

Distribución del agua en el suelo y su relación con la estructura radical y producción de biomasa de tres tipos funcionales, en un pastizal de la Estepa Magallánica seca, Santa Cruz.

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área Recursos Naturales*

Daniela Ferrante

Ingeniera en Recursos Naturales Renovables
Universidad Nacional de la Patagonia Austral
2003

Lugar de trabajo: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)



Escuela para Graduados “Ing. Agr. Alberto Soriano”
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Gabriel Esteban Oliva

Licenciado en Cs. Biológicas –Universidad Nacional de Buenos Aires

Dr. En Cs. Biológicas –Universidad Nacional de Buenos Aires

Consejero de Estudios

Pablo Luis Peri

Ingeniero forestal - Universidad Nacional de La Plata

PhD in Plant Science (Agroforestry). Lincoln University (Canterbury, Nueva Zelandia)

Consejero de Estudios

Roberto J. Fernández Aldúncin

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires

PhD in Botany (Ecology). Duke University (EEUU)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Gabriel Esteban Oliva

Licenciado en Cs. Biológicas –Universidad Nacional de Buenos Aires

Dr. En Cs. Biológicas –Universidad de Buenos Aires

JURADO

María Laura Yahdjian

Licenciada en Ciencias Biológicas (Facultad de Cs. Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires)

Doctora de la Universidad de Buenos Aires (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Marcelo Daniel Nosetto

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Entre Ríos)

Doctor en Cs. Agropecuaria (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 30 de Mayo 2011

DEDICATORIA

*A mis viejos que me trajeron a Patagonia.
A Pablo, que me acompañó a recorrerla.*

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis compañeros de INTA que de una u otra manera contribuyeron en la realización de este trabajo: Ariela Cesa, Eugenia Vivar, Juan Carlos Kofalt, Gervasio Humano, Daniel Barría, Víctor Culun, Gabriel Oliva y Leonardo Huertas.

A mi familia que me apoyó incondicionalmente. A Pablo que siempre estuvo a mi lado.

A mis amigas por estar cerca cada vez que las necesité: Vicky, Lore, Vero, Euge...

A mi director de tesis, Gabriel, que confió en mí para la realización de este proyecto. A mis consejeros Pablo y Roberto, por su dedicación y contribución en el desarrollo de esta tesis.

Al INTA que financió el trabajo.

DECLARACIÓN

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifiquen explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial ni total, como una tesis en ésta u otra institución”

ÍNDICE GENERAL

CAPITULO 1 INTRODUCCION	1
1.1 INTRODUCCIÓN	2
1.2 ÁREA DE ESTUDIO	4
1.2.1 Ubicación geográfica	4
1.2.2 El Paisaje	5
1.2.3 Clima	5
1.2.4 Suelo	6
1.2.5 Vegetación	7
1.3 OBJETIVOS Y ORGANIZACIÓN GENERAL DE LA TESIS	10
CAPÍTULO 2 VARIACIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL EN LA DISTRIBUCIÓN DEL AGUA EN EL SUELO	14
2.1 INTRODUCCIÓN	15
2.1.1 Factores ambientales que controlan la distribución de agua en el suelo	15
2.1.2 Distribución de agua en el suelo	16
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS	17
2.2.1 Variables climáticas	17
2.2.2 Retención hídrica del suelo	18
2.2.3 Potencial hídrico y temperatura de suelo	18
2.2.4 Contenido hídrico superficial asociado a la topografía y parche de vegetación	18
2.3 RESULTADOS	19
2.3.1 El Clima	19
2.3.2 Suelo	23
2.3.3 Variación estacional del potencial hídrico en el suelo	24
2.3.4 Variación estacional en la temperatura del suelo	30
2.3.5 Relación estacional del potencial hídrico del suelo y variables ambientales	33
2.3.6 Heterogeneidad espacial en la distribución del agua en el suelo	33
2.4 DISCUSIÓN	35
2.4.1 El clima y la retención hídrica del suelo	35
2.4.2 Dinámica del agua en el suelo	36
2.4.3 Periodo potencial para el crecimiento	37
2.4.4 Exposiciones: microclima y potencial hídrico en suelo	38
2.4.5 Parches de vegetación: efecto sobre la disponibilidad de agua.	38
CAPÍTULO 3 ESTRUCTURA RADICAL Y DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA DE RAICES EN EL PERFIL DEL SUELO	39
3.1 INTRODUCCIÓN	40
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	41
3.2.1 Descripción de la estructura del sistema radical	41
3.3 RESULTADOS	42
3.3.1 Estructura del sistema radical	42
3.3.2 Distribución de la biomasa radical en el perfil del suelo	44
3.4 DISCUSIÓN	46
CAPÍTULO 4 RESPUESTA DE LA VEGETACIÓN A LAS VARIACIONES ESPACIALES Y TEMPORALES DEL AGUA EN EL SUELO	49
4.1 INTRODUCCIÓN	50
4.2 MATERIALES Y MÉTODOS	51
4.2.1 Curva estacional de producción de biomasa	51
4.2.2 Potencial hídrico foliar en dos gramíneas y un subarbusto	52
4.2.3 Mediciones ambientales	52
4.3 RESULTADOS	54
4.3.1 Dinámica de la producción de biomasa durante la estación de crecimiento	54
4.3.2 Estado hídrico foliar de gramíneas y subarbustos	61
4.4 DISCUSIÓN	64
CAPÍTULO 5 DISCUSION GENERAL	67
5.1 PRINCIPALES RESULTADOS	68

5.2 DISTRIBUCIÓN DEL AGUA EN EL SUELO COMO DETERMINANTE DE LA ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LA ESTEPA MAGALLÁNICA SECA.....	70
5.3 CONCLUSIONES GENERALES	73
5.4 IMPLICANCIAS PRÁCTICAS DERIVADAS DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS.....	74
5.5 FUTURAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN.....	75
BIBLIOGRAFÍA.....	77

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1 Ubicación de los sitios de estudio para caracterizar variaciones espaciales de las variables estudiadas. En negrita se resaltan los sitios que sólo fueron incluidos en el análisis temporal correspondientes a las clausuras permanentes de 1 ha.....	4
Tabla 1.2 Organización por capítulo de las variables medidas en esta tesis, periodo de medición, número de réplicas y metodología.....	13
Tabla 2.1 Frecuencia mensual de días libres de heladas, días potenciales para el crecimiento, temperaturas máximas y mínimas medias promedio de los años de registros, periodo 2001-2007.....	22
Tabla 2.2 Frecuencia (%) con Precipitación/ Evapotranspiración potencial (ET0) >1, Potrok Aike, Estepa Magallánica.....	22
Tabla 2.3 Composición granulométrica, del suelo a 0-10 cm de profundidad (Método: Hidrómetro de Bouyoucos) en los tres sitios clausurados. (Datos aportados por G. Oliva, obtenidos en el año 2001).....	24
Tabla 2.4 Retención hídrica (g agua/100g suelo) de tres profundidades del suelo a 0,3 (capacidad de campo), 1 y 1,5 (punto de marchitez teórico) Mpa para los sitios de estudio. CW% =contenido hídrico expresado en porcentaje, es la diferencia entre el contenido hídrico a 0,03 MPa y 1,5 MPa y representa el agua “útil” para la vegetación.....	24
Tabla 2.5 Efecto de la estación, topografía y profundidad sobre los potenciales hídricos del suelo, periodo 2001-2004. a) Significancia de cada uno de los factores del Análisis de Varianza, b) Valores medios de potencial hídrico en suelo (MPa) por estación y c) por exposición, d) Valores medios de potencial hídrico (MPa) en suelo para las profundidades evaluadas por estación. Test de Tukey, letras distintas indican diferencias estadísticas entre filas. * Valores de $p > 0,01$; NS: no significativa.....	26
Tabla 2.6 Temperaturas media, máxima y mínima de suelo obtenidas con frecuencia diaria a 5 cm de profundidad del suelo en el periodo junio 2002-junio 2003. Letras distintas indican diferencias estadísticas entre exposiciones. Resultado de ANOVA dos factores (exposición y estación), test de Tukey.....	31
Tabla 2.7 Temperatura de suelo, valor medio de tres profundidades (10, 25 y 60 cm). Letras distintas indican diferencias significativas entre columnas, $p < 0,05$	33
Tabla 2.8 Ecuación de regresión entre potencial hídrico de suelo estacional promedio de tres profundidades (10, 25 y 60 cm) y variables ambientales. (t-1) representa el período previo a la estación analizada.....	33
Tabla 2.9 Cobertura absoluta (%) de los tipos de parches; valores medios de 2 exposiciones norte, 3 exposiciones sur y 3 Planos. No existieron diferencias estadísticas entre columnas, $p > 0,05$	34
Tabla 3.1 Diámetro medio de corona (gramíneas) y diámetro medio de la porción aérea del subarbusto, individuos muestreados con el método de Tabla de púas. Entre paréntesis se presenta el desvío estándar.....	42
Tabla 4.1 Resultado del análisis de medidas repetidas para la biomasa verde de intercoironal, coirones y subarbustos (Kg.MS/ha). Contrastes de Tukey. Los * muestran diferencias estadísticas con nivel de 0,05, ** diferencias estadísticas con nivel de 0,01 y ns= no significativas. Letras distintas indican deferencias entre filas (exposiciones) para valores medios de dos temporadas de crecimiento.....	55
Tabla 4.2 Resultados de análisis de correlación (valores de r: coeficiente de determinación de pearson y nivel de significancia: p) entre biomasa verde mensual de gramíneas cortas, coirones, subarbustos, biomasa total y contenido hídrico (%) a dos profundidades de suelo (0-20 y 20-40 cm), precipitación mensual y temperatura del aire (°C). Periodo septiembre 2006-marzo 2007. Con * se muestran las correlaciones significativas ($p < 0,05$).....	60
Tabla 4.3 Potencial hídrico en hoja (MPa) medido al mediodía para tres especies. Letras distintas indican diferencias significativas entre columnas (exposiciones), ANOVA de dos factores, contrastes Tukey, $p < 0,05$	63
Tabla 4.4 Modelo de regresión múltiple para las tres especies. El valor de R^2 es ajustado. Y= potencial hídrico foliar. ψ_{hs10} , ψ_{hs25} , ψ_{hs60} son los potenciales hídricos de suelo a 10, 25 y 60 cm de profundidad respectivamente.....	63

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Ubicación y aspecto del sitio de estudio en la Estepa Magallánica Seca.	5
Figura 1.2 Suelos del establecimiento Potrok Aike. Los círculos rojos corresponden a las clausuras permanentes ubicadas en un Faldeo con exposición norte (FN), Faldeo con exposición sur (FS) y Planicie (PL)	7
Figura 1.3 Vegetación del establecimiento Potrok Aike. En azul se muestra el arroyo La Carlota. FN, FS y PL: ver Fig. 1.2.....	9
Figura 1.4 Cobertura del suelo (%) promedio de tres años (2000, 2001 y 2006) de medición obtenidos con el método de los puntos en línea. Las barras corresponden al Error estándar entre años. Datos aportados por G. Oliva.....	10
Figura 1.5 Cobertura relativa (%) de las formas de vida: arbustos, coirones, hierbas, gramíneas cortas y subarbustos, promedio de tres años (2000, 2001 y 2006) de medición obtenidos a partir de 500 puntos, método de puntos en línea. Las barras corresponden al Error estándar entre años. Datos aportados por G. Oliva.....	10
Figura 2.1 Distribución anual de las lluvias (mm) en Potrok Aike para el período 1994-1997 y 2001-2007, discriminadas por estación. El * señala que el registro de lluvias no es completo.....	20
Figura 2.2 Distribución del volumen de lluvias y del número de eventos (%) según el tamaño de los mismos para la Ea. Potrok Aike período 2001-2007. A) Primavera, B) Verano, C) Otoño, D) Invierno. ■ Número de eventos; □ Volumen de lluvias. El porcentaje está calculado sobre el total de lluvias de la estación analizada. Test de Tukey $p < 0,05$, no existieron diferencias entre estaciones.	21
Figura 2.3 Evapotranspiración potencial (ET_0) y precipitación mensual (P_p) para el campo experimental Potrok Aike. Promedio para el periodo 2001-2007. El área en gris representa el déficit hídrico mensual (mm).....	23
Figura 2.4 Dinámica del potencial hídrico del suelo a 10 cm de profundidad para un Faldeo Norte, un Faldeo Sur y un Plano. Precipitaciones y evapotranspiración potencial diaria (ET_0) (mm) Potrok Aike, Estepa Magallánica, período enero 2001-junio 2004. Fechas con diferencias significativas * $p < 0,05$ y + $p < 0,1$	27
Figura 2.5 Potencial hídrico del suelo a 25 cm de profundidad para un Faldeo Norte, un Faldeo Sur y un Plano. Precipitaciones y evapotranspiración potencial diaria (ET_0) (mm) Potrok Aike, Estepa Magallánica, período enero 2001-junio 2004. Fechas con diferencias significativas * $p < 0,05$ y + $p < 0,1$. 28	
Figura 2.6 Potencial hídrico del suelo a 60 cm de profundidad para un Faldeo Norte, un Faldeo Sur y un Plano. Precipitaciones y evapotranspiración potencial diaria (ET_0) (mm) Potrok Aike, Estepa Magallánica, período enero 2001-junio 2004. Fechas con diferencias significativas * $p < 0,05$	29
Figura 2.7 Diferencia en valor absoluto entre los potenciales hídricos del suelo medidos en verano e invierno. Las líneas horizontales muestran el desvío estándar entre 3 años de medición.	30
Figura 2.8 Temperatura media de suelo a 5 cm de profundidad para un ▲ Faldeo Norte, ◆ Faldeo Sur y ● Plano. A) Período junio 2002 a Junio 2003. B) Invierno 2002 y C) Otoño 2003.	32
Figura 2.9 Diferencia de temperatura media de suelo entre verano e invierno para los tres sitios de estudio, promedio de las profundidades de 10, 25 y 60 cm. Las barras muestran el desvío estándar. Periodo 20001-2004.....	33
Figura 2.10 Contenido hídrico del suelo (%) a 0-15 cm de profundidad medidos sobre parches de vegetación en sitios con exposición Norte (n=2), Sur (n=3) y Planos (n=3). A) Contrastes de Tukey entre sitios, B) contrastes de Tukey entre tipos de parches. Mediciones realizadas en enero de 2007. Letras distintas indican diferencias estadísticas	35
Figura 3.1 Fotografía y esquema del sistema radical de <i>Poa duseunii</i>	43
Figura 3.2 Fotografía y esquema del sistema radical de <i>Festuca gracillima</i>	43
Figura 3.3 Fotografía y esquema del sistema radical de <i>Nardophyllum bryoides</i>	44

Figura 3.4 Distribución de biomasa de raíces de A) <i>Poa dusenii</i> , B) <i>Festuca gracillima</i> , C y D) Raíces finas y gruesas de <i>Nardophyllum bryoides</i> por profundidad del suelo y distancia al centro de la planta, creciendo en un sitio plano de terraza glacifluvial en la E. Magallánica seca. E) biomasa radical a 5 cm de profundidad para <i>Poa dusenii</i> y <i>Festuca gracillima</i> , F) <i>Nardophyllum bryoides</i> (gruesas y finas), letras distintas muestra diferencias entre distancias al centro de la planta para cada especie, test de Duncan, $p > 0,05$	45
Figura 4.1 Biomasa verde total mensual, expresada como porcentaje (100= biomasa máxima acumulada) para un faldeo con exposición norte, uno sur y un sitio plano, en la Estepa Magallánica seca. Temporadas de crecimiento 2005-2006 y 2006-2007	54
Figura 4.2 Biomasa verde mensual de intercoironal, coirón y subarbusto para dos temporadas de crecimiento 2005-2006 y 2006-2007, en un sitio con exposición sur, norte y plano. Las barras verticales corresponden al Error estándar de cada fecha de medición. Las barras horizontales indican los períodos de incremento significativo de biomasa ($p < 0.1$), las letras corresponden a la inicial del mes.....	57
Figura 4.3 Biomasa senescente mensual de intercoironal y coirón para dos temporadas de crecimiento 2005-2006 y 2006-2007, en un sitio con orientación al sur, uno al norte y un plano. Las barras verticales corresponden al Error estándar de cada fecha de medición. Las barras horizontales indican los períodos de incremento significativo de biomasa ($p < 0.1$), las letras corresponden a la inicial del mes. En el caso de FN-coirón cambia la escala del gráfico	58
Figura 4.4 Biomasa muerta en pie mensual de intercoironal y coirón para dos temporadas de crecimiento 2005-2006 y 2006-2007, en un sitio con orientación al sur, uno al norte y un plano. Las barras verticales corresponden al Error estándar de cada fecha de medición. Las barras horizontales indican los períodos de incremento significativo de biomasa ($p < 0.1$), las letras corresponden a la inicial del mes.....	59
Figura 4.5 A) Contenido hídrico en suelo (%) a dos profundidades del perfil (0-20, 20-40 cm) y temperatura media mensual del aire (°C). B) Precipitación mensual y volumen del evento de mayor tamaño, periodo septiembre 2006-marzo 2007, Estepa Magallánica seca.....	61
Figura 4.6 Potencial hídrico foliar (MPa) medido al mediodía en <i>Festuca gracillima</i> , <i>Poa dusenii</i> y <i>Nardophyllum bryoides</i> , en las estaciones de primavera, verano y otoño. Las mediciones corresponden a diferentes años en un periodo comprendido entre enero 2001 y diciembre 2006. Las barras verticales muestran el desvío estándar para cada especie (n=5, para cada especie en cada fecha)	62
Figura 5.1 Esta figura combina información de los capítulos 2 y 3. Se calculó la Profundidad de mojado (Pm) de los eventos de lluvia ocurridos en el periodo 2001-2007, en base a suelo seco (%), (Pm= Eventos de lluvia (mm)/retención hídrica del suelo promedio de tres exposiciones, calculado por separado para tres profundidades: 0-10, 10-20, 20-50). Y distribución de raíces (%) cada 5 cm hasta los 40 cm de profundidad de suelo de dos gramíneas y un subarbusto en la Estepa Magallánica seca, para cada profundidad se realizó la sumatoria de la biomasa radical de las distintas distancias al eje (ver Figura 3.4).	72
Figura 5.2 Esquema del periodo potencial para el crecimiento de especies con raíces superficiales y profundas en la Estepa Magallánica seca. Esta figura integra información de la temperatura media del aire y la humedad del suelo observada (capítulo 2) y los periodos de crecimiento para gramíneas cortas, coirones y subarbusto registrados en base a la producción mensual de biomasa verde (capítulo 4).	73

ABREVIATURAS

Tma: temperatura media anual
FN: Faldeo con exposición norte
FS: Faldeo con exposición sur
PL: Sitio plano
Et₀: Evapotranspiración potencial
PPAN: productividad primaria aérea neta
MS: Materia seca
Pp: precipitación
GC: gramíneas cortas
MS: materia seca
LS: latitud Sur
LO: longitud Oeste
MPa: Mega Pascal
Ψ: Símbolo para expresar el potencial hídrico
msnm: metros sobre el nivel del mar

RESUMEN

Uno de los principales aspectos del funcionamiento de los ecosistemas áridos es la dinámica del agua, que determina aspectos estructurales y funcionales, como la dominancia de tipos funcionales (Tf), fenología y productividad. Los objetivos de esta tesis fueron identificar para un pastizal xérico del sur patagónico, las principales variables ambientales que controlan la dinámica del agua en el suelo, los factores que determinan sus variaciones en el perfil (asociados a topografía y parches de vegetación) y evaluar la respuesta de los tres Tf presentes de la vegetación: gramíneas cortas (GC), gramíneas medianas (coirones) y subarbustos frente a estas variaciones temporales y espaciales. En exposiciones norte, sur y plano se midió: potencial hídrico de suelo (10, 25 y 60 cm de profundidad), potencial hídrico foliar y producción de biomasa aérea mensual de los tres Tf. Se determinó la distribución de raíces en cada Tf. y el contenido hídrico del suelo asociado a parches vegetados y de suelo desnudo. Las lluvias se distribuyeron a lo largo del año con dominancia de eventos <5mm (90%) y ausencia de tormentas. Los tres Tf presentaron más del 60% de la biomasa de raíces entre 0-10cm del suelo, siguiendo un perfil similar al del frente de mojado de las lluvias más frecuentes, mientras que capas más profundas fueron escasamente exploradas. Los parches de suelo desnudo constituyen una reserva de agua superficial durante el verano, que podría ser utilizada sólo por el subar busto a través de raíces que se extienden lateralmente. El suelo estuvo húmedo en invierno-primavera, seco en verano y el otoño fue variable de acuerdo al año. La exposición generó un gradiente de humedad en el suelo; la exposición norte fue el extremo más xérico. Este gradiente afectó los potenciales hídricos foliares de los 3 Tf, pero sólo en GC modificó la producción de biomasa. La producción de GC constituye el principal forraje para los ovinos, y probablemente las variaciones temporales y en el paisaje se reflejen en el consumo animal y en la producción secundaria.

Palabras claves: dinámica de agua en suelo, topografía, gramíneas, subarbustos, raíces.

ABSTRACT

Water in soil determines important functional aspects of arid ecosystems, including the dominance of vegetation functional types, phenology, and primary production. The objectives of this thesis, developed in South Patagonia, were to describe the climatic factors that control soil water dynamics in relation to topography and vegetation patches, and to evaluate the response of the vegetation of the three Functional Types (FT) presents: short grasses (SG), tall grasses (“coirones”) and dwarf shrubs in relation to these temporal and spatial variations. In North, South, and flat expositions the soil water potential at 10, 25 and 60 cm, the foliar water potential and the monthly biomass production of the three FT was measured. Rainfall presented an even monthly distribution, with dominance (90%) of small (<5 mm) events and no big rainfalls (>30 mm). Short grasses, tall grasses and dwarf shrubs alike concentrated 60% of the roots in the first 10 cm of the profile, following the predicted distribution of soil wetting fronts, and leaving the deeper soil layers scarcely rooted. The soil was wet in winter and springtime, and dry in the summer, while the autumn soil potentials were variable. Topography modified the water balance, as north facing slopes were dryer than south slopes. This water gradient affected leaf water potentials in the three FT, and modified the biomass production of the SG. Variations in short grass productivity between years and landscape situations will probably reflect in secondary production.

Keywords: soil water dynamics, topography, grass, shrubs, roots.

CAPITULO 1 INTRODUCCION

1.1 Introducción

En los ambientes áridos la disponibilidad de agua es el principal factor que controla la productividad primaria y secundaria, y es además altamente variable en el tiempo y en el espacio (Noy-Meir 1973, Paruelo y Sala 1995). Los recursos del suelo, agua y nutrientes, están disponibles en forma de pulsos (Snyder y Tartowsky 2006) por cortos periodos (Sala et al. 1992, Austin et al. 2004). La existencia de periodos de alta disponibilidad de agua en el suelo, alternados con periodos de escasa o nula disponibilidad determinan, también, adaptaciones en las especies y compromisos o “trade-offs” en el uso del recurso (Schwinning y Ehleringer 2001, Abbott y Roundy 2003), y llevan a la diferenciación de nichos que permite la coexistencia de especies (Chesson et al. 2004).

En estos ambientes la dinámica estacional del agua en el suelo está principalmente asociada a la estacionalidad de las precipitaciones, a la ocurrencia de tormentas y a la frecuencia de los eventos que recargan el perfil, pero también a la temperatura y la intensidad del viento que controlan la evaporación y transpiración (Lambers et al. 1998), principales vías de pérdida de agua hacia la atmósfera. La distribución de agua en el suelo presenta también variaciones en el espacio que ocurren a distintas escalas. Por un lado, existe heterogeneidad en la distribución de agua dentro del perfil del suelo, ya que los horizontes profundos tienen menor probabilidad de recarga que los horizontes superficiales y además la evaporación actúa sólo sobre el agua almacenada cerca de la superficie. Otras diferencias en la distribución espacial del agua surgen de la cobertura incompleta de la vegetación, que deja claros o parches de suelo desnudo escasamente explorados por raíces, los que generalmente están asociados a mayor contenido de agua en suelo (Soriano 1990). Por último, la topografía produce una redistribución de agua en el paisaje: los sitios planos en áreas deprimidas reciben mayor aporte de agua por escurrimiento superficial (durante las tormentas) o por movimiento subsuperficial desde niveles topográficos más altos (Paruelo y Sala 1995). En latitudes elevadas, la topografía modifica también significativamente la distribución de la radiación solar sobre la superficie, ya que la pendiente y la exposición generan gradientes locales de insolación que influyen en el balance hídrico (Tovar-Pescador et al. 2006).

Estas variaciones temporales y espaciales en la disponibilidad hídrica determinan importantes aspectos de la estructura y funcionamiento del ecosistema, como la dominancia de los tipos funcionales presentes en la vegetación, la composición de especies, la fenología y la productividad primaria (Snyder y Tartowsky 2006). La dominancia de tipos funcionales, gramíneas o arbustos, está determinada por la distribución del agua en el suelo, controlada por la textura y la estacionalidad de las precipitaciones (Sala et al. 1997). La estrategia de las especies para aprovechar los recursos en el tiempo (Soriano y Sala, 1983) y en el espacio (Golluscio et al, 1998; Sala et al 1989), junto con la eficiencia de conversión de agua en materia vegetal (Fischer y Turner 1978, Sims y Singh 1978), determinarán los patrones de crecimiento y la producción de biomasa. Estas estrategias están definidas principalmente por la estructura del sistema radical, por la arquitectura de la planta (incluyendo sus aspectos hidráulicos; e.g. Maseda y Fernández 2006) y por la fenología.

En Patagonia, los pastizales naturales son el sustento de los sistemas ganaderos. Las grandes unidades de manejo de los sistemas de producción ovina suelen incluir cuadros de miles de hectáreas que abarcan una diversidad de ambientes. Esta heterogeneidad del

paisaje incluye la topografía, el tipo de suelo y la vegetación, y genera diferencias en producción de forraje que a su vez afectan la respuesta productiva animal (Cingolani et al. 1998). Estos sistemas están además, sujetos a la variabilidad estacional e interanual de la producción primaria que se refleja en fluctuaciones en la productividad animal (Oosterheld et al. 1992).

La fisonomía dominante en los pastizales naturales de la Patagonia es la estepa arbustiva con cobertura vegetal menor al 80% (León et al. 1998). Las estepas gramíneas, como las que se analizan en este estudio, están restringidas en Patagonia a una delgada franja en el oeste y a la porción sur de Santa Cruz y norte de Tierra del Fuego, que corresponde al distrito Magallánico (León et al. 1998). Estas estepas se encuentran en estado de desertificación de leve a medio (Del Valle et al. 1998) y sobre ellas se desarrolla el 50% de la producción ovina de la provincia (Schorr y Seguí 2008). El presente estudio se centró en un pastizal típico de la Estepa Magallánica Seca (Figura 1.1). Estos pastizales, dominados por gramíneas perennes (coirones), se desarrollan en un clima de influencia marítima, con 200 mm. anuales de precipitación media. La vegetación está compuesta además, por un estrato de gramíneas cortas y gramínoideas y leñosas de porte rastrero: los subarbustos.

La coexistencia de los tipos funcionales es posible debido a la separación espacial en el uso de los recursos (Walter et al. 1971). El modelo de Walter ha sido corroborado en ambientes áridos y semiáridos con precipitación mayor a 300 mm y en aquellos con lluvias invernales o primaverales, que recargan el suelo subsuperficial (Archer 1988 citado en Reynolds 2000). En el norte patagónico (pp. anual 150 mm y lluvias invernales) los principales tipos funcionales descritos en función del uso del agua son los arbustos y las gramíneas (Sala et al. 1997). Estos estudios proponen que las gramíneas utilizan pulsos frecuentes y de corta duración que se almacenan cerca de la superficie del suelo, ya que concentran las raíces por encima de los 30 cm de profundidad. Los arbustos con raíces más profundas absorben agua a mayor profundidad y utilizan pulsos infrecuentes de larga duración. Reynolds et al. (2004) propusieron que este patrón no sería aplicable a semidesiertos sin una marcada estacionalidad en las precipitaciones, como es el caso de la Estepa Magallánica seca. Además, los subarbustos no han sido incluidos en los modelos existentes de uso de los recursos del suelo en Patagonia. Las gramíneas cortas se diferencian funcionalmente de las gramíneas medianas (coirones) por fenología (Campanella y Bertiller 2008), calidad forrajera (Borrelli 2001) y resistencia al pastoreo (Borrelli et al. 1984), por lo cual se han tomado en este estudio como tipos funcionales diferentes.

En esta tesis se analizó la dinámica del agua en el suelo, incluyendo la variabilidad temporal debido a las variaciones estacionales e interanuales en la precipitación y la temperatura, y a la variación espacial que surge de la distribución vertical de agua en el perfil del suelo, la variación asociada a la disposición de la vegetación en parches y la inducida por la topografía. Se describió la distribución de la biomasa de raíces en el suelo en la especie dominante de cada uno de los tres tipos funcionales presentes en el pastizal: gramíneas cortas, coirones y subarbustos. Por último, se analizó la respuesta de los tres tipos funcionales en estado hídrico foliar y producción de biomasa estacional que también afectan la distribución temporal y espacial en la humedad de suelo.

El estudio de la dinámica hídrica aportará información básica sobre la ecología de la Estepa Magallánica Seca. Esta dinámica se conoce parcialmente para otros ambientes

patagónicos (Paruelo y Sala 1995, Coronato y Bertiller 1996, Bucci et al. 2009), pero no había sido descripta para las Estepas gramíneas australes, que tienen un clima y vegetación marcadamente diferentes. El conocimiento de la influencia de la disponibilidad hídrica sobre la productividad primaria facilitará, además, la estimación de la oferta forrajera interanual y su distribución en el paisaje, aspectos claves de la regulación de la carga animal, y la correcta distribución de la hacienda, y la consideración de eventuales suplementos forrajeros para asegurar la sustentabilidad del sistema de producción (Borrelli y Oliva 2001). Los resultados de este proyecto reforzarán así la base racional para el ajuste del manejo de estos pastizales, sujetos como se dijo a procesos generalizados de degradación.

1.2 Área de estudio

1.2.1 Ubicación geográfica

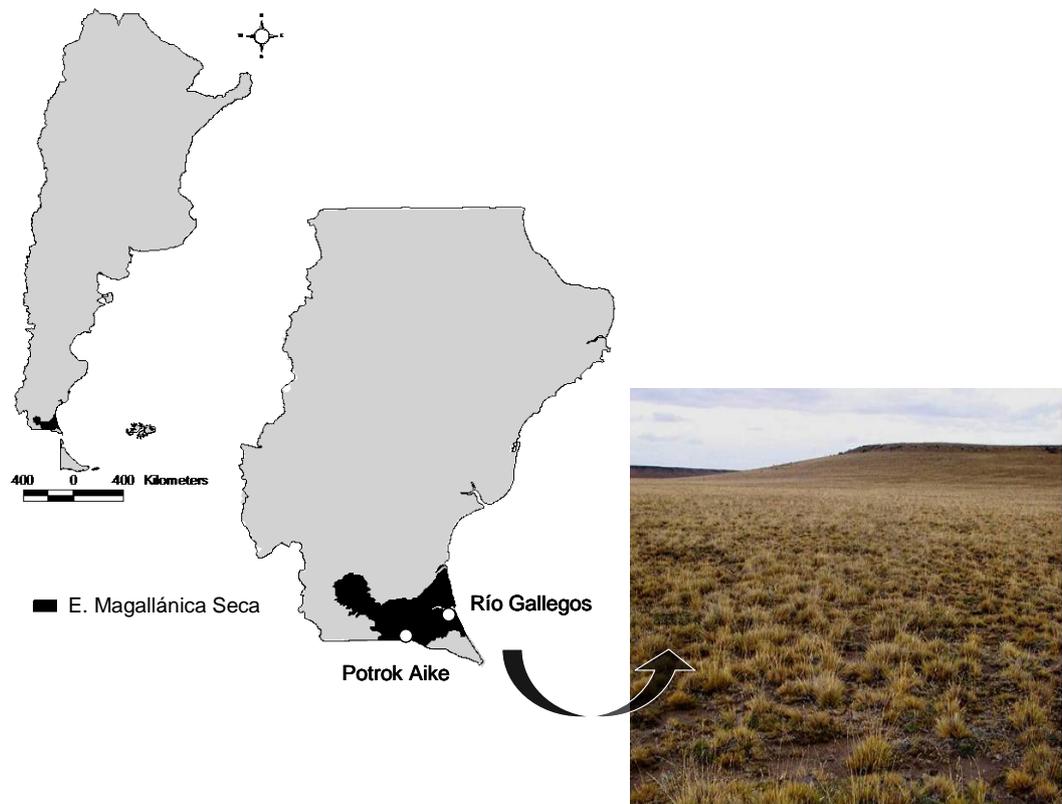
El sitio de estudio se encuentra en la Estepa Magallánica seca, un área ecológica que comprende 1,17 millones de hectáreas, y abarca la región comprendida entre las isohietas de 170-300 mm en el sur de Santa Cruz (Oliva et al. 2001a). El presente trabajo se realizó en el establecimiento "Potrok Aike", campo experimental de INTA Santa Cruz, ubicado en el extremo sur de Patagonia, a 51° 36' LS y 69° 14' LO, 150 msnm, a unos 100 km al oeste de la ciudad de Río Gallegos (Figura 1.1).

