



PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DE CHILE
ESCUELA DE INGENIERÍA

**MODELACIÓN DEL ESTRÉS HÍDRICO EN UN
ECOSISTEMA SEMIÁRIDO INTEGRANDO
PROCESOS HIDROLÓGICOS Y DE DINÁMICA
VEGETAL A ESCALA LOCAL**

JUAN MARCELO SEPÚLVEDA MANZOR

Tesis para optar al Grado de Doctor en Ciencias de la Ingeniería.

Profesor Supervisor:
BONIFACIO FERNÁNDEZ L.

Santiago - Chile, enero, 2019



PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATOLICA DE CHILE
ESCUELA DE INGENIERÍA

MODELACIÓN DEL ESTRÉS HÍDRICO EN UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO INTEGRANDO PROCESOS HIDROLÓGICOS Y DE DINÁMICA VEGETAL A ESCALA LOCAL

JUAN MARCELO SEPÚLVEDA MANZOR

Tesis presentada a la Comisión integrada por los profesores:

BONIFACIO FERNÁNDEZ L.

JORGE A. GIRONÁS L.

CARLOS A. BONILLA M.

HORACIO BOWN I.

JUAN B. VALDÉS

GUSTAVO LAGOS C.

En cumplimiento parcial a los requisitos del Grado de Doctor en Ciencias de la Ingeniería.

Santiago - Chile, enero, 2019

Dedicado a Andrea, mi esposa y a
Josefina, Ema, Amelia e Ignacio,
nuestros hijos.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece el acompañamiento, motivación y permanente direccionamiento del profesor Bonifacio Fernández. Durante todo el período que duró esta investigación, generó los espacios para la discusión de los temas y gestionó los recursos para la adquisición de los instrumentos de medición, sin los cuales este trabajo no hubiese podido desarrollarse.

Se hace extensivo este agradecimiento al profesor Horacio Bown (Univ. de Chile), por el tiempo extra dedicado a las revisiones de los avances en cada capítulo, los comentarios y sugerencias. Asimismo, por la disposición para guiar la discusión y las conclusiones, además del invaluable apoyo en los artículos publicados. Se agradece también a los profesores Carlos Bonilla y Jorge Gironás, por sus importantes y certeros comentarios al documento. Un especial agradecimiento al profesor Juan B. Valdes (Univ. de Arizona), por poner su experiencia a disposición del Comité, proponiendo cambios y aclaraciones que mejoraron la versión final del documento.

Se agradece también el apoyo de la empresa Aguas Andinas, por compartir valiosa información de campo y las facilidades para realizar las labores de terreno. Al profesor Carlos Puente, por el tiempo dedicado en mi corta visita a UC-Davis y especialmente a don Ignacio R-I (hoy en la Univ. de Texas), por la ecohidrología.

Esta investigación fue mayormente financiada por el Departamento de Ingeniería Hidráulica y Ambiental de la Pontificia Universidad Católica de Chile y la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT Chile), a través de la beca para estudios de doctorado en Chile número 21110490, asignada al autor.

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATOLICA DE CHILE
ESCUELA DE INGENIERÍA

MODELACIÓN DEL ESTRÉS HÍDRICO EN UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO
INTEGRANDO PROCESOS HIDROLÓGICOS Y DE DINÁMICA VEGETAL A
ESCALA LOCAL

Tesis enviada a la Dirección de Investigación y Postgrado en cumplimiento parcial de los requisitos para el grado de Doctor en Ciencias de la Ingeniería

JUAN MARCELO SEPÚLVEDA MANZOR

RESUMEN

En ecosistemas semiáridos con sequías estacionales, la temporada húmeda no coincide con la estación de crecimiento vegetativo. Allí la frecuencia de la lluvia es relevante para las plantas estacionales y anuales, impactando en la disponibilidad anual de agua en el suelo. La relación hidrología-vegetación ha sido escasamente estudiada en sus aspectos locales o de sitio. Del mismo modo, aún no hay un consenso respecto a qué variables son las más adecuadas para modelar la respuesta vegetal en este tipo de ecosistemas y cómo responden ante condiciones de umbral hídrico. En la primera parte de esta tesis se entrega el marco general del estudio. Se seleccionó un sitio representativo de la zona semiárida Mediterránea de Chile central sujeto a sequías recurrentes, donde la formación vegetal dominante es un matorral leñoso de la especie leguminosa *Acacia caven* (Mol.) Mol. El primer análisis considera la hipótesis de que existe una directa conexión entre la frecuencia de los eventos de precipitación y la productividad vegetal sub-anual. Esta conexión ha sido pobremente cuantificada para *A. caven*, y para ello se analiza la frecuencia (λ) y la intensidad (α) de los eventos de lluvia sobre dos descriptores vegetales: la productividad potencial total ($mEVI$) y la máxima actividad fotosintética ($iEVI$). Para evaluar la sincronía de esta relación, se utilizó un enfoque de análisis de series de tiempo para el período 2000-2014 (15 años). Los resultados indican que tanto $iEVI$ como $mEVI$ muestran una dependencia temporal de corto plazo, correlacionadas significativamente con un desfase de hasta 4 meses respecto a λ . Asimismo, los descriptores de lluvia podrían explicar un alto porcentaje de la variación anual de la respuesta vegetal, y un cambio marginal en λ podría generar un cambio sustancial en $mEVI$. Por el contrario, el efecto de α sobre la respuesta vegetal fue biológica y estadísticamente poco significativo, especialmente cuando los eventos de lluvia ocurrieron fuera de la estación húmeda. En la segunda parte se estudió la respuesta vegetal a la variabilidad hidrológica a escala de sitio. Para ello, se consideró como variable respuesta a la conductancia estomática de la hoja (g_s). La hipótesis planteada fue que la disponibilidad estacional del agua en el suelo impacta la productividad vegetal, y la planta respondería haciendo un uso verticalmente diferenciado del agua disponible en la zona de raíces. Se registraron entonces las condiciones atmosféricas a nivel de copas y el contenido volumétrico de agua en el suelo (VWC) a diferentes profundidades a escala horaria durante tres años (jun 2011-jun 2014). Los resultados muestran que variables atmosféricas tales

