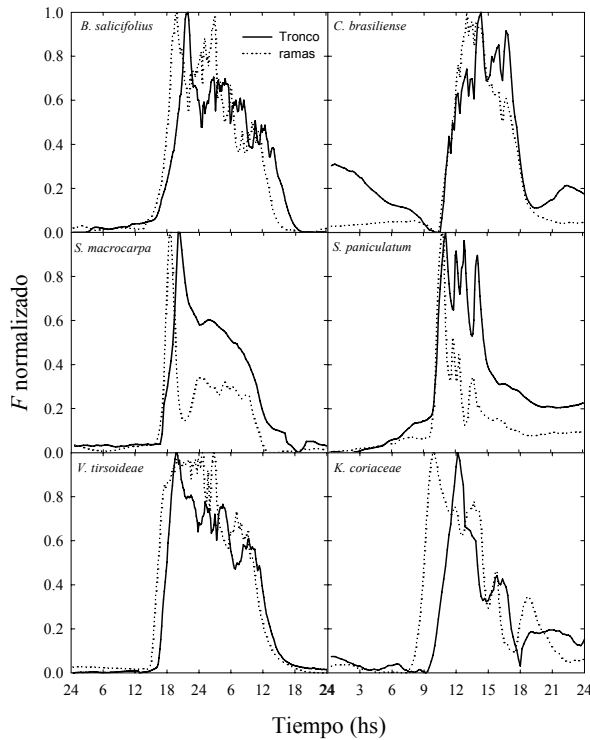


Figura 6. Cursos diarios representativos de flujo de agua en las ramas y cerca de la base del tronco de seis especies leñosas del Cerrado durante la estación seca. Los flujos fueron normalizados por el valor máximo alcanzado durante el día para cada especie para conseguir una mejor comparación entre los flujos basales y de las ramas.

menores capacitancias, alcanzaron prácticamente un completo equilibrio de los potenciales hídricos durante la noche (Figura 12). El gráfico insertado en la Figura 12 muestra que la capacitancia total no estuvo relacionada con el desequilibrio nocturno entre el Ψ_{suelo} y $\Psi_{F\text{ expuestas}}$ de hojas transpirando libremente.

DISCUSION

La utilización por parte de árboles de sabanas Neotropicales del agua almacenada en sus tejidos internos les permitiría obtener una menor dependencia, a corto plazo, del contenido de agua del suelo. Aún cuando la disponibilidad de agua en el suelo es alta, como ocurre durante la estación de lluvias, las reservas internas de agua disminuyen cada mañana con el inicio de la transpiración, como fue observado a través de tres tipos de observaciones diferentes: a- fluctuaciones diarias en el diámetro de los troncos, b- cambios diurnos en el contenido de agua de los tejidos y, c- dinámica de los flujos de agua basales y en el nivel superior del dosel. Las magnitudes de las fluctuaciones diarias en los diámetros de los troncos fueron mayores durante la estación seca; esto sugiere que la contribución del agua almacenada en los troncos a las demandas transpiratorias pudo haber aumentado para compensar el incremento de las resistencias hidráulicas entre el suelo y las hojas a medida que el contenido de agua del suelo disminuyó. Esto pudo haber contribuido para evitar déficit hídricos mayores, y por lo tanto al

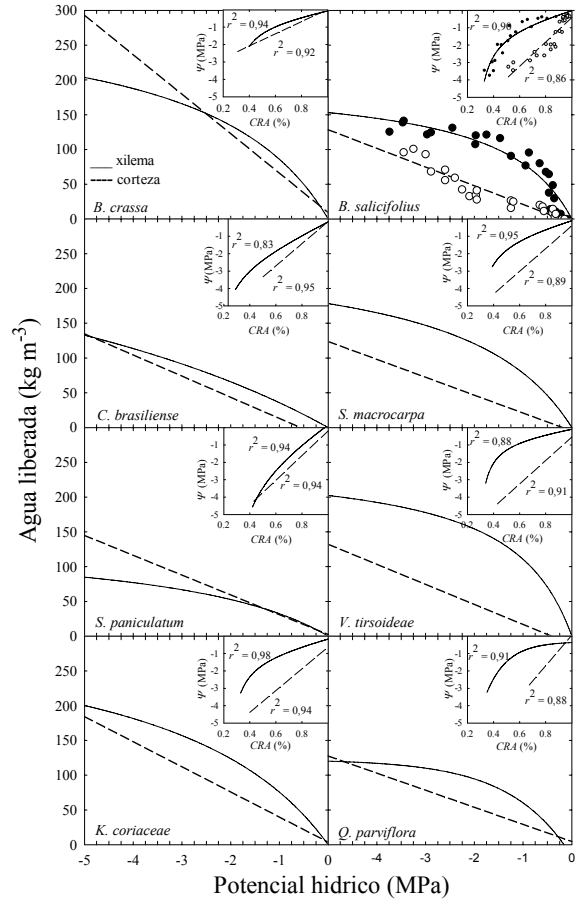


Figura 7. Cantidad acumulada de agua liberada por unidad de volumen de tejido en función del potencial hídrico del tejido (xilema: línea sólida, corteza: línea punteada). Los gráficos insertados muestran la relación entre el potencial hídrico (xilema: línea sólida, corteza: línea punteada) y el contenido relativo de agua. Se ajustó una función hiperbólica a la relación entre el potencial hídrico y el contenido de agua del xilema, mientras que para la relación entre el potencial hídrico y el contenido de agua de la corteza fue ajustada una función lineal. Solo se muestran los puntos que dieron origen a las funciones de ajuste para *B. salicifolius*. Ver Materiales y Métodos para la descripción del cálculo de la cantidad de agua liberada.

comportamiento homeostático que caracteriza a muchas especies de sabanas neotropicales (Bucci et al. 2005). La recarga incompleta de los reservorios de agua durante la estación seca, observada a través de la ausencia de una recuperación total en los diámetros de los troncos durante el periodo nocturno, pudo ser una consecuencia de la presencia de transpiración nocturna en estas especies. Durante la noche y en particular durante la estación seca, el agua del suelo constituye una fuente por la cual compiten las hojas y los tejidos de almacenamiento de agua. En un trabajo previo con árboles del Cerrado, Bucci et al. (2004) observaron que cuando se restringía artificialmente la transpiración nocturna, la recarga de agua en los reservorios internos ocurría más rápidamente, sugiriendo que los árboles que transpiran libremente usan agua que debería ser empleada para recargar completamente sus reservorios, para compensar las pérdidas nocturnas de agua por transpiración.