El presente estudio contempla el análisis temporal y espacial de un conjunto de variables (Tabla 1.2). Las variables que fueron incluidas para describir variaciones en el tiempo no cuentan con verdaderas repeticiones (Hurlbert 1984). En este caso, el muestreo se realizó en sitios clausurados al pastoreo desde 1999, de 1 ha de superficie cada uno y ubicados en faldeos de terrazas: uno con exposición al sur, otro con exposición norte y un sitio plano ubicado sobre una terraza glacifluvial (Figura 1.2). Detalles de la vegetación y suelo de estos sitios son descriptos en este capítulo. El muestreo de las variables que se incluyeron para analizar variaciones espaciales se realizó en tres sitios de cada exposición (norte, sur y plano) (Tabla 1.1). Detalles de las variables que se analizaron en cada caso se describen en la Tabla 1.2.

Tabla 1.1 Ubicación de los sitios de estudio para caracterizar variaciones espaciales de las variables estudiadas. En negrita se resaltan los sitios que sólo fueron incluidos en el análisis temporal correspondientes a las clausuras permanentes de 1 ha.

	Latitud sur	Longitud oeste
Exposición Sur	51° 56' 48''	70° 25' 00''
	51° 57' 25''	70° 27' 09''
	51° 56' 41''	70° 25' 34''
Exposición Norte	51° 53' 36''	70° 24' 00''
	51° 57' 46''	70° 27' 52''
	51° 55' 58''	70° 25' 34''
Plano	51° 56' 21''	70° 25' 07''
	51° 54' 24''	70° 24' 30''
	51° 56' 56''	70° 25' 06''

Figura 1.1 Ubicación y aspecto del sitio de estudio en la Estepa Magallánica Seca.



1.2.2 El Paisaje

Dos grandes unidades de paisaje dominan la Estepa Magallánica seca. Los niveles aterrazados, hacia el norte, entre los ríos Gallegos y Coyle, se caracterizan por un relieve plano, de escasa pendiente y drenaje deficiente, que está compuesto por mesetas sedimentarias del período Terciario, cubiertas de mantos de rodados patagónicos del Pleistoceno. En el sur, donde se ubica nuestra área de estudio, las planicies glaciales forman un paisaje ondulado con material retransportado luego del último periodo glacial, compuesto principalmente por grava y arena gruesa (Oliva et al. 2001a). A estas dos unidades se suman grandes mesetas basálticas producto de erupciones volcánicas recientes, asociadas a depósitos de remoción en masa. En Potrok Aike el relieve es mixto, con áreas planas derivadas de mesetas basálticas o antiguos niveles aterrazados del valle del arroyo Carlota, y otras onduladas asociadas a los derrubios de las coladas basálticas (Cibils et al. 2005 a).

1.2.3 Clima

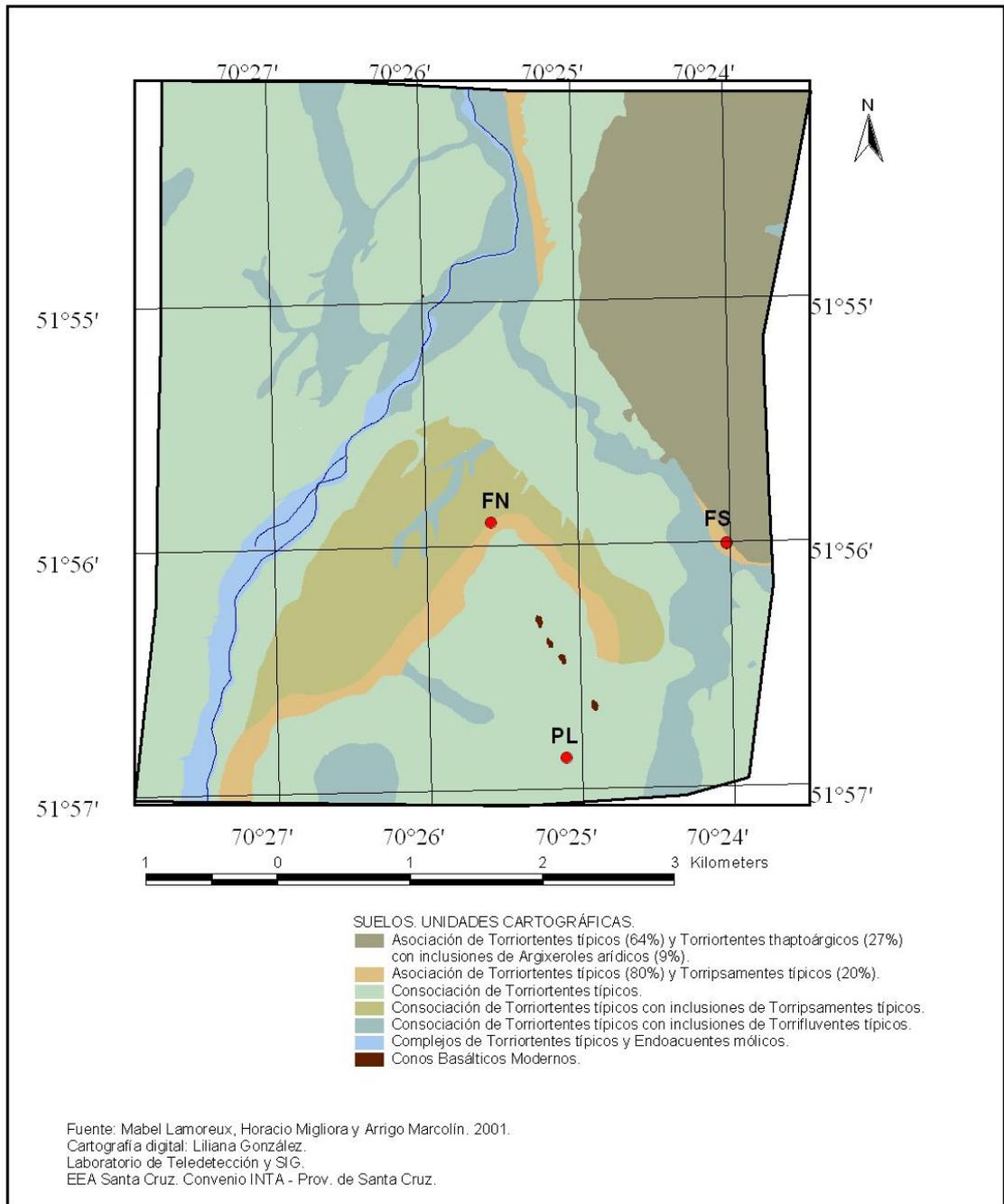
En la porción sur de Patagonia, incluyendo la Estepa Magallánica Seca, el clima ha sido definido como Templado Frío Semiárido de Meseta. La precipitación media anual es de 200 mm distribuida en forma más o menos uniforme a lo largo del año, con leve tendencia monzónica (De Fina et al. 1968). Los vientos son predominantes del suroeste y presentan una velocidad media anual de 27 km./h. El área se encuentra comprendida entre las isotermas medias anuales de 6 y 8 °C.

1.2.4 Suelo

En la Estepa Magallánica seca los suelos corresponden al suborden Paleargides borólicos, con un horizonte A1 de 10 cm de espesor, de textura franco-arcillo-arenoso, estructurados en bloques finos y débiles. Hasta los 30 cm de profundidad se encuentra un horizonte B2 arcilloso (Oliva et al. 2001a).

Los suelos en el establecimiento Potrok Aike fueron clasificados por Lamoreux et al. (2005) a escala 1:50.000, en siete subgrupos siguiendo el criterio taxonómico del Soil Survey Staff (Avery 1973). Los faldeos con exposición norte y sur presentan perfiles característicos de suelos Torriortentes (Figura 1.2). Son suelos arenosos en superficie (0-30 cm) con escasa pedregosidad. Los horizontes subsuperficiales (>30 cm) tienen abundantes gravas finas, medias, gruesas y rodados y suelen presentar un estrato arcilloso por debajo de los 45 cm. Para la unidad de Planicie el suelo fue descrito como una Consociación de Torriortentes típicos (Lamoreaux et al. 2005). En superficie son arenosos (0-20 cm.) o franco arenosos, sueltos. En profundidad presentan abundantes gravas finas, medias, gruesas, rodados y bloques basálticos. Por debajo de los 35 cm. de profundidad son franco-arcillo arenosos.

Figura 1.2 Suelos del establecimiento Potrok Aike. Los círculos rojos corresponden a las clausuras permanentes ubicadas en un Faldeo con exposición norte (FN), Faldeo con exposición sur (FS) y Planicie (PL)



1.2.5 Vegetación

En la Estepa Magallánica Seca la comunidad vegetal dominante es la estepa gramínea de *Festuca gracillima* con *Nardophyllum bryoides* (Roig y Faggi 1985). Entre los coirones de *Festuca gracillima* se encuentra un estrato de gramíneas cortas, gramínoideas y hierbas compuesto principalmente por *Poa dusenii*, *Rytidosperma virescens*, *Carex andina*, *Viola maculata* y *Calceolaria uniflora*, entre otras. A este estrato de vegetación se lo denomina comúnmente “intercoironal”.

En Potrok Aike la vegetación ha sido descrita a escala 1:50.000 por Humano et. al. (2005) (Figura 1.3). La estepa gramínea de *Festuca gracillima* abarca la mayor superficie del establecimiento, incluido el sitio de terraza que representa el sitio plano en esta tesis. Esta comunidad vegetal presenta cobertura vegetal total de 61%, 14% mantillo y 25% de suelo desnudo. La vegetación en los sitios de faldeos, tanto los de exposición norte como sur, corresponde a estepas gramíneas-subarbustivas, con cobertura vegetal total de 50%, 14 de mantillo y 36% de suelo desnudo. La estepa gramínea y la gramínea-subarbustiva presentan tres estratos vegetales: los “coirones” o gramíneas medianas, en el cual *Festuca gracillima* es la especie dominante; el “intercoironal” dominado por *Poa duseinii* y los subarbustos, dominados por *Nardophyllum bryoides* (Humano et al. 2005).

En los sitios de estudio, clausurados desde el año 1999 (Figura 1.2), la cobertura vegetal fue de 70% en el plano y 80% en los faldeos (Figura 1.4). La cobertura de suelo desnudo fue en todos los casos menor al 10% y la de mantillo, entre 10 y 20%. En las tres clausuras fueron dominantes las gramíneas cortas, con coberturas relativas de entre 35 y 45%. Las gramíneas medianas o coirones, presentaron una cobertura de 25-32% y los subarbustos en todos los casos tuvieron coberturas menores al 15%. Los arbustos sólo estuvieron presentes en el sitio de Plano con coberturas del 10% (Figura 1.5).

Dentro de las gramíneas cortas la especie más abundante fue *Poa duseinii*, con cobertura relativa del 17% promedio de las tres clausuras. Los coirones estuvieron representados sólo por *Festuca gracillima*. Entre las hierbas las especies más abundantes, pero siempre con coberturas relativas menores al 2%, fueron *Cerastium arvense*, *Luzula chilensis* y *Myosotis sp.* En el caso de los subarbustos, *Nardophyllum bryoides* fue el más abundante con coberturas del 5%. En el sitio plano los arbustos estuvieron representados por individuos de *Senecio filaginoides*, pero no se registraron arbustos en las clausuras con exposiciones norte y sur.

Figura 1.3 Vegetación del establecimiento Potrok Aike. En azul se muestra el arroyo La Carlota. FN, FS y PL: ver Fig. 1.2.

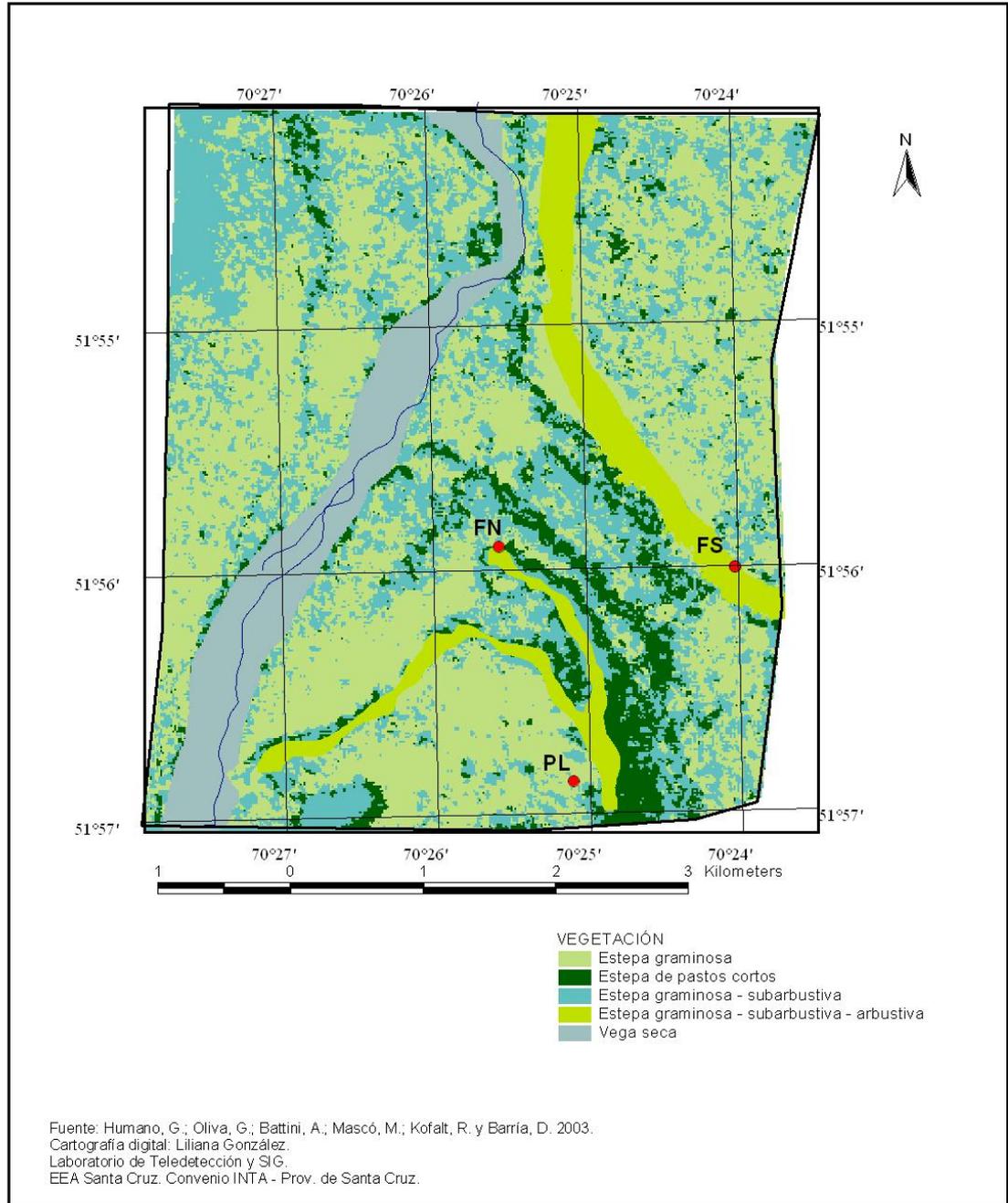


Figura 1.4 Cobertura del suelo (%) promedio de tres años (2000, 2001 y 2006) de medición obtenidos con el método de los puntos en línea. Las barras corresponden al Error estándar entre años. Datos aportados por G. Oliva

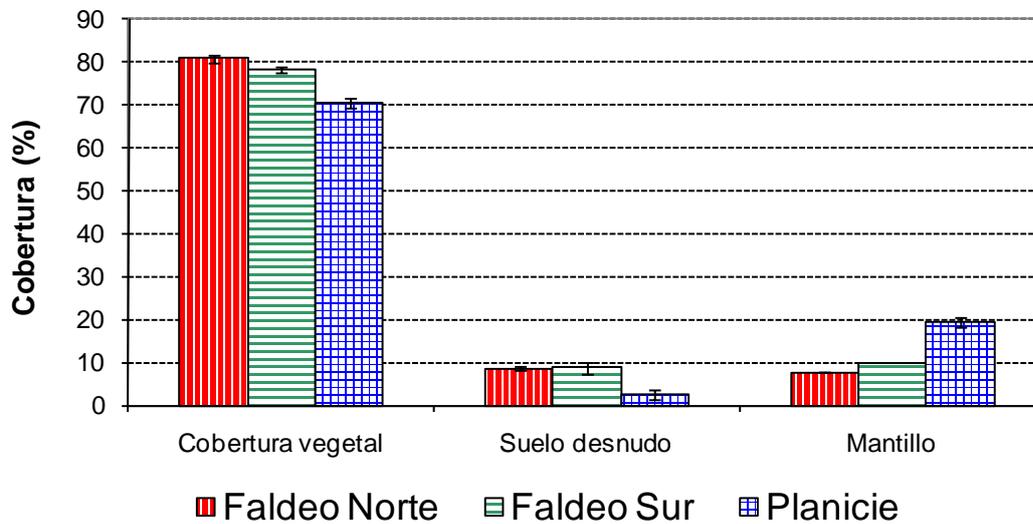
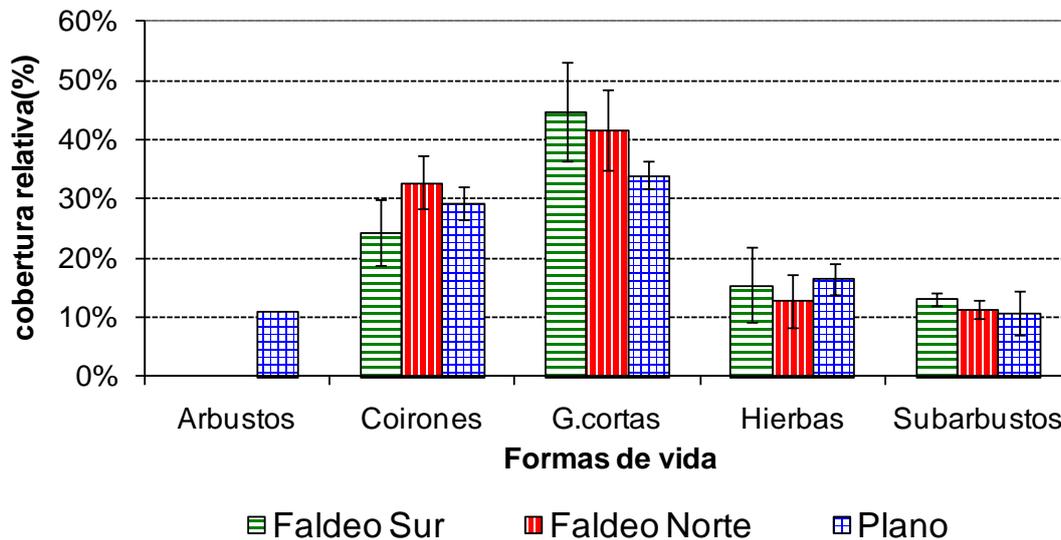


Figura 1.5 Cobertura relativa (%) de las formas de vida: arbustos, coirones, hierbas, gramíneas cortas y subarbustos, promedio de tres años (2000, 2001 y 2006) de medición obtenidos a partir de 500 puntos, método de puntos en línea. Las barras corresponden al Error estándar entre años. Datos aportados por G. Oliva



1.3 Objetivos y organización general de la tesis

El objetivo general de esta tesis fue identificar los principales factores ambientales que controlan la disponibilidad de agua en el suelo para los tres tipos funcionales principales

de un pastizal semiárido de la Estepa Magallánica Seca: gramíneas cortas, gramíneas medianas (coirones) y subarbustos.

Hipótesis general

La combinación de clima frío y régimen de precipitación uniforme a lo largo del año determinan que el balance hídrico del suelo sea positivo durante gran parte del año. Los períodos de sequía se manifiestan principalmente en las capas superficiales del suelo y estos patrones están acentuados en sitios con mayor insolación, debido a la exposición en el paisaje.

La tesis está organizada en cinco capítulos:

Capítulo 1. Es la introducción general, en el cual se plantea la información que se pretende generar con este estudio, y se describen en detalle el área de estudio y los objetivos de la tesis.

Capítulo 2. El objetivo fue identificar los principales factores ambientales que determinan la distribución vertical y horizontal del agua en el suelo en la Estepa Magallánica seca. Este capítulo incluye la descripción de las variables relevantes en el balance hídrico del suelo (variables climáticas y textura de suelo) y la dinámica estacional de los potenciales hídricos en el perfil hasta 60 cm de profundidad en tres situaciones del paisaje: exposición norte, exposición sur y sitio plano.

Hipótesis - La topografía y la distribución de la vegetación en parches generan heterogeneidad en la distribución de agua en el suelo. A escala de paisaje, los faldeos con exposición al norte son más cálidos y xéricos, y los sitios con exposición al sur, los más fríos y húmedos. La distribución de la vegetación a escala de parches genera un gradiente de humedad en la superficie del suelo en función de la densidad de raíces bajo los mismos.

Predicciones:

- a) Potencial hídrico del suelo: Faldeo Norte < Planicie < Faldeo Sur
- b) Temperatura de suelo: Faldeo Norte > Planicie > Faldeo Sur.
- c) Contenido hídrico de suelo: suelo desnudo > *Poa duseinii* > *Festuca gracillima* > *Nardophyllum bryoides*

Capítulo 3. El objetivo de este capítulo fue caracterizar el sistema radical de las especies dominantes del pastizal. Para esto se caracterizó de manera cuali y cuantitativa la estructura del sistema radical de las especies dominantes pertenecientes a tres grupos funcionales: gramíneas cortas (*Poa duseinii*), gramíneas medianas o coirones, (*Festuca gracillima*) y subarbustos (*Nardophyllum bryoides*).

Hipótesis- Las gramíneas acceden solamente al agua almacenada en la superficie del suelo, mientras que los subarbustos acceden además al agua almacenada en horizontes más profundos del perfil.

Predicciones:

- a) Las gramíneas y subarbustos presentan superposición en la distribución de biomasa de raíces en los horizontes superficiales del suelo.

b) Los subarbustos presentan también raíces de crecimiento secundario que profundizan en el perfil del suelo.

Capítulo 4. El objetivo fue evaluar la respuesta a nivel de producción estacional de biomasa y potencial hídrico foliar de los tres tipos funcionales al gradiente de humedad en el paisaje. En este capítulo se describieron las curvas de acumulación estacional de biomasa y la dinámica estacional del potencial hídrico foliar de tres tipos funcionales en las exposiciones topográficas: exposición norte, sur y plano. Por último, se relacionaron las variables ambientales y la humedad del suelo con las curvas de producción de biomasa y el estado hídrico foliar de los tres grupos funcionales.

Hipótesis- El gradiente de humedad generado por la exposición afecta la respuesta (potencial hídrico foliar y producción de biomasa) de las formas de vida sólo con raíces superficiales (gramíneas cortas y coirones). La producción de biomasa de gramíneas es máxima en el sitio más húmedo (FS) y mínima en el más xérico (FN). La limitante de temperatura y humedad en estos sitios determinan periodos de crecimiento mas cortos en la estación de crecimiento.

Predicciones:

- a) Potencial hídrico foliar de gramíneas: FS > PL > FN
- b) Producción de biomasa de gramíneas: FS > PL > FN
- c) Duración del período de crecimiento PL > FS > FN.

La tesis termina con el **Capítulo 5** de discusión general, donde se exponen y discuten los principales resultados obtenidos en el desarrollo de esta tesis.

A continuación (Tabla 1.2) se describen las variables medidas en cada una de los capítulos, el periodo de medición y los sitios en que fueron descriptos

Tabla 1.2 Organización por capítulo de las variables medidas en esta tesis, periodo de medición, número de réplicas y metodología.

	Periodo de medición	Frecuencia de medición	n	Metodología
Capítulo 1				
Cobertura de suelo		Anual	3 exposiciones (FN, FS, PI) x 1 sitio x 1 transecta x 3 años	Método de puntos en líneas (Levy y Madden 1933)
Cobertura relativa de los grupos funcionales		Anual	3 exposiciones (FN, FS, PI) x 1 sitio x 1 transecta x 3 años	Método de puntos en líneas (Levy y Madden 1933)
Capítulo 2				
Variables climáticas	Enero 2001-diciembre 2007		1 estación meteorológica	
Potencial hídrico y temperatura de suelo a 10, 25 y 60 cm de profundidad	Septiembre 2001- Mayo 2004	Quincenal-mensual	3 exposiciones (FN, FS, PI) x 1sitio x 3 termocuplas (pseudorreplacas)	Microvoltímetro y psicrómetros de suelo
Temperatura de suelo 5 cm de profundidad	Junio 2002-junio 2003	Diaria	3 exposiciones (FN, FS, PI) x 1 sitio x 1 sensor de temperatura de suelo	Sensores de temperatura de suelo y data logger
Contenido hídrico en suelo (profundidad 0-15 cm) sobre parches de vegetación y suelo desnudo.	Enero 2007	Única medición	3 exposiciones (FN, FS, PI) x 3 sitios x 1 transecta de 15 m	TDR, sonda tridente de 15 cm de longitud
Cobertura de parches de vegetación	Enero 2007	Única medición	3 exposiciones (FN, FS, PI) x 3 sitios x 1 transecta de 15 m	Líneas de intercepción (Canfield 1941)
Capítulo 3				
Distribución de biomasa de raíces en el perfil suelo		Única medición	1 sitio x 3 individuos x 3 especies	Tablas de púas (Böhm 1979) Fotografías
Capítulo 4				
Producción de biomasa mensual	Septiembre2005 –marzo2006. Septiembre2006-marzo2007	Mensual	Mensualmente: 3 exposiciones (FN, FS, PI) x 1 sitio x 6 muestras x 3 estratos de vegetación (pseudorréplacas)	Cosecha mensual de biomasa.
Potencial hídrico foliar	Septiembre 2001- mayo 2004	Quincenal-Mensual	3 exposiciones (FN, FS, PI) x 1 sitio x 5 hojas x 3 especies (pseudorréplacas)	Bomba de Scholander
Contenido hídrico de suelo 0-20 y 20-40 cm de profundidad	Septiembre2006-marzo2007	Mensual	3 exposiciones (FN, FS, PI) x 1 sitio x 3 tubos de acceso (pseudorréplacas)	TDR. Tubos de acceso permanentes

CAPÍTULO 2 VARIACIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL EN LA DISTRIBUCIÓN DEL AGUA EN EL SUELO

2.1 Introducción

2.1.1 Factores ambientales que controlan la distribución de agua en el suelo

El balance hídrico de un ecosistema terrestre está definido por el volumen de lluvias que ingresan al sistema, por las proporciones que se infiltran y distribuyen en el perfil del suelo, y por las pérdidas debido al drenaje, evaporación y transpiración. También, pueden existir ingresos y egresos de agua por escorrentía, en el caso de que el paisaje no sea plano (Paruelo y Sala 1995, Fernández y Trillo 2005). Todos estos componentes del balance hídrico están influenciados por variables climáticas como el volumen total y distribución estacional de precipitaciones, el tamaño y frecuencia de los eventos de lluvia, la temperatura del aire (Sala y Lauenroth 1982, Paruelo y Sala 1995, Paruelo et al. 2000, Loik et al. 2004) y por las características del suelo, principalmente su textura (Fernández y Trillo 2005), contenido de rocas (Paruelo et al. 1988), exposición y pendiente (Paruelo y Sala 1995, Tovar-Pescador et al. 2006).

2.1.1.1 El Clima

Las precipitaciones en los ambientes áridos y semiáridos son el principal control de los procesos biológicos (Noy-Meir, 1973). Se caracterizan por una elevada variabilidad interanual y porque ocurren en mayor medida como eventos discretos de poco volumen (<10mm) (Sala y Lauenroth 1982 a, Sala et al. 1992, Beltrán 1997, Golluscio et al. 1998, Loik et al. 2004). Desde una perspectiva ecológica, la distribución de lluvias por clases de tamaño permite entender aspectos importantes del balance hídrico, ya que el agua disponible para la vegetación está en relación directa con el tamaño de los eventos (Loik et al. 2004). Los años húmedos se diferencian de los años secos por la existencia de eventos “grandes” (de alto milimetraje) de lluvia. En general, son unas pocas tormentas las que aportan el volumen de agua que caracteriza a los años húmedos. En cambio, el volumen de agua aportado por los eventos menores a 5 mm tiende a mantenerse más constante entre años. Este patrón ha sido descrito por Golluscio et al. (1998) para Patagonia y por Sala et al. (1992) para Colorado, EEUU.

El volumen total de precipitación y su distribución estacional determinan los patrones de disponibilidad de agua a escala anual, mientras que el tamaño y la frecuencia entre eventos intervienen en el tiempo de residencia del agua en el suelo y determinan patrones de disponibilidad en una escala temporal más corta. Con un ensayo manipulativo, Knapp et al. (2002) mostraron que al cambiar el intervalo entre lluvias, y manteniendo constante el volumen total de la estación, se modificó la disponibilidad final de agua en el suelo hasta los 30 cm de profundidad. Esto se debe principalmente a que en los sistemas áridos la mayor parte del agua se pierde por evaporación (Paruelo y Sala 1995). Debido a la baja cobertura vegetal, las lluvias pequeñas espaciadas en el tiempo permanecen por breves periodos en el suelo, porque tienen alta probabilidad de evaporarse, mientras que lluvias pequeñas pero concentradas temporalmente tendrían una mayor probabilidad de infiltrar en el perfil. Este efecto se magnifica si las lluvias caen en una estación cálida y ventosa (Paruelo et al. 2000). El tiempo de residencia del agua en el suelo también está limitado por las características del suelo que determinan la tasa y la profundidad de infiltración de los eventos individuales (Paruelo et al. 1988, Fernández y Trillo 2005).

La disponibilidad de agua, la temperatura, la radiación solar y la intensidad del viento son las principales variables que actúan sobre la evapotranspiración (Chapin et al. 2002). La temperatura puede ser un factor limitante para la transpiración: un ejemplo de

esto es la menor eficiencia de utilización de las lluvias que presentan las regiones frías (Yang et al. 2009) comparadas con las regiones templadas (Sala et al. 1988). En los pastizales de regiones frías, un aumento en la temperatura media anual tiene un efecto positivo en la vegetación sólo cuando el agua no es también un factor limitante (Yang et al. 2009).

2.1.1.2 Suelo

Las características del suelo, principalmente la textura y porcentaje de grava, modifican la distribución del agua en el perfil del suelo (Sala et al. 1982, Paruelo et al. 1988, Paruelo y Sala 1995, Paruelo et al. 2000, Reynolds et al. 2000). La granulometría está directamente relacionada con la capacidad de retención y almacenaje de agua en el suelo. La disponibilidad de agua es máxima en suelos finos a francos, ya que presentan proporciones equilibradas de arena, limo y arcilla y alta variabilidad en el tamaño de poros, por lo que pueden ceder agua en un amplio rango de potenciales hídricos (Fernández y Trillo 2005). El contenido de gravas por un lado disminuye la capacidad de retención de agua en el suelo y por otro, aumenta la profundidad de infiltración de cada evento de lluvia (Paruelo et al. 1988).

2.1.1.3 Topografía

A escala local la topografía participa en la redistribución de agua en el paisaje a través de la exposición y la pendiente (Chen et al. 2007b). Los sitios más bajos reciben un mayor aporte de agua por escurrimiento superficial y subsuperficial, mientras que los sitios con pendiente presentan pérdidas por escorrentía. El efecto de las pendientes en la redistribución del agua sólo es relevante en los eventos de tormentas (Paruelo et al. 1998a). Además, a esta escala la topografía es el factor más importante en determinar la distribución de la radiación solar sobre la superficie, ya que la pendiente y la exposición generan gradientes locales y variabilidad temporal en la insolación, los que pueden modificar marcadamente el balance hídrico (Theriault et al. 1985, Tovar-Pescador et al. 2006).

2.1.2 Distribución de agua en el suelo

En los ambientes áridos, el estado más frecuente de los suelos es el de sequía (Noy-Meir 1973). Sin embargo, a lo largo del año las distintas profundidades del suelo se diferencian en el estado hídrico de acuerdo a la estacionalidad de los factores que determinan la recarga y las pérdidas de agua del perfil. Si bien los horizontes superficiales se humedecen frecuentemente con las lluvias (Sala et al., 1992), también presentan importantes pérdidas por evaporación. La recarga del suelo en profundidad depende del volumen y de que la frecuencia de las lluvias sean suficientes para saturar los horizontes superficiales e infiltrar, debido a esto los estratos profundos no se saturan todos los años (Paruelo y Sala 1995, Reynolds et al. 2004). Las pérdidas por transpiración están asociadas al periodo de crecimiento (Paruelo y Sala 1995, Wever et al. 2002) y pueden afectar a la totalidad del perfil dependiendo de la profundidad que alcancen las raíces (Paruelo y Sala 1995). Estos procesos determinan, por un lado, que los suelos tengan un patrón anual con periodos secos en primavera-verano y húmedos en otoño-invierno y por otro, que los estratos del suelo de profundidad intermedia sean los que tengan mayor probabilidad de encontrarse húmedas a lo largo del año (Sala et al. 1992, Paruelo y Sala 1995).