como radiación PAR, déficit de presión de vapor (VPD) y temperatura de la hoja (T_{leaf}), logran representar entre un 5% y un 20% de la variabilidad de la respuesta de *A. caven*. Al incorporar VWC a diferentes profundidades, la representación de la variabilidad llega hasta un 47%, siendo relevante bajo un esquema de ajuste estacional. Una vez caracterizadas las principales variables de sitio, en la tercera parte de esta tesis se procedió a ajustar un modelo de balance hídrico local multicapa de suelo para identificar los procesos hidrológicos dominantes a escala de sitio que influyen sobre el contenido umbral de agua en el suelo que determinan el incipiente cierre estomático. Se identificó temporalmente su ocurrencia a 10 y 50 cm de profundidad en la zona de raíces y luego se integró este umbral en el proceso de simulación de g_s usando el modelo hidropasivo de Jarvis-Stewart, ajustado a las condiciones del sitio. Los resultados mostraron que incorporando el umbral de VWC identificado a 10 cm, la respuesta modelada se ajusta a la observada. A 50 cm, el umbral no tiene incidencia significativa porque la fracción de agua disponible para la planta sería suficiente para sostener su actividad biológica durante períodos de estrés hídrico. Los umbrales que inciden en el cierre estomático fueron diferentes según la profundidad del suelo: 14,5 mm a 10 cm, y 36,9 mm a 50 cm, que representan el 62% y el 44% de la fracción de agua total disponible para la planta a dichas profundidades, y que tienen directa relación con la actividad vegetal estacionalmente diferenciada, pero no del sistema radicular, el cual actuaría como un todo hasta los 100 cm de profundidad. Fuera de la condición umbral, la serie g_s modelada fue significativamente diferente a los valores observados, lo que indicaría que la vegetación estaría adaptada a funcionar regularmente bajo tal condición, haciendo un uso eficiente del agua en el suelo. Las conclusiones de esta investigación indican que la vegetación responde directa y significativamente a un amplio rango de λ , aun cuando los totales anuales varíen significativamente. Asimismo, la vegetación estaría haciendo un uso directo de los eventos de lluvia anuales, no habiendo evidencia del uso de agua almacenada más allá de los 100 cm. Con ello la vegetación bajo estudio es capaz de mantener sus niveles de g_s incluso a bajos contenidos de agua en las primeras capas de suelo, que son las que reciben los eventos anuales de lluvia y en conjunto, usar aquella almacenada a profundidades cercanas a 50 cm, que no están sujetas a forzantes atmosféricas. Los resultados aquí presentados pueden ser usados en el contexto del análisis de ecosistemas vegetales sometidos a cambios estacionales e inter-anales de la lluvia y de sus flujos hidrológicos. Asimismo, la respuesta vegetal modelada en función de la escasez de agua puede aproximarse como un indicador de eficiencia hídrica en este tipo de ecosistemas.

Miembros de la Comisión de Tesis Doctoral

Bonifacio Fernández L.

Jorge A. Gironás L.

Carlos A. Bonilla M.

Horacio Bown I.

Juan B. Valdés

Gustavo Lagos C.

Santiago, enero 2019

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATOLICA DE CHILE
SCHOOL OF ENGINEERING

MODELING WATER STRESS IN A SEMI-ARID ECOSYSTEM INTEGRATING
LOCAL-SCALE HYDROLOGICAL PROCESSES AND VEGETATION DYNAMICS

Thesis submitted to the Office of Research and Graduate Studies in partial fulfillment of
the requirements for a Doctoral Degree in Engineering Sciences, by

JUAN MARCELO SEPULVEDA MANZOR

ABSTRACT

In semiarid ecosystems with seasonal droughts, water reaches the surface in the form of highly variable and temporally concentrated pulses that do not coincide with the timing of vegetative growth. The frequency of rain is critical for seasonal and annual plants, impacting the annual availability of water in the soil and directly determining a highly variability of the ecosystem response. The hydrology-vegetation relationship has been poorly studied in its local or site aspects has been conducted. Similarly, there is still no consensus on which variables are the most appropriate for modeling the response of plants in these ecosystems and how vegetation respond to threshold values under water stress conditions. In the first part of this document, we discuss the general framework of the study and the study area, which is a representative site of the semiarid Mediterranean zone of central Chile that is subject to marked seasonal drought conditions. The dominant plant life corresponds to a woody shrub of the legume species *Acacia caven* (Mol.) Mol. The first analysis begins with the hypothesis that there is a direct relationship between timing of precipitation events and the subannual vegetation productivity. This relationship has been poorly quantified in the Mediterranean region of central Chile; thus, we describe the different effects of frequency (λ) and intensity (α) of rainfall events on two plant descriptors: total potential productivity (*mEVI*) and maximum photosynthetic activity (*iEVI*). To evaluate the synchronicity of this relationship, a time series analysis approach for 2000-2014 period (15 yeras) is used. Our results indicate that both *iEVI* and *mEVI* show a significant short-term temporal dependence and are significantly correlated with a lag time of up to 4 months compared with the frequency of rain events. This finding indicates a process directly related to annual rainfall events and a clear ecohydrological adaptation, with contributions differentiated according to herbaceous or woody plants. Moreover, our background information indicates that rainfall descriptors can explain the annual variations of vegetation. Therefore, a marginal change in precipitation frequency could generate a substantial change in potential plant productivity. In contrast, the effect of rain intensity on the plant response has low biological and statistical significance, especially when these rain events occur outside the wet season. In the following analysis, we focus on understanding the plant response to hydrological variability at the site scale, for which the plant response is studied through direct measurements of stomatal conductance (g_s). We hypothesize that the availability of water in the soil impacts plant productivity and that the vegetation should adapt by differentially using the water available in the root zone. Currently, the magnitude of this impact on ecosystems is not entirely

understood when the plant response is synchronized with the rainy season. Therefore, we record the atmospheric conditions at the canopy level and the soil volumetric water content (VWC) at different depths over three years (2011-2014) and quantify the impact of these on g_s . The results show that atmospheric variables such as photosynthetically active radiation (PAR), vapor pressure deficit (VPD) and leaf temperature (T_{leaf}) together represent between 5% and 20% of the variability of the response of *A. caven*. The gain after incorporating the VWC rise up to 47% when seasonality is incorporated into the adjustment. Then, knowing the site variables, we adjust a multilayer soil local water balance model to identify, together with rainfall, other hydrological processes at the site scale that influence the VWC and determine the incipient stomatal closure. The threshold is placed at a soil depth of 10 and 50 cm in the root zone; we integrate these data it into the stomatal conductance simulation using a Jarvis-Stewart model parameterized to the conditions of the site already analyzed. The results show that incorporating the threshold identified in series of VWC at 10 cm results in the modeled plant response having a suitable fit with the observed values. At 50 cm, the threshold does not have a significant effect because the fraction of water available for the plant is theoretically sufficient to maintain the response during periods of water stress. The conclusions of this investigation indicate that the vegetation responds significantly to the frequency of rain pulses, even when the annual totals remain constant. Moreover, water is directly used from the annual rainfall events, with no evidence of water storage at 100 cm. Regarding the thresholds, we identify different levels according to soil depth: 14.5 mm to 10 cm and 36.9 mm to 50 cm, which represent 62% and 44% of the total available water to the plant, respectively. These levels are directly related to the seasonally differentiated activities of the plant but not related to the root system, which acts independently to a depth of 100 cm. Outside the threshold condition, the modeled plant response is significantly different from the observed values, which indicates that the vegetation is adapted to function under such conditions. Together with water stored at depths greater than 50 cm, which is not influenced by atmospheric forces, the plant is able to maintain its g_s even with limited water capture at the soil surface during rainfall events. The results presented here can be used in the context of analyzing drought risk under seasonal and interannual changes in rainfall and hydrological flows. Likewise, the vegetation response modeled in terms of water scarcity can be related to indicators of the water resources required, which in turn determine the future sustainability of these ecosystems.

