

Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina

PABLO E. VILLAGRA^{1,2}✉, CARLA GIORDANO³, JUAN A. ALVAREZ¹, JUAN BRUNO CAVAGNARO², ARANZAZÚ GUEVARA³, CARMEN SARTOR², CARLOS B. PASSERA² & SILVINA GRECO²

¹ Departamento de Dendrocronología e Historia Ambiental, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), CCT Mendoza - CONICET. Mendoza, Argentina.

² Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo.

³ Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA).

RESUMEN. La diversidad y la productividad de las zonas áridas dependen de la interacción entre las limitaciones ambientales que presenta cada región en particular y el complejo de adaptaciones desarrolladas por los organismos que les permiten mantener el balance de agua y energía térmica dentro de límites viables. El Monte Central se encuentra en la zona árida-semiárida del oeste argentino, con precipitaciones anuales medias que varían entre 30 y 350 mm concentradas en el verano, temperaturas medias entre 15 y 18 °C, y un marcado déficit hídrico durante la mayor parte del año. En este trabajo analizamos las adaptaciones al estrés hídrico y las estrategias de utilización del agua que presentan las formas de vida vegetales dominantes en el Monte Central: árboles, arbustos y pastos perennes. Los árboles y arbustos del Monte incluyen especies con distinto grado de xerofitismo. Sus adaptaciones abarcan desde la capacidad de acceder a reservorios de agua profundos a través del desarrollo de extensos sistemas radicales, hasta diversas estrategias fisiológicas, morfológicas y arquitecturales de tolerancia a la sequía y la salinidad. *Prosopis flexuosa*, especie arbórea freatofita, cumple roles ecológicos centrales en las comunidades que domina, influye en el ciclo hidrológico, y es un recurso económico relevante tanto a nivel local como regional. Los pastos, de sistemas radicales más superficiales que árboles y arbustos, presentan pulsos de crecimiento acoplados a las precipitaciones. Las distintas formas de utilización del agua de las formas de vida dominantes determinan complejos de interacciones, positivas y negativas, entre las especies que regulan la productividad del sistema y, consecuentemente, el potencial productivo. La vegetación y el ciclo hidrológico están altamente acoplados en los ecosistemas del Monte, tanto a escala local como regional (en muchos casos acoplados al acuífero freático) por lo que conocer funcionalmente este vínculo contribuye a entender su funcionamiento y a predecir escenarios futuros en relación al cambio climático global y cambios en el uso de la tierra.

[Palabras clave: uso del agua, xeromorfismo, freatófitas, estrés hídrico, adaptaciones, raíces]

ABSTRACT. To be a plant in the desert: water use strategies and water stress resistance in the Central Monte desert from Argentina: The diversity and productivity of arid lands depend on the interaction between environmental limitations and the complex of adaptive features that allow organisms to maintain their water and energy balance. The Central Monte is located in the arid-semiarid zone from western Argentina, with mean annual rainfall that varies between 30 and 350

✉ Departamento de Dendrocronología e Historia Ambiental, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), CCT Mendoza - CONICET. CC 330. 5500. Mendoza, Argentina.
villagra@mendoza-conicet.gov.ar

Recibido: 2 de septiembre de 2010; Fin de arbitraje: 8 de diciembre de 2010; Revisión recibida: 1 de febrero de 2011; Aceptado: 17 de febrero de 2011

mm, concentrated in summer, mean temperature between 13 and 18 °C and with water deficit during most of the year. Here we analyze plant adaptations to water stress and the water use strategies of the dominant life forms in Central Monte: trees, shrubs and perennial grasses. Trees and shrubs from the Monte include species with different levels of xerophytism. Their adaptations range from exploitation of deep water reservoirs with extensive root systems to a wide variety of physiological, morphological and architectural strategies to tolerate drought and salinity. *Prosopis flexuosa*, a phreatophytic tree, plays central ecological roles in plant communities, affects the hydrological cycle, and is an important economical resource locally and regionally. Grasses, with shallow root systems, have growth pulses associated to rainfall dynamics. Diversity in water use by the dominant plant growth forms determines negative and positive interactions among species that modulate the ecosystem productivity and, consequently, its productive potential. The hydrological cycle is strongly linked to vegetation (and *viceversa*) in the Monte ecosystems, both locally and regionally (in several areas with groundwater accessible to plant roots, recharged by Andean precipitations). Therefore, the knowledge of the mechanism driving this connections helps to understand ecosystem functioning and to predict future scenarios in relation to global climate change and land use.

[Keywords: water use, xeromorphism, freatophytes, water stress, adaptations, roots]

INTRODUCCIÓN

La diversidad y la productividad de las zonas áridas depende de la interacción entre el complejo de adaptaciones desarrolladas por los organismos y las limitaciones ambientales que presenta cada región en particular. Los organismos que habitan en estas zonas han desarrollado una serie de adaptaciones anatómicas, estructurales, bioquímicas y fisiológicas que les permiten mantener un balance adecuado de agua y energía térmica. Estas adaptaciones se repiten en distintos desiertos lo que sugiere una convergencia evolutiva, e incluyen ajustes fenológicos a la disponibilidad de agua, características morfo-fisiológicas que reducen la pérdida de agua o aumentan su adquisición, mecanismos de regulación del estrés térmico, respuesta rápida a los pulsos de recursos, y exploración de fuentes de agua profundas (Solbrig et al. 1977; Whitford 2002). Las limitaciones ambientales y la distribución de los recursos son heterogéneas espacial y temporalmente, y es esta variabilidad la que determina, en parte, la combinación de formas de vida que permite la utilización más eficiente de los recursos en cada región. Además, las

interacciones biológicas modifican el efecto del ambiente físico moderando o aumentando las limitaciones ambientales, cumpliendo un papel determinante en la distribución espacial y productividad de las especies (Aguar & Sala 1999).

La Provincia Biogeográfica del Monte ocupa 460000 Km² de la zona árida-semiárida del oeste argentino (Cabrera 1976; Rundel et al. 2007). Las precipitaciones medias varían entre 30 y 350 mm anuales y las temperaturas medias entre 13 y 18 °C (Labraga & Villalba 2009). Toda la región se caracteriza por un marcado déficit hídrico durante la mayor parte del año (Rundel et al. 2007). Entre las áreas de endemismos definidas para la región, el Monte Central se extiende entre los 28 y 37° de latitud Sur y geomorfológicamente se encuentra al pie de los Andes presentando una suave pendiente hacia el este. Las precipitaciones se concentran durante la temporada estival. La estepa arbustiva dominada por especies de la familia *Zygophyllaceae* es la formación vegetal característica. También se desarrollan bosques de *Prosopis* spp. en áreas con una fuente subterránea de agua y comunidades arbustivas asociadas a tipos particulares de suelos, como los arenosos de los médanos o los arcillosos y/o salinos de las zonas bajas

(Morello 1958; Bisigato et al. 2009). Árboles, arbustos y pastos perennes son las formas de vida dominantes, acompañadas de herbáceas y pastos anuales y cactáceas en los faldeos pedemontanos (Morello 1958; Rundel et al. 2007).

El objetivo de esta revisión es analizar las adaptaciones al estrés hídrico y las formas de utilización del agua que presentan las formas de vida dominantes en el Monte Central, y las consecuencias que estas adaptaciones tienen sobre la productividad, las interacciones biológicas y la distribución del agua a escala de ecosistema.