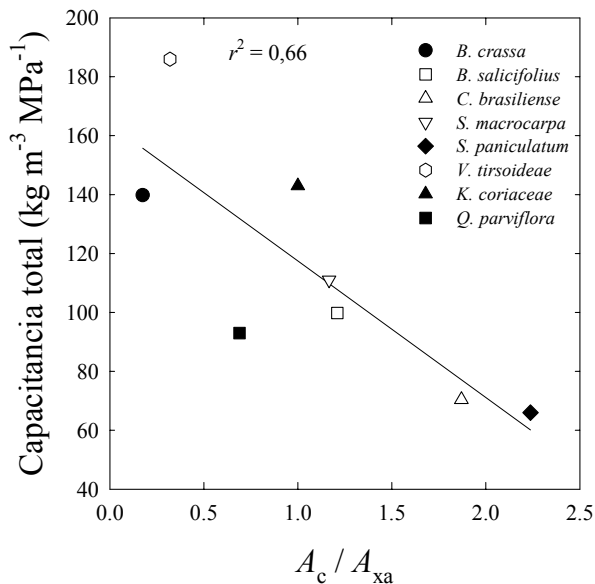


Figura 8. Relación entre la capacitancia total del tallo (corteza interna+xilema) por unidad de volumen y la proporción entre el área de la corteza y el área de xilema (A_c/A_{xa}). La línea es la regresión lineal ajustada a los datos ($y = 163 - 46x$; $p < 0,05$). Los valores de capacitancia del xilema fueron estimados de las pendientes de las líneas ajustadas a la porción lineal de las curvas de agua liberada de la Figura 7 y los valores de capacitancia de la corteza son las pendientes de las funciones lineales ajustadas a los datos de la Figura 7. Símbolos: (●) *B. crassa*, (□) *B. salicifolius*, (△) *C. brasiliense*, (▽) *S. macrocarpa*, (◆) *S. paniculatum*, (○) *V. tirsoideae*, (▲) *K. coriacea* (■) *Q. parviflora*

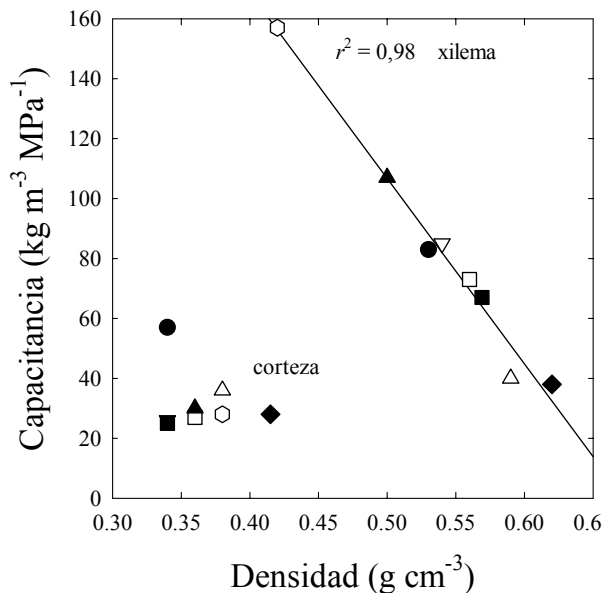


Figura 9. Relación entre la capacitancia y la densidad de los tejidos (corteza o xilema) de las ocho especies estudiadas. La línea es la regresión lineal ajustada a los datos correspondientes al xilema ($y = 416 - 619x$, $p < 0,001$). No se encontró una relación estadísticamente significativa entre la densidad y la capacitancia de la corteza. Símbolos como en la Figura 7.

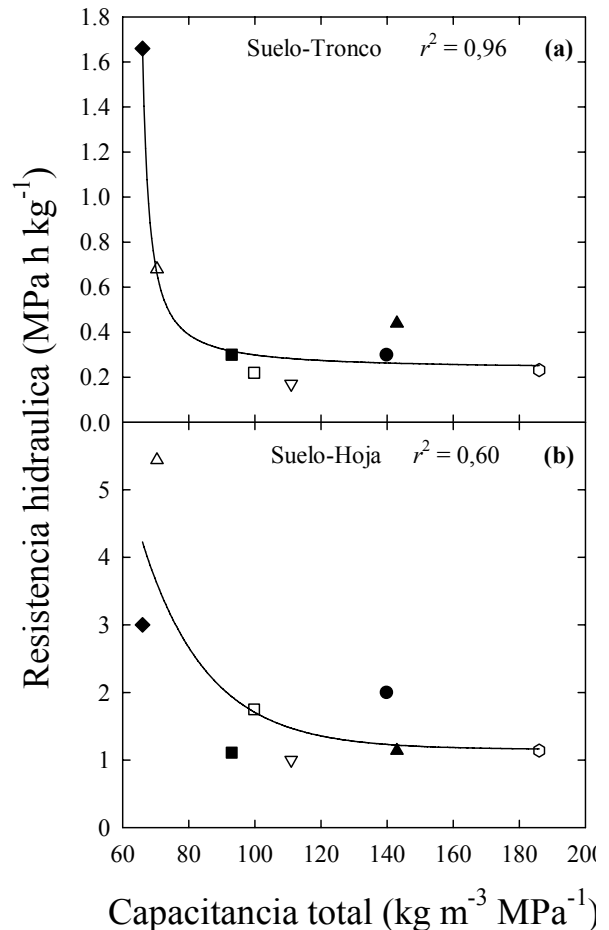


Figura 10. Resistencia hidráulica (a) entre el suelo y el xilema de la base del tronco y (b) entre el suelo y las hojas en relación a la capacitancia total del tronco (corteza interna+xilema). La resistencia fue estimada de la pendiente de la relación entre el potencial hídrico del xilema y de las hojas con el flujo basal de agua. Las líneas son las funciones exponenciales decrecientes ajustadas a los datos: (a): $y = 0,23 \exp(9,80/(x-61))$, $p < 0,001$; (b) $y = 1,17 \exp(-0,05x)$, $p < 0,1$. Símbolos como en la Figura 7.

En el Cerrado la transpiración nocturna de las especies leñosas puede representar hasta el % del flujo total diario de la planta (Bucci et al. 2004, Scholz et al. 2006). Otro proceso que podría prevenir la recarga completa de los compartimientos internos de almacenamiento de agua es la redistribución hidráulica, el movimiento de agua desde las regiones más húmedas del suelo hacia las más secas (generalmente más superficiales) a través del sistema radicular de las plantas. La redistribución hidráulica es un proceso común en árboles del Cerrado (Scholz et al. 2002, Moreira et al. 2003 y Capítulo 2, 3 y 4) por lo cual el suelo cercano a las raíces más superficiales (y por lo tanto más seco) puede constituir un sumidero para el agua que es absorbida por las raíces profundas y que de otro modo debería ser usada para reemplazar el agua de los reservorios internos utilizada durante el día.