Members of the Doctoral Thesis Committee:

Bonifacio Fernández L.
Jorge A. Gironás L.
Carlos A. Bonilla M.
Horacio Bown I.
Juan B. Valdés
Gustavo Lagos C.

Santiago, January, 2019

CONTENIDO

	Pag
AGRADECIMIENTOS	iii
I. INTRODUCCIÓN	14
I.1 Motivación.....	14
I.2 Hipótesis	16
I.3 Objetivos.....	17
II. ESTADO DEL ARTE EN LA MODELACIÓN DE LA RESPUESTA VEGETAL A LA DINÁMICA HIDROLÓGICA EN ECOSISTEMAS ESTACIONALMENTE SECOS	18
II.1 La lluvia como macro-forzante de la respuesta de la vegetación aproximada con base en su productividad	18
II.2 Efecto de la variabilidad estacional y vertical de la disponibilidad de agua en la zona de raíces sobre la respuesta vegetal	20
II.3 Respuesta de la vegetación frente a valores umbrales en el contenido de agua en el suelo en la zona de raíces	22
III. MATERIALES Y MÉTODOS	26
III.1 Aproximación general.....	26
III.2 Área de estudio	28
III.3 Registro de datos de terreno.....	29
III.4 Metodología según objetivos específicos	33
IV. RESULTADOS	50
IV.1 Impacto de la lluvia como macroforzante de la productividad inter e intra-anual de la vegetación.....	50
IV.2 Relevancia de la variabilidad de las condiciones de sitio sobre la dinámica temporal de corto plazo de la conductancia estomática de la hoja (gs) ...	60
IV.3 Ajuste de un modelo de balance hídrico local para determinar un contenido umbral de agua en el suelo y su efecto en el modelamiento de la actividad vegetal	75
V. DISCUSIÓN	91

V.1 Impacto de la lluvia como macroforzante de la productividad inter e intra-anual de la vegetación.....	91
V.2 Respuesta de la conductancia estomática (<i>gs</i>) a los patrones estacionales de disponibilidad de agua a diferentes profundidades de suelo en la zona de raíces	95
V.3 Ajuste de un modelo de balance hídrico local para determinar un contenido umbral de agua en el suelo y su efecto en el modelamiento de la actividad vegetal	99
VI. CONCLUSIONES.....	105
VII. PERSPECTIVAS Y TRABAJO A FUTURO.....	108
REFERENCIAS.....	110
LISTA REFERENCIAL DE PRESENTACIONES Y ARTÍCULOS.....	123
ANEXO 1 – Estimaciones FC y PWP usando funciones de pedotransferencia (Santra et al. 2018).....	124
ANEXO 2 – Respaldo Artículos Aceptados en Revistas ISI.....	125

INDICE DE FIGURAS

Figura III-1 Esquema conceptual implementado para el desarrollo de la presente investigación. Líneas punteadas indican la escala espacial del análisis. <i>R(t)</i> es la precipitación, <i>VWC(t)</i> es el contenido volumétrico de agua en el suelo, <i>LAI</i> es el índice de área foliar, <i>ET</i> es la evapotranspiración, <i>gs</i> es la conductancia estomática de la hoja, <i>Cob.copas</i> es la cobertura de copas.....	27
Figura III-2. a) Ubicación general área de estudio. Zona achurada muestra una extensión aproximada de la formación de <i>Acacia caven</i> según Aronson et al. (1994), Ovalle et al. (1996, 1999), Gerstmann et al. (2010); b) Límites del sitio bajo estudio (línea roja) y del área considerada para mediciones en detalle (línea blanca); c) Caracterización de las pendientes del área de estudio; d) Unidades homogéneas de suelo para el área donde se desarrolló la caracterización climática y conductancia estomática luego del análisis de terreno (calicatas) y fotointerpretación. WS: estación meteorológica; DL: Data logger; Imágenes referenciales de terreno y satelitales (producto <i>EVI</i>) para la: e) estación seca; f) estación húmeda.....	30
Figura III-3 a) vista general del sitio donde se describieron en detalle las condiciones hidrológicas y de suelo. Se indican los puntos donde se realizaron las calicatas y donde las mediciones son directamente representativas; b) vista transversal referencial que indica la ubicación de los sensores de humedad del suelo a diferentes profundidades, <i>gs(t)</i> conductancia estomática de la hoja, c) vista aérea referencial de la ubicación de los instrumentos y la influencia de la copa. <i>AR</i> indica el radio de acción de las mediciones de contenido de agua en el suelo referente a la copa de <i>A. caven</i> , d) Imagen de la instalación realizada en el área de estudio.	31

