

LEVANTAMIENTO HIDRÁULICO: LA RAÍZ DEL ASUNTO

Mario F. León^{1,3} y Francisco A. Squeo^{1,2}

Resumen

El fenómeno del levantamiento hidráulico define el transporte de agua por las raíces desde estratos profundos y húmedos a estratos superficiales y secos del suelo donde se produce su almacenamiento. En un ciclo día – noche típico, se producen aumentos en el potencial hídrico del suelo asociados con el eflujo nocturno de agua desde las raíces y disminuciones diurnas del potencial hídrico del suelo asociados con la transpiración. Diversos estudios han contribuido a profundizar en el conocimiento y comprensión del fenómeno en relación a su influencia positiva en las relaciones hídricas enfatizando, al mismo tiempo, los estudios sobre las raíces y sistemas radiculares. El fenómeno describe beneficios directos en las tasas de transpiración, asimilación de carbono, absorción de nutrientes, dinámica de las raíces finas y actividad de microorganismos. A nivel local, el fenómeno resultaría importante en planes de revegetación de terrenos degradados en zonas áridas y semiáridas por cuanto afectaría positivamente el balance hídrico del sistema.

Palabras clave: Agua, fluctuaciones de potenciales hídricos del suelo, arquitectura radicular, levantamiento hidráulico, redistribución hidráulica.

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile.

²Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA).

³Dirección actual: Banco Base de Germoplasma, Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias, INIA-Intihuasi, Casilla 73, La Serena, Chile.

1. Levantamiento Hidráulico: El eflujo de agua desde las raíces

El fenómeno del levantamiento hidráulico corresponde al eflujo pasivo del agua en el perfil del suelo desde las capas relativamente húmedas a las capas secas del mismo usando el sistema radicular como conducto. La descripción clásica del fenómeno indica que esta agua se libera durante la noche a las capas superficiales del suelo, cuando los estomas se mantienen cerrados y la transpiración ha cesado, siendo absorbida y transpirada al día siguiente por la planta (Fig. 1). El término fue definido por primera vez en 1987 por JH Richards y MM Caldwell, los cuales demostraron la existencia de un transporte sustancial de agua nocturno por las raíces entre los estratos del suelo en el arbusto *Artemisia tridentata*. Los estudios que se han realizado desde que se definió el término hasta la actualidad, han demostrado que la transferencia de agua a través de las raíces no es un fenómeno extraño y mucho menos particular a ciertas especies (Dawson 1993, Emerman & Dawson 1996, Caldwell et al. 1998). La evidencia actual permite sostener que el fenómeno se ha suscitado en numerosas especies distribuidas en una amplia variedad de tipos biológicos, algunas de las cuales, corresponden a especies cultivables como algodón, durazno y maíz, entre otros (Caldwell et al. 1998).

La investigación del levantamiento hidráulico en los pasados 15 años ha estado centrada en verificar la amplitud del fenómeno en las plantas, profundizar en los mecanismos fisiológicos que lo explican, analizar el beneficio fisiológico en las especies que lo exhiben y su influencia en la interacción con otros individuos y sobre el medio (ver Caldwell et al. 1998). Así mismo, la influencia del fenómeno escaparía de un ámbito individual hacia niveles de relaciones organizacionales superiores y complejos donde su efecto debería resultar importante (Horton & Hart 1998).

1.1 Variaciones en el contenido de agua en la rizósfera.

Un aspecto interesante del levantamiento hidráulico es el volumen de agua que se deposita en el perfil del suelo que permite satisfacer las tasas de transpiración al siguiente día. Emerman y Dawson (1996) detectó en *Acer saccharum* una capacidad para levantar hidráulicamente 102 litros de agua / día, la cual era más alta que en *Artemisia tridentata*, un arbusto que mostró liberar un litro de agua por m² en los estratos superficiales del suelo (Richards & Caldwell 1987). En este último, el volumen de agua correspondía a una fracción considerable de la transpiración diaria total de los arbustos en la estación

más calurosa. Otro ejemplo interesante se encuentra en el estudio de Wan et al. (1993), que demostró el fenómeno en la especie de enraizamiento superficial *Gutierrezia sarothrae*. Esta especie producía un eflujo de agua correspondiente a 271 g por planta cada noche en los maceteros en que crecía, volumen que fue equivalente a un 15,3 % de la transpiración diaria de la planta. En todos estos casos, el levantamiento hidráulico agregaba un volumen adicional de agua que la planta utilizaba en su flujo transpiracional posteriormente, favoreciendo su asimilación de carbono al permanecer más tiempo con sus estomas abiertos y disminuyendo la influencia de estrés hídrico cuando el recurso comenzaba a escasear. Esta posibilidad también se hace extensiva hacia las plantas vecinas quienes también utilizan parte de este recurso almacenado

en el perfil del suelo, aunque en un grado variable. Por ejemplo, Dawson (1993) encontró en *A. saccharum* que dependiendo de la distancia de las plantas vecinas, éstas podrían obtener entre 3 a 60% del agua liberada del "levantador hidráulico".