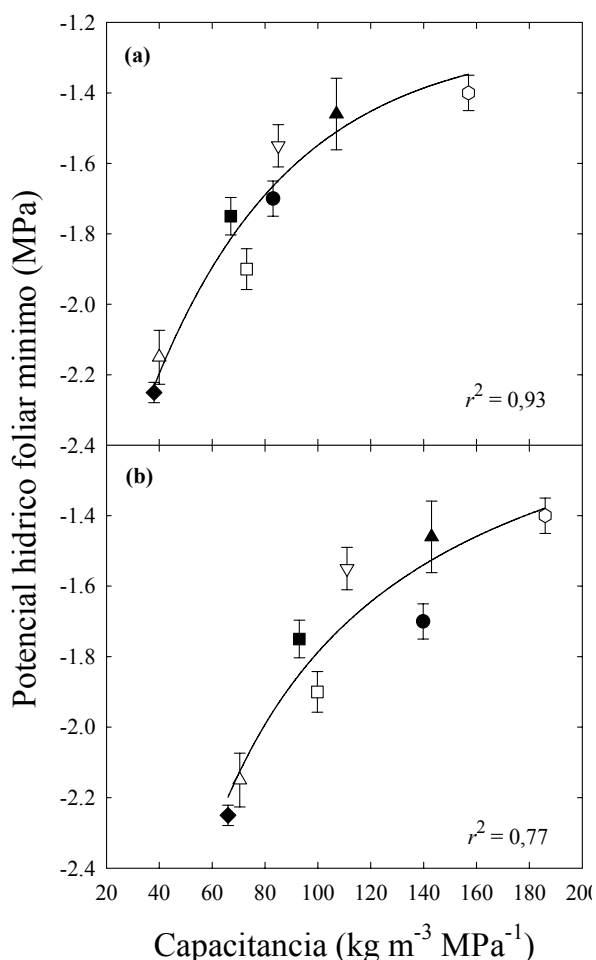


Figura 11. Potencial hídrico foliar mínimo en función de (a) la capacitancia del xilema y (b) la capacitancia total del tronco (corteza interna + xilema) en ocho especies leñosas dominantes del Cerrado. Las líneas son las funciones exponenciales ajustadas a los datos ((a): $y = -3,34 + 2,01 (1 - \exp(-0,02x))$; $p < 0,001$; (b): $y = -2,55 + 1441 (1 - \exp(-10^{-5}x))$; $p < 0,001$). Símbolos como en la Figura 7. Cada punto representa la media \pm ES de 3 árboles y de 4 a 5 hojas por árbol.

Los dendrómetros son instrumentos no invasivos que permiten medir continuamente las fluctuaciones diarias en los diámetros de los troncos. Estas fluctuaciones están asociadas con la dinámica de las reservas internas de agua, por lo tanto es necesario conocer cuáles son los tejidos donde ocurren las contracciones y expansiones, cómo estos cambios afectan el contenido de agua y qué cantidad del agua almacenada está disponible dentro del rango de potenciales hídricos experimentados por las plantas durante un ciclo diurno. Mientras que muchos estudios muestran que las variaciones en los diámetros de los troncos son principal o exclusivamente resultado de las contracciones en los tejidos externos al xilema (p.e. Dobbs y Scout 1971, Moltz y Klepper 1973, Brough et al. 1986, Zweifel et al. 2000), en este estudio se observó que el xilema también experimenta fluctuaciones diarias en sus diámetros, en concordancia con los resultados de Irvine y Grace (1997), Offenthaler et al. (2001) y Sevanto et al. (2001).

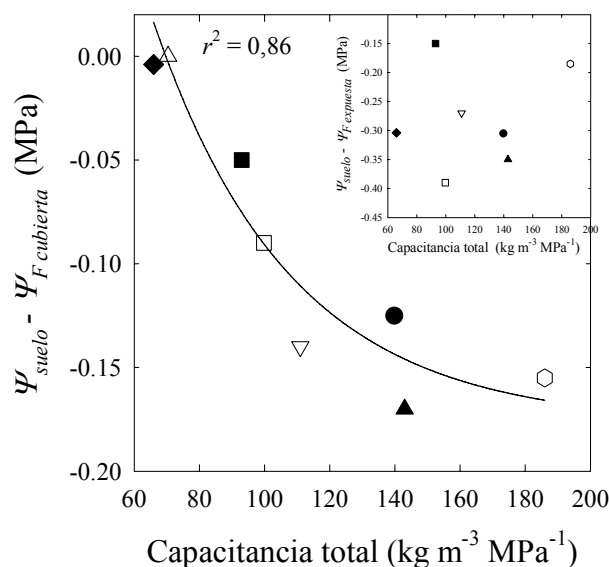


Figura 12. Desequilibrio nocturno entre el promedio pesado de potencial hídrico del suelo de la rizosfera (Ψ_{suelo}) y el potencial foliar de madrugada de hojas cubiertas ($\Psi_{F\ cubiertas}$) en función de la capacitancia total del tronco (corteza interna + xilema). La línea es la función exponencial decreciente ajustada a los datos $y = -0,35 + 3,88 \exp(-0,05x)$, $p < 0,001$. El gráfico insertado muestra la misma relación usando el potencial hídrico foliar de madrugada de hojas expuestas ($\Psi_{F\ expuestas}$). El Ψ_{suelo} fue estimado de la intercepción al eje X de la relación entre el flujo basal de agua y el potencial hídrico del xilema basal (datos no mostrados). Símbolos como en la Figura 7.

La conductividad hidráulica radial (la inversa de la resistencia) es un parámetro muy importante para explicar el retardo temporal entre el potencial hídrico o la transpiración y la dinámica de las variaciones en diámetro de los tejidos, correspondiendo mayor retardo a valores altos de resistencias (Generd et al. 2001). Este retardo en el tiempo produce una respuesta de histéresis entre ambas variables. Estudios recientes enfatizan que la variación en la respuesta es una función de la magnitud y naturaleza de la fuerza motriz, osmótica o hidrostática (Steudle 1994) y del comportamiento diurno de las acuaporinas (Clarkson et al. 2000). El retardo que se produce es una consecuencia de las propiedades de los reservorios de agua y de la conductividad radial de la membrana que separa los diferentes compartimientos. El pequeño o nulo retardo observado entre las fluctuaciones en el área de la corteza o del xilema (dependiendo en que tejido se inicia antes la contracción) y las del flujo de agua, sugiere que la conductividad hidráulica entre los reservorios y la corriente transpiratoria es alta y enfatiza la importancia de la corteza como reservorio de agua. El agua fluye desde los tejidos vivos de la corteza hacia el xilema cuando la tensión dentro de los vasos del xilema aumenta (Zweifel y Hasler 2001), pero la propagación de esa tensión podría manifestarse más rápidamente en la corteza porque su módulo de elasticidad es menor que el del xilema (Nobel 1991). El xilema es un material más rígido y por lo tanto sus contracciones son menores que las de las células vivas

de la corteza que poseen paredes más elásticas. Las células vivas pueden cambiar sustancialmente sus volúmenes con relativamente pequeños cambios en el turgor. Los cambios diarios mayores en el área de la corteza que en el área del xilema y el retardo temporal entre la contracción de ambos tejidos pudo haber sido una consecuencia de la naturaleza más elástica de las células vivas de la corteza. Es probable que al ser un tejido más rígido, el xilema necesite una tensión mayor que la corteza para poder cambiar su volumen. Tal vez por esta causa fueron observados cambios en el volumen de la corteza antes que en del xilema en seis de las ocho especies estudiadas. Contrariamente, Irvine y Grace (1997) encontraron que la relación entre los cambios en diámetro del xilema y la tensión era directa, lineal e inmediata, y Peramaki et al. (2001) mostraron que en pino Scots existe una estrecha conexión entre la transpiración y los cambios en el diámetro del xilema.