Figura III-4 Esquema referencial del análisis implementado para identificar las variables atmosféricas que representan la dinámica temporal de la conductancia estomática (gs) considerando tanto la estacionalidad (K) como la serie completa (CS) con base en un procedimiento de regresión múltiple (RM). Los residuos ($N(t)$) de cada ajuste ($gsSIM$) se analizaron con base en un modelo de regresión dinámica (RD) el cual incorpora la asincronía temporal del potencial efecto de valores pasados de VWC a diferentes profundidades en la zona de raíces (Ze) sobre gs . Los residuos obtenidos de los modelos seleccionados cumplen con ser independientes e idénticamente distribuidos (iid) siguiendo una distribución $N(0,1)$. Ze , con $e= 10, 30, 50$ y 100 cm.....	39
Figura III-5 Esquema conceptual y referencial para el desarrollo del modelo de balance hídrico local (BHL) multicapa. $R(t)$ indica el ingreso de la lluvia en la forma de pulsos; gs conductancia estomática de la hoja; $ET(st)$ evapotranspiración; $L(s(t))$ percolación; $s(t)$ contenido relativo de agua en el suelo; $Q(s(t))$ escorrentía superficial; $I(t)$ corresponde a la fracción de la lluvia que es captada por el dosel de <i>A. caven</i> y no llega al suelo. Se asume que no hay percolación más allá de una cierta profundidad dadas las magnitudes de los pulsos de lluvia y configuración del sustrato. Flechas azules representan los flujos de agua asociados a las componentes físicas. Las flechas verdes, los flujos de agua asociados a la componente biológica.	42
Figura III-6 Algoritmo implementado para determinar valores del modelo de balance hídrico con énfasis en s * basados en la determinación de parámetros que minimizan RMSE y maximizan R^2 respecto a la serie observada. η_e porosidad total en cada capa de suelo en la zona de raíces; ϕ índice de tamaño de poros; Ks conductividad hidráulica saturada; Z profundidad del suelo, A contenido de arcilla (%); sh contenido relativo de agua en el suelo a punto higroscópico; sw y sfc contenido relativo de agua en el suelo a punto de marchitez permanente y capacidad de campo respectivamente.....	46
Figura IV-1 Fluctuación de los registros anuales de lluvia normalizados por 1 SD para un período de 15 años de data disponible para el área de estudio. En barras negras se indican los registros correspondientes al periodo en estudio. Entre paréntesis se presenta la ubicación del año respecto a un orden desde el más seco al más lluvioso. Las líneas punteadas representan ± 1 SD.....	51
Figura IV-2 Comportamiento temporal de las series de valores observados para ambas variables bajo estudio. a) frecuencia (λ) e intensidad (α) de la lluvia; b) Productividad derivada del EVI: máxima actividad vegetal ($iEVI$) y productividad total potencial ($mEVI$).	52
Figura IV-3 Comportamiento intra-anual de los descriptores de la lluvia y de la productividad vegetal derivada del EVI: a) Frecuencia de la lluvia ($día^{-1}$); b) Intensidad de la lluvia (mm evento $^{-1}$); c) $iEVI$, o máxima actividad fotosintética (adimensional); d) $mEVI$, o productividad total potencial (adimensional).	53
Figura IV-4 Periodograma ($p(h)$): a) descriptores de la precipitación: Frecuencia (λ) e intensidad (α); h períodos en años; b) Descriptores EVI: productividad total potencial ($mEVI$) y máxima actividad fotosintética ($iEVI$); c) función de autocorrelación (ACF) para los descriptores EVI; f retardo en meses. Líneas discontinuas indican intervalo de confianza (IC) al 95%	54
Figura IV-5 Funciones de correlación cruzada (CCF(f)): a) Efecto de la frecuencia de la lluvia (Freq.; X) sobre los descriptores EVI (Y); b) Efecto de la intensidad de la lluvia (Int.; X) sobre los descriptores EVI (Y). f retardos en meses. Línea discontinua indica intervalo de confianza al 95% (CI95%)......	57
Figura IV-6 Comportamiento de los descriptores EVI (máxima actividad y productividad total potencial), en función de los valores acumulados de los parámetros de la lluvia (frecuencia e intensidad); a) – b) indican umbrales de respuesta en función de la intensidad acumulada; c) – d) indican umbrales de productividad (máxima y total potencial) frente a valores acumulados de intensidad. Línea sólida indica en cada caso y de manera referencial, la trayectoria del comportamiento de los valores EVI asociados al percentil 99%.	57

- Figura IV-7 a) Lluvia (R, mm); b) Variables atmosféricas (n = 1.042 días): Velocidad del viento (Wv , $m\ s^{-1}$); Déficit de Presión de Vapor (VPD, kPa) y Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR, $MJ\ m^{-2}\ día^{-1}$); c) Valores promedio diarios para VWC ($m^3\ m^{-3}$) a diferentes profundidades de suelo en la zona de raíces (en cm): 10, 30, 50, 100 y 200; y valores promedio diario (n=42 días) de conductancia estomática de la hoja ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$). Día Juliano es mostrado en el eje-X considerando como día 1= 1° enero de cada año..... 61
- Figura IV-8 a) Conductancia estomática de la hoja (gs); b)–d) Dinámica vertical de la disponibilidad de agua en el suelo (ASW) considerando año hidrológico (abril a marzo) para cada profundidad del suelo ($ASW = (VWCt - VWCPWP) \times Ze$ (mm)) basado en ASW total horario ± 1 desv. est. Valores positivos representan recarga o ganancia de un determinado layer o capa, mientras que valores negativos indican salida o pérdida desde un determinado layer. W, D indican estación húmeda (Wet) y seca (Dry) respectivamente. R(t) lluvia total anual. 65
- Figura IV-9 Comportamiento de las series promedio horarias de valores de gs observado (OBS) y simulados (SIM) considerando el ajuste estacional (K) y la serie completa (CS) de las variables atmosféricas. a), y luego en cada una b) – e), incorporando el análisis de sus residuos ($N(t)$) en función de la regresión dinámica usando $REW(Ze)$, donde Ze es la profundidad del suelo a $e= 10, 30, 50$ y 100 cm en la zona de raíces. $ASW = (VWCt - VWCPWP) \times Ze$, donde Ze es la profundidad de la cada de suelo o layer. El eje X indica el tiempo, en días, meses y años. 73
- Figura IV-10 Errores remanentes en función de las variables atmosféricas con base en los valores simulados usando regresión múltiple tanto con la serie completa (CS) como con el ajuste estacional (K). a) Déficit de Presión de Vapor (VPD, kPa); b) Temperatura de la hoja ($^{\circ}C$); c) Velocidad del viento ($m\ s^{-1}$); d) Radiación PAR ($MJ\ m^{-2}\ hr^{-1}$); Línea continua indica la tendencia general de la serie de valores μ respecto a las variables usadas en el análisis. 74
- Figura IV-11 Errores remanentes en función de las variables atmosféricas con base en los valores simulados usando regresión dinámica (RD) para caracterizar los residuos ($N(t)$) provenientes del ajuste con base en regresión múltiple y según profundidad de ASW. a) a 10 cm.; b) a 30 cm.; c) a 50 cm.; d) a 100 cm. Adim: adimensional. 74
- Figura IV-12 Comparación entre series diarias observadas ($s(t)_{obs}$) y series simuladas ($s(t)_{sim}$) del contenido relativo de agua en el suelo para las diferentes profundidades en la zona de raíces; a) 0-10 cm; b) 10-30 cm; c) 30-50 cm; d) 50-100 cm. RMSE: Raíz cuadrada del error medio, R^2 coeficiente de determinación; CS: Serie completa o totalidad de los registros diarios (1.050 días), Estac. Seca: registros para estación seca (585 días). DOY= día del año. Gráficos en el panel superior de cada figura muestran la gráfica 1:1 de los valores simulados respecto a los observados. Las líneas punteadas en dicha gráfica representan el intervalo de confianza para el 95% y para el 99%. Adim: adimensional 77
- Figura IV-13 Cuantificación del aporte de cada uno de los componentes del balance hídrico local para el período JUN2011 – JUN 2014; a) Componentes para la estación húmeda (wet season), es decir, de abril a septiembre; b) Componentes para la estación seca de octubre a marzo (dry season)..... 79
- Figura IV-14 Comportamiento horario del contenido relativo de agua en el suelo ($st = VWC/\eta_e$, η_e = porosidad total registrada a profundidad e . Valores observados ($s(t)_{obs}$) y simulados ($s(t)_{sim}$). $s(DS)$, comportamiento de la serie durante estación seca (Dry Season). a) trayectoria de $s(t)$ a 10 cm.; b) trayectoria de $s(t)$ a 50 cm. Línea continua indica valor a marchitez permanente (sw), línea discontinua indica valor a punto de incipiente cierre estomático (s^*). $RMSE$, Raíz del Error Cuadrático Medio y R^2 coeficiente de determinación bajo registro horario período 2011-2014 (24.958 hrs) y registro estación seca (14.059 hrs). 81
- Figura IV-15 Comportamiento promedio horario para la respuesta vegetal (gs) observada, y variables explicativas más influyentes sobre dicha respuesta para un día representativo en temporada seca a) – c), y temporada húmeda d)-f). PAR, radiación fotosintéticamente activa; temperatura de la hoja (T_{leaf}), y déficit de presión de vapor (VPD). Líneas punteadas y