ADAPTACIONES Y UTILIZACIÓN DEL AGUA POR LAS FORMAS DE VIDA MÁS REPRESENTATIVAS DEL MONTE

Árboles

Las principales especies arbóreas del Monte Central son *Prosopis flexuosa* "algarrobo dulce", *P. chilensis* "algarrobo blanco", *Geoffroea decorticans* "chañar" y *Salix humboldtiana* "sauce criollo" (este último sólo presente en las márgenes de los cursos de agua permanentes). *Cercidium praecox* "chañar brea" y *Bulnesia retama* "retamo" generalmente tienen porte arbustivo aunque pueden alcanzar porte arbóreo en algunas situaciones. Solamente las especies de *Prosopis* han sido ampliamente estudiadas desde el punto de vista fisiológico por lo que concentraremos nuestro análisis en ellas.

Las especies de *Prosopis* pueden utilizar agua superficial y subterránea (agua freática) ya que desarrollan un sistema radical dimórfico con una raíz leñosa de trayecto vertical, de rápido crecimiento en relación al crecimiento aéreo (Roig 1985; Dalmasso et al. 1994), y una corona de raíces superficiales laterales (Guevara et al. 2010). El acceso al agua freática por *P. flexuosa* fue inferido en forma indirecta durante largo tiempo en función de estudios fitosociológicos y ecológicos,

como el desarrollo de los bosques de *Prosopis* en zonas con freática poco profunda, la observación ocasional de raíces de *Prosopis* a grandes profundidades (hasta 17 m), y la elevación de 3 m de la napa freática después de la eliminación de árboles, observada por Morello (1958) en Catinzaco (La Rioja). Sin embargo, la primera evidencia directa del uso del agua freática por esta especie en el Monte Central se obtuvo recientemente por medio del análisis de la composición isotópica de los elementos constitutivos del agua del xilema en comparación con la composición isotópica del agua de lluvia y del agua freática (Jobbágy et al. en prensa). En ese trabajo, se demostró que los algarrobos que forman bosques en los valles inter-médanos absorben agua freática (localizada entre 7-13 m de profundidad) y agua de lluvia en distintas proporciones dependiendo de la disponibilidad de esta última. Además, en esta región, *P. flexuosa* también vive en flancos de médanos de hasta 20 m de altura por sobre el nivel de los valles que presentan zonas subsuperficiales en condiciones sub-saturadas de humedad (aproximadamente 4 % de contenido gravimétrico de agua a partir del metro de profundidad). Allí se observó que esta especie utiliza principalmente agua de lluvia mientras que no se encontraron indicios de consumo importante de agua freática, lo que sugiere que esta especie se comporta como freatófita facultativa en una de las regiones más áridas del desierto del Monte (Jobbágy et al. en prensa).

Esta capacidad de vivir en los flancos de médanos sin acceso al agua freática se asocia a una gran plasticidad en la arquitectura de sus raíces superficiales, las cuales exploran el perfil del suelo a mayor profundidad y con mayor grado de ramificación que en las zonas bajas (Guevara et al. 2010), lo que podría favorecer la exploración y explotación del agua de lluvia en los médanos, ubicada entre 1-4 m de profundidad (Figura 1). Por el contrario, en el valle las raíces se extienden superficialmente recorriendo largas distancias lejos del árbol de origen (8.36 ± 12.75 m, 3.5 veces el radio promedio de los árboles). Como resultado, el área de influencia de las raíces superficiales en los árboles de los

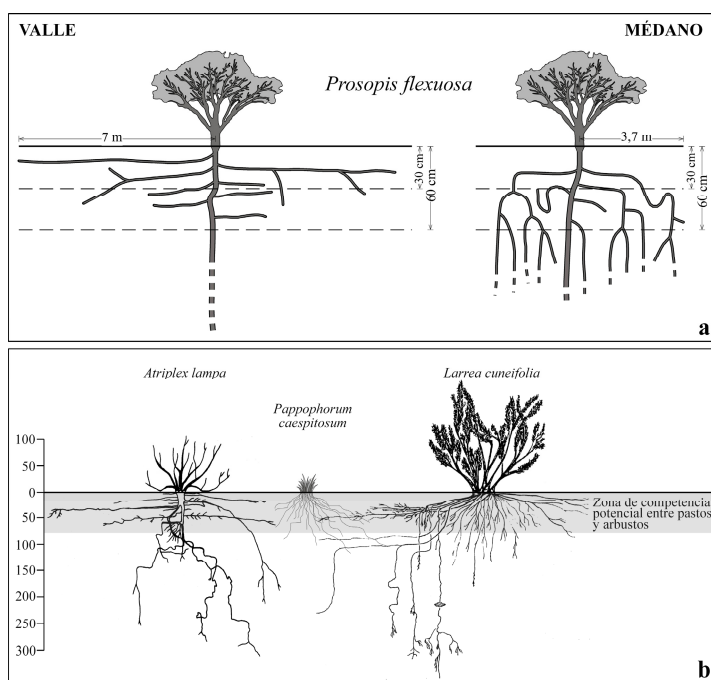


Figura 1: Arquitectura de las raíces de (A) *Prosopis flexuosa* en el valle y en la duna y (B) de los arbustos *Atriplex lampa* y *Larrea cuneifolia* y el pasto perenne *Pappophorum caespitosum* (reelaborado a partir de Barbour *et al.* 1977; Passera & Borsetto 1989; Guevara *et al.* 2010).

Figure 1. Root architecture of (A) *Prosopis flexuosa* trees located at valley and at dunes and (B) *Atriplex lampa* and *Larrea cuneifolia* (shrubs), and *Pappophorum caespitosum* (perennial grass) (re-elaborated from Barbour *et al.* 1977; Passera & Borsetto 1989; Guevara *et al.* 2010).

valles puede ser varias veces superior a la de los árboles del médano, con el potencial impacto en las interacciones planta-planta y en la distribución de agua y nutrientes en el perfil del suelo de cada comunidad (Guevara *et al.* 2010). En el mismo estudio, se determinó la topología de raíces de *P. flexuosa* que resulta muy cercana a la denominada “espina de pescado”, tradicionalmente descrita para plantas creciendo en ambientes pobres en recursos, ya que minimiza la competencia entre ramificaciones a la vez que permite una exploración del suelo a gran escala (Fitter *et al.* 1991).

La gran capacidad de exploración radical y plasticidad observada por las especies de *Prosopis* se debería reflejar en el estado hídrico de los individuos. Actualmente se están llevando a cabo estudios para evaluar la variedad de estrategias que le permiten a *P. flexuosa* tolerar períodos de sequía en los flancos de los médanos y las consecuencias

del acceso variable al agua freática para su crecimiento. Los resultados preliminares sustentan los datos isotópicos de agua xilemática, indicando que los árboles con acceso al agua freática presentan un mejor estado hídrico y más constante en el tiempo que los que no tienen acceso a ella, una mayor conductancia estomática y potencialmente mayor captación de carbono por unidad de área foliar (Villagra *et al.* 2010; Giordano C., datos no publicados). Similar estabilidad en el potencial agua foliar se observó en poblaciones de *P. flexuosa* de la reserva de Ñacuñán (32° 02' Sur; 67° 58' Oeste, 572 s.n.m de altitud, 326 mm anuales de precipitación), en comparación con un arbusto de raíces más superficiales con el cual convive (Cavagnaro & Passera 1993). Por otro lado, se observó que *P. flexuosa* abre sus estomas durante las horas de la mañana y los cierra a partir del mediodía, demostrando una dinámica diaria que le permitiría evitar altas tasas de pérdida de agua por transpiración durante los períodos de mayor demanda

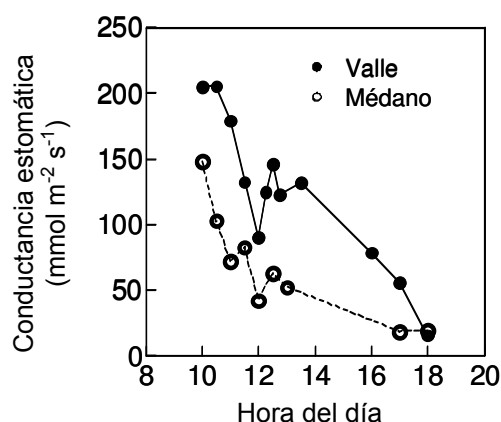


Figura 2: Variación diaria de la conductancia estomática al vapor de agua en individuos de *Prosopis flexuosa* representativos del valle y de los médanos (Giordano, C., datos no publicados).