1.2 Beneficios derivados del levantamiento hidráulico

Los beneficios que se han señalado en los estudios sobre las plantas que tienen la capacidad de realizar levantamiento hidráulico pueden ser considerados sustanciosos, aun cuando la naturaleza de su ocurrencia está actualmente en discusión. Una síntesis de estos aspectos positivos se encuentran en los trabajos de Caldwell et al.

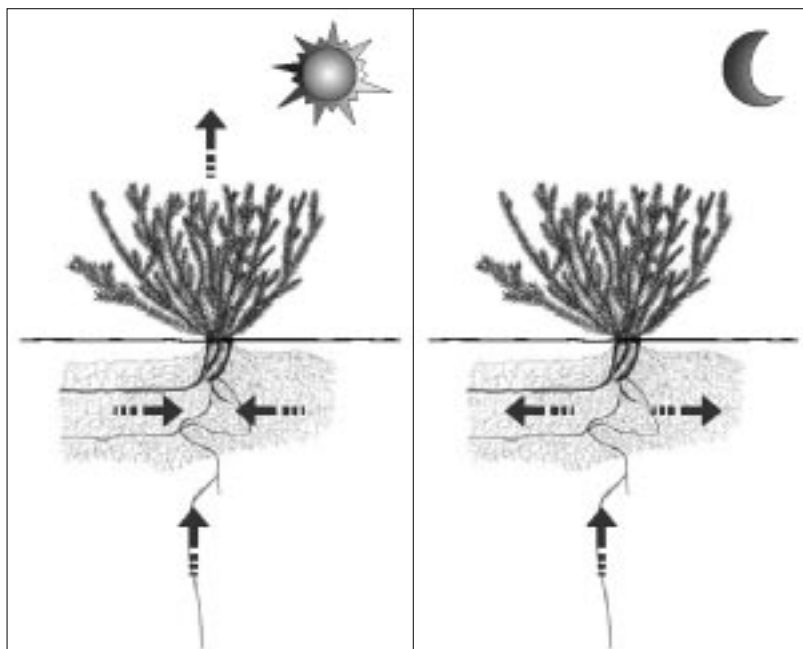


Figura 1. Patrones del movimiento de agua a través del sistema radicular de un arbusto (*Pleocarpus revolutus*) de acuerdo a la hipótesis del levantamiento hidráulico.

Durante el día, las raíces absorben agua desde las profundidades del suelo la cual es transpirada por las hojas. Durante la noche, la transpiración es mínima y los potenciales hídricos de la planta pueden aumentar por sobre los potenciales hídricos del suelo de modo que el principal transporte de agua ocurre desde las capas más profundas del suelo a través de las raíces de la planta a las capas superficiales y secas del suelo. Este proceso nocturno es pasivo, conducido por una diferencia de potencial hídrico a favor del suelo. Tomado de Squeo & León (en prep.).

(1998) y Pate y Dawson (1999), quienes han propuesto que el fenómeno implica una efectiva explotación del agua subterránea, conduce a una disminución del estrés hídrico en verano, mantendría una humedad suficiente en el suelo para promover la solubilización de nutrientes del suelo, constituye un promotor de procesos microbianos que liberan nutrientes de fracciones orgánica y minerales del suelo y mantendría la integridad de asociaciones de micorrizas simbióticas en períodos en que el suelo está seco. Además, se suman las ventajas descritas por Horton & Hart (1998) a diferentes niveles organizacionales (Tabla 1). La capacidad para realizar levantamiento hidráulico ha sido discutida en el contexto de las interacciones positivas (facilitación). En este caso, la relación positiva depende de la arquitectura radicular específica que permite a las especies levantar hidráulicamente el agua y depositarla cerca de la superficie desde donde puede ser utilizada por otros individuos (Callaway 1995, Gutiérrez & Squeo, en prep.).