continuas indican para cada caso, la tendencia del comportamiento dentro de un día promedio en cada temporada.	83
Figura IV-16 Funciones respuesta para las variables que permiten explicar la respuesta vegetal (<i>gs</i>) en el modelo de Jarvis-Stewart (modelo JS). PAR, radiación fotosintéticamente activa; <i>Tleaf</i> , temperatura de la hoja; VPD, déficit de presión de vapor; VWC, contenido volumétrico de agua en el suelo, a 10 y 50 cm de profundidad en la zona de raíces. Las líneas indican el comportamiento o trayectoria aproximada de las variables que explican la razón <i>gsgs_max</i>	84
Figura IV-17 Comportamiento de los valores horarios simulados de la respuesta vegetal (<i>gs sim</i>) con el modelo de Jarvis-Stewart (JS) respecto a los valores observados (<i>gs obs</i>) considerando variaciones asociadas al contenido de agua en el suelo en la zona de raíces, a) 10 cm de profundidad, b) 50 cm de profundidad. R ² , coeficiente de determinación; RMSE, raíz del error cuadrático medio.	85
Figura IV-18 Comportamiento intra-diario de la respuesta vegetal (<i>gs</i>) bajo condición de estrés (DS) considerando la fracción relativa de agua disponible SE según Ec.(III.22) y aquella que determina el incipiente cierre estomático SE' según Ec.(III.23) para, a) sobre registros a 10 cm de profundidad, b) sobre registros a 50 cm de profundidad, en la zona de raíces. Líneas en color rojo representan los valores horarios observados de <i>gs</i> para un día tipo en los meses con registros. En eje X se indica comportamiento promedio para un día en los meses con registros.	87
Figura IV-19 Valores simulados respecto a los valores observados. a) a 10 cm., b) a 50 cm de profundidad en la zona de raíces. Donde <i>gs</i> (DS) es la conductancia estomática durante la temporada seca (DS). SE parámetro calculado según Ec.(III.22) y SE' parámetro calculado según Ec.(III.23).	87
Figura IV-20 Comportamiento observado (en línea color rojo) y simulado de la conductancia estomática en situación cuando $s(t) < sw$ para las temporadas secas (DS) con registro a 10 cm de profundidad en la zona de raíces. SE indica parámetro estimado según Ec.(III.22). Mientras que SE' indica que se ha incorporado el umbral s^* en el modelo (Ec.(III.23)). Eje X, indica tiempo.	88
Figura IV-21 Comportamiento horario de la respuesta vegetal (<i>gs</i>) en condición de contenido de humedad $sw < s < s^*$, para las dos profundidades de suelo en la zona de raíces. a) 10 cm., b) 50 cm. En línea roja los valores de <i>gs</i> observados. SE, ecuación que usa sw (Ec.(III.22)). SE', ecuación que considera el umbral de incipiente estomático (Ec.(III.23)). En eje X se indica comportamiento promedio para un día en los meses donde se cumple la condición bajo análisis.	89
Figura IV-22 a) Comportamiento intra-diario de la respuesta vegetal (<i>gs</i>) bajo condición $s > s^*$, considerando la fracción de agua SE según Ec.(III.22) y aquella que determina el incipiente cierre estomático SE' según Ec.(III.23) para 50 cm. En eje X se indica comportamiento promedio para un día en los meses con registros. b) Valores simulados respecto a los valores observados. R ² coeficiente de determinación.	90

INDICE DE TABLAS

Tabla IV-1 Coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (<i>rp</i>) entre los parámetros de la lluvia y los atributos EVI (productividad). ns= no significativo al $\alpha = 0,05$; a=p-value <0,05, indica relevancia estadística en correlaciones (CI95%).	56
Tabla IV-2 Valores estimados para los parámetros de ajuste a la ecuación lineal ($y = a + bx$) usada en los registros distintos de cero para el período bajo estudio.	58