La distribución de agua en el perfil del suelo puede presentar variaciones en el espacio por influencia de los factores locales anteriormente mencionados: exposición, pendiente

y textura y contenido de grava en el suelo. Pero, además, la organización espacial de la vegetación en parches y la arquitectura radical contribuyen a aumentar esta heterogeneidad. En los ambientes áridos, la vegetación está organizada espacialmente en parches vegetados que alternan con espacios de suelo desnudo (Aguiar y Sala 1999). Generalmente, el suelo se encuentra más seco bajo parches de vegetación, debido a una mayor actividad radical (Aguiar y Sala 1994), y posiblemente a veces también a una mayor interceptación (Bagnato et al. 2010). Estos patrones además, son dinámicos en el tiempo (Titus et al. 2002)

El objetivo general de este capítulo fue identificar los principales factores ambientales que determinan la distribución vertical y horizontal del agua en el suelo en la Estepa Magallánica seca.

Objetivos específicos:

- 1- Evaluar el efecto de la precipitación estacional, la temperatura de suelo, y la humedad del suelo en periodos previos sobre el potencial hídrico del perfil del suelo.
- 2- Evaluar el efecto de la topografía (exposición) y de la organización espacial de la vegetación (parches vegetados y de suelo desnudo) sobre la distribución espacial del agua en el suelo

2.2 Materiales y Métodos

Se midió la retención hídrica, el potencial hídrico y la temperatura de suelo en tres clausuras permanentes al pastoreo desde 1999, de una hectárea (exposición sur: 51° 56' 4,1'' LS - 70° 25' 34,6'' LO; exposición norte: 51° 55' 58,9'' LS - 70° 25' 34,6'' LO; plano: 51° 56' 56,9'' LS-70° 25' 6,4'' LO). Las exposiciones norte y sur presentan pendientes entre 5 y 8 %, y el sitio plano menor a 1%. Para este conjunto de variables no se cuenta con verdaderas repeticiones (Hurlbert 1984).

En el caso del contenido hídrico en la superficie del suelo, esta variable fue estudiada en tres sitios con exposición sur, tres planos y dos con exposición norte (Tabla 1.1). Los sitios no estuvieron clausurados al pastoreo.

2.2.1 Variables climáticas

Se utilizaron los registros de datos de una estación meteorológica (Davis Weatherlink 4.04s, California), ubicada sobre un ambiente de terraza, que almacena valores medios horarios de temperatura, precipitación, velocidad y dirección de viento. Se cuenta con datos para el período 2001-2007, aunque existen períodos de días faltantes en los años 2001, 2003 y 2004. Se utilizaron, además, datos de lluvia tomados manualmente con un pluviómetro (SIAP, Argentina) en el periodo 1994-1997, que se incluyeron para caracterizar las precipitaciones estacionales del sitio de estudio.

Se utilizó la serie de datos de la estación meteorológica (con faltantes), periodo 2001-2007 para describir:

- a. La frecuencia de días con temperaturas mayores a 10°C, que están asociadas al período activo o de crecimiento vegetativo en regiones templadas (Burgos 1985). Además, se calculó el número de días mensuales libres de heladas. Se consideró libre de helada a los días que presentaron temperatura mínima diaria

absoluta mayor a 0°C. Estos datos se utilizaron para estimar el período potencial de crecimiento vegetal.

- b. La distribución estacional de eventos por clases de tamaños (0-5; 5,1-10; 10,1-15; 15,1-20, >20 mm.). Se calcularon los intervalos de tiempo entre lluvias, como el número de días sin precipitación entre dos eventos de lluvias contiguos.
- c. El coeficiente de variación de las lluvias estacionales (desvió estándar de la precipitación estacional /precipitación media estacional)
- d. Temperaturas medias mensuales y estacionales.
- e. La evapotranspiración potencial (E_t) a escala anual, estacional, mensual y diaria, con la fórmula de Penman-Monteith (Monteith 1973).
- f. La intensidad media anual del viento, con valores medios mensuales

2.2.2 Retención hídrica del suelo

En cada uno de las exposiciones se realizaron tres calicatas y se extrajo una muestra de suelo de tres profundidades (0-10, 10-20 y 40-50 cm) para determinar las curvas de retención hídrica. Las muestras se obtuvieron con un sacabocados de volumen conocido. En el laboratorio se tamizaron con una malla de 2 mm. Las muestras se saturaron con agua, se dejaron drenar por 16 hs. y sometieron a presiones de 0,03 MPa (capacidad de campo), 0,1 y 1,5 MPa (“punto marchitez permanente”) durante 24 hs, con olla de presión (Soilmoisture Mod 1500F1, EEUU). Las muestras se pesaron luego de aplicada cada presión, con balanza de 0,01 precisión. Por diferencia de peso se calculó el contenido hídrico para las distintas presiones.

2.2.3 Potencial hídrico y temperatura de suelo

Se midió el potencial hídrico a tres profundidades del perfil: 10, 25 y 60 cm con psicrómetros de suelo y microvoltímetro (Wescor HR 33, USA), tres psicrómetros por profundidad en cada exposición (3 exposiciones x 3 psicrómetros x 3 profundidades), en cuatro temporadas de crecimiento. Las mediciones se realizaron con frecuencia quincenal-mensual entre Septiembre y Mayo para el periodo 2001-2004. Los periodos secos se definieron como los momentos del año en que el suelo presentó valores menores a -1MPa (un criterio similar al utilizado por Paruelo et. al 1995). Se calculó la variabilidad estacional de los potenciales hídricos del suelo a partir de las diferencias entre el valor medio máximo diario registrado en el perfil en la estación de invierno y el valor medio mínimo del verano siguiente.

Se obtuvieron dos conjuntos de datos de temperatura de suelo. Uno, correspondiente a valores obtenidos con psicrómetros de suelo para los mismos sitios, profundidades y frecuencia con que se midieron los potenciales hídricos en suelo, para analizar las variaciones estacionales y la estratificación vertical de la temperatura en el perfil del suelo. Un segundo registro se obtuvo en los mismos sitios, con sensores de temperatura de suelo (modelo TC1047, Microchip, EEUU) instalados a 5 cm de profundidad y data logger, con frecuencia de medición horaria para analizar la dinámica diaria de la temperatura de suelo superficial y detectar periodos de congelamiento en las exposiciones bajo estudio.

2.2.4 Contenido hídrico superficial asociado a la topografía y parche de vegetación

Se realizaron mediciones superficiales de contenido hídrico de suelo (0-15 cm de profundidad). En cada exposición se realizó una transecta de 15 m sobre la cual se identificaran todos los parches y se los clasificó en: suelo desnudo, coirones,

intercoironal (gramíneas cortas y hierbas) y subarbustos. Se registró el largo de cada parche mayor de 10 cm sobre la transecta y se realizó una medición del contenido hídrico del suelo en el centro de cada parche con una sonda de TDR de 15 cm de longitud (modelo Trime FM-3, Eijkelkamp, Giesbeek, Holanda). Cada tipo de parche contó al menos con cinco réplicas por transecta. En caso de que no se registrara sobre la transecta este número de parches para alguna de las clases, se continuaron las mediciones en la misma dirección de la transecta hasta obtener las 5 réplicas por tipo de parche. Las mediciones se realizaron en un mes representativo de la estación seca, enero de 2007.

Análisis estadístico

Precipitaciones. Los datos de lluvia se analizaron con ANOVA de un factor “estación” con cuatro niveles (otoño, invierno, primavera, verano) para los once años de registros, tanto para los registros de la estación meteorológica como los obtenidos con pluviómetro manual. Programa SAS (8.0), test de comparación de medias de Tukey, nivel de significancia 0,05.

Potencial hídrico y temperatura de suelo. Los datos de potencial hídrico y de temperatura de suelo se analizaron con un modelo mixto de tres factores: “exposición”, “profundidad”, “estación” y su interacción, mediante la sentencia Proc Mixed del programa SAS (8.0). Se utilizó la matriz de covarianzas AR (1) y contrastes de Tukey, nivel de significancia 0,05. Se realizó una regresión lineal múltiple, entre el potencial hídrico medio estacional del perfil del suelo y las variables regresoras: temperatura media estacional de suelo, lluvia estacional y potencial hídrico medio del suelo en la estación previa. Se utilizó el proceso REG SAS (SAS 8.0), modo stepwise.

Contenido hídrico de suelo. Los datos de contenido volumétrico de agua en el suelo se analizaron con análisis de varianza de dos factores: “tipo de parche” (suelo desnudo, subarbusto, coirón, intercoironal) y “exposición” (faldeo norte, faldeo sur, plano), y la interacción entre ambos. Se utilizó el proceso GLM del programa SAS (8.0). Para lograr normalidad y homocedacia se realizó la transformación arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción. Se incluyeron contrastes de Tukey, nivel de significancia 0,05. En el análisis de contrastes se utilizó la sentencia LSMeans para diseños desbalanceados.

2.3 Resultados

2.3.1 El Clima

Precipitaciones

Las precipitaciones en Potrok Aike en los once años de registros promediaron 212 mm anuales, con un máximo de 268 mm en 2002 y un mínimo de 123 mm en 2001 (Figura 2.1). El coeficiente de variación (CV) de las lluvias entre años fue del 20%. La precipitación fue más variable en invierno (CV=51%), que en primavera (CV=37%), otoño (CV=36%) y verano (CV=29%). Existieron diferencias estadísticas en el volumen de lluvia estacional ($p < 0,05$) con veranos relativamente húmedos e inviernos secos. El promedio para el verano fue 65 mm, 58 mm para primavera, 53 mm para otoño y 38 mm para el invierno.

La distribución de eventos por tamaño, en número y volumen, fue similar entre estaciones ($p < 0,05$) (Figura 2.2). El 90% de los eventos de lluvia fueron menores a 5

mm y representaron el 50% del volumen de precipitación en el verano, 47 % en primavera, 43% en otoño y 66% en invierno. Los eventos mayores a 15 mm aportaron sólo el 9% del volumen de lluvia anual. No se registraron lluvias mayores a 30 mm.

Si bien el volumen de lluvias de los eventos individuales fue pequeño, el 60% de los mismos ocurrieron con una frecuencia entre 1 y 3 días. La frecuencia promedio fue de 3,7 días y el 50% de los eventos tuvo una frecuencia menor a 3 días (valor de la mediana). Este valor fue calculado considerando días consecutivos con lluvias como un único evento. Intervalos de diez o más días sin lluvias se observaron en baja proporción (<5%). El máximo periodo de tiempo registrado entre lluvias fue de 28 días.

Figura 2.1 Distribución anual de las lluvias (mm) en Potrok Aike para el período 1994-1997 y 2001-2007, discriminadas por estación. El * señala que el registro de lluvias no es completo.

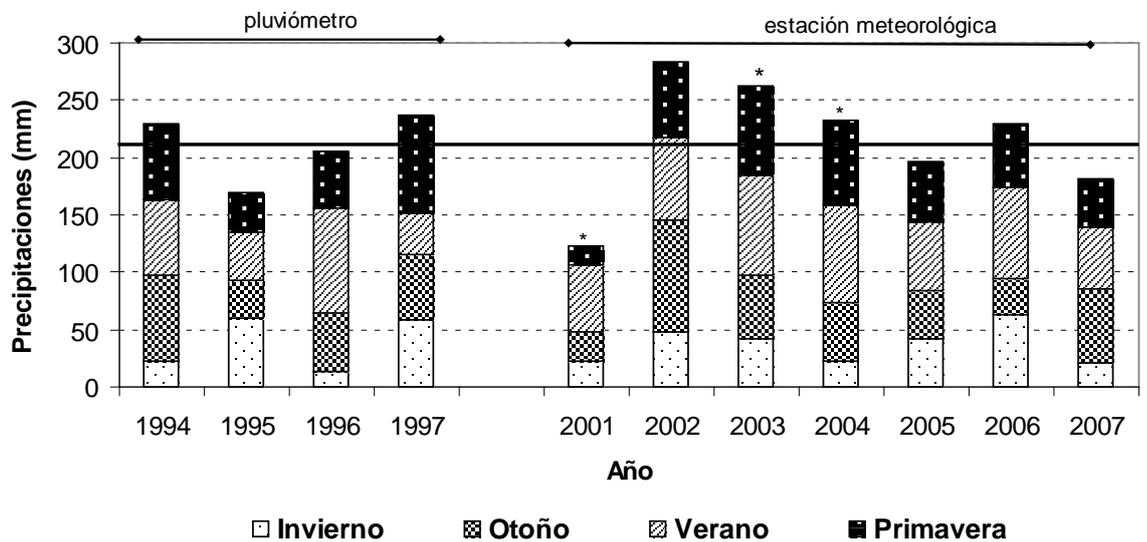
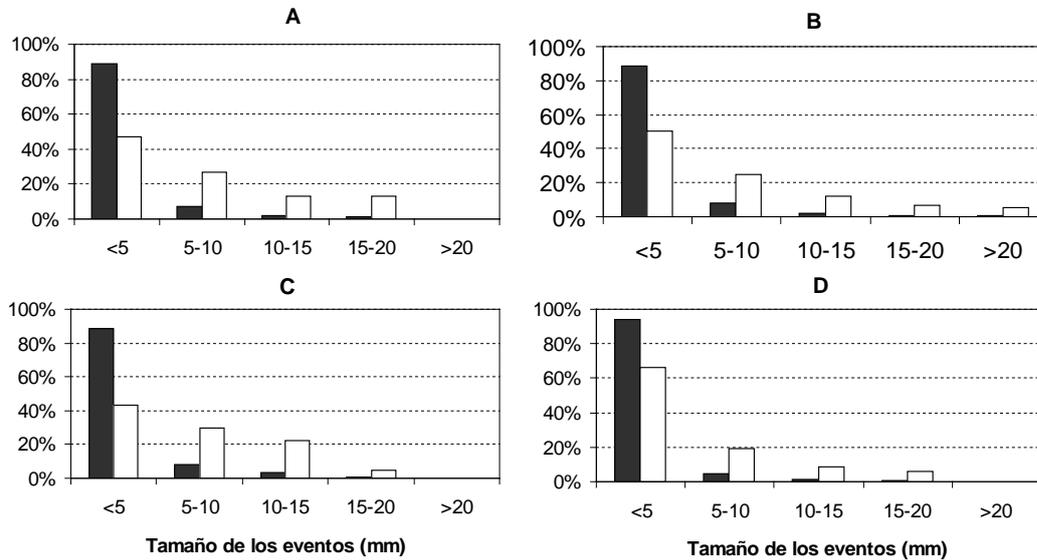


Figura 2.2 Distribución del volumen de lluvias y del número de eventos (%) según el tamaño de los mismos para la Ea. Potrok Aike período 2001-2007. A) Primavera, B) Verano, C) Otoño, D) Invierno. ■ Número de eventos; □ Volumen de lluvias. El porcentaje está calculado sobre el total de lluvias de la estación analizada. Test de Tukey $p < 0,05$, no existieron diferencias entre estaciones.



Temperatura y evapotranspiración potencial

La temperatura media anual (T_{ma}) fue de $5,9\text{ }^{\circ}\text{C}$. Los meses más cálidos del año fueron enero y febrero con una media de $11,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $11,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, respectivamente. El mes más frío fue junio, con una media de $-0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$. La temperatura media máxima diaria registrada fue de $17,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el mes de febrero, mientras que la mínima fue de $-3,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el mes de junio.

En el sitio de estudio el período de crecimiento potencial de acuerdo a las temperaturas (temperaturas medias diarias mayores a $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, Burgos, 1985) fue de 128 días al año. En el mes de septiembre sólo 4 días presentaron temperaturas medias mayores a este umbral y en octubre fueron 9 días. Diciembre, enero y febrero fueron los únicos meses con un período mayor a 20 días. Los meses de marzo y abril aportaron más días al periodo activo que septiembre y octubre (Tabla 2.1).

En promedio, septiembre presentó menos de la mitad de los días libres de heladas (temperaturas mínimas medias $\geq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Tabla 2.1). De octubre a abril, más de veinte fueron los días libres de heladas. Los meses de verano presentaron temperaturas máximas medias mensuales entre 16 y $18\text{ }^{\circ}\text{C}$ y mínimas medias diarias entre 4 y $6\text{ }^{\circ}\text{C}$. En el periodo más frío, invierno, las máximas estuvieron dentro de un rango de temperatura de 2 a $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ y las mínimas de -3 a $-1,5$, con más del 85% de los días con registro de helada.

La evapotranspiración potencial (Et_0) media anual fue de 841 mm, un valor que supera en 3,8 veces la precipitación. A escala mensual, en los meses de verano (enero-marzo)

la evapotranspiración potencial supera en 5 veces el valor de la precipitación y en invierno (julio-septiembre) poco más de una vez (Figura 2.3). Sin embargo, es posible encontrar periodo de días húmedos incluso en el verano, cuando la escala de análisis es diaria. A esta escala las precipitaciones superaron el valor de Et_0 un 14% de los días en invierno, 16% de los días de otoño, 8% en primavera y verano. El promedio de Et_0 diaria para verano fue de 3,9 mm y de 1 mm para invierno (Tabla 2.2).

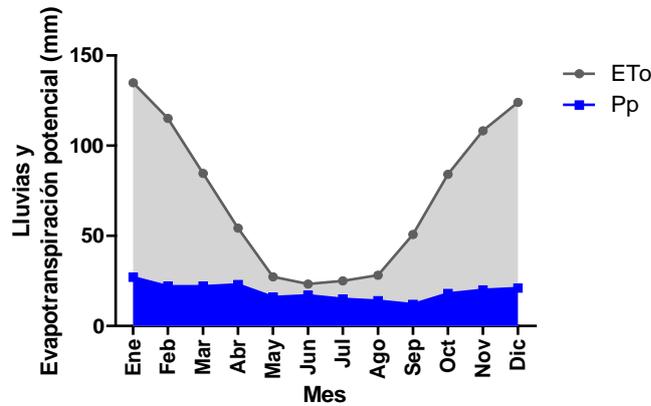
Tabla 2.1 Frecuencia mensual de días libres de heladas, días potenciales para el crecimiento, temperaturas máximas y mínimas medias promedio de los años de registros, periodo 2001-2007.

	Días libre de heladas	Días con temperatura media diaria $\geq 10^\circ\text{C}$	T° máxima media	T° mínima media
Enero	30,7	25	17,3	5,7
Febrero	27,5	24	17,6	5,6
Marzo	26,8	17	14,1	3,3
Abril	21,2	10	11,3	1,4
Mayo	10,0	3	5,9	-1,5
Junio	5,7	0	2,6	-3,3
Julio	5,4	0	3,0	-2,8
Agosto	8,0	1	5,0	-1,6
Septiembre	13,3	4	9,3	-0,2
Octubre	18,4	9	12,5	0,7
Noviembre	25,7	14	14,5	2,7
Diciembre	28,8	21	16,7	4,4
Anual	221,5	128	10,8	1,2

Tabla 2.2 Frecuencia (%) con Precipitación/ Evapotranspiración potencial (ET_0) >1 , Potrok Aike, Estepa Magallánica.

Año/estación	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Anual
2001	19,6	11,9	2,2	3,3	9,3
2002	20,7	23,9	11,0	10,0	16,4
2003	20,7	12,0	12,1	12,2	14,2
2004	16,3	9,8	8,8	4,4	9,8
2005	10,8	12,0	6,6	8,9	9,6
2006	9,8	17,4	6,6	8,9	10,7
2007	16,3	10,9	6,6	7,8	10,4
Media	16,3	14,0	7,7	7,9	11,5
ET_0 media (mm)	1,3	1,0	3,1	3,9	2,3

Figura 2.3 Evapotranspiración potencial (ET_0) y precipitación mensual (P_p) para el campo experimental Potrok Aike. Promedio para el periodo 2001-2007. El área en gris representa el déficit hídrico mensual (mm).



Intensidad y Dirección del Viento

La velocidad media anual fue de 17 Km/h, con menor intensidad en los meses de otoño e invierno y un aumento en primavera y verano. La velocidad máxima media mensual alcanzó valores cercanos a 40 Km/h en invierno y de entre 50 y 60 Km/h en primavera y verano. En el sitio de estudio se registraron fuertes ráfagas de viento en todas las estaciones. En otoño e invierno alcanzaron velocidades máximas absolutas de 90 Km/h, y en primavera y verano hubo ráfagas de más de 100 km/h. En todas las estaciones del año la dirección dominante del viento fue del oeste y oeste-suroeste.

2.3.2 Suelo

En el sitio de estudio los suelos en superficie presentan una textura arenoso-franca. El contenido de arena en los primeros 10 cm del suelo fue mayor a 80%, las arcillas representaron menos del 7% y el limo entre 10 y 14 (Tabla 2.3)

La retención hídrica del suelo entre las exposiciones fue similar en las capas superficiales (0-10 cm). A mayor profundidad la exposición norte presentó valores que duplicaron la capacidad de retención del sitio plano y superó en más de 4 veces la capacidad de retención de la exposición sur (Tabla 2.4)

Tabla 2.3 Composición granulométrica, del suelo a 0-10 cm de profundidad (Método: Hidrómetro de Bouyoucos) en los tres sitios clausurados. (Datos aportados por G. Oliva, obtenidos en el año 2001)

	Faldeo norte	Faldeo sur	Plano
% arcilla (< 2micrones)	4,3	7,1	5,0
% limo fino (2-20 mic.)	6,7	9,8	8,8
% limo grueso (20-50 mic.)	3,9	4,3	1,8
% limo total	10,6	14,1	10,6
% arena muy fina (50-100 mic)	8,6	12,7	7,2
% arena fina (100-250 mic.)	21,8	26,0	24,2
% arena media (0,25-0,5 mm)	31,2	26,1	30,7
% arena gruesa (0,5-1 mm)	19,9	11,9	17,7
% arena muy gruesa (1-2mm)	3,6	2,1	4,6
% arena total	85,1	78,9	84,4
Clase textural	Arenoso-franco	Arenoso-franco	Arenoso-franco

Tabla 2.4 Retención hídrica (g agua/100g suelo) de tres profundidades del suelo a 0,3 (capacidad de campo), 1 y 1,5 (punto de marchitez teórico) Mpa para los sitios de estudio. CW% =contenido hídrico expresado en porcentaje, es la diferencia entre el contenido hídrico a 0,03 MPa y 1,5 MPa y representa el agua “útil” para la vegetación

Campo	Profundidad (cm)	Presión (MPa)			CW %
		0,03	0,1	1,5	
Faldeo sur	0-10	12,1	10,7	9,1	3
	10-20	10,8	9,7	8,1	2,7
	40-50	9,8	8,8	6,8	3
Planicie	0-10	9,7	8,8	7,6	2,1
	10-20	8,7	7,8	6,8	1,9
	40-50	19,7	16,8	13,3	6,4
Faldeo norte	0-10	10,5	9,7	6,8	3,7
	10-20	11,7	9,6	6,8	4,9
	40-50	46	40,3	28,6	17,4

2.3.3 Variación estacional del potencial hídrico en el suelo

La estación del año, la exposición y la profundidad de suelo fueron factores significativos en la determinación del potencial hídrico del suelo. Entre la estación del año y la profundidad existió interacción significativa (Tabla 2.5.a).

Los valores medios de potencial hídrico para el periodo de estudio mostraron que el suelo estuvo húmedo en otoño, invierno y primavera y seco en el verano (-1MPa valor de referencia para determinar periodos secos) (Tabla 2.5.b). Este patrón estacional fue evidente a la profundidad de 10 y 25 cm del suelo (Figuras 2.9 y 2.10), mientras que a 60 cm de profundidad el período seco no se registró en el año 2003 (Figura 2.6). En el análisis anual también se observaron periodos secos en otoño 2001 y 2004 (Figuras 2.4 y 2.5).

El perfil del potencial hídrico en profundidad fue cambiante entre estaciones. En el invierno el suelo estuvo más húmedo en superficie que en profundidad mientras que en otoño los potenciales hídricos entre profundidades no se diferenciaron. En la primavera existió un gradiente de humedad entre profundidades, con la capa de suelo superficial más seca y la de 60 cm más húmeda, y este gradiente se acentuó en el verano (Tabla 2.5.d)

Como puede observarse en la Figura 2.6 la recarga del perfil de suelo hasta los 60 cm de profundidad ocurrió todos los años en los tres sitios de estudio. En todos los casos, al comienzo de la estación fría (abril-junio) el potencial hídrico alcanzó valores de capacidad de campo (cerca de $-0,03$ MPa) hasta los 60 cm de profundidad. Los periodos secos en el suelo coinciden con los de máxima evapotranspiración potencial y la recarga del perfil con la disminución de la demanda atmosférica, asociada a las estaciones frías (otoño-invierno) (Figuras 2.4-2.5)

Por otra parte, los potenciales hídricos en profundidad presentaron menor variabilidad estacional que las capas superficiales del suelo. La diferencia entre el potencial hídrico de invierno y verano fue siempre mayor en las profundidades de 10 y 25 cm, con diferencias de entre 1,5 y 3 MPa. A la profundidad de 60 cm las diferencias estacionales se mantuvieron por debajo de 1 MPa en el sitio plano y en la exposición sur, y alcanzó diferencias de 2 MPa en la exposición norte (Figura 2.7)

Si bien las exposiciones presentaron similares patrones estacionales, difirieron en la magnitud de los mismos. El faldeo con exposición norte presentó potenciales hídricos en suelo más negativos que el faldeo sur y que el plano, mientras que entre éstos últimos no se evidenciaron diferencias estadísticas (Tabla 2.5.c).

Tabla 2.5 Efecto de la estación, topografía y profundidad sobre los potenciales hídricos del suelo, periodo 2001-2004. a) Significancia de cada uno de los factores del Análisis de Varianza, b) Valores medios de potencial hídrico en suelo (MPa) por estación y c) por exposición, d) Valores medios de potencial hídrico (MPa) en suelo para las profundidades evaluadas por estación. Test de Tukey, letras distintas indican diferencias estadísticas entre filas. * Valores de $p > 0,01$; NS: no significativa.

a) Factores del modelo		Significancia			
Estación del año		*			
Profundidad de suelo		*			
Exposición		*			
Exposición*profundidad		Ns			
Exposición*estación		Ns			
Estación *profundidad		*			
b) Estación		Media			
Invierno		-0,04 a			
Otoño		-0,6 b			
Primavera		-0,37 b			
Verano		-1,07 c			
c) Exposición		Media			
Faldeo Sur		-0,40 b			
Plano		-0,44 b			
Faldeo Norte		-0,86 a			
d) Profundidad de suelo (cm)	Invierno	Otoño	Primavera	Verano	
10	-0,02 a	-0,59 a	-0,55 a	-1,50 a	
25	-0,004 a	-0,7 a	-0,39 b	-1,08 b	
60	-0,11 b	-0,53 a	-0,17 c	-0,66 c	

Figura 2.4 Dinámica del potencial hídrico del suelo a 10 cm de profundidad para un Faldeo Norte, un Faldeo Sur y un Plano. Precipitaciones y evapotranspiración potencial diaria (ET₀) (mm) Potrok Aike, Estepa Magallánica, período enero 2001-junio 2004. Fechas con diferencias significativas * p<0,05 y + p<0,1

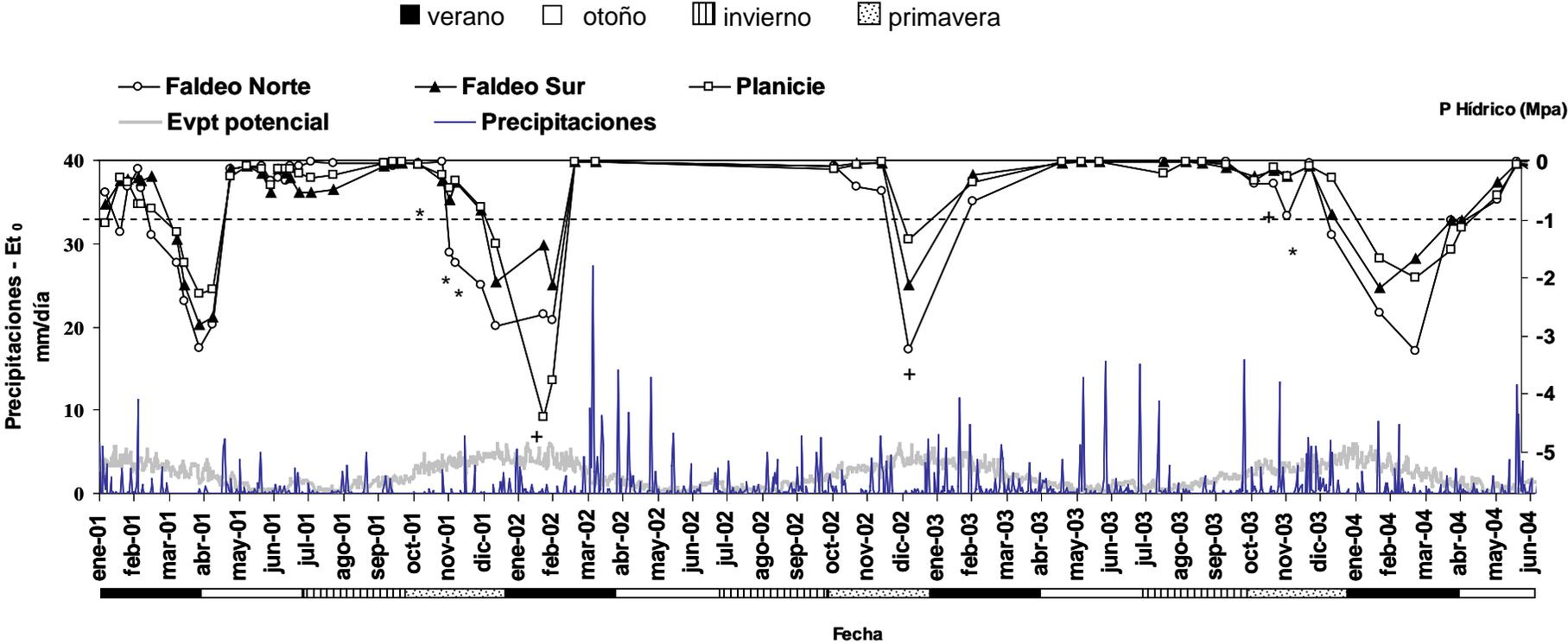


Figura 2.5 Potencial hídrico del suelo a 25 cm de profundidad para un Faldeo Norte, un Faldeo Sur y un Plano. Precipitaciones y evapotranspiración potencial diaria (ET₀) (mm) Potrok Aike, Estepa Magallánica, período enero 2001-junio 2004. Fechas con diferencias significativas * p<0,05 y + p<0,1

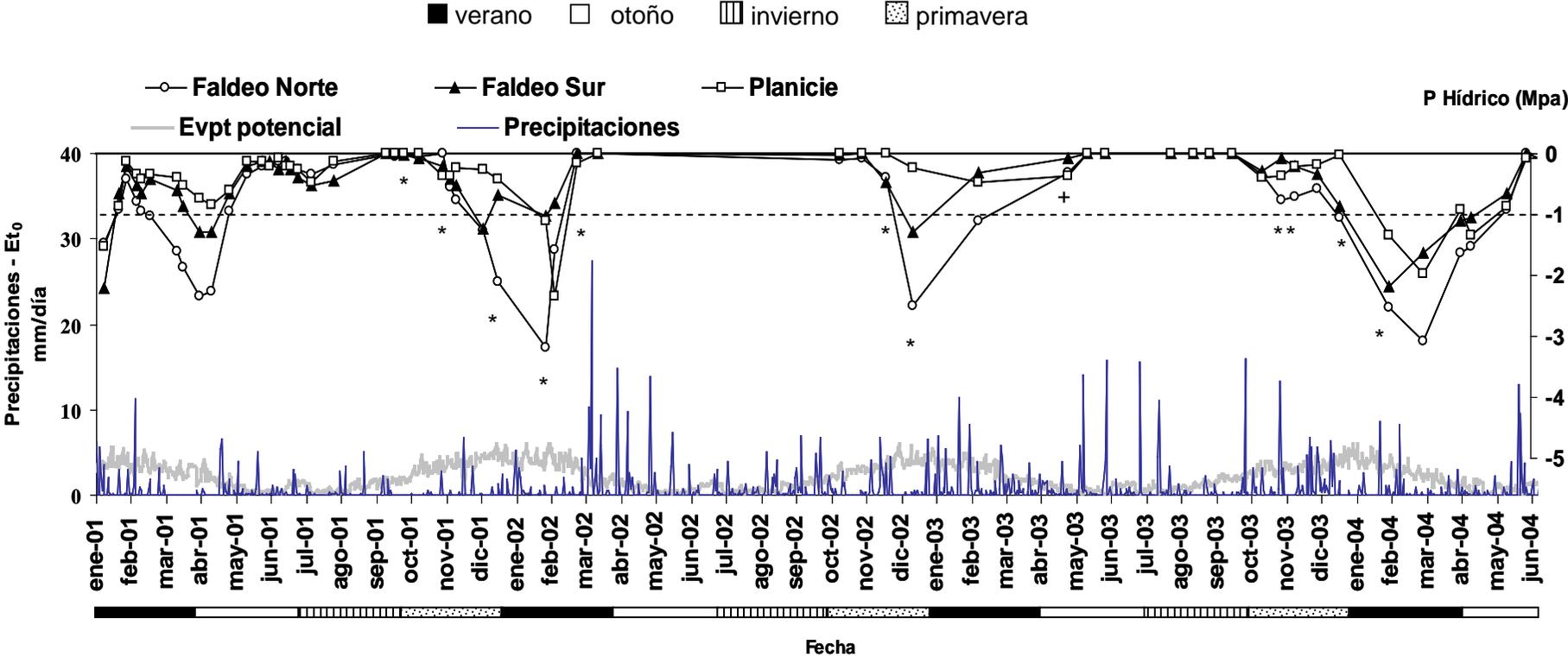


Figura 2.6 Potencial hídrico del suelo a 60 cm de profundidad para un Faldeo Norte, un Faldeo Sur y un Plano. Precipitaciones y evapotranspiración potencial diaria (ET₀) (mm) Potrok Aike, Estepa Magallánica, período enero 2001-junio 2004. Fechas con diferencias significativas * p<0,05