2. Desarrollo histórico del levantamiento hidráulico

Aun cuando el término fue definido en 1987 en el trabajo de Richards y Caldwell, algunos estudios ya habían presentado evidencia en relación al eflujo de agua desde las raíces. Corak et al. (1987) encontraron que al mantener creciendo asociadas alfalfa con maíz, la primera era capaz

de mantener la sobrevivencia de la segunda cuando a ésta se la sometía a diferentes períodos de sequía determinando que la alfalfa produjera un efecto positivo en la conducta hídrica del maíz. Anteriormente, Van Bevel & Baker (1985) habían mostrado que los estolones de *Cynodon dactylon* conectados a compartimentos separados de suelo húmedo y seco, transferían una cantidad considerable de agua de un compartimento a otro.

El trabajo clásico de Dawson (1993) permitió dilucidar las interacciones positivas planta - planta debido al fenómeno al establecer los porcentajes de aprovechamiento de agua liberada por el "levantador hidráulico" *Acer saccharum*. Posteriormente, Dawson (1996) mostró que individuos más maduros de *A. saccharum* realizaban levantamiento hidráulico aprovechando las fuentes de agua subterránea, mientras que los individuos jóvenes sólo utilizaban fuentes de agua superficiales. En ambos estudios, el uso de isótopos estables complementó la utilización clásica para medir las fluctuaciones de los potenciales hídricos en la rizósfera de las plantas promoviendo una nueva herramienta de medición ecofisiológica en los estudios de los sistemas radiculares (ver Capítulo de Squeo & Ehleringer en este libro). En 1993, Wan et al. demostraron que el fenómeno también se presentaba en especies que exhibían un patrón radicular superficial, lo cual implicaba que la arquitectura radicular dimórfica no era una condición primordial. En este mismo año, Williams et al. describieron que el fenómeno exhibía un efecto amortiguador en el contenido

Tabla 1. Síntesis de potenciales efectos del agua levantada hidráulicamente (ALH) a diferentes escalas espaciales (basado en Horton & Hart 1998).

Individual	Comunidad	Ecosistema
Altera la distribución del agua del suelo	Incrementa la habilidad competitiva del levantador hidráulico	Incrementa la productividad primaria debido a la mayor ganancia de carbono individual
Reduce el cierre estomático y/o incrementa la transpiración	Incrementa la habilidad competitiva para las plantas vecinas no levantadoras capaces de utilizar el ALH	Altera el balance hídrico del ecosistema (mayor evapotranspiración)
Incrementa la ganancia de carbón debido a la mayor transpiración	Altera la composición de la comunidad y patrones de distribución	Altera el ciclo de nutrientes debido al aumento de los procesos en la rizósfera

de agua en el suelo. En la práctica, el eflujo de agua nocturno desde las raíces no produce excedentes de agua en el suelo, puesto que la transpiración diurna es capaz de consumir la totalidad del agua movilizada durante la noche, y a su vez es la gran responsable de crear los gradientes de potenciales hídricos que favorecen la recarga nocturna de las capas superficiales del suelo. El fenómeno también ha sido detectado en especies con patrón fotosintético CAM. El primer caso fue documentado por Yoder & Nowak (1999) en *Yucca schidigera*, una especie característica del desierto de Mojave. En este caso, las especies vecinas tienen la ventaja potencial de aprovechar una recarga de agua durante el día y no en la noche como es lo usual.

2.1 La redistribución hidráulica

Otro aspecto que se ha discutido del levantamiento hidráulico es la capacidad que tiene la planta para realizar el proceso en su modo inverso. Rhizopoulou (1997) aportó una de los primeros antecedentes al discutir la hipótesis de que el turgor negativo de las hojas, bajo condiciones de una severa y prolongada sequía, era la expresión de un flujo reverso del agua hacia las raíces. Posteriormente, Burgess et al. (1998, 2000a, 2001) demostraron que el agua caída durante la estación lluviosa podía ser transportada por las raíces desde la superficie húmeda hacia los horizontes más profundos. Este fenómeno fue reconocido como "levantamiento hidráulico reverso". El mismo patrón conductual también fue demostrado por Schulze et al. (1998) para el desierto de Kalahari. Estos autores postularon que el levantamiento hidráulico reverso podía servir como un mecanismo que facilitaba el crecimiento de las raíces hacia los estratos profundos y secos donde el agua de lluvia no infiltraba, y que eventualmente le permitiría a las raíces alcanzar las napas freáticas. Burgess et al. (1998, 2000a, 2000b) han argumentado que el término levantamiento hidráulico no es el más apropiado para definir los resultados observados en su estudio y han propuesto utilizar el término "redistribución hidráulica" como la expresión que define más "compreensivamente" al fenómeno. Además, han sostenido que la redistribución hidráulica del agua por los sistemas radiculares de la planta