Tabla IV-3 Análisis de regresión anual con base ecuación del tipo $y = a + bx$, considerando $a= 0$ y b la pendiente o coeficiente de regresión, R^2 es el coeficiente de determinación; PROM: promedio; DEST: desviación estándar; CV: Coeficiente de variación.	59
Tabla IV-4. Resumen de las variables físicas de suelo levantadas en los puntos (calicatas, n=9) realizadas en la zona de estudio. Valores promedio ± 1 desv. est.	63
Tabla IV-5 Resultados de la regresión para g_s como variable respuesta considerando análisis para la serie completa (CS) y para el ajuste estacional (K) de las variables atmosféricas a escala de dosel (canopia). β_j indica los parámetros de regresión; $AtmV$: variables atmosféricas; R^2 , coeficiente de determinación; MCE, coeficiente de eficiencia modificado; MAE, media del error absoluto. n= tamaño de la muestra usada en el análisis (329 registros). D(t) y W(t), corresponden a los análisis para la estación seca (dry) y húmeda (wet) respectivamente. Entre paréntesis, se presentan los valores en $mmol\ m^{-1}s^{-1}$ para el Intercepto.	67
Tabla IV-6 Parámetros e indicadores obtenidos luego de implementar el análisis de regresión dinámica (RD). a) Estimación de los coeficientes para el modelo TF(2,1,1) considerando el ajuste estacional (K) y la serie completa (CS) e incorporando los registros de VWC a diferentes profundidades en la zona de raíces. b) Criterio de eficiencia de los modelos para g_sSIM obtenidos, donde R^2 es el coeficiente de determinación; MCE, es el coeficiente de eficiencia modificado; MAE, media del error absoluto, ambos calculados respecto a los valores de g_s observados; Z_e , profundidad del suelo (en cm).	68
Tabla IV-7 Principales valores de los estadísticos para los errores remanentes (μ) de acuerdo con los análisis de regresión múltiple (RM) y regresión dinámica (RD). PROM: promedio; DEST: desviación estándar; CV: coeficiente de variación; Max: valor máximo; Min: valor mínimo; K: análisis Estacional; CS: análisis Serie Completa; $\mu(e)$, con e siendo la profundidad del suelo en la zona de raíces en cm (10, 30, 50 y 100).	70
Tabla IV-8 Balance hídrico período JUN2011-JUN2014 para el sitio bajo estudio considerando año hidrológico abril a marzo. SD: desviación estándar. R(t) lluvia; I(t) intercepción por cob. copas vegetación leñosa; R(t)-I(t) lluvia que llega al suelo; (ηZ): contenido máximo de agua disponible a profundidad e en la zona de raíces (mm); Q escorrentía; ET evapotranspiración; L(s) agua que pasa a capa de suelo más profunda. Todos los valores en mm. LAI (siglas en inglés): índice de área foliar ($m^2\ m^{-2}$)	79
Tabla IV-9 Valores de los parámetros que permiten los niveles de ajuste señalados para el balance hídrico local a profundidades (e) 10 y 50 cm en la zona de raíces. Adim: adimensional.	82
Tabla IV-10 Valores estimados para los coeficientes de estrés que determinan las diferentes funciones respuestas asociadas a las variables consideradas en el análisis incorporadas en el modelo Jarvis-Stewart. Adim: adimensional.	85

I. INTRODUCCIÓN

*“El principio es la mitad del todo”
(Pitágoras de Samos)*

I.1 Motivación

El agua es el factor clave en el desarrollo de la vegetación en ecosistemas estacionalmente secos, y la humedad del suelo es una de sus formas más relevantes. Su disponibilidad determina la presencia de condiciones umbrales a diferentes niveles – planta, comunidad, ecosistema, paisaje – que impacta en el éxito de un tipo funcional de planta sobre otro, afectando finalmente a las actividades humanas (Noy-Meir 1973; Ovalle et al., 1999; Laio et al., 2001).

La dinámica del agua en el suelo ha sido ampliamente estudiada desde un punto de vista analítico y bajo una perspectiva de entender patrones de largo plazo (Rodríguez -Iturbe & Porporato 2004; Schulz et al., 2011). Lo anterior es motivado por los evidentes cambios en los regímenes de variables meteorológicas, que se han hecho más notorias en estas últimas décadas. Desde el punto de vista empírico, los avances en entender la dinámica del agua en el suelo, y en específico, modelar lo que pasa en la zona de raíces y posteriormente describir cómo responde la vegetación con base en parámetros directamente cuantificables (e.g. nivel de verdosidad, fenología, otros), se ha desarrollado principalmente a escala de laboratorio y, con un par de excepciones en ambientes artificializados tales como plantaciones forestales (Oren et al., 1998; Gao et al., 2002; Ou et al., 2014).

En esta investigación se busca integrar los avances existentes en la descripción analítica de la respuesta de ecosistemas sometidos a recurrentes estrés hídricos junto con la observación y el registro en terreno, con el propósito de aportar, desde una descripción particular de los procesos hidrológicos involucrados, al entendimiento del uso del agua de una formación vegetal dominada por *Acacia caven* (Mol.)Mol (espino), que según Aronson et al. (1994), ha encontrado en la zona semiárida de Chile central, las condiciones para su desarrollo. Esta formación, comúnmente llamada “espinales”, tiene una fisonomía de sabana (Raab et al.,

2015; Meza et al., 2018) y ha llegado a representar uno de los ecosistemas más relevantes de la parte no-irrigada de la zona central de Chile (Ovalle et al., 1996, 1999), constituyéndose en una fuente de recursos directos para familias rurales y en un elemento central en la lucha contra la erosión y la desertificación.

Nuestra habilidad para predecir la respuesta vegetal en ecosistemas semiáridos al incremento en la variabilidad hidrológica depende de nuestra capacidad de interpretar respuestas de corto plazo (Manzoni et al., 2014; Grossiord et al., 2018). A la fecha, los análisis a escala local han sido escasamente desarrollados, y con base en estos se reconoce que *A. caven* presenta un patrón de sincronía con la disponibilidad de agua superficial del suelo (a 10 cm), propio de un comportamiento isohídrico (Raab et al., 2015). Sin embargo, no se conoce si este comportamiento puede variar al incorporar mediciones a mayor profundidad. Este potencial comportamiento hace de este ecosistema vegetal, un interesante objeto de estudio en cuanto a determinar la adaptabilidad de su respuesta de corto plazo frente a cambios estacionales en las condiciones atmosféricas y de los flujos hidrológicos del suelo a escala de sitio.

Desde una perspectiva científica, esta investigación apunta a entender la respuesta vegetal bajo condiciones de marcada estacionalidad y de variabilidad inter-anual de los flujos hidrológicos, con énfasis en períodos de estrés hídrico. Con base en modelamiento estadístico – matemático y monitoreo en terreno de variables micrometeorológicas, se simula la respuesta de *A. caven* con el propósito de identificar los principales procesos ecohidrológicos, las variables que juegan un rol relevante y en cómo su variación estacional impacta en su respuesta de corto plazo. De acuerdo con lo anterior, las preguntas centrales que motivan este trabajo son:

- (1) ¿De qué forma, en frecuencia o intensidad, los eventos de lluvia determinarían cambios relevantes en la expresión temporal de la productividad vegetal?
- (2) ¿Qué significancia ecológica y estadística tiene la variación estacional de las condiciones de sitio sobre la respuesta vegetal (g_s)?

- (3) ¿Cuál es el umbral de contenido de agua en el suelo que genera el incipiente cierre estomático? ¿Cuan significativo es su efecto en la respuesta vegetal? ¿Este umbral varía verticalmente en la zona de raíces?

El presente trabajo ofrece respuestas a cada una de las preguntas anteriores. Se espera que éstas permitan configurar un entendimiento respecto a los elementos y factores que impactan la variabilidad temporal de una formación de *A. caven* sometida a frecuentes periodos de escasez hídrica.