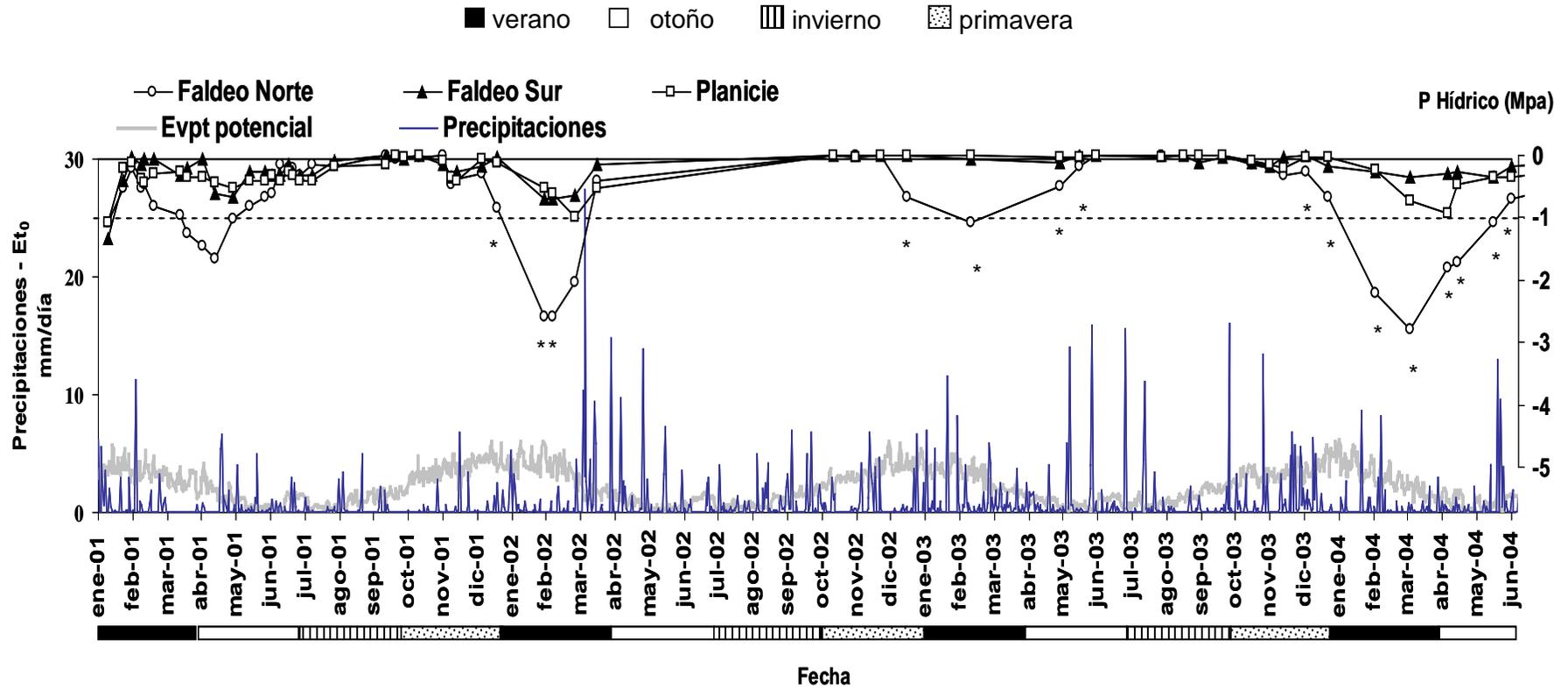
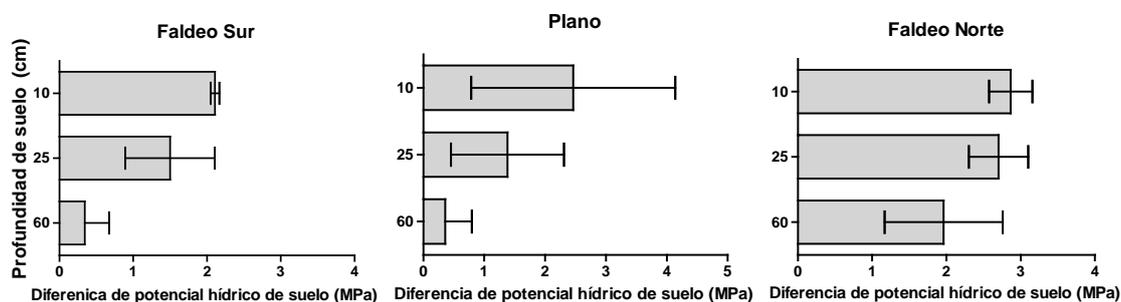


Figura 2.7 Diferencia en valor absoluto entre los potenciales hídricos del suelo medidos en verano e invierno. Las líneas horizontales muestran el desvío estándar entre 3 años de medición.



2.3.4 Variación estacional en la temperatura del suelo

Los datos de temperatura de frecuencia diaria mostraron prolongados períodos de congelamiento. Entre junio y agosto del 2002 el suelo permaneció con temperaturas iguales o menores a cero grado en las tres exposiciones (Figura 2.8.B). Se registraron en el sitio plano 90 días con temperaturas menores iguales a cero, para el faldeo sur 84 días y sólo 78 en el faldeo norte.

La temperatura de suelo a 5 cm de profundidad alcanzó el máximo en diciembre con valores entre 14 y 16 °C. En el invierno las temperaturas medias en las tres exposiciones fueron menores a cero grado. La dinámica anual de la temperatura muestra que el suelo en el faldeo con exposición norte presentó mayor temperatura media diaria a fines de invierno y a comienzos de otoño, que las otras exposiciones (Figuras 2.8 B y C).

La estación del año y la topografía fueron factores significativos en determinar la temperatura del suelo. Entre las profundidades 10, 25 y 60 cm no se evidenciaron diferencias estadísticas (datos no mostrados). La exposición norte fue más cálida. La temperatura media diaria a 5 cm de profundidad de suelo fue mayor en la exposición norte y presentó diferencias estadísticas en todas las estaciones del año con la exposición sur ($p < 0,05$), y sólo en otoño e invierno con el plano (Tabla 2.6.a). En cambio, las temperaturas medias mínimas diarias fueron siempre mayores en exposición norte que en las otros sitios (Tabla 2.6.b). Los resultados de temperatura de suelo obtenidos a mayor profundidad (10, 25 y 60 cm) mostraron similares resultados que aquellos obtenidos en la superficie del suelo (5 cm de profundidad), sólo que en otoño las temperaturas del suelo no fueron diferentes entre exposiciones (Tabla 2.7). El perfil del suelo en el faldeo norte presentó en promedio a lo largo del año, un grado más de temperatura que los otros sitios.

La amplitud de temperatura media entre invierno y verano fue similar entre las profundidades estudiadas: 10 a 11,6°C en superficie (10 y 25 cm) y entre 8,3 a 9 °C a 60 cm (Figura 2.14)

Tabla 2.6 Temperaturas media, máxima y mínima de suelo obtenidas con frecuencia diaria a 5 cm de profundidad del suelo en el periodo junio 2002-junio 2003. Letras distintas indican diferencias estadísticas entre exposiciones. Resultado de ANOVA dos factores (exposición y estación), test de Tukey

Temperatura media			
Estación	Faldeo Norte	Plano	Faldeo Sur
Invierno	0,14 a	-0,828 b	-0,69 b
Primavera	9,03 a	8,38 ab	7,85 b
Verano	12,4 a	12,03 a	11,5 b
Otoño	5,58 a	4,22 b	4,3 b
Temperatura Mínima Media			
Estación	Faldeo Norte	Plano	Faldeo Sur
Invierno	-0,40 a	-1,77 b	-1,52 b
Primavera	6,53 a	5,03 b	5,64 b
Verano	9,18 a	7,78 b	8,41 b
Otoño	3,93 a	2,51 b	2,98 b
Temperatura Máxima Media			
Estación	Faldeo Norte	Plano	Faldeo Sur
Invierno	0,70 a	0,22 a	0,36 a
Primavera	11,84 a	12,58 a	10,55 b
Verano	14,64 ab	15,21 a	13,62 b
Otoño	6,68 a	5,33 ab	5,16 b
Anual	8,22 a	8,09 a	7,18 b

Figura 2.8 Temperatura media de suelo a 5 cm de profundidad para un \blacktriangle -Faldeo Norte, \diamond -Faldeo Sur y \square -Plano. A) Período junio 2002 a Junio 2003. B) Invierno 2002 y C) Otoño 2003.

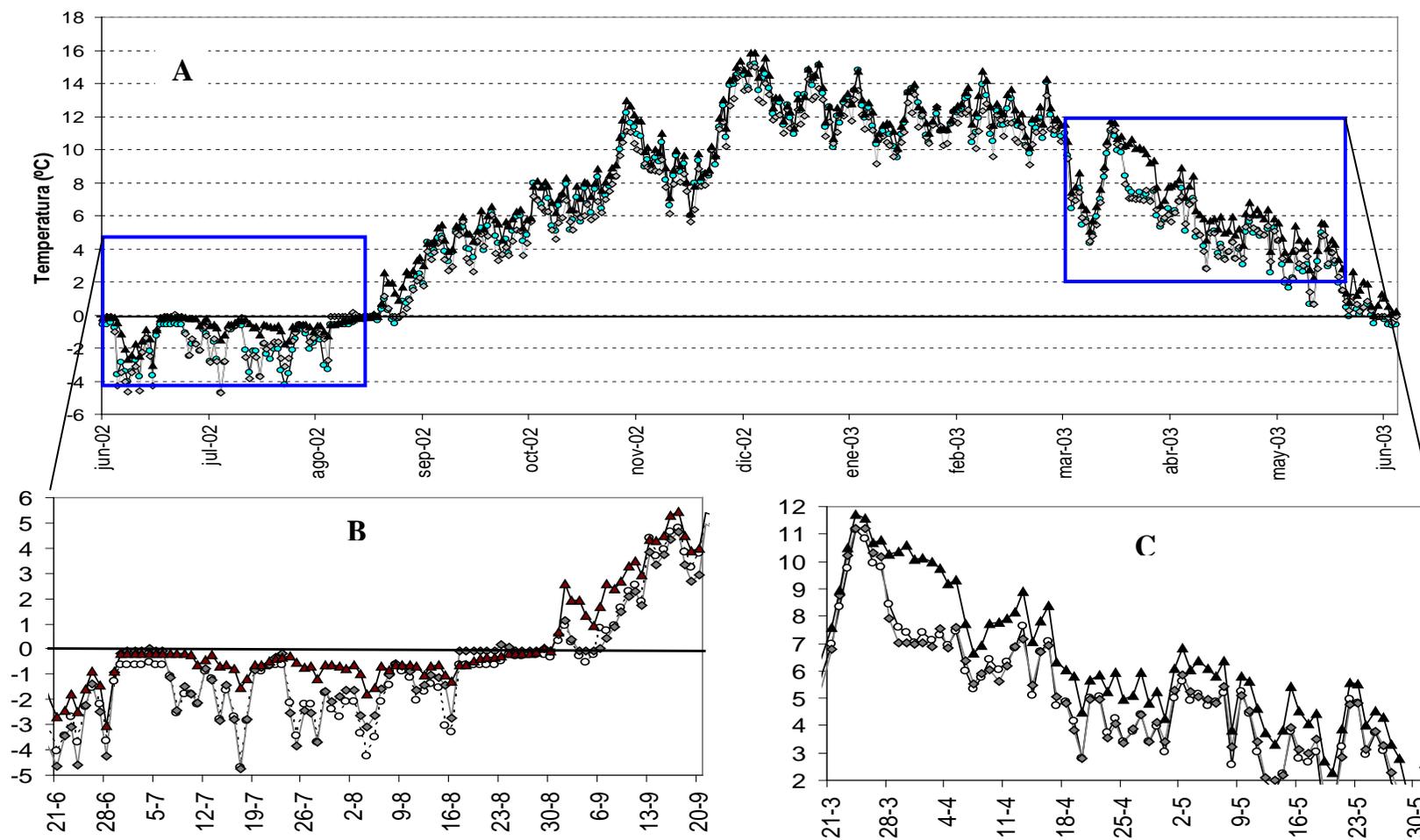


Figura 2.9 Diferencia de temperatura media de suelo entre verano e invierno para los tres sitios de estudio, promedio de las profundidades de 10, 25 y 60 cm. Las barras muestran el desvío estándar. Periodo 20001-2004

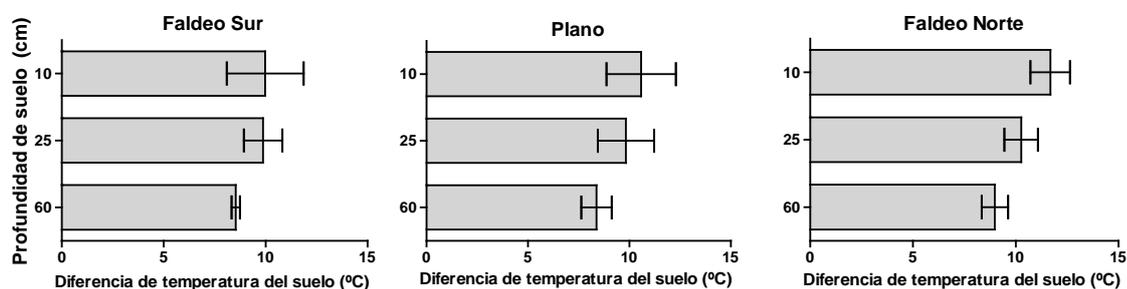


Tabla 2.7 Temperatura de suelo, valor medio de tres profundidades (10, 25 y 60 cm). Letras distintas indican diferencias significativas entre columnas, $p < 0,05$.

Sitio/Estación	Faldeo Norte	Plano	Faldeo Sur
Invierno	3,1 a	2,4 ab	2,0 b
Otoño	5,5 a	4,7 a	4,9 a
Primavera	9,1 a	7,9 b	7,9 b
Verano	11,9 a	10,9b	11,0 b

2.3.5 Relación estacional del potencial hídrico del suelo y variables ambientales

El potencial hídrico medio del perfil del suelo presentó una relación positiva con el potencial hídrico de la estación precedente y la lluvia estacional y negativa con la temperatura media del suelo (Tabla 2.8). Estas variables explicaron el 51% de la variación estacional en el potencial hídrico en el perfil del suelo. La variable ambiental que explicó en mayor medida la variación estacional en el potencial hídrico del suelo fue la temperatura del suelo (R^2 parcial 0,33).

Tabla 2.8 Ecuación de regresión entre potencial hídrico de suelo estacional promedio de tres profundidades (10, 25 y 60 cm) y variables ambientales. (t-1) representa el período previo a la estación analizada.

Variables Regresoras	Parámetro estimado	R^2 parcial
Temperatura de suelo	-0,17	0,33
Potencial hídrico suelo (t-1)	0,34	0,12
Lluvia acumulada en la estación	0,009	0,06
		Total 0,51

2.3.6 Heterogeneidad espacial en la distribución del agua en el suelo

La exposición y el tipo de parche fueron factores que se relacionaron significativamente con el contenido de agua en la superficie del suelo, y no existió interacción entre los factores. Los faldeos con exposición sur estuvieron más húmedos que los de exposición

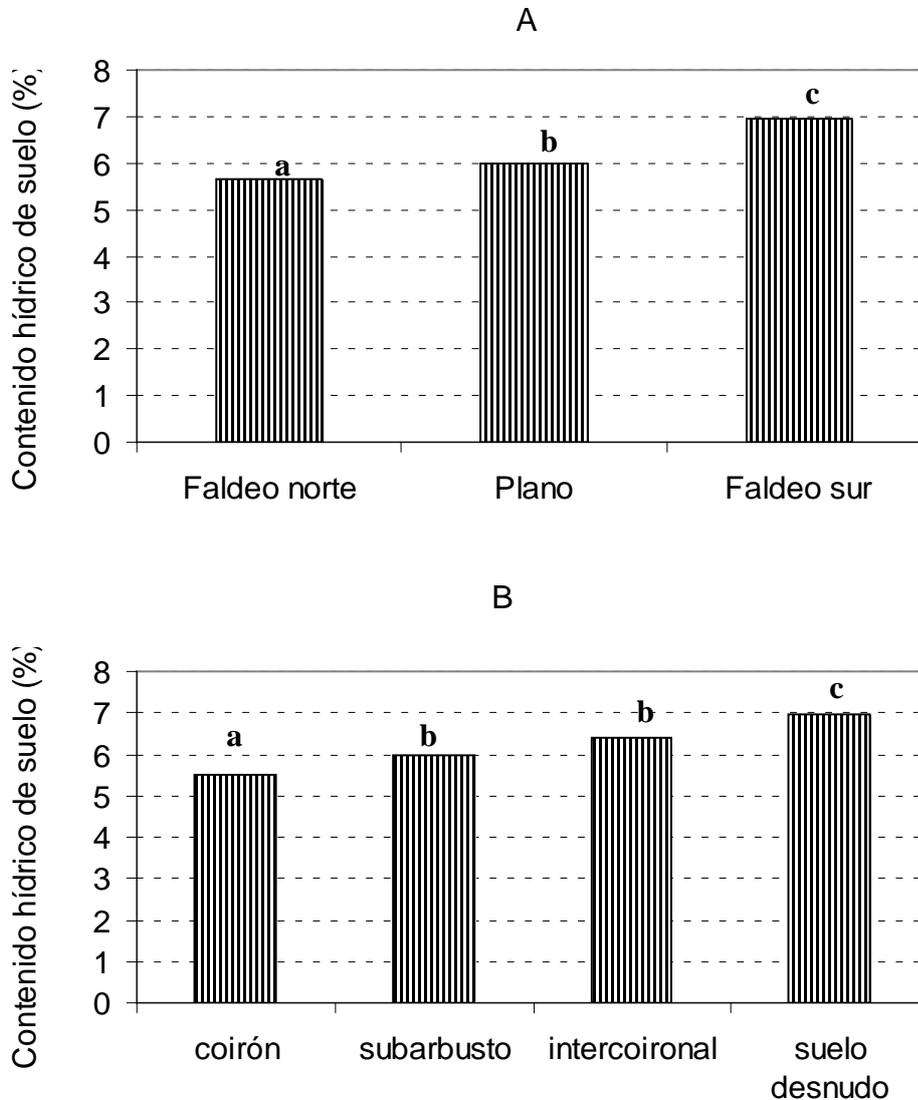
norte y los planos (Figura 2.10.a). Estos resultados coinciden con los análisis de potencial hídrico en suelo mostrados anteriormente (Tabla 2.5.c).

Existió un gradiente de humedad en la superficie del suelo entre los parches de vegetación. El gradiente de humedad se dio en el siguiente orden: suelo desnudo, intercoironal-subarbusto y coirón (Figura 2.10.b). El suelo estuvo más seco bajo los parches de coirones y más húmedo bajo los parches de suelo desnudo. La cobertura de los distintos tipos de parche fue similar entre exposiciones ($p < 0,05$) (Tabla 2.9)

Tabla 2.9 Cobertura absoluta (%) de los tipos de parches; valores medios de 2 exposiciones norte, 3 exposiciones sur y 3 Planos. No existieron diferencias estadísticas entre columnas, $p > 0,05$.

Tipo de parche	Faldeos Norte	Planos	Faldeos Sur
Coirón	32	32	26
Intercoironal	26	30	31
Suelo desnudo	26	25	23
Subarbusto	16	13	20
Cobertura vegetal total	74	75	77

Figura 2.10 Contenido hídrico del suelo (%) a 0-15 cm de profundidad medidos sobre parches de vegetación en sitios con exposición Norte (n=2), Sur (n=3) y Planos (n=3). A) Contrastes de Tukey entre sitios, B) contrastes de Tukey entre tipos de parches. Mediciones realizadas en enero de 2007. Letras distintas indican diferencias estadísticas



2.4 Discusión

2.4.1 El clima y la retención hídrica del suelo

El régimen de precipitación en el sur de Santa Cruz, con lluvias distribuidas a lo largo del año (Soto y Vazquez 2000, Figura 2.1) y ausencia de tormentas, diferencian a esta región de la mayor parte de Patagonia (Paruelo et al. 1998a). Los años húmedos están asociados en otros ambientes áridos a la ocurrencia de tormentas (Golluscio et al. 1998), pero en la Estepa Magallánica seca estos eventos son escasos y de poca magnitud. Se registraron en promedio siete eventos mayores de 10 mm por año, y el de mayor volumen fue de 27,4 mm. El régimen de precipitaciones en los años húmedos (2002 y

2003) no se caracterizó en este sitio por un aumento en el número de eventos de gran volumen (datos no mostrados).

En la Estepa Magallánica seca, del 90% de las lluvias se produjeron en pequeños eventos menores a 5 mm (Figura 2.2). Este tipo de precipitaciones es característico de los ambientes áridos y semiáridos (Sala y Lauenroth 1982, Loik et al. 2004, Reynolds et al. 2004). Sin embargo, la frecuencia de estas lluvias de poco volumen fue muy elevada en comparación a otros estudios: por ejemplo los desiertos de Mojave, Sonora y Chihuahua (Méjico) presentaron entre el 35 y el 63% de lluvias <5mm (Reynolds et al. 2004), y las praderas de pastos cortos de Colorado (EEUU), el 75% (Sala y Lauenroth 1982). Nuestros resultados se alinean con lo planteado por Loik et. al (2004) a escala regional, donde la proporción de eventos de poco volumen (<5 mm) aumenta en los sitios de menor temperatura media anual.

Una lluvia es “efectiva”, es decir disponible para la vegetación, cuando el balance entre el volumen de precipitación y las pérdidas de agua es positivo (Fernández 2007). El concepto de lluvia efectiva está relacionado también a las características de la vegetación que determinaran finalmente que las lluvias puedan ser utilizadas. Los eventos menores a 5 mm no fueron considerados inicialmente relevantes en la ecología de los ambientes áridos, ya que tienen alta probabilidad de evaporarse sin influir en la productividad primaria (Reynolds y Martin 1968; citado en Sala y Lauenroth 1982). Luego, Sala y Lauenroth (1982, 1985) mostraron que estas lluvias producen una respuesta inmediata en las plantas, relacionada al aumento del potencial hídrico foliar y de la conductancia estomática. Estudios más recientes mostraron, además, que la importancia de los eventos de poco volumen está relacionada con las condiciones de humedad previas en el suelo y a la secuencia con la que ocurren (Reynolds et al 2004). En este contexto, la baja retención hídrica en la superficie del suelo y los cortos intervalos entre lluvias (1 a 3 días) en la Estepa Magallánica Seca (Tabla 2.1), aumentarían la probabilidad de que infiltren y estén disponibles para la vegetación.

2.4.2 Dinámica del agua en el suelo

En este régimen isohidro, la temperatura de suelo fue la principal variable que determinó la dinámica estacional del agua en el perfil (Tabla 2.8), tal como mostraron (Coronato y Bertiller 1996) en otra estepa patagónica. La baja temperatura del suelo durante otoño, invierno y primavera produjo en general un largo periodo húmedo. En otras áreas de Patagonia, en general el suelo está seco en períodos más prolongados. Por ejemplo, modelos hídricos para el Distrito Occidental (150 mm pp anual) mostraron que el suelo superficial tiene una alta probabilidad de estar seco desde agosto a abril (Puelo y Sala 1995) y observaciones en el Distrito Subandino (350 mm pp anual) mostraron que los suelos permanecieron secos desde octubre a julio (Defossé y Bertiller 1990). Además de la temperatura, la humedad del perfil estuvo condicionada también por las precipitaciones estacionales acumuladas (Coronato y Bertiller 1996) y por la humedad en periodos previos (Schwinning et al. 2005). Estas variables: temperatura, precipitación y humedad en el perfil en períodos previos, determinaron que el suelo en años húmedos (2002 y 2003) permaneciera seco solamente durante tres meses en el verano. Las bajas precipitaciones del comienzo de otoño en los años 2001 y 2004 determinaron que los períodos secos se extendieran hasta fines de esta estación. Aún durante el período de sequía y tomando una escala temporal diaria, se registraron días con relación pp/Et_0 mayor a uno (Tabla 2.2), que probablemente determinaron cortos períodos de disponibilidad de agua (pulsos) dentro de la estación seca (Sala et al. 1992).

Los periodos secos fueron más intensos en las capas superficiales (evaluadas por los sensores entre los 10 y los 25 cm de profundidad). La superficie del suelo pierde humedad por evaporación directa, un efecto que se acentúa por la demanda atmosférica estival y la acción del viento (Bertiller y Coronato 1994). En el verano, las capas superficiales e intermedias pierden además agua por efecto de la transpiración (Paruelo et al 1995), ya que tienen en general mayor biomasa y actividad radical que las profundas (Singh et al. 1998, Fernández 2007). Otros estudios de zonas áridas han demostrado que hasta el 70% del agua que transpiran las plantas proviene de las capas de hasta 40 cm de profundidad (Reynolds et al. 2004). Estos procesos determinaron que la humedad sea más variable entre estaciones en la superficie del suelo que en profundidad (Figura 2.7) lo que coincide con resultados de otras regiones áridas (Sala et al. 1992, Paruelo y Sala 1995, Singh et al. 1998, Reynolds et al. 2000, Chen et al. 2007a).

La recarga del perfil, al igual que en otras áreas de Patagonia, se produjo en otoño-invierno. En el caso de la Estepa Magallánica, la recarga estuvo asociada a una mayor proporción de días con $pp > E_{t0}$, mientras que por ejemplo, en el Distrito occidental (Paruelo et al 1995) y el Distrito Subandino (Defossé et al. 1990), la recarga coincide con el aumento del volumen de precipitación en el periodo frío. La baja retención hídrica de los suelos en el sur de Santa cruz (3% promedio) explica la recarga anual con las pequeñas lluvias de otoño-invierno. Un evento típico de 5 mm podría infiltrar hasta 15 cm de profundidad en estos perfiles. Otros autores mostraron a partir de modelos de dinámica hídrica que la probabilidad de recarga del suelo durante el año disminuye con la profundidad (Reynolds 2004, Paruelo 1995, Sala et al 1992), y es posible que en algunos años las capas más profundas permanezcan secas. Sin embargo, en las cuatro temporadas evaluadas en esta tesis, el suelo se humedeció en otoño-invierno y alcanzó valores de capacidad de campo hasta los 60 cm de profundidad. Estos suelos contienen gravas de diferentes tamaños por debajo de los 30 cm (Lamoreux et al 2005), y en función de esto el frente de mojado real de las lluvias podría ser mayor (Paruelo et al. 1988). Además, en estas latitudes la precipitación en forma de nieve es frecuente, y esto pudo haber sido un factor importante en la recarga del perfil ya que por unidad de precipitación la nieve es más efectiva que la lluvia para incrementar el contenido hídrico del suelo (Loik et al. 2004).

En cuanto al drenaje profundo, éste constituye una baja proporción de las pérdidas de agua en los sistemas áridos (Paruelo et al. 1998a). En la Estepa Magallánica seca al igual que en otros sitios con precipitaciones anuales cercanas a 200 mm (Paruelo et al. 2000) las pérdidas por drenaje fueron improbables.

2.4.3 Periodo potencial para el crecimiento

El periodo potencial para el crecimiento de las plantas fue corto. A pesar de que el suelo se mantuvo húmedo un largo periodo del año, las temperaturas fueron limitantes hasta mediados de primavera. Modelos de regresión desarrollados para la región muestran que, en base a la temperatura media de julio y la precipitación media anual, el crecimiento comenzaría el 4 de octubre y se prolongaría durante 131 días hasta mediados de febrero (Jobbágy et al 2002). Un período similar fue estimado a partir de las temperaturas medias diarias superiores a 10° en este estudio (128 días), que permitirían el crecimiento a partir de octubre y serían nuevamente limitantes a partir del mes de abril (Tabla 2.1). El periodo de crecimiento real podría ser menor si se tiene en

cuenta la limitante por estrés hídrico en suelo durante los meses de enero y febrero (Figura 2.4 y 2.5).

2.4.4 Exposiciones: microclima y potencial hídrico en suelo

La exposición generó un gradiente de humedad y temperatura. La diferencia en la temperatura media del perfil del suelo entre la exposición más cálida (norte) y las más frías (exposición sur y plano) fue de cerca de 1°C en todas las estaciones del año. Gradientes de humedad y temperatura entre posiciones del paisaje han sido observados en diferentes ambientes. Por ejemplo, en piedemontes de EEUU la temperatura de suelo entre exposiciones norte y sur presentó hasta 7°C de diferencia en la estación fría (Cantlon 1953) y Coronato y Bertiller (1996) encontraron diferencias en temperatura de hasta 5° C en primavera entre una exposición norte y un sitio plano en una estepa del oeste Patagónico. Las diferencias más marcadas de estos estudios se corresponden a sitios con mayor pendiente y posiciones topográficas más elevadas que los analizados en la Estepa Magallánica seca.

Las mayores temperaturas registradas en la exposición norte generaron períodos secos más intensos y de mayor duración, especialmente en las capas superficiales del suelo (Figuras 2.4. a 2.5). Los períodos secos más prolongados determinan una menor disponibilidad final de agua para la vegetación (Knapp et al. 2002), y podrían influir en la producción de biomasa aérea, un aspecto que será discutido en el Capítulo 4. El suelo en profundidad (60 cm) se mantuvo húmedo todo el año, excepto en el faldeo norte que presentó un período seco en verano. Es posible que el déficit hídrico en las capas superficiales del perfil haya inducido una mayor utilización por parte de la vegetación de la humedad en horizontes más profundos. Singh et al. (1998) plantearon que en años de sequía pueden ser las capas profundas las que aporten un mayor volumen de agua a la transpiración.

2.4.5. Parches de vegetación: efecto sobre la disponibilidad de agua.

En Potrok Aike, la vegetación distribuida en forma de parches generó heterogeneidad en la disponibilidad espacial del agua en la superficie del suelo. Las plantas no sólo adquieren recursos variables en el tiempo y en el espacio (Titusb et al. 2002) sino que pueden modificar los patrones de disponibilidad mientras se encuentran activas (Ryel et al. 1996). Otros autores (Aguiar y Sala 1999, Ryel et al 1996) demostraron que existen gradientes de humedad en el suelo asociado a la distancia de parches de vegetación, ya que en áreas de suelo desnudo aumenta la velocidad de la evaporación, pero se reducen las pérdidas por transpiración por una menor densidad de raíces. El balance de estos procesos lleva en general, a que los parches vegetados tengan un menor contenido hídrico que los de suelo desnudo, y esta diferencia depende del tipo de cobertura vegetal. Nuestros resultados mostraron que durante la temporada de crecimiento, el suelo cubierto por parches de coirones se mantuvo más seco. En orden creciente de humedad se ubicó el suelo cubierto por parches de subarbustos- intercoironal y suelo desnudo. La densidad de raíces bajo los parches podría explicar en parte este gradiente y esto será discutido en vista de los resultados del Capítulo 3.