Figure 2. Diurnal variation of stomatal water conductance in *Prosopis flexuosa* trees from valley and dune sites (Giordano, C., non published data).

atmosférica (Figura 2). A su vez, los árboles con mejor estado hídrico (valle) presentaron una mayor conductancia estomática durante la mañana y un menor cierre estomático al mediodía que los árboles con peor estado hídrico (médano) (Figura 2). También se detectó que durante las horas del mediodía *P. flexuosa* cierra sus folíolos a diferentes ángulos, y esto parece ocurrir en mayor grado en árboles del valle y de la duna. Teniendo en cuenta que el cierre de folíolos reduce el área foliar que intercepta radiación solar, podría ser un mecanismo de fotoprotección frente a un exceso de radiación en condiciones de baja disponibilidad de agua (Valladares & Pugnaire 1999; Villagra et al. 2010).

Estudios anatómicos del leño de *P. flexuosa* sugieren variaciones en la arquitectura hidráulica y en la anatomía del leño a lo largo del desarrollo de la planta y en ambientes con distinto régimen de precipitaciones (Villalba & Boninsegna 1989). En un área con 150 mm de precipitación anual se observó que los individuos juveniles de *P. flexuosa* presentan un xilema con numerosos vasos pequeños y agrupados, lo que podría indicar una mayor resistencia a la cavitación por estrés hídrico

(véase Zimmermann et al. 1994; Hacke et al. 2001), mientras que los árboles adultos, probablemente con acceso al agua freática, presentaron una mayor proporción de vasos grandes y solitarios aumentando la eficiencia de la conducción de agua en una situación ambiental con menor riesgo de cavitación. Por el contrario, en zonas con precipitaciones cercanas a los 500 mm anuales (Chaco árido), este patrón no fue observado ya que la distribución de los vasos fue similar en todas las edades, sugiriendo una disponibilidad de agua más homogénea a lo largo del desarrollo de la planta (Villalba & Boninsegna 1989). Además, en esta región se encontró una relación directa entre las precipitaciones primavera-estivales y las características anatómicas de la madera de *P. flexuosa*, lo que sugiere un control de las precipitaciones sobre el desarrollo del sistema de conducción y una aclimatación de la planta a la gran demanda y disponibilidad de agua en el período primavera-estival (Giantomasi et al. 2009).

Arbustos

Los arbustos xerofíticos son la forma de vida dominante en la mayoría de los desiertos y, frente a la heterogeneidad ambiental del Monte, han desarrollado una amplia variedad de formas y adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que determinan distintos grados de xerofitismo. En el Monte se encuentran especies arbustivas de hojas persistentes con cutículas foliares gruesas, estomas protegidos y mecanismos de ajuste osmótico (*Larrea* spp, "jarillas", y *Zuccagnia punctata*, "jarilla macho") (Barbour & Díaz 1974); especies de hojas caducas durante la época seca (*Trichomania usillo*, "usillo", *Lycium* spp., *Prosopis alpataco*, "alpataco"); y especies áfilas y subáfilas, con tallos fotosintetizantes (*Prosopis argentina*, "algarrobo guanaco", *Mimosa ephedroides*, "pichana negra", *Senna aphylla*, "pichana", *Cercidium praecox*, "brea", *Monttea aphylla*, "ala de loro" y *Bulnesia retama*, "retamo"). Las adaptaciones fisiológicas incluyen la presencia de especies con fisiología C3 y C4, con distintas eficiencias en el uso del

agua y tolerancia a la temperatura. Dentro de los arbustos C3, los géneros más importantes son *Prosopis* y *Larrea*. Entre las especies C4, se encuentran varias especies del género *Atriplex*, de amplia distribución en el Monte y de gran importancia forrajera (Passera & Borsetto 1989), y también *Suaeda divaricata* (vidriera).

La arquitectura del vástago de las especies del género *Larrea* presentes en el Monte parece jugar un rol importante en la distribución geográfica de las tres especies más abundantes a pesar de las similitudes anatómicas y fisiológicas existentes entre ellas (Barbour & Díaz 1974; Ezcurra et al. 1991). *Larrea cuneifolia* orienta sus hojas colocando las caras adaxial y abaxial hacia el este y el oeste, respectivamente, maximizando la capacidad de intercepción de la radiación solar al amanecer y al atardecer cuando el déficit hídrico atmosférico es relativamente bajo, y minimizándola al mediodía. Esto le permite ser dominante en las zonas más secas y cálidas del Monte. Por el contrario, *L. nitida* orienta la superficie de sus hojas hacia el norte, maximizando la intercepción solar en el invierno (Ezcurra et al. 1991), lo cual coincide con su dominancia en el Monte Austral. *Larrea divaricata* presenta un patrón generalizado de orientación de sus hojas que le permite desarrollarse relativamente bien en todas las estaciones y momentos del día y ocupar una amplia variedad de zonas (Ezcurra et al. 1991).

Distintas estrategias de exploración del suelo y obtención de agua han sido observadas en arbustos del Monte, aunque en general se destaca la amplia capacidad de exploración, con uso de agua superficial y profunda. *Atriplex lampa* y *Larrea divaricata* desarrollan un sistema radical dimórfico (Figura 1), con raíces superficiales que captan agua de lluvia, y una raíz vertical que explora el suelo en profundidad (más de tres metros) dando acceso al agua freática o a la acumulada de precipitaciones abundantes (Figura 1; Passera & Borsetto 1989). *Larrea cuneifolia*, en cambio, presenta un sistema radical profuso, con raíces que exploran el perfil del suelo desde la superficie y en profundidad en forma continua (Figura 1; Morello 1955).

Bulnesia retama presenta un sistema radical relativamente superficial en la adultez, luego de la disminución del crecimiento de la raíz pivotante presente en estadíos jóvenes, y ausente en el estadío adulto (Dalmaso et al. 1994).

Estudios sobre la composición isotópica del agua xilemática demostraron la utilización de agua freática facultativamente en *Larrea divaricata*, *Capparis atamisquea* (Jobbágy et al. en prensa) y *Atriplex lampa* (Sartor y Passera, datos no publicados). *Prosopis alpataco* parece utilizar agua freática tanto en la época seca como en la lluviosa, presentando la misma composición isotópica en ambos momentos del año. No se encontraron evidencias de uso de agua freática en los arbustos áfilos o subáfilos de flancos de médanos y valles intermédanos, *Bulnesia retama* y *Trichomaria usillo* (Jobbágy et al. en prensa) indicando que desarrollan un sistema radical más superficial que los arbustos foliados de la misma comunidad.