puede facilitar un elevado número de funciones de importancia fisiológica. Burgess et al. (1998) confirmaron que las raíces presentes en los estratos superficiales se mantenían funcionalmente activas durante toda la estación seca, lo que a su vez explicaba la rapidez con que las plantas adquirían el agua desde aquellos estratos. Además, plantearon que la mantención de un sistema radicular superficial activo permitiría una rápida respuesta a los pequeños eventos de precipitación lo que aumentaría su estado sucesional al comportarse como un mejor competidor por el recurso hídrico. También, la posibilidad de remover el agua desde las capas húmedas a las capas más secas del suelo evitaría las pérdidas de agua del suelo por evaporación y sería un mecanismo para evitar la sequía en regiones donde la estación húmeda es breve pero intensa.

3. Un trabajo clásico de levantamiento hidráulico

Entre los años de 1985 - 1986, Richards & Caldwell (1987) llevaron a cabo un estudio de campo con *Artemisia tridentata* en el área de Logan, Utah. En el perfil de la rizósfera de cada planta (parcelas de cuatro plantas) se insertaron tres psicrómetros termocuplas a profundidades de 35, 50 y 80 cm del suelo. Los psicrómetros medían cada una hora y estuvieron controlados por un microprocesador. Para probar la influencia de la transpiración sobre la conducta y magnitud de las pérdidas y transporte de agua por las raíces, las plantas fueron cubiertas con bolsas de plásticos opacas por períodos de tres días. Estos investigadores encontraron fluctuaciones día - noche en los potenciales hídricos ($\Delta\Psi_s$) en los tres estratos del perfil del suelo a mediados de verano, cuando las capas superficiales del suelo estuvieron relativamente secas. Durante la noche, con el posterior cierre estomático, las raíces ubicadas en estos estratos cesaban su absorción y se iniciaba el eflujo de agua, lo que se reflejaba con un aumento de los potenciales hídricos del suelo. En el día, esta reserva de agua era transpirada por la planta produciendo una disminución de los potenciales hídricos. La demostración de que las disminuciones diarias de los potenciales hídricos del suelo eran resultado de la absorción de agua que suplementaban el flujo transpira-

cional a la que estaba sujeta la planta en el día, se verificó en los experimentos de supresión de la transpiración a la que se sometió *A. tridentata*. Los días en que ocurrió la supresión de la transpiración se produjeron aumentos de potenciales hídricos del suelo, tanto en la noche como en el día. Las $\Delta\Psi_s$ asociadas a un ciclo día - noche variaron entre 0,5 a 2,0 MPa. En ese estudio, los autores describieron al fenómeno con un acento positivo en las relaciones hídricas de la planta que lo exhibía y las plantas vecinas que se beneficiaban del fenómeno. Así, los autores sostenían que en períodos de sequía, el eflujo de agua de las raíces extendería la actividad de éstas y de los organismos asociados (micorrizas) en las capas superficiales del suelo, permitiendo, también, la coexistencia de especies vegetales con diferentes sistemas radiculares lo cual se expresaría en la repartición del recurso bajo el suelo y evitaría la competición.

3.1 Levantamiento hidráulico en los arbustos del desierto costero del Norte-Centro de Chile

Investigaciones realizadas en nuestro laboratorio sobre la forma en que los arbustos nativos del desierto costero del norte-centro de Chile absorben el agua y la utilizan para la producción de materia seca, han permitido evaluar la ocurrencia del levantamiento hidráulico (Squeo et al. 1999, 2000, León 2002, Torres et al. 2002). Tres antecedentes son importantes: El primer antecedente dice relación con la composición isotópica de hidrógeno (δ^2H) del agua en el xilema de tallos y raíces de las especies arbustivas, que mostró el uso primario de dos fuentes de agua: precipitaciones y agua subterránea (Squeo et al. 1999). El segundo antecedente es aportado por los patrones morfológicos de los sistemas radiculares exhibidos por las diferentes especies que favorecería aprovechar las distintas fuentes de agua dentro de estos sistemas naturales (Squeo et al. 1999, Olivares 2003). El patrón radicular dimórfico descrito en algunas especies aumentaría las probabilidades de que el fenómeno ocurra (Richards & Caldwell 1987). El tercer antecedente enfatiza los episodios de sequía y humedad a la que está sometida la zona, en parte a la influencia de El Niño - Oscilación del Sur (ENOS). Esta condición es un poderoso pro-

motor para que algunas plantas sean capaces de desarrollar estrategias para mantener y/o extender su actividad hacia los meses con menor humedad, situación en la que el fenómeno debería ser percibido.