CAPÍTULO 3 ESTRUCTURA RADICAL Y DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA DE RAICES EN EL PERFIL DEL SUELO

3.1 Introducción

La disponibilidad de agua para la vegetación está relacionada a las condiciones atmosféricas locales, a factores edáficos ya discutidos en esta tesis y también a las características estructurales del sistema radical: la profundidad de raíces, la extensión lateral y el grado de superposición con los sistemas radicales de otras plantas (Casper y Jackson 1997). La profundidad, densidad y distribución de la biomasa de raíces definen el volumen del suelo desde el cual las plantas pueden potencialmente extraer agua y nutrientes y afecta la capacidad de respuesta ante pulsos de diferentes tamaños (Ogle y Reynolds 2004). La superposición del sistema radical con otras plantas de la misma o distinta especie determinan una competencia potencial por los recursos (Casper y Jackson 1997); sin embargo, esta competencia podría ser mínima si existe diferenciación temporal en el uso de los mismos (Reynolds et al. 2000, Golluscio 2005).

A nivel global, los sistemas radicales más superficiales se encuentran en los biomas de tundra y en las regiones de pastizales gramíneos, mientras que sistemas radicales profundos están asociados a aquellos dominados por leñosas (Jackson et al. 1996). La profundidad que alcanzan las raíces en el perfil del suelo está relacionada directamente con la forma de vida y con las condiciones ambientales. Los árboles y arbustos tienen sistemas radicales profundos, y en orden decreciente se ubican los subarbustos, hierbas y gramíneas perennes, suculentas y anuales (Schenk y Jackson 2002). Schenk y Jackson (2002) analizaron especies que se desarrollan en sitios con menos de 1000 mm de precipitación anual, y encontraron una correlación positiva entre la máxima profundidad de raíces y el volumen de precipitación anual. En el caso de los arbustos tuvo mayor incidencia la distribución estacional de las lluvias: los sistemas radicales fueron más profundos en ambientes con lluvias invernales que aquellos con lluvias de verano: en los árboles la relación no fue significativa.

Según el modelo de Walter (1971), la coexistencia de herbáceas y leñosas es posible debido a que usan el agua almacenada a distinta profundidad en el suelo. El modelo asume que las gramíneas utilizan el agua almacenada en superficie ya que tienen raíces superficiales y los árboles y arbustos el agua a mayor profundidad. Esta separación espacial parece cumplirse en ambientes con precipitaciones menores a 500 mm anuales y en aquellos con régimen de precipitación invernal (Schenk y Jackson 2002). Un ejemplo de esto son las gramíneas y arbustos del distrito occidental patagónico, donde las lluvias se producen principalmente en invierno (Sala et al. 1997). Allí se ha observado que las gramíneas utilizan pulsos frecuentes que se almacenan por cortos periodos en la superficie del suelo, ya que tienen sistemas radicales concentrados por encima de los 30 cm de profundidad (Soriano y Sala 1983, Soriano et al. 1987, Sala et al. 1989), mientras que los arbustos, que tienen sistemas radicales más desarrollados (Fernández y Paruelo 1988) absorben agua a mayor profundidad y utilizan pulsos infrecuentes de larga duración (Jobbagy et al 2000). Tal como fue propuesto por Reynolds et al (2004), este patrón en el uso del agua no sería aplicable a comunidades que, como las de las gramíneas y subarbustos de las estepas del sur patagónico, no tienen una marcada estacionalidad en las precipitaciones.

El objetivo de este capítulo fue caracterizar la estructura y la distribución de biomasa de raíces en el suelo relacionados con el uso del agua en los ambientes xéricos, para los tres tipos funcionales presentes en la Estepa Magallánica seca: gramíneas cortas, coirones y subarbustos.

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Descripción de la estructura del sistema radical

Se realizó una descripción cualitativa de la estructura del sistema radical de *Poa duseinii*, *Festuca gracillima* y *Nardophyllum bryoides*. Estas especies son dominantes de los estratos de gramíneas cortas, gramíneas medianas (coirones) y subarbustos, respectivamente. Esta descripción se realizó en una terraza glacifluvial (sitio plano descrito en el capítulo 1, no clausurado), unidad dominante en superficie en la Estepa Magallánica (Oliva et al. 2001). Este sitio se encuentra bajo pastoreo continuo de ovejas con carga ajustada anualmente a partir de la oferta forrajera del pastizal (carga ovina: 0,3 EOP.ha⁻¹.año⁻¹ aprox.).

En el subarbusto se seleccionaron tres individuos de aproximadamente 40 cm de diámetro, alrededor de los cuales se excavó siguiendo la dirección de las raíces gruesas. En el caso de las gramíneas, tres individuos de cada especie (*Poa duseinii*, 8 cm de diámetro de corona y *Festuca gracillima* 12 cm de diámetro de corona) se extrajeron con una pala y se limpiaron manualmente en el campo. Se fotografiaron los individuos con las raíces descubiertas. Sobre las fotografías se digitalizaron con un editor de imágenes las raíces visibles y se realizó un esquema de la estructura del sistema radical para cada caso (Soriano y Sala 1983).

Para cuantificar la biomasa de raíces y analizar la distribución vertical y horizontal del sistema radical de *P. duseinii*, *F. gracillima* y *N. bryoides*, se utilizó el método de “Tabla de púas” (Böhm 1979). En el sitio de terraza mencionado en el anterior párrafo (sitio plano) se seleccionaron otros tres individuos de cada especie (Tabla 3.1). Se realizó una calicata al costado de cada individuo y se colocó la tabla con clavos sobre la cara visible del perfil. Luego se realizó un corte con una tabla de acero afilada y se obtuvo un monolito de suelo de 5 cm de espesor, 40 de ancho y 40 de largo en *Festuca gracillima* y *Nardophyllum bryoides*, y de 25 cm de ancho y 40 cm de largo en *Poa duseinii*. En todos los casos se ubicaron clavos equidistantes (cada 5 cm) en toda la superficie de la tabla.

Los panes de suelo fueron acondicionados en laboratorio y lavados en posición horizontal con una ducha de mano hasta la remoción completa de suelo. Las raíces quedaron sujetas entre los clavos con una distribución similar a la que tenían en condiciones de campo. Estas raíces fueron cortadas en cuadrantes (5 x 5 cm., entre clavos) y secadas en estufa hasta peso constante para determinar peso seco. Las raíces de *Nardophyllum bryoides* fueron separadas en raíces finas (≤ 2 mm) y gruesas (>2 mm). Se determinó la distribución de biomasa a distintas profundidades del suelo (cada 5 cm, hasta 40 cm de profundidad) y distancias al centro de la planta (a intervalos de 5 cm desde el centro de la planta, hasta 20 cm de distancia hacia ambos lados).

Tabla 3.1 Diámetro medio de corona (gramíneas) y diámetro medio de la porción aérea del subarbusto, individuos muestreados con el método de Tabla de púas. Entre paréntesis se presenta el desvío estándar.

Especie	ALTURAS (cm)	Diámetro (cm)
Poa dusenii	4 (1)	9 (1,0)
Festuca gracillima	7 (1,8)	28 (7,6)
Nardophyllum bryoides	3,2 (0,7)	78 (36,5)

Los datos de biomasa de raíces a cada lado del eje central de la planta se promediaron para cada distancia al eje. Se realizó un ANOVA de dos factores con “distancia al eje” (0-5, 5-10, 10-15 y 15-20 cm), “profundidad del suelo” (0-5, 5-10, 10-15, 15-20, 20-25, 30-35, 35-40 cm) y la interacción entre éstos ($p < 0,05$). El análisis se realizó por separado para cada especie con el test de Duncan.

3.3 Resultados

3.3.1 Estructura del sistema radical

Poa dusenii, gramínea corta perenne, presentó una densa cabellera de raíces adventicias de unos 10 cm de largo, aunque algunas raíces alcanzaron los 28 cm. El individuo de la Figura 3.1 puede considerarse de un tamaño representativo de la población ya que esta especie en ambientes pastoreados moderadamente suele tener de 4 a 7 cm de altura (Correa 1978).

En el caso del coirón de *Festuca gracillima* de la Figura 3.2, el sistema radical presentó una densa cabellera de raíces adventicias de 20 cm de largo, aunque en individuos de mayor tamaño las raíces alcanzan una mayor profundidad en el suelo (como se verá en la Figura 3.4)

El subarbusto *Nardophyllum bryoides* presentó un denso agregado de raíces finas en la parte superficial del perfil del suelo. Las raíces principales de mayor longitud (hasta 1,5 m) y grosor ($>0,5$ cm de diámetro), en lugar de profundizar en el perfil, se curvan al alcanzar unos 30-40 cm de profundidad y se prolongan lateralmente, haciéndose más profundas a medida que se alejan del centro de la planta. En el individuo de la Figura 3.3, una de las raíces gruesas llegó a 28 cm de profundidad y se prolongó unos 70 cm lateralmente.

Figura 3.1 Fotografía y esquema del sistema radical de *Poa duseinii*

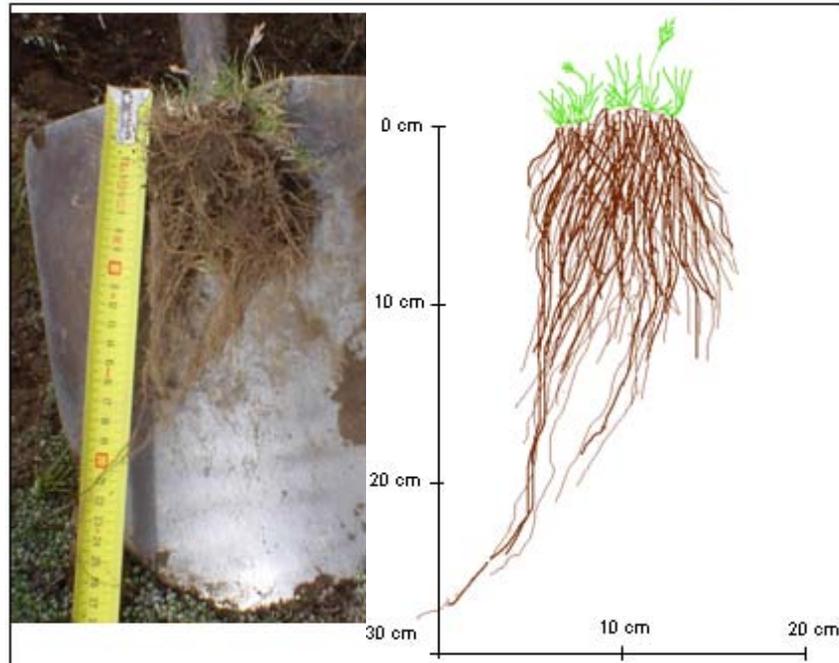


Figura 3.2 Fotografía y esquema del sistema radical de *Festuca gracillima*



Figura 3.3 Fotografía y esquema del sistema radical de *Nardophyllum bryoides*.



3.3.2 Distribución de la biomasa radical en el perfil del suelo

En las gramíneas la biomasa total de raíces decrece rápidamente desde el centro hacia la periferia de la planta y desde las capas superficiales a las profundas del suelo (Figura 3.4). Las diferencias de biomasa desde el centro hacia los extremos de la planta fueron estadísticamente significativas a las profundidades de 5 y 10 cm en *Festuca gracillima* y a 5 cm en *Poa duseinii*. Por otro lado, en el subarbusto la densidad de total de raíces, gruesas y finas, fue similar entre las distancias del eje central analizadas en todas las profundidades (Figura 3.4 E y F)

La biomasa radical cosechada del subarbusto *Nardophyllum bryoides* hasta los 40 cm profundidad fue en promedio de 6,93 gMS/dm³ de suelo, de los cuales 4,38 g correspondieron a raíces finas (diámetro <2 mm). La biomasa de raíces finas del subarbusto superó en 2,2 veces la densidad de raíces de *Festuca gracillima* (1,94 gMS/dm³ de suelo) y 6,5 veces la densidad de raíces de *Poa duseinii* (0,68 gMS/dm³ de suelo). En la Figura 3.4.D se muestra la distribución de las raíces gruesas en *Nardophyllum bryoides*. Las raíces que se extienden lateralmente se manifiestan en los picos discontinuos de biomasa entre 5-10 cm y los 20-25 cm de profundidad.

Las dos gramíneas y el subarbusto concentraron una gran proporción de raíces en la superficie del suelo. Las tres especies tuvieron más del 50% de las raíces acumuladas a 10 cm de profundidad. *Poa duseinii* es la especie con raíces más superficiales, con el 95% de su biomasa acumulada a los 15 cm de profundidad, mientras que en el coirón y el subarbusto este porcentaje fue acumulado a los 35 cm de profundidad (Figura 3.5).

Figura 3.4 Distribución de biomasa de raíces de A) *Poa duseonii*, B) *Festuca gracillima*, C y D) Raíces finas y gruesas de *Nardophyllum bryoides* por profundidad del suelo y distancia al centro de la planta, creciendo en un sitio plano de terraza glacifluvial en la E. Magallánica seca. E) biomasa radical a 5 cm de profundidad para *Poa duseonii* y *Festuca gracillima*, F) *Nardophyllum bryoides* (gruesas y finas), letras distintas muestra diferencias entre distancias al centro de la planta para cada especie, test de Duncan, $p > 0,05$.

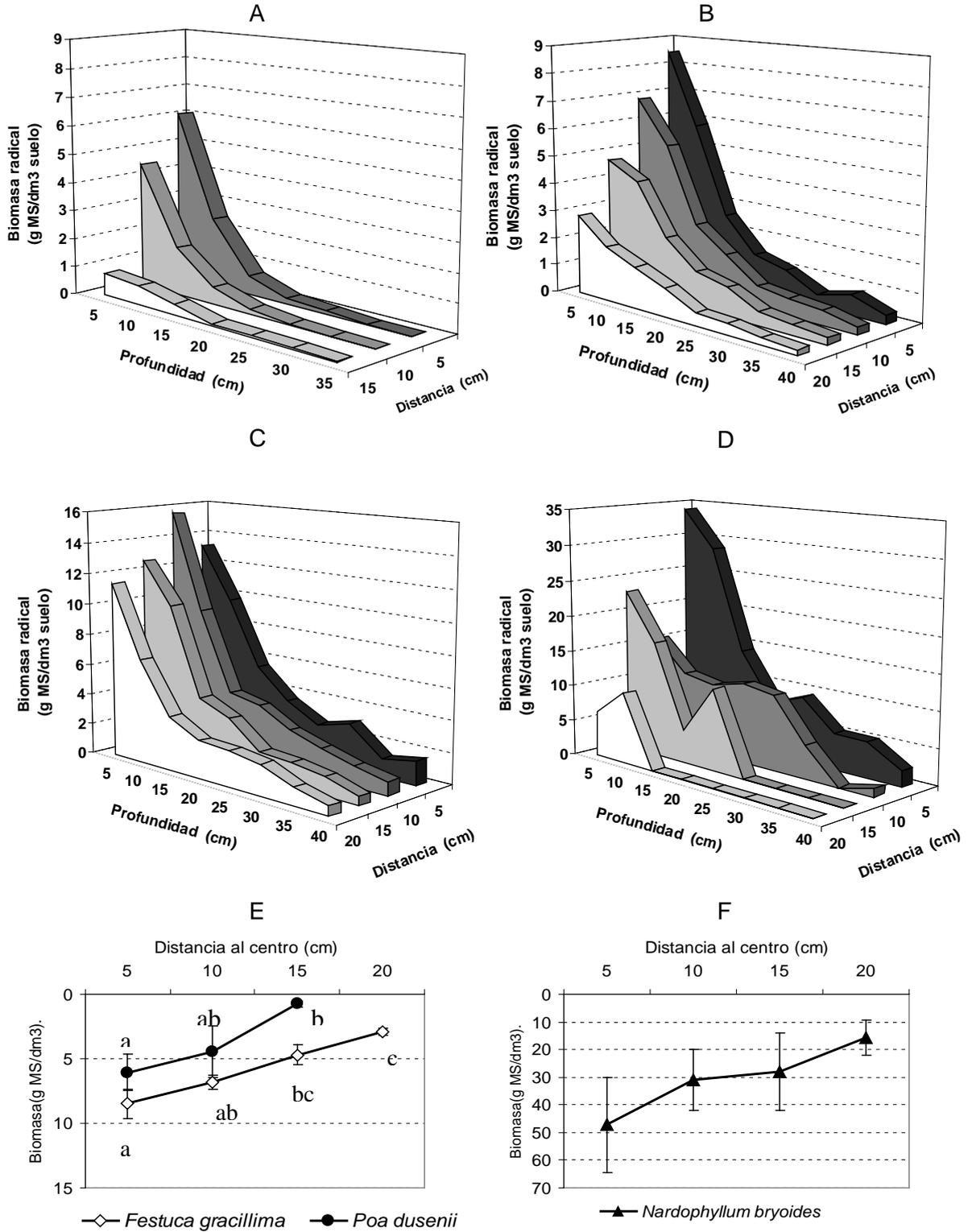
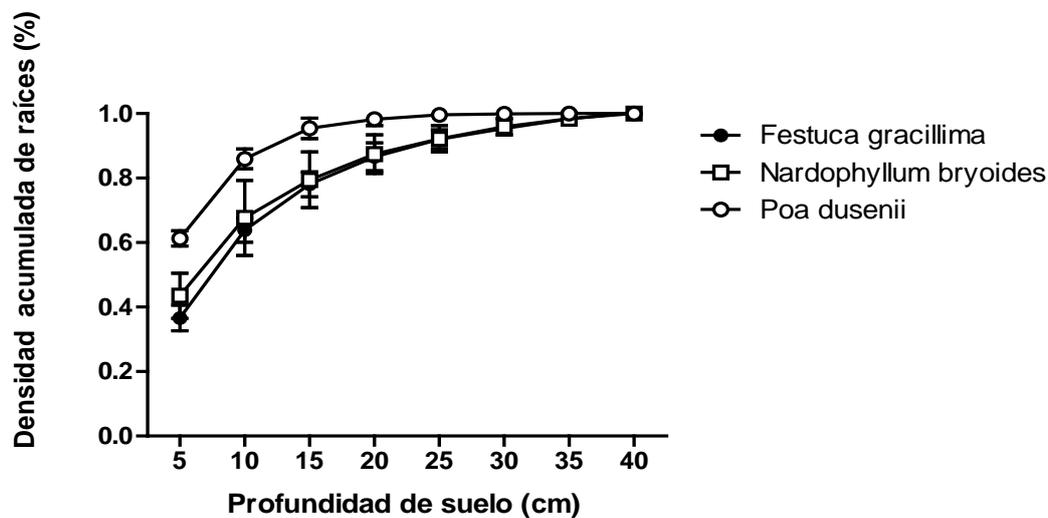


Figura 3.5 Biomasa radical acumulada (%) y cada 5 cm de profundidad del suelo, para tres especies *Festuca gracillima* (coirón), *Poa duseinii* (gramínea corta) y *Nardophyllum bryoides* (subarbusto), creciendo en un sitio plano de terraza glacifluvial en la E. Magallánica seca.



3.4 Discusión

Las raíces en este ecosistema están concentradas cerca de la superficie, en concordancia con la distribución de los principales recursos: agua (Sala et al. 1992, Paruelo y Sala 1995), Figura 2.9) y nutrientes (Jobbagy y Jackson 2001, Austin et al. 2004). Tanto las gramíneas como el subarbusto acumularon una alta proporción de raíces en los primeros 10 cm del suelo: 86% para *Poa duseinii*, 68% para *Festuca gracillima* y 69% para *Nardophyllum bryoides*.

Según Golluscio (2005), las gramíneas pertenecientes a los géneros *Poa*, *Bromus*, *Hordeum* y *Stipa* (coirón) del distrito occidental patagónico constituyen un tipo funcional homogéneo en cuanto a la distribución de raíces. Para esta comunidad, en cambio, nuestros resultados mostraron que *Poa duseinii* se diferencia de *Festuca gracillima* en la distribución de raíces. *Festuca gracillima* presentó raíces hasta 40 cm de profundidad, mientras que en *Poa duseinii* a partir de los 20 cm la biomasa radical fue baja (<0,5 grMS/dm³). La biomasa de raíces acumulada hasta los 10 cm de profundidad en *Poa duseinii* fue mayor (86%) a la registrada por Soriano et al. (1987) para *Poa ligularis* en Chubut, que a la misma profundidad acumuló el 51% de la biomasa radical. Posiblemente, el sistema radical más superficial en *Poa duseinii* esté relacionado a menor tamaño de canopeo comparado con *P. ligularis*, al régimen de precipitación y a la distribución de agua en el suelo.

Los valores de distribución de raíces obtenidos para *Festuca gracillima* fueron similares a los obtenidos en otros estudios en Patagonia. Los coirones amargos *Stipa speciosa* y *Stipa humilis* estudiados por Soriano et al. (1987) en el distrito occidental, acumularon a los 10 cm de profundidad del suelo el 54 y 61% de la biomasa de raíces, respectivamente. A la misma profundidad, comunidades de *Stipa* sp. (160 mm. pp. anual) presentaron el 58% de la biomasa de raíces y comunidades de coirón blanco *Festuca pallescens* de 63% (290 mm pp. anual) (Schulze et al. 1996).

Las dos gramíneas estudiadas mostraron una alta concentración radical bajo el canopy de la planta y una rápida disminución al aumentar la distancia al centro del individuo, un patrón similar a lo descrito en Soriano et al. (1987) para *Stipa humilis* y *Poa ligularis*. Tanto para éstas como para nuestras especies, la vegetación estructurada en parches genera una distribución de raíces espacialmente discontinua en la superficie (Soriano et al. 1987), con parches con alta densidad de raíces asociadas a la vegetación y parches con baja densidad de raíces asociadas al suelo desnudo.

El subarbusto *Nardophyllum bryoides* concentró en superficie una proporción muy alta de raíces en comparación con otras leñosas patagónicas. Golluscio (2005) analizó los sistemas radicales de *Senecio filaginoides*, *Mulinum spinosum* y *Adesmia campestris*, especies que registraron la mayor proporción de sus raíces entre los 40 a 70 cm de profundidad del suelo y una profundidad máxima de 170 cm. Una distribución de raíces similar a la del subarbusto *N. bryoides*, se obtuvo en semidesiertos dominados por *Nassauvia glomerulosa* (125 mm de precipitación), con un 79% de la biomasa radical concentrada de 0-10 cm de profundidad del suelo (Schulze et al. 1996).

Muchas plantas leñosas son capaces de tomar recursos de capas del suelo superficiales y profundas (Dawson y Pate 1996). La particularidad observada en *N. bryoides* fue que, además de un complejo sistema radical con raíces secundarias en superficie, las raíces gruesas se desvían lateralmente sin que haya una restricción física evidente en el suelo. Un mayor volumen de agua podría ser almacenado bajo los parches de suelo desnudo (Soriano 1990) y este recurso podría estar disponible en la Estepa Magallánica sólo para los subarbutos a través de las raíces que alcanzan gran longitud y se extienden lateralmente.

El modelo propuesto por Walter (1971) conocido como el modelo “de las dos capas” basado en la distribución de raíces, en el cual las gramíneas absorben agua de superficie y los arbustos de capas profundas no sería aplicable para las gramíneas y subarbusto del presente estudio por la alta superposición de raíces de estas especies en el perfil del suelo. En sistemas con lluvias estivales o no estacionales, como es el caso de la Estepa Magallánica seca, la idea planteada por Reynolds et al. (2004) de que las distintas formas de vida estarían “todas tomando de la misma copa”, sería la más apropiada.

Los patrones fenológicos podrían determinar que las especies difieran en el uso del agua en el tiempo (Golluscio 2005). *Poa duseunii* podría ser la especie con mayor ventaja en el uso de las precipitaciones por combinar un sistema radical superficial y tener una fenología temprana. *Poa duseunii*, que fue clasificada como especie “oportunista temprana” por (Oliva et al. 2001b), florece entre octubre y noviembre (obs. personales) y podría usar el agua almacenada en el suelo en un período en que la demanda atmosférica es baja. En cambio, *Festuca gracillima*, clasificada como oportunista tardía, florece ya entrada la estación de verano. Esto hace suponer que el uso de los recursos en estas gramíneas estaría separado en el tiempo. El subarbusto *Nardophyllum bryoides*, podría adquirir agua almacenada bajo los parches de suelo desnudo, pero también podría comportarse como especie oportunista y utilizar el agua de las capas superficiales en los periodos en los cuales se encuentran húmedas (Bucci et al. 2009).

La distribución de raíces de las principales especies en la Estepa Magallánica seca explica en parte el reemplazo de gramíneas de *Festuca gracillima* por especies leñosas no forrajeras, como *N. bryoides*, por efecto del pastoreo. Los recursos del suelo,

principalmente agua, liberados por la pérdida de cobertura de gramíneas quedaría disponible para los subarbustos. Debido a su distribución de raíces, bajo tales condiciones éstos podrían aprovechar los eventos de lluvia de diferentes tamaños.

**CAPÍTULO 4 RESPUESTA DE LA VEGETACIÓN A LAS
VARIACIONES ESPACIALES Y TEMPORALES DEL AGUA EN
EL SUELO**

4.1 Introducción

La productividad primaria anual neta (PPAN) representa la entrada de carbono y energía del ecosistema (Odum 1971). Esta variable está relacionada con el ciclo de los nutrientes (Austin et al. 2004). Desde el punto de vista aplicado determina el forraje disponible para los herbívoros y afecta la producción secundaria: la capacidad de carga (Oosterheld et al. 1992), la señalada y la producción de carne (Cingolani et al. 1998). Por estos motivos, mucho esfuerzo se han puesto en determinar la distribución espacial de la productividad primaria neta (Sala et al. 1988, Paruelo et al. 2004), en relacionarla con variables ambientales (Paruelo et al. 1997, Paruelo et al. 2000, Swemmer et al. 2007) y en determinar la estacionalidad del crecimiento (Fernández et al. 1991, Paruelo et al. 1997, Cingolani et al. 2002).

Dado que en los ambientes áridos el agua es el principal control de los procesos biológicos (Noy-Meir 1973), la PPAN en estos ecosistemas está relacionada a la precipitación anual. Por ejemplo, en pastizales de Estados Unidos (Sala et al. 1988) al igual que en pastizales patagónicos (Paruelo et al. 2000) la variación espacial en la precipitación anual explicó el 90% de la variación de la PPAN. Sin embargo, en el análisis temporal para un sitio determinado, el ajuste de la PPAN con la precipitación anual suele ser débil o nulo ($R^2=0,34$ Yahdjian y Sala 2006; $R^2=0,39$ Lauenroth y Sala 1992; no significativa: Jobbágy y Sala 2000), lo que supone que los factores que controlan la productividad primaria en un sitio a través del tiempo, no son los mismos que a través del espacio (Yahdjian y Sala 2006).

A escala local, el nivel de respuesta de la vegetación está relacionado con la magnitud y el momento de la precipitación, ya que no todos los eventos de lluvia modifican el contenido hídrico del suelo a la profundidad en la cual la planta tiene raíces activas (Fernández 2007). Por ejemplo, un evento de poco volumen es suficiente para producir una rápida respuesta a nivel de potencial hídrico foliar (Sala y Lauenroth 1982), mientras que para afectar el crecimiento o reproducción de las plantas se requiere de pulsos más largos y de mayor volumen (Huxman et al. 2004). Si bien todas las formas de vida vegetal presentan mejor performance cuando la disponibilidad de agua en el suelo es alta (Orians y Solbrig 1977), los periodos secos afectan especialmente el estado hídrico a nivel xilema y la producción de biomasa de las especies con raíces superficiales (Ogle K. y Reynolds 2004, Reynolds et al. 2004, Schwinning et al. 2005). En Patagonia la productividad de gramíneas es dependiente de la variabilidad anual de las lluvias, mientras que la PPAN de arbustos se relaciona con lluvias de períodos más prolongados, que incluyen las de años previos (Jobbágy y Sala 2000).

Los factores ambientales no sólo controlan la PPAN sino también la estacionalidad del crecimiento. La producción estacional de biomasa se puede caracterizar a partir de la biomasa máxima, el momento de máxima acumulación y la longitud del periodo de crecimiento (Paruelo et al. 1998 c, Paruelo y Lauenroth 1998, Paruelo et al. 2004). En general, estos parámetros han sido estudiados a partir de índices espectrales de imágenes satelitales, como NDVI (índice verde normalizado), que se relacionan directamente con la productividad primaria (Paruelo et al. 1997). El máximo valor de NDVI está positivamente relacionado con la precipitación anual (Paruelo y Lauenroth 1998). Por otro lado, la estacionalidad del crecimiento está determinada por la temperatura media anual y la disponibilidad de agua (Paruelo y Lauenroth 1998), ya que estas variables controlan el inicio y fin del crecimiento, respectivamente (Jobbágy et al.

2002). Los patrones espaciales y temporales del funcionamiento del ecosistema descritos a partir de la PPAN, dependen también de la estructura del paisaje, es decir de la proporción y diversidad de unidades fisonómicas (Paruelo et al. 2004).

La producción de biomasa, además de ser variable en el tiempo, varía también en el espacio de acuerdo a cambios de textura de suelo (Lauenroth et al. 2008), disponibilidad de nutrientes (Burke et al. 1999) y disponibilidad de agua (Coronato y Bertiller 1996). A partir de los antecedentes mencionados se puede esperar que el gradiente de humedad y temperatura generado en el suelo por las distintas exposiciones topográficas en la Estepa Magallánica seca afecten el estado hídrico foliar, la producción de biomasa o la estacionalidad en el crecimiento. Las gramíneas y subarbustos podrían también diferir en los periodos de producción de biomasa y senescencia, en función de la disponibilidad de agua en el perfil del suelo. El objetivo de este capítulo fue evaluar el período de crecimiento y estado hídrico foliar de dos gramíneas y un subarbutusto en respuesta al gradiente de humedad en el paisaje generado por la exposición.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Curva estacional de producción de biomasa

En los tres sitios clausurados con exposición norte, sur y plano (clausuras de 1 ha descritas en capítulo 1), se utilizó la metodología de corte y cosecha para generar las curvas de crecimiento y senescencia de los tres estratos presentes en el pastizal. Se realizaron cortes mensuales de biomasa aérea para determinar la dinámica de la fracción verde en subarbustos, y verde y senescida en gramíneas. Los cortes de biomasa se realizaron en el período septiembre-marzo, durante dos temporadas de crecimiento (2005-2006 y 2006-2007). En cada primavera (septiembre 2005 y septiembre 2006) se seleccionaron y marcaron individuos de coirones y subarbustos, y parches de gramíneas cortas y hierbas para su posterior cosecha.

4.2.1.1 Se marcaron en cada primavera 126 individuos de *Festuca gracillima*: 42 por exposición, de los cuales 24 fueron de tamaño grande y el resto de tamaño pequeño (20 y 8 cm de diámetro aproximado de corona respectivamente). Mensualmente, se cosechó la biomasa aérea total de tres individuos de cada tamaño (seis cortes mensuales), mediante cortes al ras del suelo.

4.2.1.2. En el caso de gramíneas cortas y hierbas, se marcaron en cada primavera 126 parches de aproximadamente 30x30 cm, 42 en cada exposición. Todos ellos presentaron una cobertura de 60-70% de intercoironal. Se cosecharon mensualmente seis parches mediante un corte al ras del suelo en un marco de 0,05 m².

4.2.1.3. En subarbustos se seleccionaron 18 individuos de *Nardophyllum bryoides*, seis por cada exposición: tres grandes (50 cm. diámetro medio) y tres pequeños (30 cm. de diámetro). Al inicio de la temporada se marcaron con alambre de cobre 105 brotes en cada individuo grande y 70 en los pequeños. En cada fecha de corte se removieron 25 brotes: 15 en individuos grandes y 10 en individuos pequeños. Se estimó la densidad de brotes en 6 individuos (un individuo grande y uno pequeño por cada exposición), mediante conteo de brotes en 3 marcos de 5x5 cm por individuo. Se consideró la biomasa acumulada en estos brotes ajustada por la densidad de brotes como el crecimiento mensual de la biomasa aérea.

4.2.1.4. En gramíneas la biomasa vegetal se separó manualmente en verde, amarillo y gris. En subarbustos, sólo se cosecharon brotes verdes, por lo que no se cuenta con las otras fracciones de biomasa. Se asumió que la biomasa verde fue la producción de biomasa acumulada hasta la fecha de corte, la fracción amarilla la biomasa recientemente senescida y la gris el material vegetal muerto acumulado en temporadas anteriores. Se calcularon las proporciones mensuales representadas por las fracciones verde, senescida y muerta expresadas como proporción de la biomasa total (verde+senescente+muerta) cosechada en cada mes.

En todos los casos, las muestras fueron secadas en estufa a 60° durante 48hs y pesadas. La biomasa se expresó en Kg MS/ha a partir de los siguientes cálculos, en el caso de gramíneas se procedió de igual manera para las otras fracciones:

Coirones (Kg.MS/ha): $FV_c \times Sup^{-1} \times cob \times 10$

Intercoironal (Kg.MS/ha): $FV_i \times cob \times 200$

Subarbusto (Kg.MS/ha): $FV_s \times \delta \times cob \times 10$

Donde:

FV_c = peso de la fracción verde cosechada de coirón (g/individuo)

FV_i = peso de la fracción verde cosechada de intercoironal (g/0,05m²)

FV_s = peso medio de los brotes verdes cosechados de subarbusto (g/brote)

Sup = superficie media de los individuos muestreados (m²/ individuo).