Las especies arbustivas del Monte presentan diversas adaptaciones y respuestas de aclimatación a las condiciones extremas de ambientes áridos. *Atriplex lampa*, un arbusto de particular interés forrajero para la región, presenta varias estrategias que le permiten evadir y tolerar la sequía, y resistir altas concentraciones salinas. En estudios tendientes a evaluar el efecto del estrés hídrico en plántulas de *A. lampa* (Trione & Passera 1993; Passera & Allegrati 1996) se observó que el potencial agua previo al amanecer disminuyó a valores cercanos a los -6 MPa sin causar la muerte de las plantas, aunque redujo el 30 % la productividad. La relación vástago-raíz disminuyó al disminuir significativamente el área foliar en los tratamientos con estrés, y la eficiencia en el uso del agua aumentó en respuesta a la sequía. La constante disminución de los valores de potencial osmótico en los tratamientos de estrés hídrico y el mantenimiento de la turgencia sugieren que esta especie realiza ajuste osmótico. La capacidad de lograr potenciales agua tan negativos puede ser debida a los altos contenidos proteicos asociados a osmolitos compatibles como son la prolina y betaina encontrados luego de que las plantas han

sido sometidas a déficit hídrico (Trione & Passera 1993).

Si bien el efecto típico del estrés hídrico es la disminución del crecimiento, esta disminución es proporcionalmente menor en aquellas especies con características más xeromórficas. En el género *Larrea*, la especie con mayor crecimiento potencial en condiciones méxicas, *L. divaricata*, sufre el mayor decrecimiento en su tasa fotosintética en respuesta al estrés hídrico (Barbour & Díaz 1974). En el género *Prosopis*, *P. argentina*, con numerosas características xeromórficas, presentó un menor decrecimiento proporcional que *P. alpataco*, proveniente de lugares con freática cercana (Villagra & Cavagnaro 2006). Esto implica que la adquisición de adaptaciones que le permitan tolerar el estrés hídrico acarrearía la pérdida de la plasticidad fenotípica y la disminución de la capacidad de utilización del agua cuando está disponible, lo que redundaría en un menor crecimiento potencial. La disminución de la densidad estomática aparece como un mecanismo principal en la reducción de la transpiración observado en arbustos de los géneros *Larrea* y *Prosopis* (Barbour & Díaz 1974; Villagra & Cavagnaro 2006). Otras adaptaciones observadas en *P. argentina* son el grosor de la cutícula y la abundante pubescencia foliar (Vilela 1996), la presencia de tallos verdes fotosintetizantes, y una anatomía del leño que maximiza la seguridad del sistema hidráulico a través de numerosos vasos pequeños y agrupados (Villagra & Roig Juárez 1997). En *Atriplex lampa*, donde las sales se acumulan en la vacuola en forma activa y con gasto energético, se han citado conocidos mecanismos de blanqueado del follaje por la acción de pelos vesiculares; cuando la célula colapsa el contenido de la vacuola se vuelca sobre la hoja y por evaporación las sales forman una capa blanca y pulverulenta.

La capacidad de germinar y establecerse aún bajo condiciones de déficit hídrico está asociada a la capacidad de colonización de ambientes áridos. Entre las especies del Monte que presentan capacidad de germinar a bajos potenciales agua se encuentran *Atriplex lampa*, con máxima germinación hasta -0.24 MPa y 21% de germinación a -2.24 MPa (Passera 1990); mientras que *Mimosa ephedroides*

disminuye su germinación al 54% a -0.56 MPa, en tanto que se hace nula a -1.12 MPa (Passera datos no publicados).

Pastos

En el Monte central, las gramíneas rara vez forman pastizales puros, excepto en las pampas de altura a más de 1500 m de altitud. En los pastizales de altura las condiciones de déficit hídrico son menores que en la llanura oriental del Monte. En esta última región, las gramíneas componen el estrato herbáceo de comunidades dominadas por árboles o arbustos y constituyen la principal fuente de alimento del ganado. Las más importantes por presencia, cobertura y valor forrajero son *Pappophorum cespitosum*, *P. philippianum*, *Setaria leucopila*, *Setaria mendocina*, *Trichloris crinita*, *Digitaria californica*, *Chloris castilloniana*, *Diplachne dubia*, *Scleropogon brevifolius*, *Panicum urvillanum* y *Aristida mendocina*. Aunque todas ellas son simpátricas a escala regional existe cierta distribución preferencial ligada a tipos de suelos y/o grado de aridez. Por ejemplo, *Pappophorum caespitosum* es la especie más importante de la zona ocupando suelos areno-limosos de la comunidad del algarrobal; *Trichloris crinita* es típica de suelos arcillosos e inundables, *Aristida mendocina* y *Chloris castilloniana* son características de suelos arenosos ó medanos, mientras que *Scleropogon brevifolius* y *Aristida mendocina* normalmente prosperan en los lugares más secos (Roig 1971).

La familia *Poaceae* presenta una gran variabilidad respecto al tipo fotosintético; existen géneros completos de tipo C3 o de tipo C4 y géneros donde se encuentran ambos tipos. Las gramíneas C3 y C4 presentan un patrón de distribución geográfica ligado con las condiciones de temperatura y disponibilidad hídrica de un lugar (Rundel 1980; Cavagnaro 1988). En el Monte, las diferencias en temperatura y estación de lluvias determinan que las gramíneas C4 predominen en el centro y norte (Roig 1971; 1972) mientras las de tipo C3 son dominantes en el sur de la región

(Giorgetti et al. 1997). Las gramíneas C3 y C4 también presentan claras diferencias en la distribución geográfica ligadas a la altitud (Passera et al. 1983; Cavagnaro 1988). En un gradiente entre los 560 y 2400 de altitud en el Monte central, las especies C4 son ampliamente dominantes a bajas altitudes tanto en abundancia como en cobertura. A medida que aumenta la altitud la proporción de estas gramíneas disminuye y aumentan las C3 hasta hacerse dominantes en las mayores altitudes del gradiente. El porcentaje de especies C4 correlacionó en forma directa con el aumento de temperatura ($R=0.96$) y con la evapotranspiración potencial ($R=0.98$), pero no lo hizo con las precipitaciones.

El crecimiento de las gramíneas del Monte es oportunista y por pulsos, ya que el crecimiento se produce cuando coinciden condiciones favorables de temperatura ($>10^{\circ}\text{C}$) y disponibilidad de agua en el suelo (Seligman et al. 1992; Dalmasso 1994). Dentro de una estación de crecimiento se pueden producir varios pulsos de crecimiento, separados por períodos de reposo vegetativo o dormición de macollos. Durante los pulsos de crecimiento, estas gramíneas C4 mostraron tasas de crecimiento muy altas (Seligman et al. 1992).

Durante el período seco las gramíneas del Monte regulan la pérdida de agua, en primera instancia, mediante el cierre estomático, cuando el potencial agua desciende por debajo de un cierto umbral, y, posteriormente, mediante cambios en la arquitectura foliar, plegando las hojas sobre la nervadura central, como es el caso de *Pappophorum caespitosum* (Trione & Cavagnaro 1998), o plegando la lámina foliar por la mitad como *Trichloris crinita* (Greco & Cavagnaro 2002). Estas especies son capaces de resistir muy bajos potenciales agua foliares antes de verse afectado el crecimiento, verificándose potenciales agua pre-alba entre -5 y -4 MPa en *Trichloris crinita* (Greco & Cavagnaro 2002), *Pappophorum caespitosum*, *Digitaria californica* (Cavagnaro & Passera 1991) y *Eragrostis curvula* (Echenique & Curvetto 1986). Si el período de estrés se prolonga durante mucho tiempo, las láminas foliares inician su senescencia, la cual avanza desde el ápice de la hoja hacia la base. Finalmente, toda

la parte aérea de la planta termina por secarse, excepto las yemas basales de los macollos o las yemas ubicadas en la corona de la planta las cuales entran en dormición y a partir de las cuales se reinicia el crecimiento cuando vuelve a llover.