En Quebrada El Romeral (29°43'S - 71°14'O, 300 msnm), León (2002) llevó a cabo un estudio para verificar si las especies *Pleocarpus revolutus* (hábito siempreverde), *Senna cumingii* (siempreverde y decidua de sequía) y *Flourensia thurifera* (decidua de invierno) exhibían capacidad para realizar levantamiento hidráulico y también analizar la influencia que tenía el fenómeno sobre la conducta de estas especies. Utilizando una metodología similar a Richards & Caldwell (1987), se registraron los potenciales hídricos del suelo (Ψ_s) a 40, 60 y 80 cm de profundidad con psicrómetros termocuplas conectados a un microprocesador. Los Ψ_s se registraron cada una hora durante varios días consecutivos. El estudio mostró fluctuaciones de los Ψ_s ($\Delta\Psi_s$) asociados a ciclos día - noche en la rizósfera de las tres especies evaluadas (Fig. 2). Los Ψ_s aumentan durante la noche y disminuyen durante el día, mostrando el comportamiento característico de las plantas que realizan levantamiento hidráulico. Psicrómetros controles instalados fuera de la influencia directa de los arbustos no mostraron fluctuaciones, o en todo caso fueron muy discretas y en la dirección opuesta. León (2002) concluye que el hábito de vida no influenció la capacidad de realizar levantamiento hidráulico aunque hubo diferentes matices en esta conducta. La magnitud de los Ψ_s durante el verano (enero 2001) oscilaron entre ca. -2 a -5 MPa en *F. thurifera*, con fluctuaciones día - noche del Ψ_s ($\Delta\Psi_s$) cercanos a -0,25 MPa. En las dos especies siempreverdes los Ψ_s fueron menos negativos (ca. -1,5 a -3 MPa) con $\Delta\Psi_s$ de -0,1 a -0,15 MPa (Fig. 2).

Una de las condiciones para que se presente levantamiento hidráulico es la existencia de un gradiente de potencial hídrico que favorezca al suelo. Al comparar los potenciales hídricos del xilema medidos en pre-alba, León (2002) mostró que estos eran significativamente mayores a los potenciales del suelo (Fig. 3). El levantamiento hidráulico en estas tres especies tiene una estacionalidad ligada a la diferencia de potencial hídrico entre el suelo superficial y la planta,

con mínimos en los períodos del año con mayor humedad en el suelo (invierno a inicios de primavera) y máximos en verano (León 2002, Squeo & León, en prep.). En ese estudio, no resultó sorprendente observar las fluctuaciones de los Ψ_s indistintamente en los tres estratos evaluados, puesto que en este perfil de profundidad se encuentra la mayor concentración de la biomasa de raíces laterales y raíces finas de las especies (Olivares 2003, Squeo et al. 1999). La mantención de un sistema radicular superficial activo varios meses después del fin de las precipitaciones invernales (2000 = 101 mm) confirma que las tres especies asignarían carbono a la producción de raíces finas nuevas con bajos potenciales hídricos del suelo, tal como ha sido postulado en otras especies que realizan levantamiento hidráulico (Ludwig 2001).