Asumiendo que los coirones tienen una forma circular ($\pi \cdot r^2$), donde r es el radio de los coirones cosechados. Se calculó la superficie ocupada por coirones grandes (r=0,1 m) y coirones chicos (r=0,04 m), y se utilizó la superficie media para los cálculos.

Cob = Cobertura absoluta que ocupa la forma de vida en el sitio de medición (proporción del suelo ocupado por la forma de vida, obtenido con el método de los puntos en línea, Figuras 1.4 y 1.5).

δ = Densidad de brotes (brotes/m²)

4.2.2 *Potencial hídrico foliar en dos gramíneas y un subarbusto.*

En las clausuras de 1 ha, en las tres exposiciones (FN, FS y PI), se midió el potencial hídrico en hojas de *Poa duseinii*, *Festuca gracillima* y *Nardophyllum bryoides*. En cada fecha de medición se seleccionaron aleatoriamente cinco individuos de cada especie por exposición. Se midió el potencial hídrico foliar con la técnica de la cámara de presión descrita en Scholander et al. (1965). En gramíneas, los cortes se realizaron en la base de macollos que presentaran al menos una hoja completamente desarrollada. En el caso de los subarbustos se seleccionaron tallos finos con mayoría de hojas verdes. Las mediciones se hicieron en el momento del día de mayor demanda atmosférica (mediodía). Las mediciones se realizaron con frecuencia quincenal-mensual en la estación de crecimiento (Septiembre-Mayo) para el periodo 2001-2004. Los sitios y fechas de medición coinciden con las mediciones de potencial hídrico en suelo (capítulo 2, sección 2.2.3).

4.2.3 *Mediciones ambientales*

En las clausuras permanentes ubicadas en las tres exposiciones bajo estudio se midió mensualmente el contenido hídrico del suelo con TDR (Trime FM-3, Eijkelkamp,

Giesbeek, Holanda). Para ello se instalaron 9 tubos de sondeo, tres por exposición, y se midió mensualmente el contenido hídrico volumétrico (%) de suelo con sonda tubular. Las mediciones se realizaron a dos profundidades de suelo, 0-20 cm y 20-40 cm, en tubos de acceso fijos, durante septiembre 2006 a marzo 2007. Estas mediciones coinciden con una temporada de cosecha de biomasa que se utilizó para construir la curva de acumulación de biomasa por forma de vida (sección 4.2.1).

Los detalles metodológicos para obtención de datos de lluvia y temperatura mensual fueron descriptos en el punto 2.2.1.

4.2.4 Análisis estadístico

Excepto cuando se indique de otro modo, el nivel de significancia considerado para las comparaciones fue de $p < 0,05$.

Para cada forma de vida, el período de crecimiento se definió como el intervalo de tiempo en el cual se registró un incremento significativo ($p < 0,1$) de biomasa verde entre períodos de cosecha. Para esto se realizó un ANOVA de mediciones repetidas con contrastes entre la primera fecha de corte y las subsiguientes. En el caso de que alguno de los contrastes resultara significativo se tomó esta fecha como punto de partida para realizar nuevos contrastes y definir los siguientes periodos de crecimiento. Por ejemplo, si el contraste entre la fecha 1 y 2 no fue significativo, se procedió a comparar las fechas 1 y 3. Si este incremento fue significativo se definió que entre las fechas 1 y 3 hubo crecimiento. El siguiente contraste se realizó entre las fechas 3 y 4, y así sucesivamente.

Se analizó el efecto de la exposición sobre las curvas de crecimiento con ANOVA de mediciones repetidas de un factor, para cada forma de vida. El factor de clasificación fue la exposición, con 13 repeticiones en intercoironal y subarbustos y 14 repeticiones en coirones. Cada repetición corresponde a una fecha de cosecha de biomasa (por ejemplo, en intercoironal oct05-mar06/sep06-mar07). Se realizaron contrastes de Tukey entre exposiciones

Se realizaron correlaciones entre la biomasa verde mensual por estrato (gramíneas cortas y hierbas, coirones y subarbustos) y biomasa verde mensual total (gramíneas cortas+coirones+subarbustos) con las siguientes variables ambientales: contenido hídrico de suelo mensual a 0-20 y 20-40 cm de profundidad, temperatura media mensual del aire y precipitación mensual. Se utilizó el Proc Corr de SAS (8.0).

Se analizó el efecto de la exposición sobre el potencial hídrico de hoja por especie (*Poa duseinii*, *Festuca gracillima* y *Nardophyllum bryoides*) con ANOVA de dos factores: exposición (FN, FS y P) y estación del año (tres niveles: otoño, primavera, verano), mediante el proceso GLM de SAS (8.0), con contrastes de Tukey.

La relación entre potencial hídrico foliar y potencial hídrico de suelo se analizó mediante una regresión lineal múltiple, con el proceso REG SAS, modo stepwise. La regresión se realizó entre los potenciales hídricos de cada especie y los potenciales hídricos de suelo a 10, 25 y 60 cm de profundidad (Capítulo 2). Esta relación sólo se analizó para las mediciones de verano.

4.3 Resultados

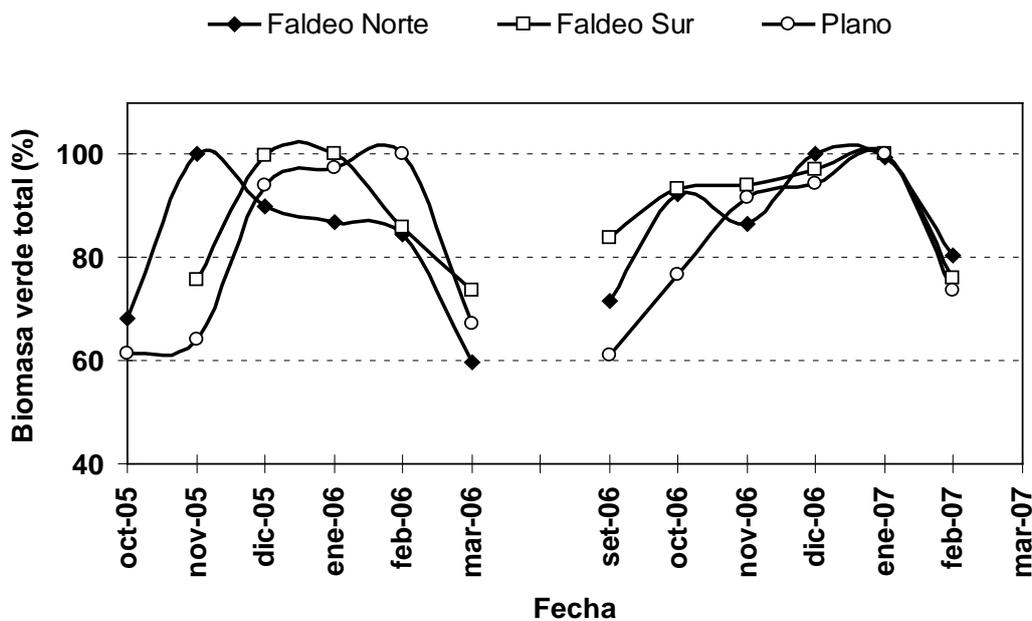
4.3.1 Dinámica de la producción de biomasa durante la estación de crecimiento

4.3.1.1 Biomasa verde total

En la temporada de crecimiento 2005-2006 la biomasa verde en los sitios de estudio alcanzó valores máximos entre 1.026 y 1.233 kgMS/ha, considerando la fracción verde de los tres estratos (subarbustos, coirones e intercoironal). La máxima acumulación de biomasa se registró en noviembre en la exposición norte, entre diciembre y enero en la exposición sur, y en febrero en el plano (Figura 4.1).

En la segunda temporada evaluada, 2006-2007, los valores máximos de biomasa se registraron entre diciembre y enero en las tres exposiciones (FN: 1260 kg.Ms/ha; FS: 920 kgMS/ha; Pl: 1100 kg.MS/ha) (Figura 4.1).

Figura 4.1 Biomasa verde total mensual, expresada como porcentaje (100= biomasa máxima acumulada) para un faldeo con exposición norte, uno sur y un sitio plano, en la Estepa Magallánica seca. Temporadas de crecimiento 2005-2006 y 2006-2007



4.3.1.2 Biomasa de los tipos funcionales

Biomasa verde

La exposición y el tiempo fueron factores significativos en las curvas de acumulación de biomasa verde del intercoironal, donde el faldeo sur presentó mayor producción de biomasa (Tabla 4.1). En coirones y subarbustos, no se registraron diferencias entre exposiciones y la dinámica anual de la biomasa verde se manifestó porque el factor tiempo fue significativo en el análisis (Tabla 4.1). No existió interacción entre los factores evaluados: exposición y tiempo.

El intercoironal presentó un crecimiento temprano en las tres exposiciones ($p < 0,1$), que abarcó el periodo noviembre-diciembre de la temporada 2005-2006. Luego, parece haber habido un importante crecimiento entre marzo y septiembre de 2006 (Figura 4.2). Esto pudo corresponder a un crecimiento muy temprano en agosto o a un crecimiento otoñal en abril-mayo. Además, en la temporada 2006-2007 en las exposiciones plano y sur, el crecimiento se prolongó hasta octubre y noviembre, respectivamente. En la temporada 2005-2006, la máxima acumulación de biomasa se registró en diciembre en los faldeos (FN: 120 kgMS/ha; FS: 182 kgMS/ha) y entre diciembre y febrero en el plano (PL: 121 kgMS/ha). A partir de allí la biomasa verde disminuyó hasta alcanzar el mínimo valor en marzo. En la temporada 2006-2007 el máximo de biomasa se alcanzó en octubre en el plano, en noviembre en la exposición sur y la exposiciones norte no tuvo una dinámica muy marcada, los valores se mantuvieron constantes entre septiembre y enero (Figura 4.2).

En coirones se registraron incrementos significativos ($p < 0,1$) de biomasa verde entre septiembre-noviembre en la exposición norte, y entre septiembre y diciembre en las otras dos (Figura 4.2). Esto ocurrió en la temporada 2005-2006, mientras que en la segunda no hubo una dinámica clara, sólo en la exposición sur se registró un incremento de biomasa significativo ($p < 0,1$) entre septiembre y octubre.

Las curvas de acumulación de biomasa en *Nardophyllum bryoides* mostraron en la temporada 2005-2006 un periodo de crecimiento en primavera. El incremento significativo ($p < 0,1$) de biomasa verde ocurrió entre septiembre y noviembre en la exposición sur; entre octubre-enero en el plano y entre octubre-noviembre en el faldeo con exposición norte (Figura 4.2). Por otro lado, en la temporada 2006-2007 se registraron incrementos de biomasa verde hasta mediados de verano. En las tres exposiciones el máximo de biomasa verde se registró entre enero y febrero. Y el periodo de crecimiento se produjo desde septiembre a enero en los faldeos y continuó hasta febrero en el sitio plano (Figura 4.2).

Tabla 4.1 Resultado del análisis de medidas repetidas para la biomasa verde de intercoironal, coirones y subarbustos (Kg.MS/ha). Contrastes de Tukey. Los * muestran diferencias estadísticas con nivel de 0,05, ** diferencias estadísticas con nivel de 0,01 y ns= no significativas. Letras distintas indican deferencias entre filas (exposiciones) para valores medios de dos temporadas de crecimiento.

	Intercoironal	Coirones	Subarbusto
Factores del modelo	significancia	significancia	significancia
Exposición	*	ns	ns
Tiempo	**	*	***
Tiempo x exposición	ns	ns	ns
Exposición	Media	Media	Media
Plano	98 b	1216	440
Faldeo Sur	118 a	685	485
Faldeo Norte	104 ab	1869	514

Biomasa senescida y muerta en pie

En el intercoironal, la biomasa senescida representó entre el 11 y el 43 % de la biomasa mensual total cosechada en los faldeos y entre 10 y 52% en el plano. En los faldeos la proporción máxima y mínima de biomasa senescida correspondieron a los meses de marzo-2006 y octubre-2007 respectivamente, mientras que en el plano fue máxima la proporción en diciembre y febrero y mínima en octubre. En todos los meses evaluados, la biomasa senescida más la biomasa muerta en pie representó más del 50% de la biomasa mensual cosechada, llegando en ciertos momentos del año a representar el 80% de la biomasa mensual (Figura 4.3 y 4.4)

En cuanto a los coirones, la biomasa mostró un patrón estacional similar al de la fracción verde, aunque no se registraron incrementos significativos durante el periodo evaluado, en ninguna exposición ($p < 0,1$) (Figura 4.3). La biomasa senescente representó en términos relativos entre el 10 y el 25% de la biomasa mensual cosechada de coirones. Los coirones acumularon gran cantidad de biomasa muerta (Figura 4.4), la cual representó entre el 30 y 60% de la biomasa mensual cosechada.

Figura 4.2 Biomasa verde mensual de intercoirón, coirón y subarbusto para dos temporadas de crecimiento 2005-2006 y 2006-2007, en un sitio con exposición sur, norte y plano. Las barras verticales corresponden al Error estándar de cada fecha de medición. Las barras horizontales indican los períodos de incremento significativo de biomasa ($p < 0.1$), las letras corresponden a la inicial del mes.

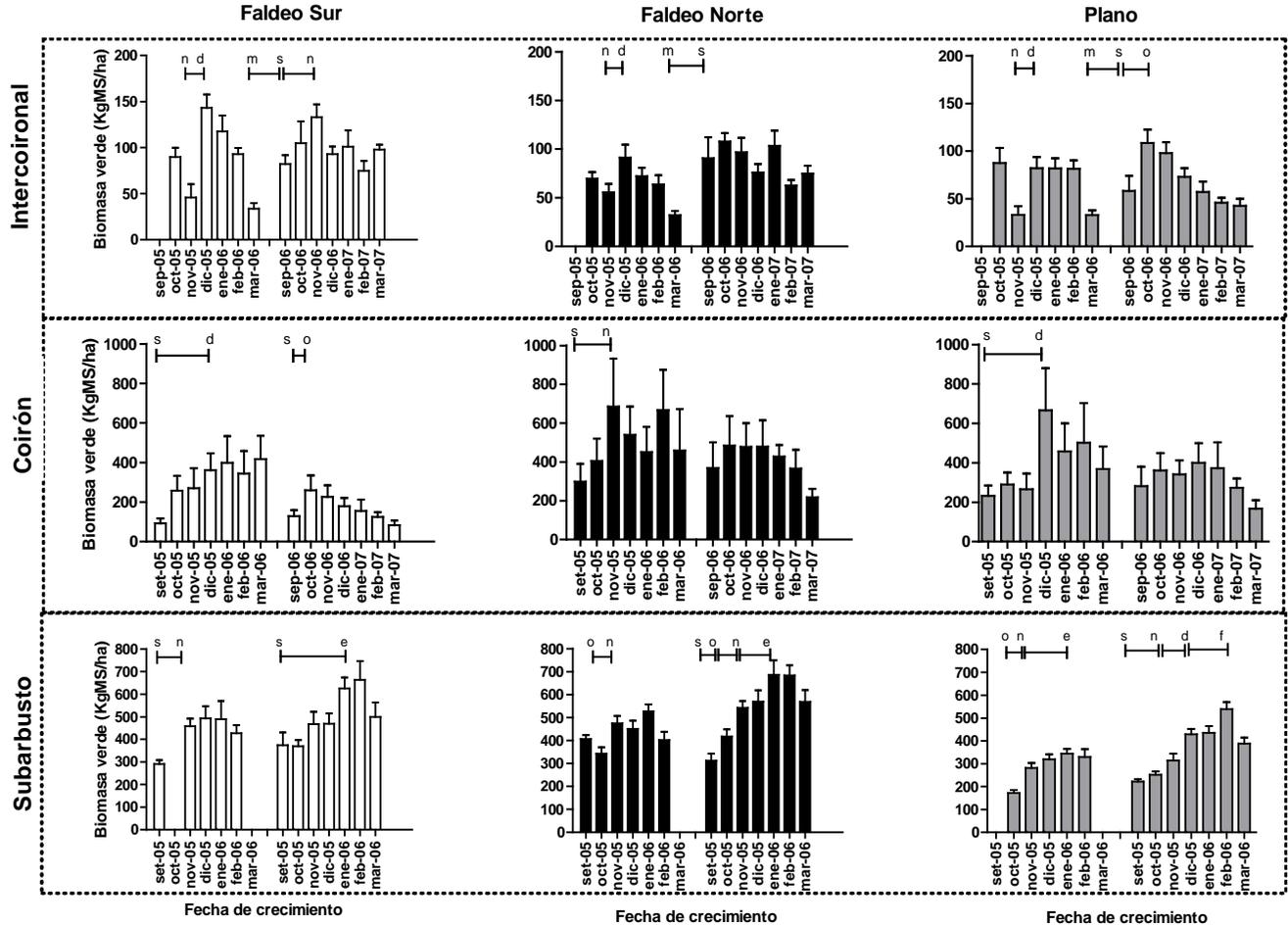


Figura 4.3 Biomasa senescente mensual de intercoironal y coirón para dos temporadas de crecimiento 2005-2006 y 2006-2007, en un sitio con orientación al sur, uno al norte y un plano. Las barras verticales corresponden al Error estándar de cada fecha de medición. Las barras horizontales indican los períodos de incremento significativo de biomasa ($p < 0.1$), las letras corresponden a la inicial del mes. En el caso de FN-coirón cambia la escala del gráfico

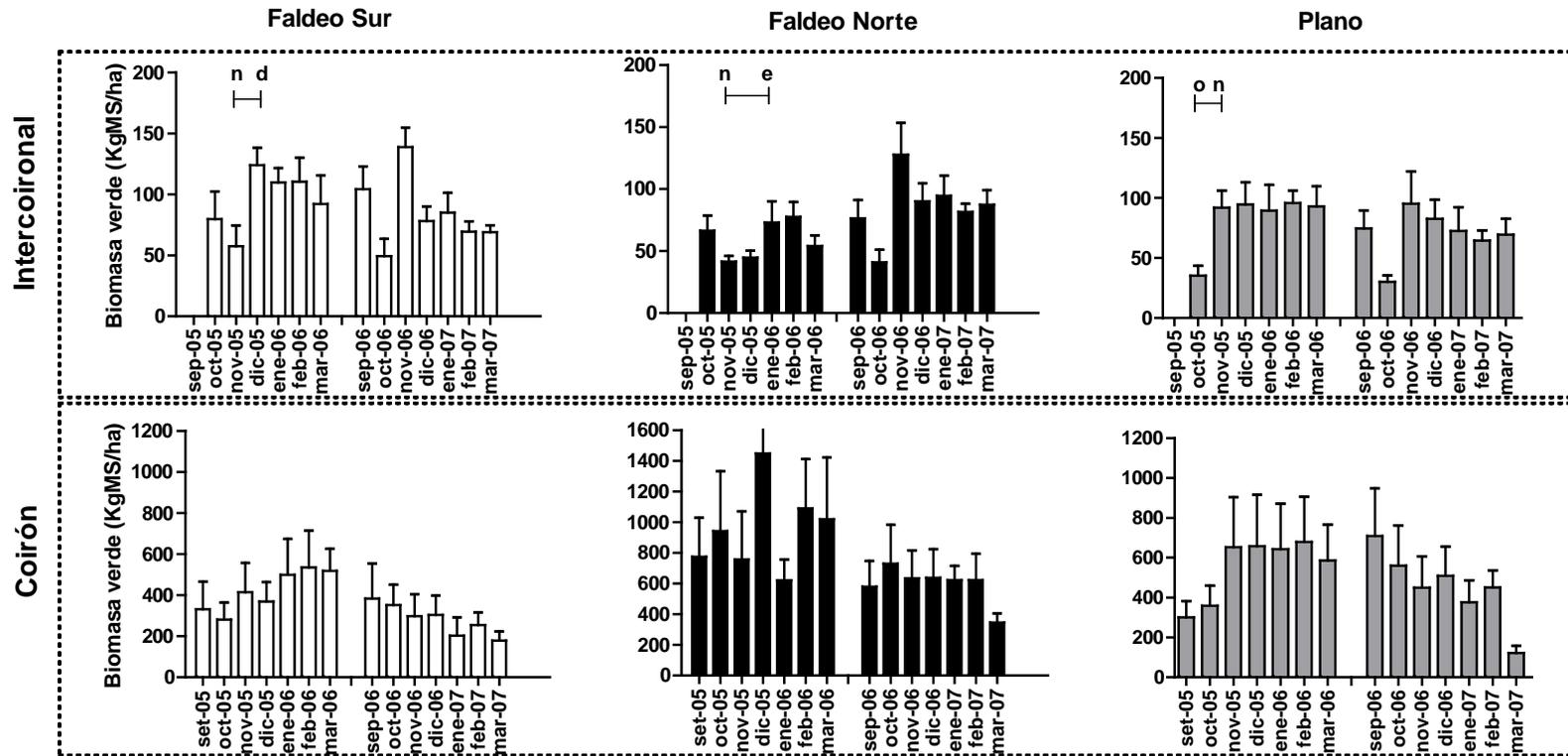
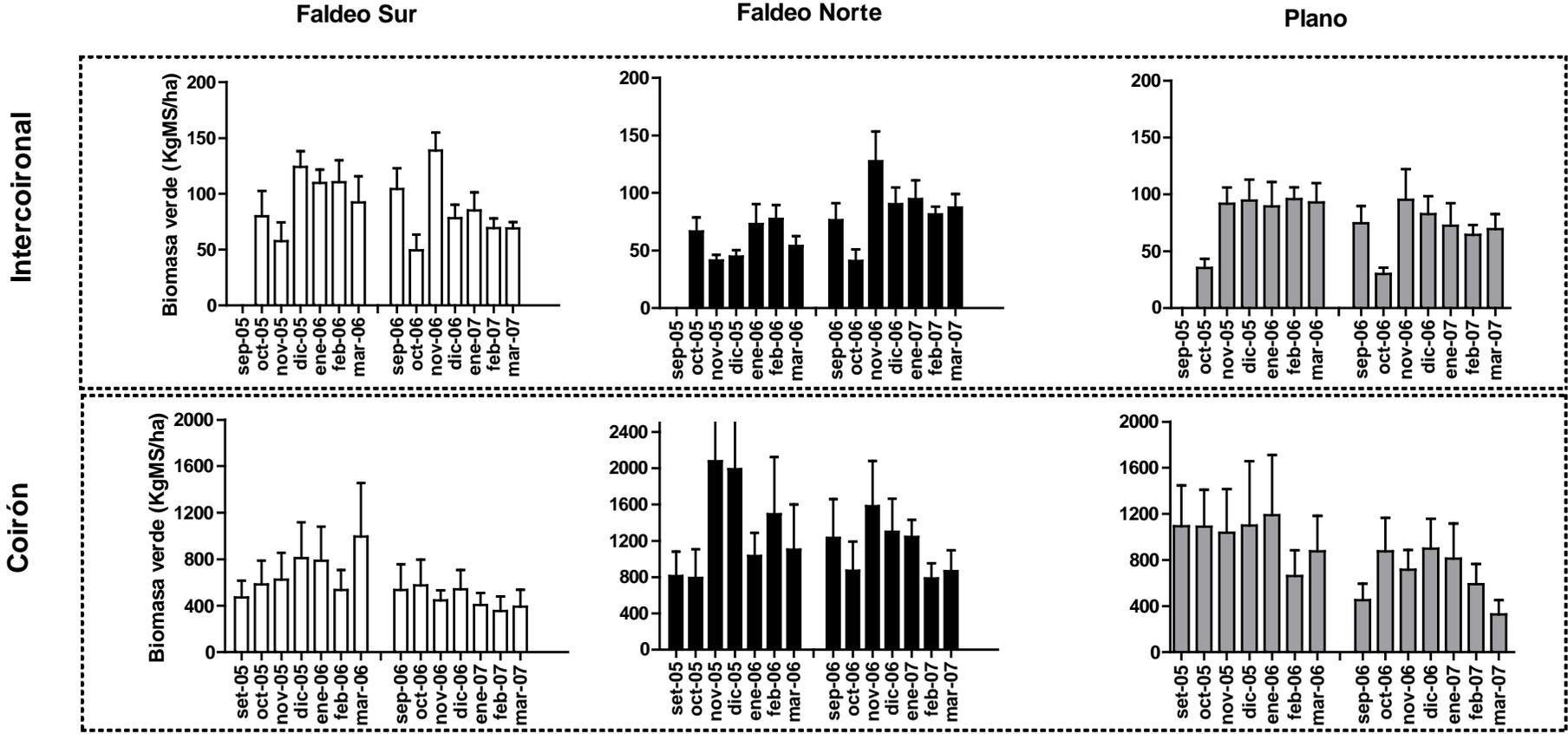


Figura 4.4 Biomasa muerta en pie mensual de intercoironal y coirón para dos temporadas de crecimiento 2005-2006 y 2006-2007, en un sitio con orientación al sur, uno al norte y un plano. Las barras verticales corresponden al Error estándar de cada fecha de medición. Las barras horizontales indican los períodos de incremento significativo de biomasa ($p < 0.1$), las letras corresponden a la inicial del mes



4.3.1.3 Efecto de las variables ambientales sobre las curvas de crecimiento.

A medida que avanzó la estación de crecimiento el contenido hídrico del suelo en las dos profundidades estudiadas (0-20 y 20-40 cm) fue disminuyendo hasta alcanzar un mínimo entre enero y febrero en las tres exposiciones. En marzo se observó una recuperación parcial del contenido de agua en suelo, posiblemente asociada a la combinación de menor temperatura ambiente y a que en este período se produjo un evento de lluvia grande (9,2 mm -Figura 4.5).

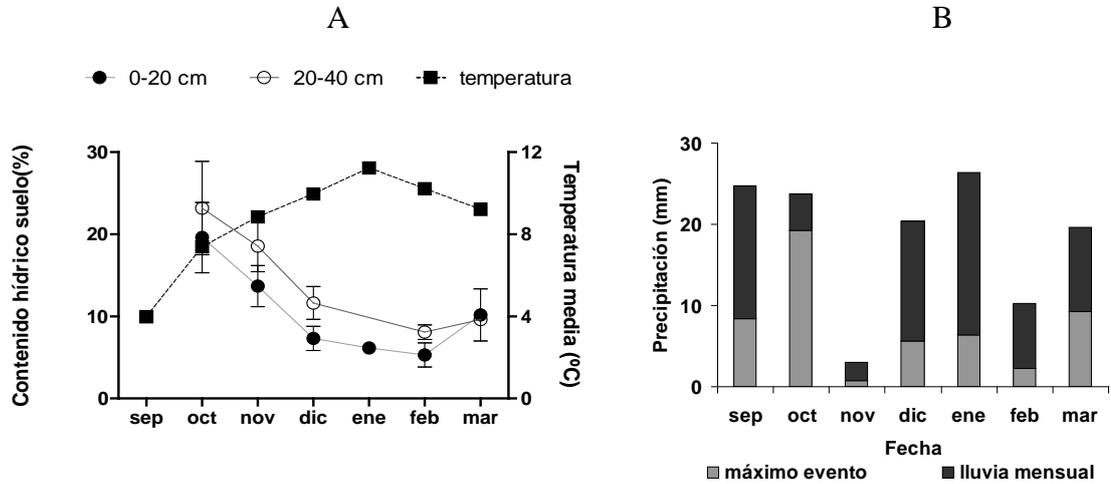
La dinámica de la biomasa verde total siguió un patrón similar al de la temperatura del aire media mensual, aunque esta relación fue marginalmente significativa ($r=0,46$, $p=0,06$, Tabla 4.2). La máxima acumulación de biomasa coincidió con el mes de máxima temperatura y mínimo contenido de agua en suelo (Figura 4.5 y Figura 4.1, periodo sep2006 a mar2007). De los estratos evaluados sólo la biomasa de subarbustos presentó una correlación positiva y significativa ($p<0,05$) con la temperatura del aire mensual (Tabla 4.2).

La biomasa verde mensual no mostró ninguna correlación con la precipitación mensual para ninguna de las tres formas de vida. En gramíneas cortas y hierbas la biomasa verde y el contenido hídrico de suelo a 20-40 cm de profundidad tuvieron correlación positiva y significativa ($p<0,05$). La biomasa verde de coirones no correlacionó con el contenido hídrico de suelo a ninguna profundidad, y en el caso de subarbustos la correlación fue significativa pero negativa con el contenido hídrico de suelo superficial (0-20 cm de profundidad) (Tabla 4.2).

Tabla 4.2 Resultados de análisis de correlación (valores de r : coeficiente de determinación de pearson y nivel de significancia: p) entre biomasa verde mensual de gramíneas cortas, coirones, subarbustos, biomasa total y contenido hídrico (%) a dos profundidades de suelo (0-20 y 20-40 cm), precipitación mensual y temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$). Periodo septiembre 2006-marzo 2007. Con * se muestran las correlaciones significativas ($p<0,05$)

Biomasa verde	Contenido hídrico en suelo 0-20 cm		Contenido hídrico en suelo 20-40 cm		Precipitación mensual		Temperatura del aire	
	r	p	r	p	r	p	r	p
	Gramíneas cortas y hierbas	0,43	0,07	0,66*	<0,01	0,23	0,30	-0,10
Coirones	0,33	0,18	0,44	0,09	0,07	0,74	-0,11	0,63
Subarbustos	-0,60*	0,01	-0,46	0,13	-0,2	0,31	0,82*	<0,01
Total	-0,03	0,9	0,17	0,59	-0,2	0,37	0,44	0,06

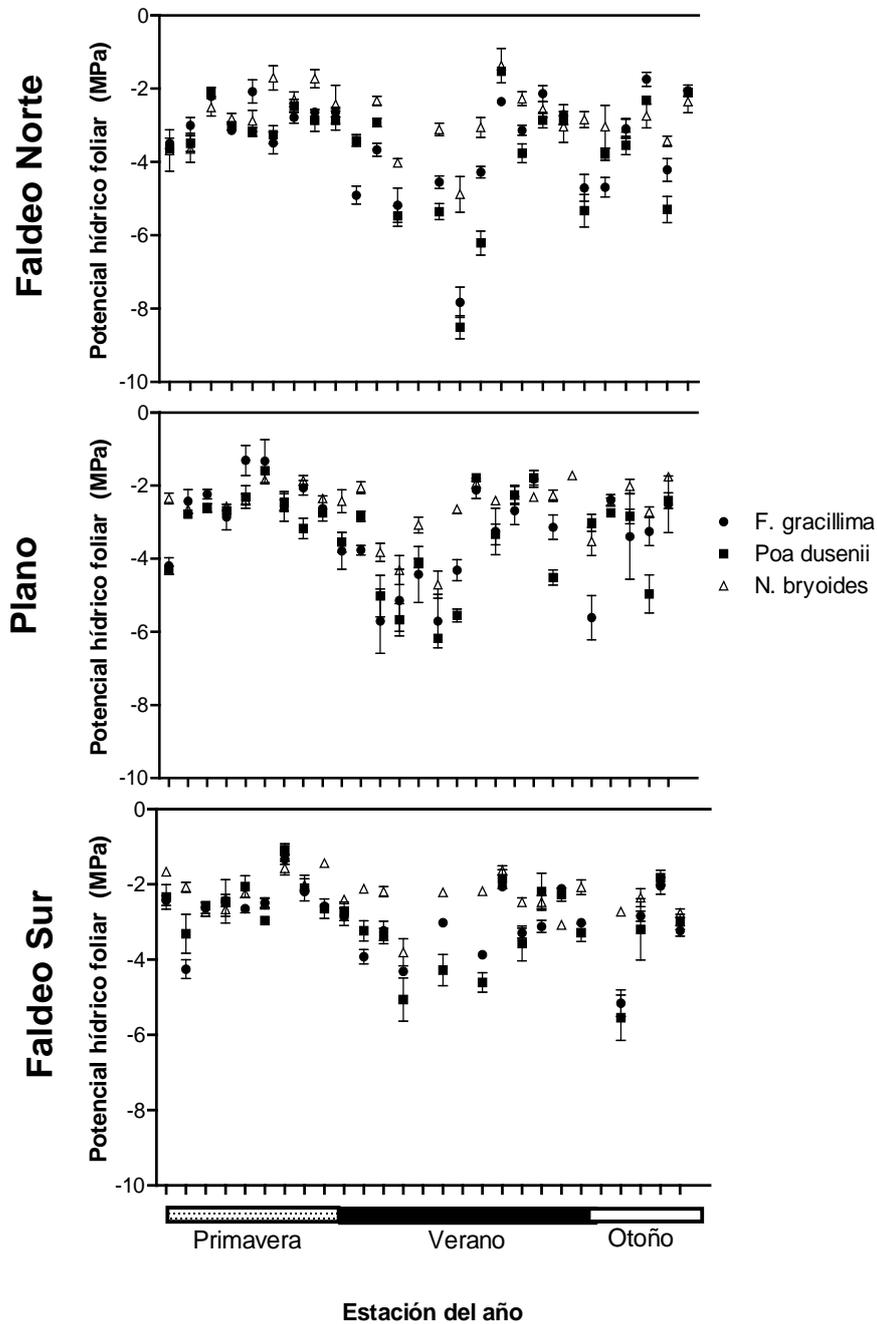
Figura 4.5 A) Contenido hídrico en suelo (%) a dos profundidades del perfil (0-20, 20-40 cm) y temperatura media mensual del aire (°C). B) Precipitación mensual y volumen del evento de mayor tamaño, periodo septiembre 2006-marzo 2007, Estepa Magallánica seca.