La emergencia y establecimiento de plántulas de gramíneas en este ecosistema se produce sólo en años húmedos (Marone et al. 2000). Por esa razón se determinó la lámina de agua necesaria para la germinación y emergencia de las plántulas a partir de semillas de 4 especies de gramíneas perennes del Monte central: *Trichloris crinita*, *Pappophorum caespitosum*, *Setaria leucophylla* y *Jarava ichu*. Las siembras se realizaron en macetas a las cuales se les aplicaron riegos equivalentes a lluvias de hasta 40 mm. Solamente se logró emergencia de plántulas de *T. crinita* y de *P. caespitosum* en el tratamiento equivalente a una precipitación de 40 mm de agua. No se observó emergencia de *J. ichu* ni de *S. leucophylla* con esos tratamientos hídricos (Greco et al. 2006). Dado que los eventos de 40 mm de precipitación son poco frecuentes en el Monte, estos resultados indicarían que la emergencia de estas especies se limitaría a años excepcionalmente húmedos o a micrositios con acumulación de agua.

Las poblaciones de gramíneas nativas, tales como *Trichloris crinita*, mostraron una elevada variabilidad intraespecífica respecto a características morfológicas, fisiológicas y genéticas, las cuales finalmente determinan la capacidad de producción de biomasa. La variabilidad en la producción de materia seca de más de 20 genotipos mostró diferencias de 9 veces entre el genotipo más productivo y el menos productivo (Cavagnaro et al. 2006). Estudios experimentales en condiciones de campo compararon un genotipo de alta, otro de media y uno de baja producción con riego y con déficit hídrico (Greco & Cavagnaro 2002; 2005; Greco et al. 2006). Las diferencias entre genotipos se mantuvieron bajo déficit hídrico. El genotipo menos productivo presentó menor área foliar, menor velocidad de desarrollo del área foliar, mayor proporción relativa de biomasa de raíces, baja relación vástago/raíz, menor altura de follaje debido a entrenudos más cortos en los macollos. Sin embargo, la

asimilación neta por unidad de área foliar fue mayor (Greco & Cavagnaro 2002). Además, bajo condiciones de estrés el genotipo menos productivo creció durante más tiempo, sin agotar el agua del suelo y el potencial agua de sus hojas, en marchitamiento, sólo bajó a -1.8 MPa, indicando un uso conservativo del agua. En cambio, los genotipos más productivos alcanzaron valores de potencial agua de hoja en el punto de marchitamiento de -4.27 a -5.26 MPa, con un comportamiento netamente oportunístico de crecimiento cuando hay disponibilidad de agua, aunque con una mayor proporción de agua transpirada (Greco & Cavagnaro 2002).

DISTRIBUCIÓN DEL AGUA ENTRE FORMAS DE VIDA, INTERACCIONES BIOLÓGICAS Y CONSECUENCIAS ECOSISTÉMICAS

Interacciones biológicas: competencia y facilitación mediadas por mecanismos vinculados al uso de agua

El Monte se caracteriza por la dominancia de arbustos, con árboles en ciertas zonas y con un estrato herbáceo, principalmente constituido por gramíneas perennes. Las distintas estrategias de utilización del agua pueden explicar la coexistencia de estas formas de vida, aunque también es esperable que las modificaciones en la disponibilidad de agua generada por cada una modifique la distribución espacial de las especies a través de mecanismos de facilitación y/o competencia. Walter (1971) propuso un modelo de dos capas para las sabanas tropicales en el cual los arbustos y las gramíneas competían por el agua en las capas superficiales del suelo mientras que el agua de las capas profundas era aprovechada sólo por los arbustos. En la Patagonia argentina existen evidencias que corroboran este modelo (Sala et al. 1989), y evidencias recientes que demuestran que si bien los arbustos pueden utilizar agua de horizontes profundos, también pueden hacerlo de un amplio rango de profundidades

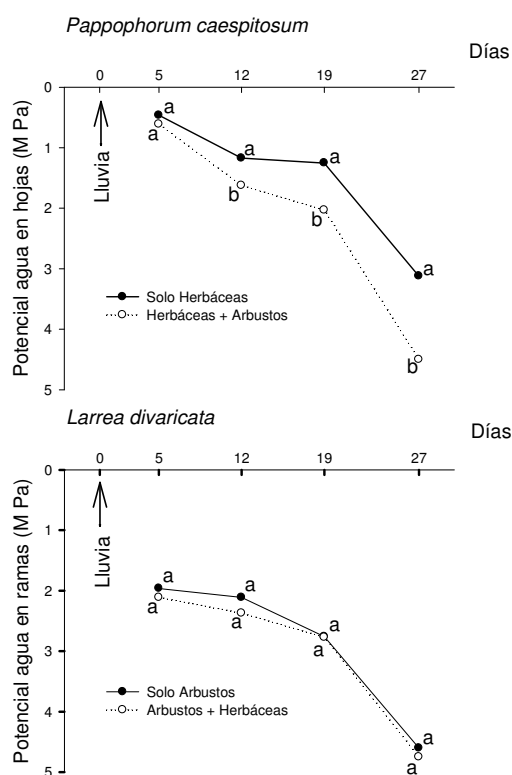


Figura 3: Efecto de la competencia sobre el potencial agua de plantas de *Pappophorum caespitosum* y *Larrea divaricata*. Los datos provienen de un ensayo de parcelas con eliminación selectiva de distintas formas de vida en la Reserva de Ñacuñán (Mendoza). Letras diferentes en cada fecha indican diferencias significativas ($P < 0.05$) obtenidas a través de un análisis de la varianza.

Figure 3: Effect of competition by water on plant water potential of *Pappophorum caespitosum* and *Larrea divaricata*. Data were obtained in a trial performed in Natural Reserve of Ñacuñán (Mendoza) with plots under selective elimination of shrubs or grasses. On each date, values with different letters show significant differences of the mean at $P < 0.05$ (ANOVA).

según la especie (Bucci et al. 2009). Estudios realizados en el Monte Central en parcelas con eliminación selectiva de distintas formas de vida sugieren una competencia asimétrica por el recurso hídrico, ya que el potencial agua de las gramíneas disminuyó en presencia de arbustos, mientras que el de arbustos no fue afectado por la presencia de pastos (Figura 3; Cavagnaro & Passera 1991). Esto se debería

a que tanto las gramíneas como los arbustos utilizan agua de las capas superiores del suelo (0-70 cm), aunque los arbustos también utilizan agua de zonas más profundas a las cuales no acceden las gramíneas (Figura 1). Como consecuencia de esta competencia, la eliminación de arbustos provocó un aumento de 65-100 % en la producción de materia seca de las gramíneas (Cavagnaro & Passera 1991). En el Monte austral se encontraron resultados similares, en los que la heterogeneidad espacial de la disponibilidad de agua explica la competencia entre el arbusto *Larrea divaricata* y el pasto *Stipa tenuis* (Kröpfl et al. 2002).