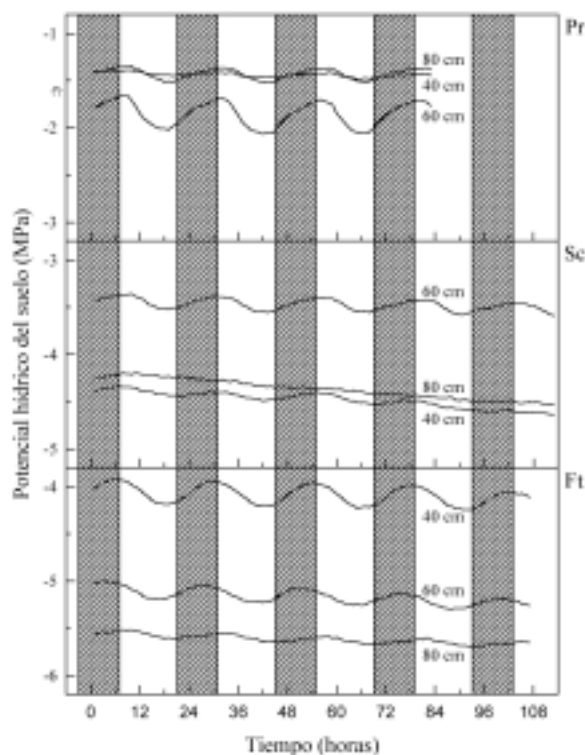


Figura 2. Fluctuaciones diarias de los potenciales hídricos del suelo en la rizosfera de *Pleocarpus revolutus* (Pr), *Senna cumingii* (Sc) y *Flourensia thurifera* (Ft) durante varios días consecutivos durante enero 2001 en Quebrada El Romeral, IV Región, Chile. La zona achurada representa un ciclo de 24 horas (León 2002).

3.2 Beneficios del levantamiento hidráulico en los arbustos del semiárido de Chile

Las tres especies evaluadas en el estudio de Quebrada El Romeral mostraron actividad vegetativa y/o reproductiva, con distintos matices, en el período de mayor demanda hídrica. A través de un análisis estacional de la proporción de isótopos estables de hidrógeno (δ^2H) de tallos y raíces se determinaron las fuentes de agua usadas por

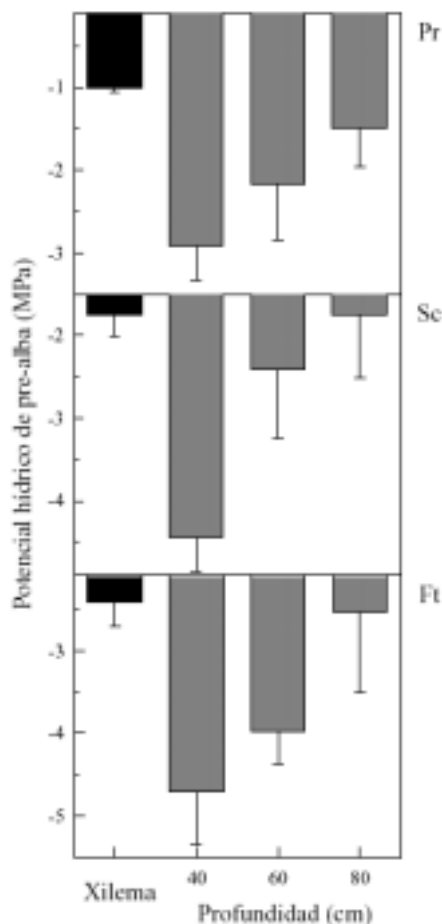


Figura 3. Potenciales xilemáticos de pre-alba (tallo) y potenciales hídricos de la rizosfera de *Pleocarpus revolutus* (Pr), *Senna cumingii* (Sc) y *Flourensia thurifera* (Ft) durante enero 2001 en Quebrada El Romeral, IV Región, Chile. Se indica el promedio $\pm$ un error estándar ($n=5$) (León 2002).

cada especie. El análisis isotópico mostró que las tres especies hacían un uso diferencial de las principales fuentes de agua, aprovechando en verano una fuente de agua subterránea. El uso de una fuente de agua segura durante este período sugiere una respuesta efectiva al estrés hídrico, la cual se complementaría con la capacidad para realizar levantamiento hidráulico. Bajo este contexto, las tasas transpiratorias y asimilación de carbono se ven influenciadas positivamente al mantenerse durante los meses en que la demanda hídrica para las plantas es mayor. La fenofase de floración y fructificación en *P. revolutus* ocurre entre enero-abril, coincidente con el estudio de Olivares & Squeo (1999) para un año lluvioso. En esta especie, el uso de agua subterránea y la capacidad para realizar levantamiento hidráulico y absorber esta humedad sustentaría aquellas fenofases, manteniendo también la capacidad de las raíces laterales para absorber nutrientes bajo un fuerte estrés hídrico (Matzner & Richards 1996). En *Senna cumingii*, la floración ocurre entre septiembre-noviembre durante un año lluvioso (Olivares & Squeo 1999). La mejor respuesta de esta especie a los eventos de lluvias podría satisfacer la demanda de carbono para esta fenofase. En contraste, la fructificación ocurre entre diciembre y febrero, pero se concentra en enero durante un año húmedo (Olivares & Squeo 1999). La capacidad para realizar levantamiento hidráulico sustentaría esta fenofase y promovería y mantendría el crecimiento y desarrollo de meristemas vegetativos y reproductivos en la especie. La existencia de un sistema radicular superficial activo durante todo el año fue demostrada por Torres et al. (2002). Ellos encontraron que esta especie es capaz de absorber agua proveniente de un evento experimental de precipitación de 25 mm aún en otoño, cuando el Ψ_s previo a la irrigación era menor a -4 MPa en los primeros 80 cm de profundidad. En relación a *Flourensia thurifera*, la fenofase reproductiva se concentró en los meses más húmedos (agosto-diciembre) y la tasa de crecimiento vegetativo disminuyó al iniciar la estación seca al igual que lo hallado por Olivares & Squeo (1999). El uso de agua subterránea y la capacidad para realizar levantamiento hidráulico prolongaría el período de crecimiento hacia el verano, permitiéndole completar la actividad reproductiva, especialmente la fenofase de fruc-