4.3.2 Estado hídrico foliar de gramíneas y subarbustos.

En las tres exposiciones, los potenciales hídricos de la gramínea corta *Poa duseinii*, del coirón de *Festuca gracillima* y el subarbustos *Nardophyllum bryoides* presentaron una dinámica estacional con valores mínimos en verano y a veces al principio de otoño. En las tres exposiciones, el subarbusto presentó en general, potenciales hídricos foliares menos negativos que las gramíneas. Estas diferencias fueron evidentes en las mediciones de verano, mientras que en primavera y otoño los potenciales hídricos de las tres especies fueron similares (Figura 4.6)

Figura 4.6 Potencial hídrico foliar (MPa) medido al mediodía en *Festuca gracillima*, *Poa dusenii* y *Nardophyllum bryoides*, en las estaciones de primavera, verano y otoño. Las mediciones corresponden a diferentes años en un periodo comprendido entre enero 2001 y diciembre 2006. Las barras verticales muestran el desvío estándar para cada especie (n=5, para cada especie en cada fecha)



4.3.2.1 Efecto de la exposición sobre el estado hídrico foliar

La exposición del paisaje modificó el potencial hídrico foliar de *F. gracillima*, *Poa dusenii* y *N. bryoides*. No hubo interacción entre los factores evaluados (exposición y estación del año). Las diferencias entre exposiciones fueron significativas en primavera y verano, mientras que en otoño no se evidenciaron diferencias entre exposiciones en ninguna de las especies (Tabla 4.3). En primavera *Poa dusenii* y *Nardophyllum bryoides*

presentaron potenciales hídricos más negativos en la exposición norte y menos negativos en la exposición sur. En verano, los potenciales hídricos foliares de las tres especies fueron más negativos en la exposición norte y menos negativos en la exposición sur. En el sitio plano, el estado hídrico foliar de las especies presentó valores intermedios entre los faldeos (Tabla 4.3).

Tabla 4.3 Potencial hídrico en hoja (MPa) medido al mediodía para tres especies. Letras distintas indican diferencias significativas entre columnas (exposiciones), ANOVA de dos factores, contrastes Tukey, $p < 0,05$

Estación	Especie	Faldeo Norte	Plano	Faldeo Sur	p
OTOÑO	<i>Festuca gracillima</i>	-3,2	-4,5	-3,4	0,18
	<i>Poa duseinii</i>	-3,0	-2,9	-3,4	0,64
	<i>Nardophyllum bryoides</i>	-2,9	-2,7	-2,3	0,15
PRIMAVERA	<i>Festuca gracillima</i>	-2,9	-2,6	-2,6	0,14
	<i>Poa duseinii</i>	-3,2 b	-2,7 ab	-2,6 a	<0,05
	<i>Nardophyllum bryoides</i>	-2,7 b	-2,4 a	-2,2 a	<0,01
VERANO	<i>Festuca gracillima</i>	-4,3 b	-3,9 b	-3,3 a	<0,01
	<i>Poa duseinii</i>	-4,5 b	-4,0 ab	-3,4 a	<0,01
	<i>Nardophyllum bryoides</i>	-3,2 b	-2,9 ab	-2,6 a	<0,01

4.3.2.2 Efecto del potencial hídrico del suelo sobre potencial hídrico foliar

En el verano, la relación entre el potencial hídrico en hoja medido al medio día y el potencial hídrico del suelo fue significativa para las tres especies. La especie con raíces superficiales (*Poa duseinii*) presentó una relación significativa sólo con el potencial hídrico de suelo superficial (10 cm). En *F. gracillima*, la regresión múltiple incorporó como variables significativas al potencial hídrico de suelo a 10 y 25 cm de profundidad. La humedad a 10 cm de profundidad del suelo explicó en mayor medida el estado hídrico en esta especie (Tabla 4.4). En el subarbusto, el potencial hídrico de las tres profundidades de suelo (10, 25 y 60 cm de profundidad) fueron significativas en la regresión y el potencial hídrico de suelo a 10 cm de profundidad también fue el que determinó en mayor medida el potencial hídrico foliar (Tabla 4.4).

Tabla 4.4 Modelo de regresión múltiple para las tres especies. El valor de R^2 es ajustado. Y = potencial hídrico foliar. ψ_{hs10} , ψ_{hs25} , ψ_{hs60} son los potenciales hídricos de suelo a 10, 25 y 60 cm de profundidad respectivamente.

Especie	Modelo verano	p	R^2 parcial	R^2 total
<i>Poa duseinii</i>	$Y = 0,97 \psi_{hs10}$	$p < 0,01$	$\psi_{hs10} = 0,59$	0,59
<i>Festuca gracillima</i>	$Y = 0,4 \psi_{hs10} + 0,4 \psi_{hs25}$	$p < 0,01$	$\psi_{hs10} = 0,37$ $\psi_{hs25} = 0,07$	0,44
<i>Nardophyllum bryoides</i>	$Y = 0,6 \psi_{hs10} + 1,5 \psi_{hs60} - 1,0 \psi_{hs25}$	$p < 0,01$	$\psi_{hs10} = 0,43$ $\psi_{hs25} = 0,08$ $\psi_{hs60} = 0,20$	0,71

4.4 Discusión

Los datos de esta tesis son el primer antecedente que caracteriza la estacionalidad de la producción de biomasa en las estepas gramíneas del sur de Santa Cruz a partir de cosechas a campo. En este ambiente, otros autores han descrito la dinámica de la biomasa con una mayor resolución espacial y temporal a partir de índices espectrales de imágenes satelitales (Paruelo et al. 1998 b, Posse y Cingolani 2004). Las curvas de IVN para esta región muestran un pico máximo en diciembre, una pendiente máxima entre octubre-noviembre (máxima tasa de acumulación de biomasa) y un abrupto decrecimiento a partir de enero-febrero (Paruelo et al. 1998b, Posse y Cingolani 2004). El momento de máxima acumulación y máxima pendiente de IVN, coinciden con los datos a campo obtenidos para gramíneas en esta tesis, aunque el pico de biomasa total (gramíneas y subarbustos) se registró en general, entre diciembre y enero en el momento de máxima temperatura (Figura 4.1).

Los patrones de acumulación de biomasa en la Estepa Magallánica seca fueron similares entre gramíneas cortas y coirones, las cuales crecieron en primavera y tuvieron un crecimiento más temprano que el subarbusto. Similares patrones fueron mostrados por Irisarri (2008) a partir de dinámica de IVN para comunidades gramíneas y arbustivo-gramíneas del Distrito Occidental patagónico. Este patrón de crecimiento hacia fines de verano en comunidades dominadas por arbustos, fue asociado a la presencia de raíces profundas que les permite a los arbustos hacer uso del agua no sujeta a la evaporación por un periodo más prolongado en el verano. En el caso del subarbusto *Nardophyllum bryoides* evaluado en esta tesis, el crecimiento hasta mediados de verano podría deberse al mayor volumen de suelo que puede explorar en relación a las gramíneas (Capítulo 3). Esto le permitiría al subarbusto hacer uso de otros recursos no disponibles para las gramíneas y mantener un potencial hídrico foliar mayor que éstas, principalmente durante la estación seca (Figura 4.6).

Por otro lado, el periodo de crecimiento del subarbusto *Nardophyllum bryoides* fue más acotado en el tiempo que lo planteado por Soriano y Sala (1983) para leñosas con crecimiento periódico. Según estos autores las leñosas comienzan el periodo inactivo recién hacia fines de verano (febrero-marzo). Es posible que el déficit hídrico en la superficie del suelo (10 y 25 cm de profundidad) que afectó el potencial hídrico de *Nardophyllum bryoides* a nivel xilema (Tabla 4.4) haya determinado un periodo de crecimiento más acotado en esta especie.

En la E. Magallánica seca la máxima acumulación de biomasa verde en gramíneas se registró entre octubre y enero, en coincidencia con otras estepas gramíneas patagónicas (Defossé et al. 1990, Fernández et al. 1991, Jobbagy y Sala 2000). Sin embargo, las curvas de senescencia sesgadas hacia los meses de otoño registradas por otros autores en Patagonia (Fernández et al. 1991, Jobbagy y Sala 2000) no fueron evidentes en este ambiente, más bien los procesos de senescencia y producción de biomasa verde fueron simultáneos, tal como ocurrió en gramíneas del Monte Patagónico (Campanella y Bertiller 2008)

En el caso del estrato gramíneas cortas y hierbas, además del crecimiento primaveral se registró un periodo de crecimiento en otoño. Lo cual coincide con los datos de Defossé et al. (1990) para algunas gramíneas cortas del distrito subandino (León et al. 1998), en el cual *Bromus setifolius* y *Poa ligularis* tuvieron dos periodos de crecimiento:

primavera y otoño, y *Hordeum comosum* y *Rytidosperma virescens* sólo uno, entre octubre y diciembre. También, en el distrito subandino, el coirón *Festuca pallenscens*, tuvo dos picos de producción de biomasa: octubre-diciembre y marzo (Bertiller y Defossé 1990). Esto difiere en parte con los resultados de esta tesis, en la cual *F. gracillima* tuvo un único periodo de crecimiento entre septiembre y diciembre y no mostró crecimiento otoñal.

A lo largo de la estación de crecimiento, *Festuca gracillima* presentó, independientemente de la exposición, entre 70 y 80% de la biomasa en pie como biomasa senescente o muerta, mientras que en gramíneas cortas este porcentaje fue 10-20% menor. Si bien los altos porcentajes de biomasa muerta están relacionados a la situación de clausuras de los sitios en estudio, las diferencias entre gramíneas posiblemente esté asociada a mayor resistencia a la degradación en coirones, debido a una mayor concentración de lignina en hojas verdes y senescentes que las gramíneas del género *Poa* (Campanella y Bertiller 2008). Por otro lado, el faldeo con exposición norte presentó mayor cantidad de biomasa senescente y muerta acumulada, que coincide con las tasas más bajas de desaparición de biomasa registrada en esta exposición respecto de un plano y un faldeo con exposición sur (Bahamonde et al. 2005).

La exposición afectó las curvas de acumulación de biomasa sólo del estrato con raíces más superficiales (gramíneas cortas y hierbas). En la temporada 2005-2006 las exposiciones difirieron sólo en el máximo valor de la curva, y en la temporada 2006-2007 se diferenciaron además en la longitud del periodo de crecimiento. El sitio más húmedo (faldeo con exposición sur), produjo más biomasa y presentó el período de crecimiento más largo (Figura 4.2). Esta respuesta a escala de paisaje (Figura 4.2) coincidiría con la encontrada por Jobbagy et al (2002) a escala regional.

En general, el potencial hídrico en el subarbusto fue mayor que el de gramíneas. Entre éstas, durante el periodo seco, los potenciales hídricos foliares de la gramínea corta *Poa dusenii* fueron más extremos que en el coirón (*F. gracillima*). Esto coincide, con los resultados de Schwinning et al. (2005) que muestran que la intensidad del efecto de la sequía sobre el estado hídrico foliar aumenta a medida que incrementa la superficialidad del sistema radical.

Los resultados de las regresiones entre el estado hídrico foliar y la humedad del suelo mostraron relaciones esperables, de acuerdo a la distribución de raíces descrita en el Capítulo 3. Estas relaciones sólo fueron evidentes en el verano, estación del año con marcado gradiente de humedad entre las profundidades del suelo (Tabla 2.5). En el caso del subarbusto, el estado hídrico foliar correlacionó con los potenciales hídricos a 10, 25 y 60 cm de profundidad del suelo. Esto coincide con lo planteado en estudios recientes, donde arbustos con sistemas radicales relativamente superficiales (Bucci et al. 2009) o dimórficos (Torres et al. 2002) serían eventualmente capaces de aprovechar el agua disponible por breves periodos en las capas superficiales del suelo (pero ver Kowaljow y Fernández 2011).

La correlación entre biomasa verde mensual en la Estepa Magallánica seca y el contenido hídrico en suelo a escala mensual fue débil, y sólo para gramíneas cortas y subarbutos. En gramíneas cortas la correlación fue positiva y en subarbutos negativa. Si bien la PPNA tiene una relación más estrecha con el agua almacenada en el suelo que con las precipitaciones (Knapp et al. 2002, Reynolds et al. 2004, Muldavin et al. 2008),

esta relación es igualmente compleja (Fernández 2007). Las diferentes respuestas de la vegetación en producción de biomasa frente al contenido hídrico del suelo, puede explicarse porque entre biomasa y humedad de suelo existe una relación de dos vías: un incremento en la humedad edáfica estimula la producción de biomasa (“respuesta”), pero esto a su vez incrementa la transpiración y consumo de agua (“efecto”) (Singh et al. 1998), por lo que la relación puede ser positiva, negativa o nula (Fernández y Reynolds 2002). En la Estepa Magallánica además existió una correlación significativa y negativa entre contenido hídrico del suelo y temperatura del aire (contenido hídrico a 0-20 y 20-40 cm de profundidad de suelo; $r=0,72$ y $p < 0,05$ para las dos profundidades) que puede haber intervenido en la complejidad de las relaciones. Por otro lado, la producción de biomasa está influenciada por la humedad en periodos precedentes (Reynolds et al. 2000, Ogle y Reynolds 2004), y esta “memoria del ecosistema” (Schwinning et al. 2004), determina respuestas no lineales (Knapp et al. 2002). Es decir que una secuencia de periodos húmedos o secos pueden amplificar o reducir la magnitud de la biomasa producida (Oosterheld et al. 2001). Además, la respuesta de las plantas superiores a un pulso de agua no es inmediata, existe un tiempo de demora o retraso asociada al tiempo de infiltración o de reacción de las raíces cuando el suelo se humedece (Ogle K. y Reynolds 2004). Es probable entonces, que cuanto más chica sea la escala temporal en que se evalúen estas variables, mayor sea la complejidad de su relación.

CAPÍTULO 5 DISCUSION GENERAL

°5.1 Principales resultados

En la Estepa Magallánica seca, al igual que en otros ambientes áridos y semiáridos (Huxman et al. 2004, Reynolds et al. 2004), los pulsos de agua fueron variables en el tiempo y en el espacio. En este trabajo se propuso identificar los principales factores ambientales que determinan la distribución del agua en el suelo para los tipos funcionales dominantes en los pastizales del sur Patagónico. Si bien se ha sugerido que la estacionalidad de las precipitaciones es el control principal de la distribución del agua en el perfil, esto es válido para ambientes con marcada estacionalidad en la distribución de las precipitaciones. En general, cuando las lluvias ocurren en la estación cálida como en el caso de las Estepas de Pastos cortos de Colorado (EEUU), con lluvias concentradas en verano (Sala et al. 1992), éstas tienen menos probabilidad de infiltrar en el perfil debido a la alta demanda atmosférica y la probabilidad de que el suelo esté húmedo es mayor en superficie que en horizontes profundos. En cambio cuando las precipitaciones se concentran en otoño-invierno, como en las Estepas arbustivo-graminosas del NO de Patagonia (Paruelo y Sala 1995), la probabilidad de recarga de los horizontes profundos aumenta y determinan una distribución de agua en el perfil mayormente en profundidad. El ambiente de la Estepa Magallánica seca que analizamos en este estudio constituye un ejemplo particular, ya que las precipitaciones se distribuyen a lo largo del año y en general no se registran tormentas.

En términos generales los resultados de esta tesis muestran que los periodos húmedos y secos en el suelo siguieron un patrón opuesto al de la dinámica estacional de la temperatura del suelo (Tabla 2.8) y de la evapotranspiración potencial (Figura 2.4-2.5). La baja demanda atmosférica durante gran parte del año, cortos periodos entre lluvias, la ausencia de tormentas y la textura gruesa del suelo fueron las variables que determinaron que las capas superficiales se humedezcan frecuentemente pero, además, que las capas más profundas se recarguen todos los años. La particularidad de nuestro sistema por ser un semidesierto templado, a diferencia de otros más cálidos, fue que el suelo permaneció húmedo por un período prolongado. Nuestros resultados muestran que los periodos secos son únicamente frecuentes en la superficie del suelo, lo cual coinciden con lo planteado por otros autores (Schwinning et al. 2005). En la Estepa Magallánica seca los períodos secos se extendieron entre 1 y 4 meses, de acuerdo al año. Pero en las capas profundas fueron más cortos y únicamente se registraron en la posición topográfica más cálida (exposición norte), ya que en el sitio plano y el de exposición sur no se registraron períodos secos en los cuatro años del estudio.

La exposición modificó la magnitud de los periodos secos y la profundidad en que se registró la sequía. Pero además, la organización de la vegetación en parches contribuye a aumentar la heterogeneidad en la distribución de agua en el suelo. El capítulo 2 tuvo como objetivo identificar los principales factores ambientales que determinan la distribución vertical y horizontal del agua en el suelo. En este sentido, se esperaba que la exposición genere un gradiente de humedad en función de la insolación recibida en los sitios estudiados. Era esperable que la exposición norte sea más cálida y seca, la exposición sur más fría y húmeda y que el plano se encuentre en posición intermedia entre estas situaciones. Sin embargo, este gradiente se observó parcialmente. Por un lado, al evaluar la temperatura y potencial hídrico del suelo hasta los 60 cm de profundidad en el perfil, la exposición norte fue más cálida y seca que los otros sitios, pero la exposición sur y el plano no se diferenciaron entre ellas (Tabla 2.5). Pero cuando se evaluó el contenido hídrico en la superficie del suelo (0-15 cm de profundidad) en el verano, el gradiente entre las exposiciones siguió el patrón esperado (gradiente de

humedad Faldeo Norte < Plano < Faldeo Sur) (Figura 2.10). Posiblemente, las bajas pendientes que presentan las exposiciones estudiadas generan un suave gradiente de humedad que permite diferenciar el FS como el sitio más húmedo sólo en la estación cálida y en la superficie del suelo. Por otro lado, la organización discontinua de la vegetación en parches generó una reserva de agua en la superficie del suelo asociada a los parches sin cobertura vegetal. Un mayor contenido hídrico bajo parches de suelo desnudo era predecible en función de la menor densidad de raíces en comparación con los parches de vegetación (Hook et al. 1991). Sin embargo, la densidad de raíces no fue suficiente para explicar el contenido hídrico en los parches vegetados que siguieron este gradiente: coirón < subarbustos = gramíneas cortas. Posiblemente, la mayor área foliar de los coirones comparados con los otros tipos funcionales determinen mayores tasas de consumo del agua almacenada bajo estos parches y el suelo permanezca más seco. Otros autores, han mostrado que esta diferencial disponibilidad de recursos en el suelo tienen implicancias en la funcionalidad de los sistemas áridos, ya que genera gradiente de “seguridad” en los sitios para la instalación, supervivencia (Bertiller et al. 1996) y crecimiento de plántulas (Cipriotti et al. 2008).

Una particularidad de la Estepa Magallánica seca es que los horizontes más profundos (60 cm) permanecen húmedos todo el año y aún así son escasamente explorados por los sistemas radicales. En relación al objetivo del capítulo 3: caracterizar la distribución del sistema radical de las especies dominantes del pastizal, se encontró que las gramíneas y el subarbusto estudiados exploran principalmente las capas superficiales del suelo, de acuerdo a la predicción planteada en este caso. Incluso el subarbusto, que desarrolla largas raíces de crecimiento secundario, parece priorizar la exploración lateral de las capas superficiales en lugar de profundizar en el perfil como se había previsto inicialmente (Figura 3.3). La posible explicación de la existencia de capas húmedas escasamente exploradas en profundidad puede ser la baja frecuencia de recarga: invertir en raíces que profundicen por debajo de los 40 cm de profundidad implica acceder a un recurso de agua que puede almacenar, en función de la retención hídrica del suelo, cada 10 cm de profundidad unos 10 mm de agua, pero que sólo se recarga una vez al año.

Por último en el capítulo 4 se planteó evaluar la respuesta a nivel producción de biomasa y potencial hídrico foliar de los tres tipos funcionales al gradiente de humedad en el paisaje. En este sentido se esperaba que las gramíneas, que tienen únicamente raíces superficiales, respondan al gradiente de humedad en el suelo en las variables de respuesta estudiadas. Esto se cumplió parcialmente, ya que de las dos gramíneas bajo estudio, sólo *Poa duseinii* presentó mayores potenciales hídricos foliares en el FS, durante primavera y verano. De acuerdo a lo esperado, este tipo funcional produjo más biomasa en el FS, que en las otras exposiciones. Por otro lado, el potencial hídrico del suelo en superficie (0-10 cm) afectó el estado hídrico foliar tanto de gramíneas como del subarbusto (Tabla 4.4), y esto puede ser explicado por la alta proporción de raíces en superficie que presentaron los tres tipos funcionales. A priori, se supuso que el sitio plano presentaría mejores condiciones para que el periodo de crecimiento sea más prolongado, debido a las limitantes de temperatura en la exposición sur y al estrés hídrico en la exposición norte. Esto se observó parcialmente en el subarbusto, donde la producción de biomasa se extendió uno a dos meses más que en las otras exposiciones, aunque la producción de biomasa no difirió entre éstas. Si bien la producción de biomasa mensual presentó una mayor correlación con el contenido hídrico del suelo que con las precipitaciones mensuales, las relaciones fueron en general débiles y difirieron entre formas de crecimiento. Las correlaciones fueron positivas, negativas o nulas.

5.2 Distribución del agua en el suelo como determinante de la estructura y funcionamiento de la Estepa Magallánica seca.

La distribución de agua en el perfil del suelo permitió explicar variables de la estructura y del funcionamiento del pastizal en la Estepa Magallánica seca. Por un lado, la distribución de raíces de los tres tipos funcionales sigue un patrón similar a la profundidad de mojado de los eventos de lluvias más frecuentes (Figura 5.1). Los eventos menores a 5 mm son el principal aporte de agua en este ecosistema, y pueden llegar a infiltrar unos 5 cm en el suelo. Lluvias que recarguen el suelo por debajo de los 15 cm ocurren con muy poca frecuencia. Si bien en la superficie del suelo los pulsos de agua están disponibles por periodos cortos, éstos son muy frecuentes, más del 60 % de las lluvias se ciclan en los primeros 5 cm del suelo. Por otro lado, las especies dominantes en la comunidad vegetal son aquellas con mayor ventaja en el uso de los recursos limitantes (Sala O y Lauenroth 1985). Las gramíneas cortas podrían ser el tipo funcional más adaptado al uso del agua en la Estepa Magallánica seca, ya que concentraron la mayor proporción de raíces en superficie, de acuerdo a la distribución del frente de mojado esperado de las lluvias. El éxito relativo de este tipo funcional se refleja en la dominancia, ya que un 40% de la cobertura vegetal (Figura 1.5) corresponde a las gramíneas cortas. El estudio de su respuesta productiva demuestra que pudieron aprovechar un periodo de crecimiento (otoño) en el que *F. gracillima* y *N. bryoides* no mostraron respuesta. Lee y Lauenroth (1994) dieron una explicación similar para la dominancia de la gramínea *Bouteloua gracillis* en las estepas de pastos cortos de EEUU: una alta proporción de raíces en la superficie del suelo en concordancia con la distribución de agua en el perfil.

Si bien, por un lado, el suelo en superficie se humedece frecuentemente, por otro los periodos secos son también más frecuentes e intensos en estas capas (Schwinning et al. 2005). Por lo tanto, las especies con raíces superficiales son más afectadas por la intensidad de la sequía (Schwinning et al. 2005). Esto determina que la productividad de estas especies tenga una alta variabilidad entre años comparado con aquellas de raíces profundas (Reynolds et al. 2000). En el caso de la Estepa Magallánica seca, la PPA total podría verse afectada en años secos, ya que las dos gramíneas y el subarbusto son afectados por los periodos secos en la superficie del suelo (Tabla 4.4).

La distribución espacial y la densidad de raíces afectan la capacidad de las plantas para responder a pulsos de agua de diferentes tamaños (Ogle y Reynolds 2004). En nuestro sitio de estudio, al igual que en otros ambientes áridos con lluvias estivales o no estacionales (Reynolds et al. 2000, Rodríguez et al. 2007), las especies con sistemas radicales superficiales parecen tener ventajas para aprovechar los eventos de humedad del suelo durante el periodo de crecimiento. Ventajas adicionales de sistemas radicales en superficie son la menor demanda de recursos para producción y mantenimiento, comparado con sistemas radicales profundos (Adiku et al. 2000) y el acceso a los nutrientes (Jobbagy y Jackson 2001).

Soriano y Sala (1983) clasificaron a las gramíneas y los arbustos como especies oportunistas y periódicas, respectivamente. La respuesta oportunista de las gramíneas está relacionada con la capacidad de responder rápidamente luego de un evento de lluvia. Los resultados de nuestro trabajo muestran que, a pesar de su elevada concentración de raíces en superficie, el subarbusto *Nardophyllum bryoides* podría acceder al agua almacenada a distintas profundidades del suelo (Tabla 4.4). Otros

arbustos patagónicos con raíces relativamente superficiales, como *Senecio filaginoides* y *Mulinum spinosum*, también pueden hacer uso del agua superficial (Kowaljew y Fernández 2011). La respuesta “oportunist” podría ser una estrategia generalizada en muchas especies de semidesiertos para sobrevivir a los periodos de déficit hídricos (Rodríguez et al. 2007, Bucci et al. 2009). En la Estepa Magallánica seca, como en otros ambientes que presentan especies con sistemas radicales dimórficos, las plantas podrían hacer uso del agua del suelo flexiblemente de acuerdo a su disponibilidad (Peláez et al. 1994, Rodríguez et al. 2007, Smith et al 1999).

La temperatura y las precipitaciones definen la duración de la estación de crecimiento (Jobbágy et al 2002). En la Estepa Magallánica seca, ésta estaría limitada a un periodo muy corto, en primavera por las bajas temperaturas del aire (Tabla 2.1) y en verano por el déficit hídrico en la superficie del suelo (Figuras 2.4 y 2.5). Los periodos potenciales para el crecimiento vegetal podrían diferir entre gramíneas y subarbustos. Las gramíneas, que solamente poseen raíces superficiales, tendrían la posibilidad de crecer en dos periodos. El primero de ellos es el comprendido entre septiembre y diciembre, momento en que el suelo se encuentra húmedo luego de la recarga invernal, y las temperaturas ya dejaron de ser limitantes (>10 °C). El segundo periodo estaría restringido a los meses de marzo y abril, que aún muestran temperaturas adecuadas para el crecimiento. La humedad en este periodo es, sin embargo, altamente variable entre años.

Que el suelo esté húmedo en otoño depende de la intensidad del periodo seco durante el verano y de las lluvias que ocurran al comienzo del otoño. Por lo tanto, el periodo más seguro para el crecimiento de estas especies es en la primavera temprana. El coirón (*F. gracillima*) y la gramínea corta (*Poa duseinii*), crecieron entre septiembre y diciembre, pero *Poa* además, pudo crecer en otoño cuando las condiciones fueron favorables. Por otra parte, para especies con sistemas radicales con acceso a otros recursos de agua del suelo, el crecimiento podría extenderse desde septiembre a marzo, ya que las capas a mayor profundidad se mantienen húmedas aún en el verano (Figura 5.2), e incluso los parches de suelo desnudo constituyen una reserva de agua en la superficie del suelo durante esta estación (Figura 2.10). El subar busto *N. bryoides* mostró incrementos de biomasa hasta el mes de febrero, posiblemente asociado al uso de estos recursos no disponibles para las gramíneas.

El estudio de la distribución y el uso del agua explica funcionalmente una característica de los sistemas productivos de la Estepa Magallánica: la receptividad ganadera depende de la disponibilidad de pastos cortos. Los métodos de evaluación de pastizales naturales se han simplificado en base a cortes de biomasa del estrato de gramíneas cortas y hierbas denominado comúnmente “intercoironal”, excluyendo la evaluación de biomasa de otros estratos que se relacionan débilmente con la producción animal (Borrelli y Oliva, 2001b). Es posible que la combinación de sistemas radicales que se ajustan fielmente a la distribución de los frentes de mojado de las frecuentes lluvias de poca magnitud y la flexibilidad que podrían tener para la activación del crecimiento en pulsos favorables expliquen la producción de forraje de alta calidad y cantidad que redunde en sistemas de producción mixtos de carne y lana característicos del extremo austral de la región Patagónica.

Figura 5.1 Esta figura combina información de los capítulos 2 y 3. Se calculó la Profundidad de mojado (Pm) de los eventos de lluvia ocurridos en el periodo 2001-2007, en base a suelo seco (%), ($P_m = \text{Eventos de lluvia (mm)} / \text{retención hídrica del suelo promedio de tres exposiciones}$, calculado por separado para tres profundidades: 0-10, 10-20, 20-50). Y distribución de raíces (%) cada 5 cm hasta los 40 cm de profundidad de suelo de dos gramíneas y un subarbutivo en la Estepa Magallánica seca, para cada profundidad se realizó la sumatoria de la biomasa radical de las distintas distancias al eje (ver Figura 3.4).

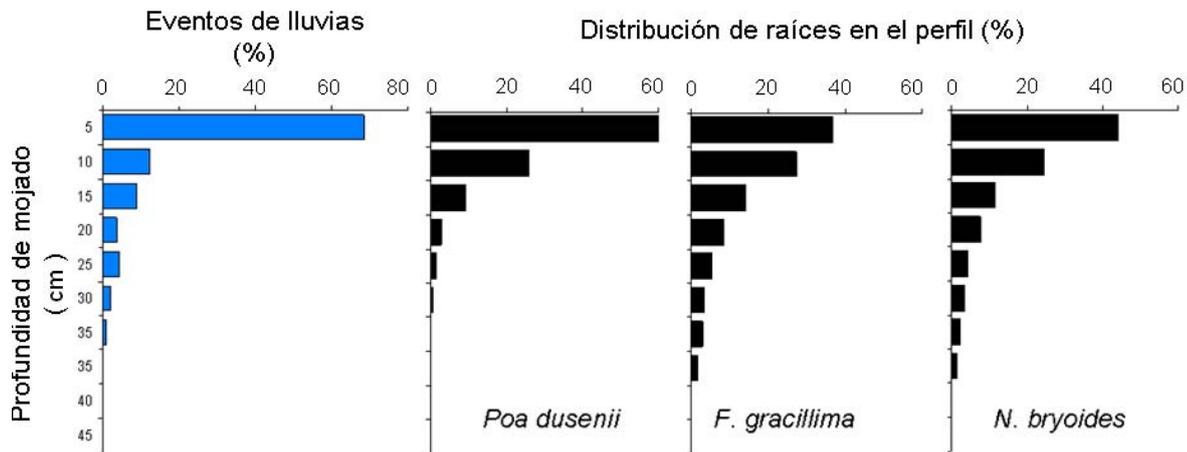
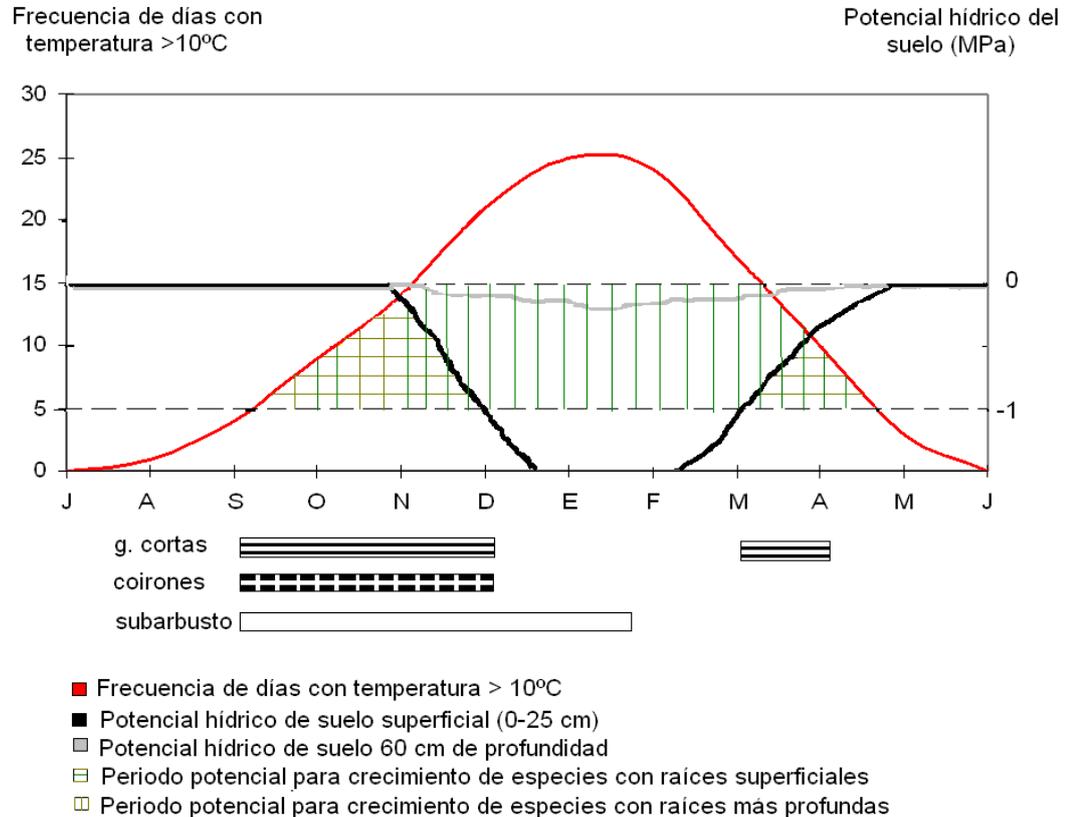


Figura 5.2 Esquema del periodo potencial para el crecimiento de especies con raíces superficiales y profundas en la Estepa Magallánica seca. Esta figura integra información de la temperatura media del aire y la humedad del suelo observada (capítulo 2) y los periodos de crecimiento para gramíneas cortas, coirones y subarbusto registrados en base a la producción mensual de biomasa verde (capítulo 4).