Árboles y arbustos pueden modificar las condiciones microclimáticas al atenuar los extremos térmicos y al disminuir la evaporación generando, en consecuencia, una mayor disponibilidad de agua en estos micrositios en comparación con las áreas sin vegetación. Estas diferencias en el contenido hídrico del suelo generan, a su vez, diferencias en el tipo e intensidad de las interacciones con individuos de la misma especie o de otras especies. Se ha sugerido que a lo largo de un gradiente de estrés abiótico la frecuencia e intensidad de interacciones de facilitación y de competencia varía inversamente a lo largo del gradiente. En el caso de un gradiente de disponibilidad de agua, esto predice una mayor frecuencia de facilitación en ambientes xéricos y mayor incidencia de interacciones competitivas en ambientes méxicos (Callaway & Walker 1997; Maestre et al. 2005). En el desierto del Monte central los micrositios bajo la cobertura de los algarrobos presentan diferencias microclimáticas y edáficas respecto a las áreas expuestas, algunas de las cuales influyen directamente en el aprovechamiento del agua por parte de las plantas. Los sitios bajo cobertura presentan menor temperatura, menor irradiación y mayor contenido hídrico que las áreas expuestas (Rossi 2004). En respuesta a estas diferencias se observó un remplazo de especies según su forma de vida lo que aumenta la diversidad a escala regional (Villagra et al. 2000; Rossi & Villagra 2003). Sin embargo, el efecto de los algarrobos sobre cada especie no sería igual a lo largo del Monte sino que dependería de la cantidad de precipitaciones anuales. Por ejemplo, en la Reserva Telteca (32°17'

S, 67°54'W, con una precipitación media anual de 155 mm) las gramíneas perennes se encuentran principalmente bajo la copa de los algarrobos (Cesca 2003), en cambio en la Reserva de Ñacuñán (34° 02' S, 67° 58'W, cuya precipitación es de 335 mm), las mismas especies de gramíneas se distribuyen en las áreas abiertas (Rossi & Villagra 2003). Esta distribución espacial diferencial de las gramíneas nos lleva a pensar que el balance facilitación-competencia es distinto en ambos sitios, siendo la facilitación más importante en Telteca que en Ñacuñán. Asimismo, la disminución de las temperaturas y la mayor disponibilidad de agua en los micrositios generados por los algarrobos permiten el establecimiento de *Jarava ichu*, típica de la región patagónica y única especie C3 de Ñacuñán. Esta especie se encuentra en Ñacuñán únicamente bajo la cobertura de las leñosas o en zonas de acumulación de agua (Rossi & Villagra 2003). Los estudios sobre los mecanismos a través de los cuales las leñosas modifican la distribución de otras especies son incipientes, sin embargo las evidencias presentadas sugieren que la modificación de las condiciones hídricas sería uno de ellos.

Vínculos entre vegetación e hidrología

El ciclo hidrológico en zonas áridas interactúa con procesos biológicos a diferentes escalas espaciales y temporales, determinando la productividad y distribución espacial de los ecosistemas pero a la vez dependiendo de la forma de utilización de agua de las especies dominantes. Por ejemplo, la vegetación contribuye a regular la partición de la precipitación entre el vapor que retorna a la atmósfera y el agua líquida que ingresa a la red hidrológica. En sistemas limitados por la disponibilidad de agua, se esperaría que las raíces superficiales consuman la totalidad del agua que ingresa por lo que no habría drenaje profundo (Noy-Meir 1973).

La precipitación es la principal fuente de agua en la mayoría de los ecosistemas; sin embargo, existen en algunas situaciones

subsidios hídricos externos sustentados por la precipitación no aprovechada en áreas distantes y transportada por ríos o acuíferos (Chen et al. 2004). Este es el caso de los acuíferos subterráneos de algunos ecosistemas del Monte que son alimentados por el agua aportada por las precipitaciones invernales en la Cordillera de los Andes (Jobbágy et al. en prensa). La presencia de agua subterránea accesible a las plantas tiene un fuerte impacto sobre el ecosistema y sus habitantes permitiendo el desarrollo de focos de alta actividad biológica. Cuando esto ocurre el agua freática puede no ser sólo un recurso sino también un vehículo que conecta los ciclos de nutrientes de zonas distantes dentro del paisaje o de la región. Al mismo tiempo, aumenta la vulnerabilidad de los ecosistemas a disturbios ocurridos en la fuente remota de agua (Scanlon et al. 2006).

El análisis de imágenes satelitales a escala regional en el Monte Central permitió identificar áreas en que la productividad primaria es mayor a la esperada para las precipitaciones del área y áreas donde es menor (Contreras et al. 2011). Estudios realizados en un complejo de médanos del noreste de Mendoza muestran claramente este mosaico. Los valles inter-médanos con vegetación, donde la napa freática se encuentra entre 7 y 13 m de profundidad, son zonas donde la mayoría de las especies leñosas usan en mayor o menor medida agua freática y, en consecuencia, la evapotranspiración es mayor a las precipitaciones (Jobbágy et al. en prensa). Por el contrario, en los altos de los médanos, donde el agua freática está menos disponible, las plantas utilizan casi exclusivamente agua de lluvias que se almacena en el perfil profundo (2-5 m). Estos médanos tienen la particularidad de que la productividad es en general menor a la esperada por las precipitaciones, lo que permitiría la percolación de parte del agua, manteniendo el perfil del suelo húmedo y eventualmente la recarga de la freática (aunque de una magnitud mucho menor que la producida desde la cordillera de los Andes). En forma consistente con estas observaciones, los perfiles de cloruros y agua de suelo analizados en las distintas unidades de paisaje

sugieren que estos bajos vegetados son zonas de descarga de la freática, proceso mediado por la vegetación; mientras que los médanos y los bajos no vegetados actuarían como zonas de recarga de la freática. Acoplados a esta dinámica hidrológica, la concentración de sales y nutrientes es mayor en bajos con vegetación que en los médanos vivos y bajos sin vegetación (Jobbágy et al., en prensa; Aranibar, datos no publicados). La causa de la no utilización de la totalidad del agua de lluvia en los médanos no se conoce, pero podemos pensar en limitaciones físicas y nutricionales a la utilización del agua, o en disturbios que disminuyan la cubierta vegetal.

Como hemos visto, en los ecosistemas acoplados a la freática las relaciones entre el agua, los nutrientes y la vegetación presentan un escalón extra de complejidad respecto de otros ecosistemas, ya que se suma el vínculo que produce la vegetación freatofita entre las partes subterráneas y superficiales del ciclo hidrológico y de nutrientes. Entonces, el efecto que el cambio en el régimen de disturbios produce sobre la vegetación puede llevar a una modificación de este vínculo, con consecuencias aún desconocidas. Si se tiene en cuenta que la coexistencia de especies vegetales en ecosistemas con escasos recursos y condiciones ambientales estresantes como los desiertos se sustenta principalmente en la diversidad de estrategias morfológicas y fisiológicas para explotar el agua y los nutrientes, resulta lógico suponer que la reducción selectiva de la cobertura de una forma de vida particular, por ejemplo de pastos o de leñosas freatófitas por forrajeo de animales o por tala, tendrá distinto impacto en la dinámica del agua y nutrientes en ambientes donde la vegetación tiene acceso a la napa freática que en aquellos sin acceso a ella. Si las especies involucradas son aquellas con raíces superficiales se esperaría un incremento en el drenaje profundo y lixiviación de nutrientes; pero si las especies involucradas son las freatófitas, se alterará también la conexión del ecosistema con el acuífero subterráneo. El estudio de los efectos que tienen los cambios en el régimen de disturbios sobre el complejo de interacciones entre la hidrología, el suelo y la vegetación es fundamental para detectar

los flujos más críticos a tener en cuenta para el manejo y la conservación de ecosistemas áridos.