tificación y, potencialmente, optimizaría el uso de nutrientes disponibles en el suelo para el próximo ciclo de actividad. El agua es un recurso discreto y limitado en los ecosistemas áridos. La presencia de levantamiento hidráulico en especies con distintos hábitos de crecimiento (i.e., deciduo, siempreverde) permite concluir que ellas se diferencian en la forma cómo utilizan el agua más que en la habilidad para adquirirla. Las tres especies exhiben la misma arquitectura radicular constituyendo una ventaja sobre otras especies que no la poseen, al maximizar la utilización de distintas fuentes de agua cuando éstas se encuentran disponibles. Ahora, es esperable encontrar divergencias entre especies de distintos grupos funcionales en la utilización de levantamiento hidráulico en períodos de sequía prolongados.

Direcciones futuras de las investigaciones

El levantamiento hidráulico tiene implicancias positivas importantes en la interacción planta – planta, especialmente en ecosistemas con prolongados períodos de sequía (Squeo et al. 1999). La germinación de especies leñosas nativas del desierto costero ocurre luego de las abundantes lluvias invernales asociadas al fenómeno de ENOS (Olivares & Squeo 1999, Holmgren & Scheffer 2001, Holmgren et al. 2001). Las especies que realizan levantamiento hidráulico podrían actuar como nodrizas aumentando la sobrevivencia de plántulas durante los meses más secos (Narria & Squeo, en prep.). Por otro lado, los levantadores hidráulicos podrían también aumentar la sobrevivencia de verano en las especies con sistema radicular superficial (Gutiérrez & Squeo, en prep.). Estos beneficios necesitan ser evaluados en el contexto de los programas de manejo, forestación y restauración ecológica de las zonas áridas.

Agradecimientos

Parte de este trabajo se basa en la tesis de Ingeniería Agronómica del primer autor. Agradecemos el apoyo logístico dado por la Compañía Minera del Pacífico, faenas El Romeral, en especial a los Srs. Mario Rojo y Vasco Larraechea; a

Evelyn Aguirre de la Comisión Chilena de Energía Nuclear y al Observatorio Inter-Americano Cerro Tololo. Este trabajo fue financiado por el Proyecto FONDECYT 1000035.