1.2 Hipótesis

La hipótesis general de este trabajo es la siguiente:

La respuesta temporal de una formación vegetal dominada por *Acacia caven* (Mol.)Mol. (Espinal) en un ecosistema estacionalmente seco está condicionada por patrones estacionales que impactan la disponibilidad vertical del agua entre el sistema copa-raíces y el desarrollo de condiciones umbral en la zona radicular.

Para abordar lo anterior, se han establecido las siguientes hipótesis específicas que tienen relación con la presentación de los resultados de esta tesis:

- (1) La frecuencia de la precipitación es el principal activador de una productividad temporalmente desfasada de *Acacia caven* (Mol.)Mol.
- (2) En períodos de estrés hídrico, la planta hace un uso diferenciado del contenido de agua en la zona de raíces, por lo tanto, la representación de la variabilidad temporal de la respuesta vegetal (g_s) puede mejorarse si se consideran la estacionalidad de las variables atmosféricas y la dinámica vertical del contenido de agua en el suelo.
- (3) En condición de estrés hídrico las condiciones de umbral de disponibilidad de agua en el suelo no impactarían significativamente la respuesta vegetal ya que esta puede integrar rápidamente la disponibilidad de agua según profundidad a la que ésta se encuentre dentro de la zona de raíces.

I.3 Objetivos

Los objetivos establecidos son:

- (1) Evaluar el impacto de los eventos de lluvia, en términos de su frecuencia e intensidad, sobre la productividad inter e intra-anual de una formación de matorral leñoso dominada por *Acacia caven* (Mol.)Mol.
- (2) Cuantificar el efecto de la marcada estacionalidad de las condiciones atmosféricas y del contenido de agua en el suelo a diferentes profundidades en la zona de raíces, sobre el comportamiento de la conductancia estomática de la hoja (g_s) para la formación de matorral sometida a recurrentes períodos de estrés hídrico,
- (3) Ajustar un modelo de balance hídrico local multicapa que permita caracterizar las forzantes hidrológicas que impactan sobre la productividad temporal de la respuesta vegetal, y con ello modelar la dinámica temporal de la conductancia estomática de *Acacia caven* bajo condiciones umbral en el contenido de agua en el suelo a diferentes profundidades en la zona de raíces.

II. ESTADO DEL ARTE EN LA MODELACIÓN DE LA RESPUESTA VEGETAL A LA DINÁMICA HIDROLÓGICA EN ECOSISTEMAS ESTACIONALMENTE SECOS

*“El estudio profundo de la naturaleza es la fuente más fértil de descubrimientos matemáticos”
(Joseph Fourier)*

II.1 La lluvia como macro-forzante de la respuesta de la vegetación aproximada con base en su productividad

Los ecosistemas áridos y semiáridos representan cerca del treinta por ciento del total de la superficie terrestre (Miralles et al., 2016). Estos ecosistemas enfrentan limitaciones estacionales de recursos y una rápida degradación debido a la constante presión humana, y han mostrando cambios tanto en el corto como en el mediano plazo relacionado con la disponibilidad y variabilidad del agua. Rodríguez-Iturbe & Porporato (2004), y Emanuel et al. (2005) indican que el contenido de agua en el suelo es el factor determinante porque afecta el vigor, la heterogeneidad espacial y la diversidad de plantas. Antolin et al. (2005) indica que la productividad de los suelos de diversas partes de la zona semiárida Mediterránea está sujeta a una progresiva degradación y, por ende, la vegetación se encuentra en riesgo latente de ver afectada su productividad.

Estos ecosistemas representan una situación extrema en la cual el agua como recurso está disponible en intervalos irregulares (Rodríguez-Iturbe & Porporato, 2004). Esta disponibilidad impacta al ecosistema en la forma de eventos discretos intercalados por largos períodos de disponibilidad limitada (Schwinning et al., 2004). Los pulsos discretos exhiben una duración, intensidad y magnitud aleatoria dentro de una estructura temporal incierta. Diversos autores indican que estos pulsos influyen directamente la respuesta de la vegetación, determinando su dinámica temporal y espacial (Schwinning et al., 2004; Huxman et al., 2004; Loik et al., 2004; Baudena & Provenzale, 2008).

Se ha establecido que la lluvia afecta la fenología y productividad de la planta mostrando una fuerte correlación con cambios estacionales (Miranda et al., 2009, 2011, 2014; Grossiord et al., 2017). De acuerdo con Fay et al. (2002), eventos intensos de lluvia podrían tener importantes consecuencias para la funcionalidad de los ecosistemas. Sin embargo, todavía se conoce muy poco sobre cómo los ecosistemas responderían a los cambios estacionales en los regímenes de precipitación. Miranda et al. (2009) y Ogle & Reynolds (2004) indican que la respuesta de la vegetación respecto a la ocurrencia de los eventos de lluvia puede ser analizada a través de sus cambios fisiológicos, entregando indicaciones sobre cómo las diferentes especies de plantas semi-áridas se adaptan a su entorno (Seghieri et al., 2012).

Varios autores han integrado eventos hidrológicos con la respuesta vegetal, usando como aproximación para esta última los índices vegetales (Huete et al., 1999; Zhang et al., 2003; Pettorelli et al., 2005; Groeneveld & Baugh, 2007; Zhao et al., 2009; Mendez-Barroso et al., 2009; Gunnula et al., 2011; Ding, 2012; Gamon et al., 2013), básicamente porque las variaciones temporales de dichos índices vegetales están fuertemente relacionadas con la precipitación (Gunnula et al., 2011). De este modo es posible establecer que estos índices presentan una relación lineal y directa con procesos biológicos tales como la productividad y, por ende, con la fenología. En este sentido se ha reconocido que la presencia de eventos periódicos de lluvia explicaría parcialmente la dinámica fenológica estacional (Dalmolin et al., 2015; Seghieri et al., 2012), debido a que esta se encuentra condicionada por factores hídricos locales, en especial, por la dinámica del contenido de agua en el suelo.

La zona central de Chile se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad en sus variables hidrometeorológicas. Esta se extiende entre 30° y 36° latitud Sur cubriendo cerca de 2×10^6 ha, y está representada por una comunidad leñosa dominada por la especie leguminosa *Acacia caven* (Mol.)Mol. (Ovalle et al., 1996, 1999; Aronson et al., 1994; Gerstmann et al., 2010). Esta especie ha colonizado rápidamente áreas intervenidas por agentes antrópicos (Schulz et al., 2011; Van de Wouw et al., 2011), conformando uno de los más importantes sistemas agroforestales de su porción no-irrigada (Ovalle et al., 1996). El análisis local de su respuesta temporal ha sido escasamente desarrollado (Gerstmann et al., 2010; Raab et al., 2015), reconociéndose a la fecha que presenta un patrón de sincronía con

la disponibilidad de agua en el suelo, propio de un comportamiento isohídrico (Raab et al., 2015). Este comportamiento hace de este ecosistema un interesante objeto de estudio en cuanto a determinar la adaptabilidad de su respuesta de corto plazo frente a cambios estacionales en las condiciones atmosféricas e hídricas del suelo a escala de sitio.