CONSIDERACIONES FINALES

Las diversas comunidades del Monte se encuentran dominadas por especies leñosas arbustivas y arbóreas que influyen en el ciclo hidrológico, generan heterogeneidad microambiental y afectan la distribución de otras especies de la comunidad. Parte de estas funciones ecológicas están sustentadas en su capacidad de desarrollar extensos sistemas radicales que, al dar acceso a reservorios de agua profundos, aumentan su potencialidad de crecimiento y producción de biomasa (respecto de lo esperable por las precipitaciones), lo que a su vez las transforma en un recurso económico relevante tanto a nivel local como regional. Por otra parte, las distintas formas de utilización del agua de las formas de vida dominantes determinan complejos de interacciones, positivas y negativas, entre las especies que regulan la productividad del sistema y, consecuentemente, el potencial productivo. El conocimiento de las diversas estrategias ecofisiológicas en el uso de agua por las especies de las distintas comunidades resulta clave para poder predecir su respuesta a las fluctuaciones en el ciclo hidrológico susceptible de cambio por actividades humanas, para establecer programas de manejo forestal y ganadero sustentable, y para la selección de germoplasma y estrategias de revegetación de áreas degradadas como producto de la actividad forestal y minera.

AGRADECIMIENTOS

A Rafael Bottero por su colaboración en el diseño de las figuras. A Esteban Jobbágy y Julieta Aranibar por sus ideas y sugerencias. A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2007-01222) y la Universidad Nacional de Cuyo por el apoyo económico.

REFERENCIAS

- AGUIAR, M.R. & SALA, O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, **14**(7): 273-277.
- BARBOUR, M.A. & DÍAZ, D.V. 1974. Contributions to the biology of *Larrea* species. *Ecology*, **55**: 1199-1215.
- BARBOUR, M.G., CUNNINGHAM, G., OECHEL, W.C. & BAMBERG, S.A. 1977. Growth and development, form and function. En: T.J. Mabry, Hunziker, J. & DiFeo, D.R.J. (Ed.). *Creosotebush: biology and chemistry of Larrea in New World deserts*. Dowden, Hutchinson and Ross. Stroudsburg, PA. 284 pp. 49-91.
- BISIGATO, A., VILLAGRA, P.E., ARES, J. & ROSSI, B.E. 2009. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *J. Arid Environ.*, **73**: 182-191.
- BUCCI, S.J., SCHOLZ, F.G., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.K. & ARCE, M. 2009. Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species. *Oecologia*, **160**: 631-641.
- CABRERA, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: W.F. Kugler (Ed.). *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Editorial ACME. Buenos Aires. Tomo 2 Fascículo 1. 85pp.
- CALLAWAY, R.M. & WALKER, L.R. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**(7): 1958-1965.
- CAVAGNARO, J.B. 1988. Distribution of C3 and C4 grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia*, **76**: 273-277.
- CAVAGNARO, J.B. & PASSERA, C.B. 1991. Water utilization by shrubs and grasses in the Monte ecosystem, Argentina. *Congrès International des Terres de Parcours*. Montpellier, France. 225-257.
- CAVAGNARO, J.B. & PASSERA, C.B. 1993. Relaciones hídricas de *Prosopis flexuosa* (algarrobo dulce) en el Monte, Argentina. En: IADIZA (Ed.). *Contribuciones Mendocinas a la Quinta Reunión de Regional para América Latina y el Caribe de la Red de Forestación del CIID. Conservación y Mejoramiento de Especies del Género Prosopis*. Mendoza, Argentina. 73-78.
- CAVAGNARO, P.F., CAVAGNARO, J.B., LEMES, J.L., MASUELLI, R.W. & PASSERA, C.B. 2006. Genetic diversity among varieties of the native forage grass *Trichloris crinita* based on AFLP markers, morphological characters, and quantitative agronomic traits. *Genome*, **49**: 906-918.

- CESCA, E. 2003. Efecto de *Prosopis flexuosa* sobre las especies palatables y su importancia para el manejo pastoril de los algarrobales del noreste de Mendoza. Tesis de Licenciatura. Universidad de Congreso. Mendoza. 61 pp.
- CONTRERAS, L.C., JOBBÁGY, E., VILLAGRA, P.E., NOSETTO, M.D. & PUIGDEFÁBREGAS, J. 2011. Remote sensing estimates of supplementary water consumption by arid ecosystems of Central Argentina. *J. Hidrol.*, **397**: 10-22.
- CHEN, J.S., LI, L., WANG, J.Y., BARRY, D.A., SHENG, X.F., GU, W.Z., ZHAO, X. & CHEN, L. 2004. Water resources: groundwater maintains dune landscape. *Nature*, **432**: 459-460.
- DALMASSO, A. 1994. Fenología de cinco gramíneas nativas de interés forrajero: *Pappohorum caespitosum*, *Trichloris crinita*, *Setaria leucopila*, *Digitaria californica* y *Diplache dubia*. *Multequina*, **3**: 9-34.
- DALMASSO, A., MASUELLI, R. & SALGADO, O. 1994. Relación vástago-raíz durante el crecimiento en vivero de tres especies nativas del Monte, *Prosopis chilensis*, *P. flexuosa* y *Bulnesia retama*. *Multequina*, **3**: 35-43.
- ECHENIQUE, C.V. & CURVETTO, N.R. 1986. Efecto del déficit hídrico en cinco cultivares de pasto llorón, *Eragrostis curvula* (Schrad) Nees sens lat Niveles de clorofila y prolina foliar y permeabilidad de membranas celulares. *Phyton*, **46**(2): 195-206.
- EZCURRA, E., MONTANA, C. & ARIZAGA, S. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology*, **72**(1): 23-34.
- FITTER, A.H., STICKLAND, T.R., HARVEY, M.L. & WILSON, G.W. 1991. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol*, **118**: 375-382.
- GIAKOMASI, M.A., ROIG JUÑENT, F.A., VILLAGRA, P.E. & SRUR, A. 2009. Annual variation and influence of climate on the ring width and wood hydrosystem of *Prosopis flexuosa* DC. *Trees*, **23**: 117-126.
- GIORGETTI, H.D., MONTENEGRO, O.A., RODRIGUEZ, G.D., BUSO, C.A., MONTANI, T., BURGOS, M.A., FLEMMER, A.C., TORIBIO, M.B. & HORVITZ, S.S. 1997. The comparative influence of past management and rainfall on range herbaceous standing crop in east-central Argentina: 14 years of observations. *J. Arid Environ.*, **36**(4): 623-637.
- GRECO, S.A. & CAVAGNARO, J.B. 2002. Effects of drought in biomass production and allocation in three varieties of *Trichloris crinita* P. (Poaceae) a forage grass from the arid Monte region of Argentina. *Plant Ecol.*, **164**: 125-135.
- GRECO, S.A. & CAVAGNARO, J.B. 2005. Growth characteristics associated with biomass production in three varieties of *Trichloris crinita* (Poaceae), a forage grass native to the arid regions of Argentina. *The Rangeland J.*, **27**: 135-142.
- GRECO, S.A., SARTOR, C. & VILLAGRA, P.E. 2006. Mínima precipitación efectiva para la emergencia de gramíneas perennes nativas del Monte. XX Jornadas Investigación de la Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. 71.
- GUEVARA, A., GIORDANO, C.V., ARANIBAR, J., QUIROGA, M. & VILLAGRA, P.E. 2010. Phenotypic plasticity of the coarse root system of *Prosopis flexuosa*, a phreatophyte tree, in the Monte Desert (Argentina). *Plant Soil*, **330**: 447-464.
- HACKE, U.G., SPERRY, J.S., POCKMAN, W.T., DAVIS, S.D. & MCCULLOH, K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, **126**(4): 457-461.
- JOBBÁGY, E.G., NOSETTO, M.D., VILLAGRA, P.E. & JACKSON, R.B. en prensa. Water subsidies from mountains to deserts: Their role sustaining groundwater-fed oases in a sandy landscape. *Ecol. Appl.*, doi: 10.1890/09-1427.1.
- KRÖPFL, A.I., CECCHI, G.A., VILLASUSO, N.M. & DISTEL, R.A. 2002. The influence of *Larrea divaricata* on soil moisture and on water status and growth of *Stipa tenuis* in Southern Argentina. *J. Arid Environ.*, **52**: 29-35.
- LABRAGA, J.C. & VILLALBA, R. 2009. Climate in the Monte Desert: past trends, present conditions, and future projections. *J. Arid Environ.*, **73**: 154-163.
- MAESTRE, F.T., VALLADARES, F. & REYNOLDS, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *J. Ecol.*, **93**(4): 748-757.
- MARONE, L., HORNO, M. & GONZÁLEZ DEL SOLAR, R. 2000. Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *J. Ecol.*, **88**: 940-949.
- MORELLO, J. 1955. Estudios Botánicos en las Regiones Áridas de la Argentina. 1. Ambiente, Morfología y anatomía de cuatro arbustos resinosos de follaje permanente del Monte. *Revista Agronómica del Noroeste Argentina*, **1**(3): 301-370.
- MORELLO, J. 1958. La Provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana*, **2**: 5-115.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **4**: 25-51.
- PASSERA, C.B. 1990. Efecto de la temperatura y del estrés hídrico en la germinación de *Atriplex lampa* Moq. (Chenopodiaceae). *Studia Oecológica*, **VII**: 77-84.
- PASSERA, C.B. & ALLEGRETI, L.I. 1996. Relaciones hídricas, productividad y partición de asimilados en plántulas de *Atriplex lampa* sometidas a estrés