Algunos estudios han sugerido que las reservas internas de agua son utilizadas y reemplazadas diariamente como respuesta a cambios en los gradientes de potenciales hídricos dentro de las plantas (Whitehead and Jarvis 1981, Landsberg 1986). Los resultados de este estudio muestran que las fluctuaciones diurnas en el contenido de agua de la corteza y del xilema fueron consistentes con las expansiones y contracciones de los troncos y refuerzan la idea de la existencia de un acoplamiento entre los cambios en los diámetros de los troncos y las relaciones hídricas de los árboles. Aunque los contenidos de agua de ambos tejidos estuvieron relacionados con las fluctuaciones en los diámetros, la corteza presentó un grado de correlación mayor entre ambas variables (datos no mostrados). La mayor concentración de solutos observada en la corteza durante la tarde, cuando este tejido alcanzó la máxima contracción, es consistente con el modelo sobre la reducción del contenido de agua de la corteza (Zweifel and Hasler 2001): cuando el potencial hídrico del xilema disminuye los reservorios de agua se contraen y disminuye el potencial osmótico en su interior hasta que los potenciales osmóticos de todos los tejidos alcanzan condiciones de equilibrio. Este aumento en la concentración de solutos cuando la cantidad de agua del tejido es menor también sugiere que la contracción de la corteza, que también involucra al floema, es un mecanismo pasivo y que no está involucrado el transporte radial de solutos a través del floema.

Los patrones diurnos de flujo en las ramas y en la base de los troncos de seis especies leñosas, también sugieren que existen buenas conexiones hidráulicas (resistencia hidráulica relativamente baja) entre la corriente transpiratoria y los reservorios intra o extracelulares del xilema y/o de la corteza. La capacitancia asociada con la descarga de agua almacenada en los tejidos internos a la corriente transpiratoria produce retardos temporales entre los cambios en la transpiración y los cambios en el flujo en masa de agua a través de la planta. Los tiempos de retardo entre la transpiración y el flujo basal registrados en la literatura varían desde unos pocos minutos a horas (Edwards et al. 1986, Loustau et al.

1996, Phillips et al. 1997, Meinzer et al. 2004). El agua se descargó más fácilmente de los reservorios saturados cerca de las hojas que desde el suelo, debido a la fuerza necesaria para ascender el agua desde el suelo hacia las hojas y a las resistencias en la vía de transporte. Con el inicio de la transpiración en la mañana, toda el agua transpirada fue aportada inicialmente por los tejidos de almacenamiento existentes entre las hojas y la base de los troncos. Luego de 10 a 130 minutos, dependiendo de la especie, se inició el flujo basal y por lo tanto el agua transpirada provenía de los reservorios y del suelo. La estimación de la contribución del agua almacenada en los troncos a la cantidad total de agua transpirada medida *in vivo* a través del retardo temporal entre los cambios del flujo en las ramas y cerca de la base de los árboles varió entre 13 y 31%. Para una misma especie, estos valores presentaron algunas diferencias con las estimaciones calculadas a partir de propiedades biofísicas de los tejidos. Tales diferencias observadas pueden ser consecuencia de la naturaleza de los métodos. El primero tiene en cuenta la dinámica del flujo en el árbol "*in vivo*", mientras que el segundo, una medida *in vitro*, tiene en cuenta la capacitancia obtenida a partir de las curvas de presión volumen de muestras de tejidos. La menor contribución del agua almacenada al flujo total diario usando este último método puede deberse a que para este cálculo solo se utilizó como volumen total estimado de cada tejido el correspondiente al tronco, desde la base hasta el inicio de las ramificaciones y por lo tanto no fue considerado el aporte de los tejidos de reserva de las ramas, el cual dada la morfología de algunas de las especies puede ser importante. Las contribuciones de los reservorios internos de agua estimadas para estas especies leñosas de sabanas son similares a los valores encontrados para árboles de otros ecosistemas (Goldstein et al. 1998, Phillips et al. 2003, Meinzer et al. 2004). Por ejemplo en árboles de clima templado, en particular las coníferas, la contribución de las reservas internas de la planta al consumo diario de agua oscila entre 6 y 50 % de las pérdidas totales de agua por transpiración (Waring y Running 1978, Schultze et al. 1985, Tyree y Yang 1990). En el caso de árboles tropicales estas contribuciones pueden ser del orden del 5 a 20% del flujo total diario (Goldstein et al. 1998, Meinzer et al. 2004). Sin embargo, la contribución relativa de los reservorios internos a la demanda diaria de agua no es de magnitud fija a lo largo del año. Aunque en este estudio sólo fue evaluada la contribución relativa de los reservorios internos a la demanda transpiratoria basada en la dinámica de los flujos basales y de las ramas durante la estación seca, es de suponer que en este periodo del año donde la disponibilidad de agua en el suelo disminuye y por lo tanto las resistencias al flujo de agua entre el suelo y las hojas aumenta, el aporte sea mayor que durante la estación húmeda. Las mayores fluctuaciones diarias en los diámetros de los troncos durante la estación seca que durante la estación húmeda contribuyen para avalar esta suposición. Loustau et al. (1996) observaron que los reservorios internos de *Pinus pinaster* pueden aportar hasta 12 % del agua transpirada diariamente, pero cuando se

presenta un periodo seco esa contribución puede ascender a 25%.

Las variaciones en la capacitancia durante las distintas fases de deshidratación de un tejido indican diferencias en las características de las células de las regiones desde donde el agua es liberada. La dinámica de la deshidratación del xilema basal de todas las especies aquí estudiadas, sugiere que están involucradas diferentes clases de reservorios de agua. El agua liberada sobre la porción lineal de las curvas de retención de agua pudo provenir de los compartimientos elásticos y de los espacios capilares apoplásticos. El agua capilar es liberada a potenciales hídricos altos (Tyree and Yang 1990), mientras que el agua contenida en los compartimientos elásticos de las células vivas del xilema (rayos del xilema, parénquima del xilema) puede ser descargada dentro de todo el rango de potenciales hídricos. Los valores de potenciales hídricos a los cuales algunas de estas especies pierden 50% de su capacidad de transporte de agua (P^{50}) (Bucci et al. 2006, en prensa), sugiere que la cavitación de los vasos del xilema tuvo una menor contribución a la cantidad total de agua liberada, pues las porciones no lineales de las curvas comienzan, en general, a valores de potenciales hídricos más negativos que los asociados con P^{50} de ramas terminales. Aunque en este estudio no fue medida la vulnerabilidad a la cavitación del xilema basal de los troncos, siendo consistente con la hipótesis de la segmentación de Zimmermann (1978), es probable que los troncos sean menos vulnerables a la cavitación que el xilema de las ramas superiores. Por el otro lado, la deshidratación de la corteza presentó una única fase lineal a lo largo de todo el rango de potenciales hídricos medidos. Esto sugiere que el agua fue aportada por las reservas elásticas de la corteza (floema, cambium vascular y parénquima). Las diferencias en la capacitancia y en las respuestas de la deshidratación al potencial hídrico entre las especies no fueron asociadas con la fenología foliar y podrían ser consecuencia de diferencias anatómicas. Sin embargo, Borchert y Pockman (2005) encontraron una relación estrecha entre la fenología foliar y la capacitancia para árboles tropicales en Costa Rica, y Meinzer et al. (2003) observaron que en bosques de Panamá, la especie decidua *Cordia alliodora* tenía menor capacitancia que la especie siempreverde *Schefflera morototoni*.