5.3 Conclusiones generales

En la Estepa Magallánica seca: ambiente con lluvias distribuidas a lo largo del año, con dominancia (90%) de eventos menores a 5 mm y ausencia de tormenta, el agua en el suelo está disponible por un largo período. En general, el periodo seco estuvo acotado al verano, aunque se extendió hasta el otoño en algunos años, cuando el verano fue muy seco. Este patrón se observó en superficie (10 y 25 cm de profundidad), mientras que a 60 cm la humedad del suelo difirió entre posiciones topográficas. A esta profundidad sólo el faldeo con exposición norte se seca, mientras que la exposición sur y plano permanecen húmedos todo el año.

La diferencia media anual en potencial hídrico de suelo entre exposiciones promedio del perfil fue de -0,5 MPa. La exposición norte fue la más seca (-0,86 MPa promedio anual) y la exposición sur (-0,40 MPa) y el plano (-0,44MPa) permanecieron más húmedas y no se diferenciaron entre sí. Esta tendencia se mantuvo entre estaciones, aunque las diferencias aumentan en el verano, con fechas que difieren en 1 MPa entre la exposición norte y las otras. Con respecto a la temperatura, la exposición norte fue más cálida, con 1°C más a lo largo del año que las otras exposiciones, salvo en otoño donde las diferencias fueron 0,5°C. Estas variables: potencial hídrico del suelo promedio del perfil

y temperatura de suelo estuvieron relacionados negativamente. Lo que determina que el suelo esté húmedo en los períodos fríos.

Además de la exposición, existió heterogeneidad en la distribución de agua en el suelo a otra escala. La distribución de la vegetación en parches también generó un gradiente de humedad bajo los parches de vegetación y suelo desnudo. En este sentido los parches sin vegetación, presentaron mayor contenido hídrico (7%) hasta 15 cm de profundidad que los parches vegetados. Dentro de los parches de vegetación los de coirones tuvieron menor contenido hídrico (5,5%) que los subarbustos (6%) y gramíneas cortas (6,3%), los cuales no se diferenciaron entre sí.

Las raíces de los tres tipos funcionales estudiados en esta tesis: gramíneas cortas (*Poa dusenii*), coirones (*Festuca gracillima*) y subarbusito (*Nardophyllum bryoides*) exploran principalmente las capas superficiales del suelo, profundidad con mayor densidad de raíces 0-10 cm. Sólo el subarbusito podría explorar otros horizontes a través de raíces con crecimiento secundario, aunque la estrategia observada en esta tesis, fue que estas raíces principalmente, se desvían lateralmente y se mantienen en superficie.

El gradiente de humedad en el suelo entre exposiciones modificó los potenciales hídricos foliares de las tres especies. Los potenciales hídricos fueron más negativos en el faldeo norte que en las otras exposiciones en primavera (promedio de las tres especies -2,95 MPa FN, -2,5 MPa PI, -2,4 MPa FS) y verano (promedio de las tres especies, -4 MPa FN, -3,6 Mpa PI y -2,4 MPa FS), mientras que en otoño las exposiciones no difirieron. Este gradiente se observó también en la producción de biomasa de gramíneas cortas. Las cuales produjeron más biomasa en el Faldeo Sur (118 kgMS/ha) que el Plano (98 kgMS/ha) y el Faldeo Norte (104 kgMS/ha). Contrario a lo que se esperaba, la biomasa verde producida mensualmente no presentó un buen ajuste con el contenido hídrico de suelo medido mensualmente. Sólo para gramíneas cortas se encontró una correlación positiva y significativa con la humedad de suelo entre 20-40 cm de profundidad de suelo, y en subarbustos la relación fue negativa con la humedad entre 0-20 cm de profundidad, mientras que en coirones estas variables no correlacionaron.

5.4 Implicancias prácticas derivadas de los resultados obtenidos

En Patagonia los pastizales naturales son el sustento de la producción ganadera y su oferta anual de forraje determina la receptividad de los campos. En el sur de Santa Cruz el estrato “intercoironal” representado por gramíneas cortas y hierbas constituye entre el 40 al 70 % de la dieta de los ovinos (Manero y otros, 2005) y su disponibilidad presenta una relación positiva con el porcentaje de corderos señalados (Cibils, 1993). La regulación de la carga animal y la correcta distribución de la hacienda en el establecimiento son las principales tecnologías de manejo extensivo propuestas por el INTA para asegurar la sustentabilidad del sistema ganadero en términos económicos y ecológicos (Borelli y Oliva, 2001b).

Una de los mayores problemas que presenta la ganadería extensiva es la variación anual de la producción animal como respuesta a las variaciones interanuales en la producción de forraje. En términos generales, se ha observado que aquellos establecimientos ganaderos que manejan los campos con carga ovina baja-moderada y ajuste de carga

anual en base a mediciones objetivas del pastizal logran mayor estabilidad en los niveles de producción de carne.

La estimación de la disponibilidad forrajera es la información básica para realizar la planificación y distribución del pastoreo en el establecimiento. En general, las grandes unidades de manejo (en promedio 5000 has por potrero) dificultan la estimación de disponibilidad forrajera debido a que incluyen heterogeneidad de paisaje, geoformas y de vegetación. El uso de modelos espacialmente explícitos, (por ejemplo SAVANNA - Coughenour, 1994), que simulan la producción de biomasa forrajera y en base a esto la distribución del pastoreo, ayudará a predecir los sitios que serán subutilizados por los animales dentro de los potreros y la aplicación de incentivos para mejorar la distribución de los animales. Los datos obtenidos en esta tesis de dinámica de agua en el suelo y la producción de biomasa en distintas exposiciones del paisaje sirven de base para la incorporación de parámetros en estos modelos.

De los resultados obtenidos en esta tesis surge que el periodo más seguro para el crecimiento de las gramíneas es la primavera temprana y que el crecimiento otoñal resulta más variable entre años. El método de evaluación forrajera utilizado en Santa Cruz, sólo contempla la producción de forraje en el momento de máxima acumulación de biomasa dentro de la estación de crecimiento (diciembre-enero). Posiblemente, la estimación de disponibilidad forrajera en otoño sea una variable muy relevante para el manejo ganadero, ya que de darse las condiciones ambientales para que se produzca este pulso de crecimiento vegetal, los animales contarán con forraje de buena calidad en un periodo crítico del manejo que es la entrada del invierno. La producción de forraje en este periodo del año se podría, además, predecir a partir de modelos de precipitación y temperatura en base a los datos de esta tesis, y podría servir en un sistema de alerta temprana para administrar eventuales suplementos forrajeros.

5.5 Futuras líneas de investigación

A partir de la información generada en esta tesis se desprenden algunos puntos que serían relevantes evaluar o considerar en líneas de investigación futura.

1- En esta tesis se ha descrito la distribución de biomasa de raíces en el perfil del suelo y en base a esta información y a la relación entre potencial hídrico foliar y potencial hídrico a distintas profundidades de suelo se ha inferido cómo los tipos funcionales utilizan el agua del suelo. Sin embargo, sería útil generar ensayos manipulativos para evaluar la respuesta a nivel de potencial hídrico foliar, transpiración y crecimiento en los tres tipos funcionales de la Estepa Magallánica seca frente a distintos tamaños de eventos de lluvias y en diferentes periodos del año.

2-Si bien en este trabajo se han medido potenciales hídricos foliares bajos (hasta -8 MPa) principalmente en las gramíneas, se desconocen aún varios aspectos de la fisiología de estas especies. Ensayos que permitan identificar rangos de potencial hídrico en suelo a partir de los cuales estas especies cierran los estomas e interrumpen la fotosíntesis podrían ser de gran utilidad, así como también determinar el punto de marchitez permanente real de estas especies.

3-A nivel de ecosistema, el desafío radica en el uso de modelos ecológicos que permitan predecir escenarios futuros bajo diferentes condiciones ambientales. El efecto del aumento de la variabilidad en las precipitación o de dinámicas hídricas en suelo más extremas sobre la estructura y funcionamiento de la Estepa Magallánica seca podrían evaluarse a partir de modelos de dinámica hídrica a largo plazo. Una de las mayores ventajas del uso de modelos consiste en evaluar procesos a largo plazo que no pueden realizarse con trabajos de campo ya que la interpretación de los resultados podría ser incompleta (Reynolds et al., 2000). En el caso de modelos que simulan la dinámica hídrica en el suelo (por ejemplo modelo Dinaqua: Paruelo et al. 1995) también permiten la cuantificación de aquellos flujos que son de difícil medición en condiciones naturales como la evaporación, transpiración y percolación profunda (Paruelo et al. 1995). Modelos más complejos que utilizan parámetros relacionados al estado hídrico del suelo y de las plantas mejoran la estimación de la PPAN en respuesta a las precipitaciones y permiten evaluar los efectos del cambios en el régimen de lluvias sobre la vegetación (Coughenour, 1994). Gran parte de la información básica para la parametrización de estos modelos ha sido generada en esta tesis

Bibliografía

- Abbott, L., y B. A. Roundy. 2003. Available water influences field germination and recruitment of seeded grasses. *JOURNAL OF RANGE MANAGEMENT* 56:56-64.
- Aguiar, M., y O. Sala. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*.
- Aguiar, M., y O. E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Tree* 14(7):273-277.
- Austin, A., Yahdjian L., Stark J.M, Belnap J, Porporato A., I. C. Burke, Norton U., Ravetta D.A., y Schaeffer S.M. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141:1-15.
- Avery, B. W. 1973. Soil classification in the soil survey of England and Wales. Pages 324-338 in *European Journal of Soil Science*.
- Bagnato, C. E., G. Piñeiro, y J. M. Paruelo. Agosto 2010. Implicancias ecohidrológicas de la heterogeneidad de la vegetación en la dinámica del agua en el suelo de una estepa semiárida y un pastizal subhúmedo. *Actas VI Reunión Binacional de Ecología*:244.
- Bahamonde, H., A. Cibils, y G. Oliva. 2005. Tasas de descomposición de materia orgánica en relación con la ubicación topográfica en un sitio de la Estepa magallánica seca. Pages 130 in L. González, R. Iglesias, y A. Cibils, editors. *Campo experimental Potrok Aike. Resultado de 15 años de labor técnica*. INTA, Buenos Aires.
- Beltrán, A. 1997. Caracterización micro climática del Distrito Occidental de la estepa patagónica. Magíster Thesis. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires:119 pp.
- Bertiller, M. B., y G. Defossé. 1990. Grazing and plant growth interactions in a semiarid *Festuca pallescens* grassland (Patagonia). *JOURNAL OF RANGE MANAGEMENT* 43:300-303.
- Bertiller, M., y F. Coronato. 1994. Seed bank patterns of *Festuca pallescens* in semiarid Patagonia: a possible limit to bunch reestablishment. *Biodiversity and Conservation* 3:57-67.
- Bertiller, M., P. Zaixso, M. P. Irrisari, y E. Bredant. 1996. The establishment of *Festuca pallescens* in arid grasslands in Patagonia (Argentina): the effect of soil water stress. *Journal of Arid Environments* 31:161-171.
- Böhm, W. 1979. *Methods of Studying Root Systems*. Springer Verlag, Berlin.
- Borrelli, P., C. Cheppi, M. Iacomini, y A. Ramstrom. 1984. Condición de pastizales en el sitio terraza de Río Gallegos. *Revista Argentina de Producción Animal* 4(9):879-897.
- Borrelli, P., y G. Oliva. 2001a. Evaluación de pastizales. Pages 163-198 in P. Borrelli y G. Oliva, editores. *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral. Tecnología de manejo extensivo*, Buenos Aires.

- Borrelli, P., y G. Oliva. 2001b. Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral. Tecnología de manejo extensivo. INTA Regional Patagonia Sur y GTZ (Alemania). Buenos Aires.
- Borrelli, P. 2001. Producción animal sobre pastizales naturales. Pages 131-162 in P. Borrelli y G. Oliva, editores. Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral. INTA, Buenos Aires.
- Bucci, S., F. Scholz, G. Goldstein, F. Meinzer, y M. Arce. 2009. Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species. *Oecologia*.
- Burgos, J. 1985. Clima en el extremo sur de Sudamérica. Pages 10-40 in O. Boelcke, D. Moore, y F. Roig, editors. Transecta botánica de la Patagonia Austral. CONICET, Instituto de la Patagonia y Royal Society, Buenos Aires.
- Burke, I. C., W. K. Lauenroth, R. Riggall, P. Brannen, B. Madigan, y S. Beard. 1999. Spatial Variability of Soil Properties in The Shortgrass Steppe: The Relative Importance of Topography, Grazing, Microsite, and Plant Species in Controlling Spatial Patterns. *Ecosystems* 2:422-438.
- Campanella, M. V., y M. B. Bertiller. 2008. Plant phenology, leaf traits and leaf litterfall of contrasting life forms in the arid Patagonian Monte, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 19:75-85.
- Canfield, R. H. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* 39:388-394.
- Cantlon, J. E. 1953. Vegetation and Microclimates on North and South Slopes of Cushtunk Mountain, New Jersey. *Ecological Monographs* 23 (3):241-270.
- Casper, B., y R. B. Jackson. 1997. Plant Competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:545-570.
- Cibils, A., L. González, y H. Tapia. 2005a. Descripción general del campo experimental Potrok Aike. Pages 130 in L. González, R. Iglesias, y A. Cibils, editores. Campo Experimental Potrok Aike. Resultados de 15 años de labor técnica. INTA.
- Cingolani, A., J. Anchorena, y M. Collantes. 1998. Landscape heterogeneity and long-term animal production in Tierra del Fuego. *JOURNAL OF RANGE MANAGEMENT* 51:79-87.
- Cingolani, A. M., J. Anchorena, S. L. Stoffella, y M. B. Collantes. 2002. A landscape-scale model for optimal management of sheep grazing in the Magellanic steppe. *Applied Vegetation Science* 5:159-166.
- Cipriotti, P. A., P. Flombaum, O. E. Sala, y M. R. Aguiar. 2008. Does drought control emergence and survival of grass seedlings in semi-arid rangelands?. An example with a Patagonian species. *Journal of Arid Environments* 72:162-174.
- Coronato, F., y M. Bertiller. 1996. Precipitation and landscape related effects on soil moisture in semi-arid rangelands of Patagonia. *Journal of Arid Environments* 34:1-9.
- Correa, M. N. 1978. Flora Patagónica. Parte III. Gramineae, Buenos Aires.
- Coughenour, M.B. 1994. The SAVANNA landscape model- Documentation and Users Guide. Natural Resource Ecology Laboratory, Colorado State University, Ft Collins CO.

- Chapin, F. S., P. A. Matson, y H. A. Mooney. 2002. Terrestrial Water and Energy Balance. Pages 71-96 in Springer, editor. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Birkhäuser.
- Chen, L., Z. Huang, J. Gong, Fu B., y Y. Huang. 2007a. The effect of land cover/vegetation on soil water dynamic in the hilly area of the loess plateau, China. *Catena* 70:200-2208.
- Chen, X. F., J. M. Chen, S. Q. An, y W. M. Ju. 2007b. Effects of topography on simulated net primary productivity at landscape scale. *Journal of Environmental Management* 85:585-596.
- Chesson, P., R. L. Gebauer, S. Schwinning, N. Huntly, K. Wiegand, M. S. Ernest, A. Sher, A. Novoplansky, y J. F. Weltzin. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecology* 141 236-253.
- Cibils, A. 1993. Manejo de pastizales. En Borrelli, P. y Oliva, G. (Eds). Catálogo de prácticas. EEA INTA Santa Cruz. Ganadería Ovina Sustentable en la Patagonia Austral: Tecnología de Manejo Extensivo, INTA, 2001.
- Dawson, T. E., y J. S. Pate. 1996. Seasonal water uptake and movemetne in root systems of Australian phraeatophytic plants of dimorphics root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia* 107:13-20
- De Fina, A., A. Garbosky, F. Gianetto, y L. Sabella. 1968. Difusión geográfica de cultivos índices en la Provincia de Santa Cruz. INTA, Buenos Aires.
- Defossé, G., M. Bertiller, y J. Ares. 1990. Above-ground phytomass dynamics in a grassland steppe of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management* 43(2): 157-160.
- Defosse, G. E., y M. B. Bertiller. 1991. Comparison of four methods of grassland productivity assessment based on *Festuca pallescens* phytomass data. *JOURNAL OF RANGE MANAGEMENT* 44(3):199-2003.
- Del Valle, H., N. Elissalde, D. Gagliardini, y J. Milovich. 1998. Status of desertification in the Patagonian Region: Assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 12:95-122.
- Fernández, R. J., y J. Paruelo. 1988. Roots ystems of two Patagonian shrubs: A quantitative description using a geometrical method. *Range Manage* 41 (3):220-223.
- Fernández, R., O. Sala, y R. Golluscio. 1991. Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *JOURNAL OF RANGE MANAGEMENT* 44(5):434-437.
- Fernández, R. J., y J. F. Reynolds. 2002. Soil moisture promotes grass growth, but does this growth have a measurable effect on soil-water content?. *ESA Annual Meeting*. Tucson, Arizona, 4-9 agosto.
- Fernández, R. J., y N. Trillo. 2005. La textura del suelo como fuente de heterogeneidad: sus efectos sobre la oferta de agua para las plantas. in M. Oesterheld, M. R. Aguiar, G. C.M., y J. M. Paruelo, editors. La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas: un homenaje a Rolando León. Agronomía UBA, Bs As.
- Fernández, R. J. 2007. On the frequent lack of response of plants to rainfall events in arid areas. *Journal of Arid Environments* 68 (44):688-691.

- Fischer, R. A., y N. C. Turner. 1978. Plant Productivity in the Arid and Semiarid Zones. *Annual Review of Plant Physiology* 29:277-317.
- Golluscio, R., O. Sala, y W. Lauenroth. 1998. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian Steppe. *Oecologia* 115:17-25.
- Golluscio, R. 2005. Dimensiones de la heterogeneidad a nivel comunidad: profundidad radical y fenología de 25 especies patagónicas. Pages 430 in A. J. Pascale, editor. *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas*, Bs. As.
- Hook, P. B., I. C. Burke, y W. K. Lauenroth. 1991. Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe *Plant and Soil* 138 (2):247-256.
- Humano, G., G. Oliva, A. Battini, M. Mascó, R. Kofalt, y D. Barría. 2005. La vegetación del campo Experimental Potrok Aike. Pages 130 in L. González, R. Iglesias, y A. Cibils, editores. *Campo Experimental Potrok aike. Resultado de 15 años de labor técnica.*, Bs. As. INTA.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187-211.
- Huxman, T. E., K. A. Snyder, D. Tissue, A. J. Leffler, K. Ogle, W. T. Pockman, D. R. Sandquist, D. L. Potts, y S. Schwinning. 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiard and arid ecosystems. *Oecologia* 121:254-268.
- Irisarri, J. G. 2008. Variación espacial y temporal de la productividad primaria neta aérea de mallines del Noroeste de la Patagonia. Tesis para optar por el grado de Magíster de la Universidad de Buenos Aires. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Jackson, R. B., J. Canadell, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney, O.E., y E. D. Schulze. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108:389-411.
- Jobbágy, E., y O. Sala. 2000. Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications* 10(2)::541-549.
- Jobbagy, E., y R. B. Jackson. 2001. The distribution of soil nutrients with depth: Global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry* 53:51-77.
- Jobbagy, E., O. Sala, y J. Paruelo. 2002. Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology* 83(2):307-319.
- Knapp, A. K., Fay P.A., Blair J.M, Collins S.L., Smith M.D, Carlisle J.D, Harper C.W, Danner B.T, M. S. Lett, y M. J.K. 2002. Rainfall Variability, Carbon Cycling, and Plant Species Diversity in a Mesic Grassland. *SCIENCE* 298(5601):2202 - 2205. DOI: 2210.1126/science.1076347.
- Kowaljew, E., y R. J. Fernández. 2011. Differential utilization of a shallow-water pulse by six shrub species in the Patagonian steppe. *Journal of Arid Environments* 75: 211-214.
- Lambers, H., F. S. Chapin III, y T. L. Pons. 1998. Chapter 3. Plant Water relations. Pages 154-189 in *Plant Physiological Ecology*. Springer.
- Lamoreaux, M., H. Migliora, y A. Marcolín. 2005. Los suelos del Campo Experimental Potrok Aike. Pages 27-30 in L. González, R. Iglesias, y A. Cibils, editors.

- Campo Experimental Potrok Aike. Resultado de 15 años de labor técnica, Buenos Aires.
- Lauenroth, W. K. y O. E. Sala. 1992. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications* 2(4):397-403.
- Lauenroth, W. K., D. G. Milchunas, O. E. Sala, I. C. Burke, y J. a. Morgan. 2008. Net Primary Production in the Shortgrass Steppe. Pages 522 in W. K. Lauenroth y I. C. Burke, editors. *Ecology of the Shortgass Steppe. A long-term perspective*, New York.
- Lee, C. A., y W. K. Lauenroth. 1994. Spatial distribution of Grass and Shrub Root Systems in the shortgrass Steppe. *American Midland Naturalist* 132 (1):117-123.
- León, R., D. Bran, M. Collantes, J. Paruelo, y A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8:125-144.
- Levy, E., y D. Madden. 1933. The point method of pasture analysis. *New Zealand Journal of Agriculture* 46:267-269.
- Loik, M. E., D. D. Breshears, W. K. Lauenroth, y J. Belnap. 2004. A multi-scale perspective of water pulses in dryland ecosystems: climatology and ecohydrology of the western USA. *Oecologia* 141:269-281.
- Manero, A., Alegre, B. y Clifton, G. 2005. Relaciones dietarias entre ovinos y llamas en la provincia de Santa Cruz. Campo Experimental Potrok Aike. Resultado de 15 años de labor técnica. L. Gonzalez, R. Iglesias and A. Cibils. Buenos Aires, INTA: 107-108.
- Maseda, P. H., y R. J. Fernández. 2006. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany* 57(15):3963-3977. doi:3910.1093/jxb/erl3127.
- Monteith, J. L. 1973. *Principles of Environmental Physics*. , London
- Muldavin, E. H., D. I. Moore, S. L. Collins, K. R. Wetherill, y D. C. Lightfoot. 2008. Aboveground net primary production dynamics in a northern Chihuahuan Desert ecosystem. *Oecologia* 155:123-132.
- Noy-Meir. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:25-51.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*, Saunders, Filadelfia, EEUU.
- Oesterheld, M., O. E. Sala, y S. J. McNaughton. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 359: 234 - 236
- Oesterheld, M., J. Loreti, M. Semmartin, y O. E. Sala. 2001. Inter-annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of Vegetation Science* 12:137-142.
- Ogle, K., y J. F. Reynolds. 2004. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. *Oecologia* 141:282-294.
- Oliva, G., L. González, P. Rial, y E. Livraghi. 2001a. El ambiente en la Patagonia Austral. Pages 19-82 in P. Borrelli y G. Oliva, editors. *Ganadería ovina*

- sustentable en la Patagonia Austral. Tecnología de Manejo extensivo. ErreGé & Asociados, Buenos Aires.
- Oliva, G., I. Noy-Meir, y A. Cibils. 2001b. Fundamentos de ecología de pastizales. Pages 83-100 in P. Borrelli y G. Oliva, editors. Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral. Tecnología de manejo extensivo.
- Orians, G. H., y O. T. Solbrig. 1977. A Cost-Income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *The American Naturalist* 111:677-990.
- Paruelo, J., M. R. Aguiar, y R. A. Golluscio. 1988. Soil water availability in the Patagonian Arid Steppe. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 2:67-74.
- Paruelo, J., y O. Sala. 1995. Water losses in the Patagonian steppe: a modelling approach. *Ecology* 76:510-520.
- Paruelo, J. M., H. E. Epstein, W. K. Lauenroth, y I. C. Burke. 1997. ANPP estimates from NDVI for the Central Grassland and region of the United States. *Ecology* 78(3):953-958.
- Paruelo, J. M., A. Beltrán, E. G. Jobbagy, O. E. Sala, y R. A. Golluscio. 1998 a. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8:85-101.
- Paruelo, J. M., E. G. Jobbágy, y O. E. Sala. 1998b. Biozones of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* 8(2):145-153.
- Paruelo, J. M., y W. K. Lauenroth. 1998. Interannual variability of NDVI and its relationship to climate for North American shrublands and grasslands. *Journal of Biogeography* 25:721-733.
- Paruelo, J., O. Sala, y A. Beltrán. 2000. Long-term dynamics of water and carbon in semi arid ecosystems: a gradient analysis in the Patagonian steppe. *Plant Ecology* 150:133-143.
- Paruelo, J. M., R. A. Golluscio, J. P. Guerschman, A. Cesa, V. J. Varinia, y M. F. Garbulsky. 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of Patagonian steppes. *Global Ecology and Biogeography* 13:385-395.
- Peláez, D. V., R. A. Distel, R. M. Bóo, O. R. Elia, y M. D. Mayor. 1994. Water relations between shrubs and grasses in semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* 27:71-78.
- Posse, G., y A. M. Cingolani. 2004. A test of the use of NDVI data to predict secondary productivity. *Applied Vegetation Science* 7:201-208.
- Reynolds, J., P. Kemp, y J. Tenhunen. 2000. Effects of long-term rainfall variability on evapotranspiration and soil water distribution in the Chihuahuan Desert: a modeling analysis. *Plant Ecology* 150:145-159.
- Reynolds, J. F., P. R. Kemp, K. Ogle, y R. J. Fernández. 2004. Modifying the "pulse-reserve" paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia* 141:194-210.
- Rodríguez, M. V., M.B. Bertiller, y A. Bisigato. 2007. Are fine roots of both shrubs and perennial grasses able to occupy the upper soil layer? A case study in the arid Patagonian Monte with non-seasonal precipitation. *Plant Soil* 300:281-288.

- Roig, F., y A. Faggi. 1985. *Transecta Botánica de la Patagonia Austral: Análisis geobotánico de la vegetación*. CONICET, Buenos Aires.
- Ryel, R. J., M. M. Caldwell, y J. H. Manwaring. 1996. Temporal dynamics of soil spatial heterogeneity in sagebrush-wheatgrass steppe during a growing season. *Plant and Soil* 184:299-309.
- Sala, O. E., y W. K. Lauenroth. 1982. Small Rainfall Events: An Ecological Role in Semiarid Regions. *Oecologia* 53:301-304.
- Sala, O., W. K. Lauenroth, y W. J. Parton. 1982. Plant recovery following prolonged drought in a shortgrass steppe. *Agricultural Meteorology* 27:49-58.
- Sala O, y W. K. Lauenroth. 1985. Root Profiles and the Ecological Effect of Light Rainshowers in Arid and Semiarid Regions. *American Midland Naturalist* 114 (2):406-408.
- Sala, O. E., W. J. Parton, L. A. Joyce, y W. K. Lauenroth. 1988. Primary production of the Central Grassland Region of the United States. *Ecology* 69 (1):40-45.
- Sala, O. E., R. A. Golluscio, W. K. Lauenroth, y A. Soriano. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81:501-505.
- Sala, O. E., W. K. Lauenroth, y W. J. Parton. 1992. Long term soil water dynamics in the shortgrass steppe. *Ecology* 73 (4):1175-1181.
- Sala, O. E., W. K. Lauenroth, y R. A. Golluscio. 1997. Plant functional types in temperate semi-arid regions. Pages 217-233 in T. M. Smith, H. H. Shugart, y F. I. Woodward, editors. *Plant functional types - their relevance to ecosystem and global change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schenk, H. J., y R. B. Jackson. 2002. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* 90:480-494.
- Scholander, P., H. Hammel, E. Bradstreet, y E. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148:339-346.
- Schorr, A. G., y M. F. Seguí. 2008. *Estudios económicos de los sistemas productivos y recursos naturales. Zonas agroeconómicas homogéneas*. INTA, Buenos Aires.
- Schulze, E. D., H. A. Mooney, O. E. Sala, E. Jobbagy, N. Buchmann, G. Bauer, J. Canadell, R. B. Jackson, J. Loreti, M. Oesterheld, y J. R. Ehleringer. 1996. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* 108:503-511.
- Schwinning, S., y R. Ehleringer. 2001. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* 89:464-480.
- Schwinning, S., O. E. Sala, M. E. Loik, y J. R. Ehleringer. 2004. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141:191-193.
- Schwinning, S., B. I. Starr, y J. Ehleringer. 2005. Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) part I: effects on soil water and plant water uptake. *Journal of Arid Environments* 60:547-566.

- Singh, J. S., D. G. Milchunas, y W. K. Lauenroth. 1998. Soil water dynamics and vegetation patterns in a semiarid grassland. *Plant Ecology* 134:77-89.
- Sims, P. L., y J. S. Singh. 1978. The Structure and Function of Ten Western North American Grasslands: III. Net Primary Production, Turnover and Efficiencies of Energy Capture and Water Use. *Journal of Ecology* 66(2):573-597.
- Snyder, K. A., y S. L. Tartowsky. 2006. Multi-scale temporal variation in water availability: Implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments* 65:219-234.
- Soriano, A., y A. Sala. 1983. Ecological strategies in a patagonian arid steppe. *Vegetatio* 56:9-15.
- Soriano, A., R. Golluscio, y E. Satorre. 1987. Spatial heterogeneity of the root system of grasses in the Patagonian arid steppe. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114:103-108.
- Soriano, A. 1990. Missing strategies for water capture in the patagonian semidesert. *Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 5:135-139.
- Soto, J., y M. Vazquez. 2000. Las condiciones climáticas de la Provincia de Santa Cruz. Pages 98-115 in A. N. García y E. Mazzoni, editors. *El Gran Libro de la Provincia de Santa Cruz*. ALFA Centro Literario y Milenio Ediciones, España.
- Swemmer, A. M., A.K. KNAPP, y H. A. SNYMAN. 2007. Intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in three perennial grasslands. *Journal of Ecology* 97:780-788.
- Therriault, M., A. Hufty, y F. Sheriff. 1985. El efecto de las variaciones latitudinales estacionales de la radiación solar recibida sobre superficies inclinadas en la definición de las pendientes de solana y umbría. *Paralelo* 37 8-9:621-638
- Titusb, J. H., R. S. Nowak, y S. D. Smith. 2002. Soil resource heterogeneity in the Mojave Desert *Journal of Arid Environments* 52 (3):269-292
- Torres, R., F. Squeo, C. Jorquera, E. Aguirre, y J. Ehleringer. 2002. Evaluación de la capacidad estacional de utilizar eventos de precipitación en tres especies de arbustos nativos de Chile con distintos sistemas radiculares. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:737-749.
- Tovar-Pescador, J., D. Pozo-Vázquez, J. A. Ruiz-Arias, J. Batlles, G. López y J. L. Bosch. . 2006. On the use of the digital elevation model to estimate the solar radiation in areas of complex topography. *Meteorological Applications* 13:279-287. doi:210.1017/S1350482706002258
- Walter, H. 1971. *Natural Savannas*. Ecology of Tropical and subtropical vegetation, Oliver and Boyd edition, Edinburgh.
- Wever, L. A., L. B. Flanagan, y P. J. Carlson. 2002. Seasonal and interannual variation in evapotranspiration, energy balance and surface conductance in a northern temperate grassland. *Agricultural and Forest Meteorology* 112:31-49.
- Yahdjian, L., y O. E. Sala. 2006. Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian Steppe. *Ecology* 87 (4): 952-962.
- Yang, Y. H., J. F. Fang, Y. D. Pan, y C. J. Ji. 2009. Aboveground biomass in Tibetan grasslands. *Journal of Arid Environments* 73:91-95.