- hídrico. XXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal Mendoza. 230-231.
- PASSERA, C.B. & BORSETTO, O. 1989. Aspectos Ecológicos de *Atriplex lampa*. *Investigación Agraria: Producción y Protección Vegetales. I.N.I.A.*, 4(2): 179-198.
- PASSERA, C.B., DALMASO, A.D. & DUFFAR, E. 1983. Ambiente físico y vegetación de las pampas de los Ñangos y seca, Mendoza, Argentina. *Deserta.*, 7: 108-144.
- ROIG, F.A. 1971. Flora y Vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán. La vegetación. *Deserta*, 1: 201-239.
- ROIG, F.A. 1972. Bosquejo fisonómico de la vegetación de la provincia de Mendoza. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, XIII(Suplemento): 49-80.
- ROIG, F.A. 1985. Árboles y bosques de la región árida centro oeste de la Argentina (Provincias de Mendoza y San Juan) y sus posibilidades silvícolas. Forestación en zonas áridas y semiáridas. Segundo encuentro regional CIID. América Latina y el Caribe. Santiago - Chile. CIID. 145-188.
- ROSSI, B.E. 2004. Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. 155 pp.
- ROSSI, B.E. & VILLAGRA, P.E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. *J. Veg. Sci.*, 14: 543-550.
- RUNDEL, P., VILLAGRA, P.E., DILLON, M.O., ROIG-JUÑENT, S.A. & DEBANDI, G. 2007. Arid and Semi-Arid Ecosystems. En: T.T. Veblen, Young, K. & Orme, A. (Ed.). *The physical geography of South America*. Oxford University Press. 158-183.
- RUNDEL, P.W. 1980. The ecological distribution of C4 and C3 grasses in the Hawaiian Islands. *Oecologia (Berl.)*, 45: 354-359.
- SCANLON, B.R., KEESE, K.E., FLINT, A.L., FLINT, L.E., GAYE, C.B., EDMUNDS, W.M. & SIMMERS, I. 2006. Global synthesis of groundwater recharge in semiarid and arid regions. *Hydrol. Processes*, 20: 3335-3370.
- SELIGMAN, N.G., CAVAGNARO, J.B. & Horno, M.E. 1992. Simulation of defoliation effects on primary production of a warm-season, semiarid perennial-species grassland. *Ecol. Modelling.*, 60: 45-61.
- SOLBRIG, O., BARBOUR, M.A., CROSS, J., GOLDSTEIN, G., LOWE, C.H., MORELLO, J. & YANG, T.W. 1977. The Strategies and Community Patterns of Desert Plants. En: G.H. Orians & Solbrig, O.T. (Ed.). *Convergent Evolution in Warm Deserts. US/IBP Synthesis No 3*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc Stroudsburg, Pa. 67-106.
- TRIONE, S. & CAVAGNARO, B. 1998. Water shortage and associated changes in organic nitrogen between *Pappophorum caespitosum* (Graminae) Provenances. *J. Arid Environ.*, 38: 519-528.
- TRIONE, S.O. & PASSERA, C.B. 1993. Growth and nitrogen status of *Atriplex lampa* seedlings under different water regimes. *J. Arid Environ.*, 25(3): 331-341.
- VALLADARES, F. & PUGNAIRE, F.I. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. *Ann. Bot.*, 83: 459-469.
- VILELA, A. 1996. Morfología y anatomía foliar de especies sudamericanas del género *Prosopis* (Leguminosae-Mimosoideae): un enfoque adaptativo. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. pp.
- VILLAGRA, P.E. & CAVAGNARO, J.B. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *J. Arid Environ.*, 64: 390-400.
- VILLAGRA, P.E. & ROIG JUÑENT, F.A. 1997. Wood structure of *Prosopis alpataco* and *P. argentina* growing under different edaphic conditions. *IAWA J.*, 18(1): 37-51.
- VILLAGRA, P.E., ROSSI, B.E. & ALVAREZ, J.A. 2000. Efecto de *Prosopis flexuosa* sobre las condiciones microambientales en el Monte central (Reserva de Biosfera de Ñacuñán, Mendoza, Argentina). Reunión Nacional del Algarrobo. Resúmenes. Mendoza. 57.
- VILLAGRA, P.E., VILELA, A., GIORDANO, C.V. & ALVAREZ, J.A. 2010. Ecophysiology of *Prosopis* species from the arid lands of Argentina: What do we know about adaptation to stressful environments? En: K.G. Ramawat (Ed.). *Desert Plants. Biology and Biotechnology*. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg. 322-354.
- VILLALBA, R. & BONINSEGNA, J.A. 1989. Dendrochronological studies on *Prosopis flexuosa* D.C. *IAWA Bull.*, 10(2): 155-160.
- WALTER, H. 1971. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Oliver and Boyd. Edinburgh. pp.
- WHITFORD, W.G. 2002. Ecology of desert systems. Academic Press. London. 343 pp.
- ZIMMERMANN, U., ZHU, J.J., MEINZER, F., GOLDSTEIN, G., SCHNEIDER, H., ZIMMERMANN, G., BENKER, R., THILMER, F., MELCHER, P., WEBB, D. & HAASE, A. 1994. High molecular weight organic compounds in the xylem sap of Mangroves: implications for long-distance water transport. *Bot. Acta*, 107: 218-229.