La densidad de la madera ha sido considerada como un buen indicador de características relacionadas con el almacenamiento de agua en los troncos, la eficiencia en el transporte de agua y la regulación del estado hídrico de las hojas (Meinzer 2003, Bucci et al. 2004). La relación inversa entre la densidad de madera y el contenido saturado de agua encontrada por muchos autores (Stratton et al. 2000, Meinzer 2003, Bucci et al. 2004) indica que el agua almacenada en el xilema disminuye con un aumento en la densidad de madera. En las ocho especies estudiadas se observó que la capacitancia del xilema aumenta con la densidad, pero no se encontró una relación estadísticamente significativa cuando se consideró conjuntamente la densidad y la capacitancia de la corteza. A pesar de la

cantidad sustancial de corteza en relación a la cantidad de xilema que poseen los árboles del Cerrado, la capacitancia del xilema fue mayor en todas las especies y fue, en general, la que realizó el aporte más importante para mantener un estado hídrico favorable, pues además de tener una capacitancia mayor por unidad de volumen, también constituye la mayor cantidad de tejido en los troncos y tallos. Los tejidos elásticos de la corteza pueden tener otras funciones además de almacenar agua. No hay duda que hubo una presión selectiva importante para el desarrollo de tejidos con células vivas en la corteza, ya que muchas especies del Cerrado presentan una gran cantidad de tejido parenquimatoso por dentro del ritidoma y por fuera del cambium, como se observó en el presente estudio y por Coradin (2000). Es posible que estos tejidos con gran cantidad de agua y, por lo tanto con una capacidad calorífica alta puedan amortiguar las variaciones de temperatura de los tejidos más internos como el cambium y floema, en particular durante los frecuentes incendios que ocurren en los ecosistemas de sabanas. Aparentemente y a pesar de que estas especies presentan gran cantidad de ritidoma (corteza externa), esta no sería suficiente para amortiguar los efectos de la temperatura elevada durante los incendios y por lo tanto la gran proporción relativa de corteza interna en los árboles de sabanas tenga como función la protección contra el fuego además de constituir reservorios de agua. Por otro lado estos tejidos podrían también contribuir para mejorar las propiedades biomecánicas de los troncos y tallos.

Las resistencias hidráulicas que el flujo de agua encuentra en su paso desde las raíces hasta las hojas pueden ser amortiguadas por la existencia de reservorios internos de agua, quienes contribuirían para evitar déficits hídricos diurnos y estacionales. Los resultados de este estudio muestran que las resistencias hidráulicas entre el suelo y la base del tronco y entre el suelo y las hojas son menores en aquellas especies que tienen mayor capacidad de usar agua almacenada en los tejidos internos y a su vez experimentan déficit hídricos menores. Esto sugiere que, efectivamente, la capacitancia y los reservorios internos de agua pueden compensar parcialmente los desbalances temporales entre la demanda y la oferta de agua, en particular cuando el déficit de saturación del aire se incrementa rápidamente a la mañana, contribuyendo al comportamiento iso-hídrico característico de las especies leñosas del Cerrado (Bucci et al. 2005). Estas adaptaciones no tienen, aparentemente, costos asociados con una restricción estomática para la captura de carbono. Consistente con este resultado, en 27 especies de árboles tropicales se encontró una fuerte correlación positiva entre la densidad de madera, y consecuentemente la magnitud de los reservorios de agua, y las fluctuaciones diurnas en el potencial hídrico foliar (Meinzer 2003). El potencial hídrico del xilema medido cerca de la base de los troncos, es generalmente menos negativo que el potencial hídrico en las hojas debido a las magnitudes de las resistencias entre el tronco y las ramas y entre las ramas y las hojas, de acuerdo con la hipótesis de la segmentación hidráulica (Zimmermann 1978, 1983). En este estudio

se encontraron diferencias máximas de aproximadamente -2 MPa entre el potencial hídrico del xilema basal y el potencial hídrico foliar, pero no se observó una relación entre el gradiente de potencial hídrico entre el tronco y las hojas con la capacitancia (datos no mostrados). Dixon et al. (1984) determinaron en *Thuja occidentalis* un potencial hídrico foliar entre 0,1 y 0,4 MPa más negativos que el potencial hídrico del xilema, y Vogt (2001) encontró para *Sorbus aucuparia* una diferencia entre 0.1 y 1,0 MPa en la misma dirección.

En general se supone que las plantas con metabolismo C3 o C4 no transpiran durante la noche y que por lo tanto se alcanza un equilibrio entre el potencial hídrico del suelo y las hojas antes de la madrugada. Sin embargo para los árboles del Cerrado y de otros ecosistemas (Bucci et al. 2004, Donovan et al. 1999, 2001), la transpiración nocturna es un proceso que afecta a la economía de agua y contribuye al desequilibrio nocturno del potencial hídrico de madrugada. No obstante, en plantas donde se evitó la transpiración nocturna, tampoco fue alcanzado un total equilibrio en el potencial hídrico entre el suelo y las hojas al final del periodo nocturno (Bucci et al. 2004). Un proceso que podría contribuir a este desequilibrio sería la presencia de reservorios internos de agua y los tiempos requeridos para la recarga de estos compartimientos. Las especies con mayor capacitancia fueron las que experimentaron un mayor desequilibrio en el potencial hídrico entre el suelo alrededor de las raíces y las hojas no transpirantes, lo que sugiere que durante la noche existe una diferencia de potencial hídrico entre el suelo y la planta como consecuencia de la recarga incompleta de agua en los tejidos internos de la planta.

Este estudio demuestra la importancia de los reservorios internos en la economía de agua de árboles de sabanas. Aparentemente el consumo diario de agua y el estado hídrico de los árboles esta regulado parcialmente por la cantidad de agua almacenada en los tejidos de los troncos y tallos. Aunque muchas especies leñosas del Cerrado tienen sistemas radiculares dimórficos con raíces que penetran a profundidad, las altas resistencias hidráulicas y la gran demanda evaporativa de la atmósfera, en particular durante la estación seca, pueden provocar déficit hídricos y desbalances entre la demanda y la oferta de agua, al menos que existan mecanismos o procesos compensatorios, como la presencia de reservorios de agua, que ayuden a mejorar la eficiencia en el transporte de agua. Las relaciones funcionales entre la capacitancia y el potencial hídrico mínimo indican que las variaciones diarias de potencial hídrico están mucho más amortiguadas en especies con alta capacitancia.