Bibliografía

- BURGESS SSO, MA ADAMS, NC TURNER & CK ONG (1998) The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306 - 311.
- BURGESS SSO, MA ADAMS & TM BLOBY (2000a) Measurement of sap flow in roots of woody plants: a commentary. *Tree Physiology* 20: 909 - 913.
- BURGESS SSO, JS PATE, MA ADAMS & TE DAWSON (2000b) Seasonal water acquisition and redistribution in the Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes*. *Ann Bot* 85: 215 - 224.
- BURGESS SSO, MA ADAMS, NC TURNER, DA WHITE & CK HONG (2001) Tree roots: conducts for deep recharge of soil water. *Oecologia* 126: 158 - 165.
- CALDWELL MM, TE DAWSON & JH RICHARDS (1998) Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 131: 151 - 161.
- CALLAWAY RM (1995) Positive interaction among plants. *Bot. Rev.* 61: 300 - 349.
- CORAK SJ, DG BLEVINS & SG POLLARDY (1987) Water transfer in an alfalfa / maize association: survival of maize during drought. *Plant Physiol.* 84: 582 - 586.
- DAWSON TE (1993) Hydraulic lift and water use by plants - implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95:565 - 574.
- DAWSON TE (1996) Determining water use by trees and forest from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiology* 16: 263 - 272.
- EMERMAN SH & TE DAWSON (1996) Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere: an example from sugar maple, *Acer saccharum*. *Oecologia* 108: 273 - 278.
- GUTIÉRREZ C & FA SQUEO. Interacciones entre *Encelia canescens* y otros arbustos de grupos funcionales con distinta distribución radicular en el desierto costero del norte-centro de Chile. En prep.
- HORTON JL & S HART (1998) Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *TREE* 13 (6): 232 - 235.
- HOLMGREN M & M SCHEFFER (2001) El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151-159.
- HOLMGREN M, M SCHEFFER, E EZCURRA, JR GUTIÉRREZ & GMJ MOHREN (2001) El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 89-94
- LEÓN MF (2002) ¿Hay ocurrencia de levantamiento hidráulico en los arbustos nativos del secano costero del Norte Chico de Chile? Seminario de Título para optar al Título de ingeniero Agrónomo y al grado académico de Licenciado en Agronomía. Departamento de Agronomía, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena. 141 pp.
- LUDWIG F (2001) Tree - grass Interactions on an East African Savanna: the effects of competition, facilitation and hydraulic lift. Doctoral Thesis, Tropical Resource Management Papers N° 39. Wageningen University. 144 pp.
- NARRIA M & FA SQUEO. Evaluación experimental de la interacción por el uso del agua entre adultos y plántulas de dos grupos funcionales (raíces superficiales versus dimórficas). En prep.
- MATZNER SL & JH RICHARDS (1996) Sagebrush (*Artemisia tridentata* Nutt.) roots maintain nutrient uptake capacity under water stress. *Journal of Experimental Botany* 301: 1045 - 1056.
- OLIVARES NB (2003) Diversidad de sistemas radiculares de especies perennes en dos ambientes del desierto costero de Chile: El Romeral (29°S) y Paposo (25°S). Tesis para optar al grado académico de Magíster en Ciencias Biológicas mención Ecosistemas Áridos. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena.
- OLIVARES SP & FA SQUEO (1999) Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte - centro de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 353 - 370.
- PATE JS & TE DAWSON (1999) Assessing the performance of woody plants in uptake and utilization of carbon, water and nutrients. Implications for designing agricultural mimic systems. *Agroforestry Systems* 45: 245 - 275.
- RHIZOPOULOU S (1997) Is negative turgor fallacious?. *Physiologia Plantarum* 99: 505 - 510.
- RICHARDS JH & MM CALDWELL (1987) Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486 - 489.
- SCHULZE ED, MM CALDWELL, J CANADELL, HA MOONEY, RB JACKSON, D PARSON, R SCHOLES, OE SALA & P TRIMBORN (1998) Downward flux of water through roots (i.e. inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands. *Oecologia* 115: 460 - 462.
- SQUEO FA & LEÓN MF. Estacionalidad del levantamiento hidráulico en tres especies de arbustos del secano costero del norte-centro de Chile. En prep.

- SQUEO FA, N OLIVARES, S OLIVARES, A POLLASTRI, E AGUIRRE, R ARAVENA, C JORQUERA & JR EHLERINGER (1999) Grupos funcionales en arbustos desérticos del norte de Chile, definido sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Bot.* 56: 1 - 15.
- SQUEO FA, N OLIVARES, A VALENZUELA, A POLLASTRI, E AGUIRRE, R ARAVENA, C JORQUERA & JR Ehleringer (2000) Fuentes de agua utilizadas por las plantas desérticas y su importancia en planes de manejo y restauración ecológica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 95-106.
- TORRES R, FA SQUEO, C JORQUERA, E AGUIRRE & JR Ehleringer (2002) Evaluación de la capacidad estacional de utilizar eventos de precipitación en tres especies de arbustos nativos con distintos sistemas radiculares. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 737-749
- VAN BAVEL CHM & JM BAKER (1985) Water transfer by plant roots from wet to dry soil. *Naturwissenschaften* 72: 606 - 607.
- WAN C, RE SOSEBEE & BL MCMICHAEL (1993) Does hydraulic lift exist in shallow - rooted species?. A quantitative examination with a half-shrub *Gutierrezia sarothrae*. *Plant and soil* 153: 11- 17.
- WILLIAMS K, MM CALDWELL & JH RICHARDS (1993) The influence of shade and clouds on soil water potential: the buffered behavior of hydraulic lift. *Plant and soil* 157: 83 - 95.
- YODER CK & KS NOWAK (1999) Hydraulic lift among native plant species in the Mojave Desert. *Plant and Soil* 215: 93 - 102.