REFERENCIAS

- Borchert, R., y W.T. Pockman. 2005. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology* 25:
- Brough, D.W., H.G. Jones, y J. Grace. 1986. Diurnal changes in water content of the stems of apple-trees, as influenced by irrigation. *Plant Cell and Environment* 9:1-7.
- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, J.A. Hinojosa, W.A. Hoffmann, y A. C. Franco. 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* 24:1119-1127.
- Bucci, S.J., G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco, P. Campanello, y F.C. 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, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco, P.I. Campanello, R. Villalobos, M. Bustamante y F. Miralles-Weilhem. 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savanna trees. *Plant Cell and Environment* (en prensa).
- Clarkson, D.T., M. Carvajal, T. Henzler, R. Waterhouse, A.J. Smith, D.T. Cooke y E. Steudle. 2000. Root hydraulic conductance; diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. *Journal of Experimental Botany* 342:61-70.
- Clearwater M.J., F.C. Meinzer, J.L. Andrade, G. Goldstein y N.M. Holbrook. 1999. Potential errors in measurement of no uniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiology* 19:681-687.
- Coradin, V.T. 2000. Formacao de aneis de crecimiento e sazonalidade da atividade cambial de dez especies lenhosas de Cerrado. Tesis de Doctorado. Universidad de Brasilia, Brasil.
- Daudet, F.A., T. Ameglio, H. Cochard, O. Archilla y Lacoite A. 2005. Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany* 56:135-144.
- Dixon, M.A., J. Grace, y M.T. Tyree. 1984. Concurrent measurement of stem density, leaf and stem water potential, stomatal conductance and cavitation on a sapling of *Thuja occidentales* L. *Plant Cell and Environment* 7:615-618.
- Do F., y A. Rocheateu. 2002. Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. I. Field observations and possible remedies. *Tree Physiology* 22:641-648.
- Dobbs, R.C., y D.R.M. Scott. 1971. Distribution of diurnal fluctuations in stem circumference of Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 1:80-83.
- Donovan, L.A, D.J. Grisé, J.B. West, R.A. Pappert, N.M. Alder and J.H. Richards. 1999. Predawn disequilibrium between plant and soil water potentials in two cold-desert shrubs. *Oecologia*. 120:209-217.
- Donovan, L.A., M.J. Linton and J.H. Richards. 2001. Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia*. 129: 328-335.
- Edwards, W.R.N., P.G. Jarvis, J.J. Landsberg, y H. Talbor. 1986. A dynamics model for studying flow of water in single tree. *Tree Physiology* 1:309-324.
- Genard, M., S. Fishman, G. Vercambre, J-C. Huguet, C. Bussi, J. Veste, y R. Habib. 2001. A biophysical analysis of stem and root diameter variations in woody plants. *Plant Physiology* 126:188-202.
- Goldstein G., J.L. Andrade, F.C. Meinzer, N.M. Holbrook, J. Cavelier, P. Jackson and A. Celis. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell and Environment* 21:397-406.

- Granier A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières* 42:193-200.
- Granier A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas fir stand by mean of sap flow measurement. *Tree Physiology* 3:309-320.
- Hinckley, T.M., y D.N. Bruckerhoff. 1975. The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. *Canadian Journal of Botany*. 53:62-72.
- Holbrook, N.M., y T.R. Sinclair. 1992. Water balance in the arborescent palm, *Sabal palmetto*. II. Transpiration and stem water storage. *Plant Cell and Environment* 15:401-409.
- Holbrook, N.M. 1995. Stem water storage. In: *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology* (ed. B.L. Gartner), pp. 151-174. Academic Press, San Diego, C.A., USA.
- Irvine, J. y J. Grace. 1997. Continuous measurements of water tensions in the xylem of trees based on the elastic properties of wood. *Planta* 202:455-461.
- Kozłowski, T.T. 1971. Growth and development of trees. Vol. 2 New York. Academic Press.
- Landsberg, J.J. 1986. Physiological ecology of forest production. Academic Press, London, 198p.
- Lostau, D., P. Berbigier, P. Roumagnac, C. Arruda-Pacheco, J.S. David, M.J. Ferreira, J.S. Pereria y R. Tavares. 1996. Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. 1. Seasonal course of water flux through maritime pine. *Oecologia* 107:33-42.
- Meinzer, F.C. 2002. Co-ordination of liquid and vapour phase water transport properties in plants. *Plant Cell and Environment* 25:265-274.
- Meinzer, F.C. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*. 134:1-11
- Meinzer, F.C., S.A. James, G. Goldstein, y D. Woodruff. 2003. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment* 26:1147-1155.
- Meinzer, F. C., S.A. James, y G. Goldstein. 2004. Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiology* 24:901-909.
- Moltz, F.J. y B. Klepper. 1973. On the mechanism of water-stress-induced item deformations. *Agronomy Journal* 65:304-306.
- Moreira, M.Z., F.G. Scholz, S.J. Bucci, L.S. Sternberg, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2003. Hydraulic lift in a Neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573-581.
- Nobel, P.S. 1991. Physicochemical and environmental plant physiology. Academic Press. San Diego, 635p.
- Offenthaler, I., P. Hietz, y H. Richter. 2001. Wood diameter indicates diurnal and long-term patterns of xylem water potential in Norway spruce. *Trees* 15:215-221.
- Peramki, M., E. Nikinmaa, S. Sevanto, I.H. Ivesniemi, E. Silvola, P. Hari, y T. Vesala. 2001. Tree stem diameter variations and transpiration in Scots pine: an analysis using a dynamics sap flow model. *Tree Physiology* 21:889-897.
- Phillips, N.A., Nagchadhuri, R. Oren, y G.G. Katul. 1997. Time constant for water uptake in loblolly pine trees estimated from time series of stem sap flow and evaporative demand. *Trees* 11: 412-419.
- Phillips N., B. Bond, M.G. Ryan. 2001. Gas exchange and hydraulic properties in the crown of two tree species in Panamanian moist forest. *Trees* 15: 123-130.
- Schulze E.D., J. Cermak, R. Matyssek, M. Penka, R. Zimmerman, F. Vasicek, W. Gries y J. Kucera. 1985. Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees - a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia* 66:475-483.
- Scholz, F.G., S.J. Bucci, G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco and F. Miralles-Welheim. 2006. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology* (en prensa)
- Scholz, F.G., S.J. Bucci, G. Goldstein, F.C. Meinzer y A.C. Franco. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by Neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- Sevanto, S., T. Vesala, M. Peramaki, J. Pumpanen, H. Ivesniemi, y E. Nisinmaa. 2001. Xylem diameter changes as an indicator of stand-level evapotranspiration. *Boreal Environment Research* 6:45-52.
- Simmoneau T., y R. Habib. 1991. The use of tree root suckers to estimate the root water potential. *Plant Cell and Environment* 14:585-591.
- Stedle, E. 1994. Water transport across roots. *Plant Soil* 167:79-90.
- Stratton, L., G. Goldstein, y F.C. Meinzer. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment* 23 (1), 99-106.
- Tyree, M.T. 1988. A dynamic model for water flow in a single tree evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiology* 4:195-217.
- Tyree, M.T., y S. Young. 1990. Water storage capacity of *Thuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms: the contribution of capillary water and cavitation. *Planta* 182:420-426.
- Vogt, U.K. 2001. Hydraulic vulnerability, vessel refilling, and seasonal courses of stem water potential of *Sorbus aucuparia* L. and *Sambucus nigra* L. *Journal of Experimental Botany* 52:1527-1536.
- Waring, R.H. y S.W. Running. 1978. Sapwood water storage: Its contribution to transpiration and effects upon the water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. *Plant Cell and Environment* 1:131-140.
- Waring, R.H., J.H. Brown, y B.J. Enquist. 1979. The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. *Plant Cell and Environment* 2:309-317.
- Whitehead, M.H., y P.G. Jarvis. 1981. The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. *Plant Cell and Environment* 2:309-317.
- Zimmermann, M.H. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany* 56:2286-2295.
- Zimmermann, M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Berlin, Heidelberg, New York. Tokio, Springer-Verlag.
- Zweifel, R., H. Item, y R. Hasler. 2000. Stem radius changes and then relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees* 15:50-57.
- Zweifel, R., y R. Hasler. 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology* 21:561-56

Capítulo 6

Conclusiones generales

El análisis de los determinantes de las magnitudes del flujo de agua y de sus vías de circulación en el suelo y la planta ha sido frecuentemente asociado a la circulación de corriente en un circuito eléctrico. Esta analogía conceptual puede facilitar la interpretación de resultados de procesos complejos por comparación con procesos más conocidos y simples para los cuales existen leyes y ecuaciones sencillas. En los ecosistemas caracterizados por una marcada estacionalidad en las precipitaciones como las sabanas Neotropicales, la red de resistencias y fuerzas motrices que determinan y regulan el flujo de agua desde el suelo a la planta, y desde esta hacia la atmósfera, tienen un comportamiento mucho más complejo que el existente en plantas que se desarrollan en ambientes con fuentes de agua permanentes durante todo el año, e interviene un mayor número de componentes que interactúan con intensidad variable o se activan y desactivan de modo de mantener la continuidad de procesos fisiológicos y metabólicos. Entre estos componentes o mecanismos de regulación, en este estudio fueron analizados principalmente los que participan en procesos críticos como la obtención de agua del suelo cuando la disponibilidad disminuye como consecuencia de prolongados periodos de sequía, o el mantenimiento de un suministro constante de agua en periodos de alta demanda potencial desde las hojas. Si bien las interacciones entre los diferentes factores y mecanismos que intervienen en los distintos procesos estudiados podrían ser representados a través de un circuito de resistencias, capacitores y fuerzas motrices variables, como el diagrama no dinámico de la Figura 1 de la Introducción General (Capítulo 1), este modelo no puede describir adecuadamente la dinámica de las interacciones entre sus componentes que en muchos casos no son lineales ni constantes. Resulta más apropiado describir tales interrelaciones a través de un diagrama de flujo como el representado en la Figura 1 de este capítulo. En este diagrama, los factores o presiones selectivas están dentro de recuados y las características y mecanismos de adaptación se encuentran dentro de elipses.

En este estudio se observó que el estado hídrico de las plantas del Cerrado está determinado por variables climáticas (1) (precipitación y déficit de saturación del aire, que es una medida de la demanda evaporativa de la atmósfera), características morfo-funcionales de las plantas, y por propiedades físicas del suelo (2). Las propiedades físicas del suelo determinan la relación entre la cantidad de agua y el potencial hídrico del suelo (curvas de retención) y por lo

tanto influyen sobre el movimiento de agua en el perfil de suelo y en la disponibilidad de agua para las plantas (3). Las precipitaciones o entrada de agua al sistema, que son estacionales en el Cerrado y la cantidad de agua utilizada por las plantas (la cual es una función de la transpiración) determinan la magnitud y dinámica de los potenciales hídricos del suelo, Ψ_{suelo} (4). Durante la estación seca se observó que los Ψ_{suelo} exhiben fluctuaciones diarias que corresponden a una disminución (4a) de sus valores durante la mañana como consecuencia del consumo de agua por parte de las plantas y a un aumento (4b) de sus valores durante la tarde y noche producidos por dos procesos: los movimientos de agua por flujo no saturado a través del suelo, *FNS* (5) y la redistribución hidráulica de agua desde los horizontes más profundos y húmedos del suelo hacia los más secos y superficiales, a través de los sistemas radiculares de las plantas, *RH*, (6). Entre estos dos factores, el *FNS* es el que menos contribuye a las variaciones diarias del Ψ_{suelo} con un aporte máximo de 9,6 % del aumento diario total del Ψ_{suelo} entre 10 y 100 cm de profundidad. Por lo tanto, en el Cerrado, la *RH* constituye un proceso determinante para que los Ψ_{suelo} se mantengan a niveles suficientemente altos como para mantener el flujo de agua en la interfase suelo-raíz (7), y de ese modo asegurar la continuidad en la absorción de agua por las raíces (8), y evitar así una pérdida considerable de las conductividades hidráulicas radiales y axiales de las raíces y consecuentemente de la capacidad de transporte de agua de toda la planta (9). Aunque la magnitud de la contribución de la *RH* a la recuperación diaria de los Ψ_{suelo} es elevada (más del 90%), existe un comportamiento diferencial de los distintos grupos funcionales en relación a este proceso. Los estudios realizados aplicando técnicas de pulsos de calor para determinar los flujos de agua en las raíces en dirección al suelo (flujos negativos) y técnicas isotópicas mostraron que el aporte del estrato arbóreo a la *RH* es de escasa importancia a nivel ecosistema. No obstante, en este caso, ayudaría a evitar un drástico aumento en las resistencias hidráulicas de sus raíces, y en la zona de contacto con el suelo, para poder mantener tasas suficientes de captura de agua del suelo que permita el desarrollo de actividades fisiológicas y metabólicas de las plantas. Entre los árboles, se determinó que las especies deciduas y brevideciduas (10) con una arquitectura de sus sistemas radiculares (11) esencialmente dimórfica son la que con mayor frecuencia realizan *RH*.

A partir de los resultados obtenidos mediante un modelo de simulación numérico unidimensional del movimiento vertical de agua del suelo que considera las resistencias asociadas con el transporte de agua en el suelo, en las raíces y en la interface entre ambos componentes, y de la cuantificación de la magnitud de la *RH* efectuada por los árboles, así como de las magnitudes de las fluctuaciones diarias de los Ψ_{suelo} , se infiere que la *RH* realizada por el estrato herbáceo contribuye en un 90% a la recuperación de los Ψ_{suelo} durante la estación seca, lo cual representa un valor medio del 28% del uso total diario de agua por el ecosistema. Esto sería muy importante en un ecosistema como el Cerrado, donde los suelos son muy pobres en nutrientes,

para mantener la actividad de las raíces, las micorrizas, los sistemas simbióticos de fijación de nitrógeno de las raíces, que desempeñan un papel importante en el ciclo de nutrientes de las plantas y de los procesos de absorción de nutrientes. La *RH* podría contribuir a mantener la funcionalidad de estos organismos simbióticos y evitar disfuncionalidades en las raíces a medida que disminuye la disponibilidad de agua en el perfil del suelo durante la estación de sequía. Esto podría ser especialmente importante para las especies deciduas y brevideciduas, quienes dependerían más de una fuente de nutrientes externas que las especies siempreverdes. Mantener raíces superficiales activas (sin rectificación) en los horizontes del suelo superficiales más ricos en nutrientes sería un requisito necesario para la absorción de nutrientes destinada a la producción y expansión de hojas nuevas que ocurre generalmente al final de la estación seca. Aún existiendo condiciones favorables para la existencia de *RH*, este proceso está limitado por la magnitud de la transpiración nocturna (12) y de la recarga de los reservorios internos de agua en los tejidos de la plantas (13) los cuales actúan como sumideros del agua capturada en profundidad por la raíces pivotantes o profundas.

Además del aporte que realiza la *RH* para mantener un balance hídrico favorable de los árboles del Cerrado durante la estación de sequía, hay otras características de las plantas de Cerrado que ayudan a mantener un suministro adecuado de agua a las hojas. Estas características están vinculadas con propiedades biofísicas de la planta: la capacitancia hidráulica y la densidad (14) de los tejidos del tallo. La utilización de agua almacenada en los tejidos internos de los árboles les permitiría ser menos dependientes, a corto plazo, del contenido de agua del suelo. Aún cuando la disponibilidad de agua del suelo es alta, como durante la estación húmeda, las reservas internas de agua disminuyen cada mañana con el inicio de las pérdidas de agua por transpiración. Las características de los reservorios de agua fueron determinadas por tres tipos de observaciones diferentes: a-las fluctuaciones diarias en los diámetros de los troncos, b- los cambios diurnos en el contenido de agua de los tejidos y c- la dinámica de los flujos de agua en la base del tallo principal y en las ramas. Este estudio mostró que la capacitancia y por lo tanto los reservorios de agua desempeñan un papel crucial en los árboles del Cerrado para evitar desbalances entre la demanda y la oferta de agua y reducir las fluctuaciones diarias en los potenciales hídricos foliares (15). Los árboles de las sabanas Neotropicales tienen muchos tejidos de almacenamiento de agua, a diferencia de los árboles de otros ecosistemas. Se estudiaron las propiedades físicas y la contribución a la economía de agua de los árboles de dos clases de reservorios: los inelásticos en particular la parte activa del xilema, y los elásticos localizados principalmente en los tejidos del parénquima y floema de la corteza viva, la cual se encuentra por debajo del ritidoma o corteza muerta. Probablemente existieron presiones selectivas no solo para aumentar la capacitancia del tallo con este tipo de reservorios externos, sino también para tener

una protección adicional del cambium (además del ritidoma) con tejidos que contienen gran cantidad de agua, y por lo tanto con una capacidad calorífica alta, lo cual puede amortiguar las variaciones de temperatura de los tejidos más internos como el cambium y el floema durante los frecuentes incendios que caracterizan a este ecosistema.

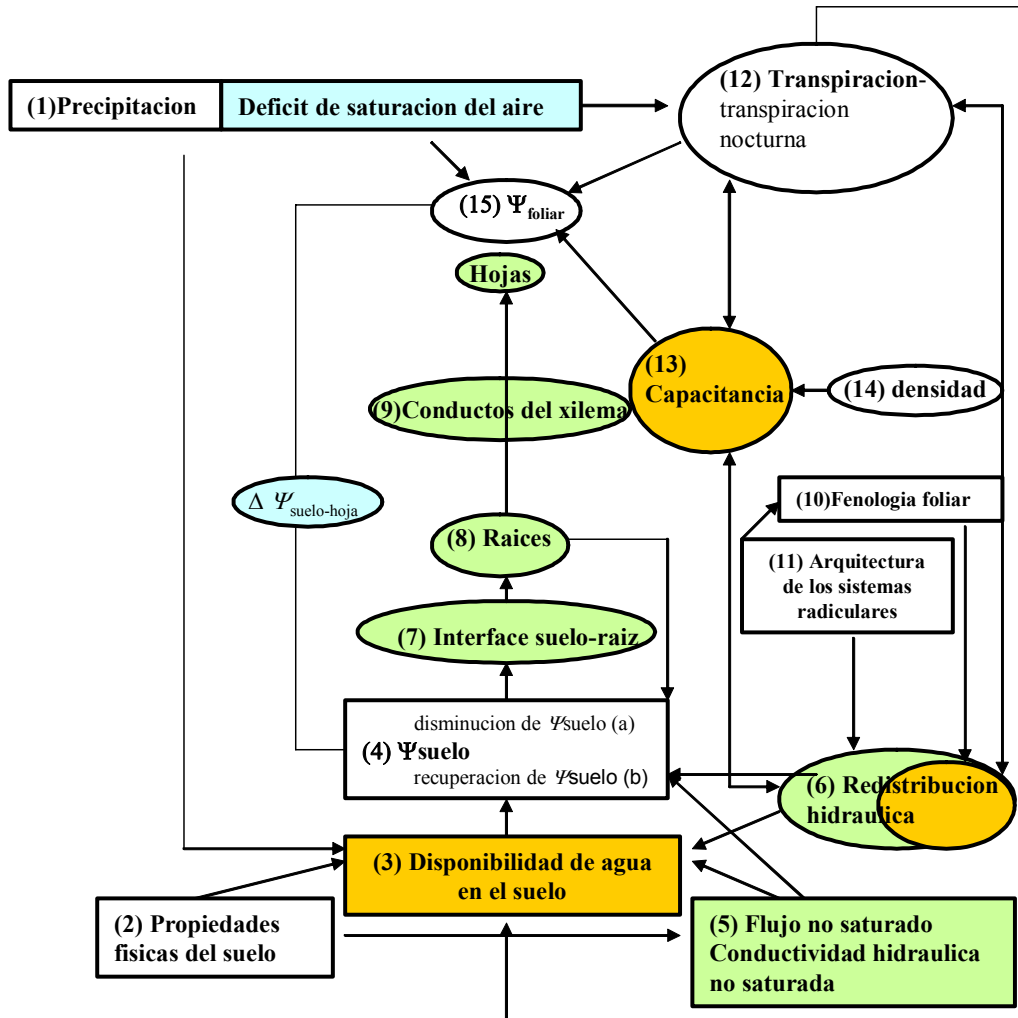


Figura 1. Diagrama de flujo que describe las interacciones entre factores ambientales y edáficos con los procesos fisiológicos estudiados. Los factores selectivos están indicados dentro de recuadros y los mecanismos o características adaptativas dentro de elipses. Los diferentes colores indican si los factores o mecanismos están actuando como capacitares, resistencias o fuerzas motrices. Celeste: fuerzas motrices, Naranja: capacitores, Verde: resistencias.