II.2 Efecto de la variabilidad estacional y vertical de la disponibilidad de agua en la zona de raíces sobre la respuesta vegetal

A escala de sitio y frente a condiciones de estrés hídrico estacional, se ha establecido que el contenido de agua en el suelo en la zona de raíces es la variable clave (Laio et al., 2001; Porporato et al., 2001; Guswa et al., 2002; Guswa, 2005, 2010; Rodríguez-Iturbe & Porporato, 2004; Daly & Porporato, 2006; Montaldo et al., 2008; Borgogno et al., 2010 y Kochendorfer & Ramirez, 2010). De acuerdo con Zavala (2004), Anderegg et al. (2017) y Anav et al. (2018), tanto el contenido de agua el suelo como el estrés hídrico juegan un rol primordial en la regulación del comportamiento de las plantas, presionándola para que optimice la captura de carbono necesaria para la producción de biomasa ante rápidos cambios en las condiciones ambientales locales.

A nivel de planta, Katul et al. (2000), Gao et al. (2002) y Arve et al. (2011) indican que la productividad es un proceso que está íntimamente controlado por la apertura estomática, el cual, según Schulze et al. (1994) y Ding et al. (2014) puede registrarse mediante los niveles de conductancia estomática de la hoja (g_s). Este tipo de conductancia es un mecanismo que responde rápidamente a cambios abruptos en el contenido de agua en el ambiente (Farquhar & Cowan, 1974; Damour et al., 2010; Anav et al., 2018) y por ende impacta directamente sobre el proceso de transpiración de agua y sobre el de asimilación de CO₂ por la planta (Cowan, 1977; Law et al., 2002). De acuerdo con Law et al. (2002), la respuesta de la vegetación al ambiente es un tema clave en un contexto de cambio global tanto a corto y largo plazo. Al respecto, Lombardini (2004) y Arve et al. (2011) indican que en evaluaciones de corto plazo – a escala de días y semanas – la conductancia estomática es sensible al

incipiente déficit hídrico en el sitio, siendo un mejor indicador que el potencial hídrico de la planta (Ψ).

La apertura estomática tiene una fuerte dependencia con la disponibilidad de agua en el suelo en la zona de raíces (Schulze et al., 1996; Oren et al., 1998, Irvine et al., 1998; McDowell et al., 2008). Asimismo, procesos vegetativos como germinación, establecimiento, productividad y senescencia dependen de su dinámica (Moran et al., 2010). Esta relevancia ha sido bien demostrada en diversos estudios (i.e. Granier et al., 1999, 2000; Gao et al., 2002; Emanuel et al., 2005; Huang et al., 2011; Grossiord et al., 2017). Según Molz y Remson (1981), el estudio del impacto del contenido del agua en el suelo sobre la planta puede tener al menos dos (2) aproximaciones: una microscópica, enfocada a un análisis detallado del funcionamiento radicular en la captación de agua, y otra macroscópica, donde todo el sistema radicular es tratado como una unidad, es decir, la dinámica del agua en el suelo corresponde a la suma de los efectos de toda la raíz. Sin embargo y considerando lo desarrollado por Zavala (2004) y Anav et al. (2018), se podría implementar una aproximación intermedia ya que el desecamiento del suelo en períodos sin lluvia es más pronunciado en las capas superficiales del suelo que en aquellas más profundas.

Respecto a lo anterior, Oren et al. (1998) establecen que el estatus hídrico de ejemplares adultos de *Pinus taeda* estaría condicionado al equilibrio entre la conductancia estomática de la hoja (g_s) y el contenido volumétrico de agua en el suelo ($VWC(t)$) a los 30 cm de profundidad. En la misma línea, Irvine et al. (1998) señalan que la dinámica de la conductancia estomática en ejemplares adultos de *Pinus silvestris* en situación de sequía presentan un comportamiento lineal cuando el VWC está entre un 5 y un 12% respecto al total de agua disponible. Los autores llegan a determinar que un 54% del agua extraíble del suelo es removida por la planta desde los primeros 50 cm en la zona de raíces en el proceso de intercambio de agua con la atmósfera desde su canopia. En la misma línea y observando el comportamiento de la conductancia en ejemplares de la especie *Pinus sp*, Stewart (1988) señala que ésta inicia su decaimiento cuando el nivel de sequedad del suelo a 90 cm de profundidad llega al 22%, siendo 100% un suelo saturado de agua.

Por su parte, Gu et al. (2017) establecen que formaciones de matorral leñoso pueden captar agua desde el suelo de manera adaptativa, es decir, tanto desde capas superficiales como de aquellas más profundas, cuando se encuentran bajo condiciones de estrés. En recientes investigaciones, Anav et al. (2018) señalan que una disminución en el contenido de agua en el suelo en la zona de raíces asociado a sequías recurrentes hace declinar la actividad estomática y con ello la generación de materia seca vegetal. Según los autores, este efecto es mucho más marcado en ambientes semiáridos Mediterráneos. Meza et al. (2018), por ejemplo, indican que el contenido de agua en el suelo afecta la respuesta de ecosistemas de matorral, activando las fluctuaciones estacionales y modelando la generación de biomasa.

Con todo, el impacto de la distribución del agua en la zona de raíces sobre g_s de vegetación sometida a marcados cambios hidrológicos estacionales, ha sido escasamente estudiado (ver Gao et al., 2002; Zavala, 2004; Emanuel et al., 2007; Raab et al., 2015). Más aun cuando es un tema relevante por abordar dado que las zonas áridas y semiáridas muestran una alta sensibilidad hidrológica a cambios ambientales (Cudennec et al., 2007).

II.3 Respuesta de la vegetación frente a valores umbrales en el contenido de agua en el suelo en la zona de raíces

Las zonas semiáridas se caracterizan por sequías frecuentes donde esta condición determina situaciones tipo umbral asociadas principalmente a momentos de estrés hídrico. El punto de marchitez permanente (o wilting point WP, por sus siglas en inglés) es un típico umbral utilizado en los modelos hidrológicos que predicen el contenido de agua en el suelo cubierto por vegetación (Guswa, 2005, 2010). Desde un punto de vista ecofisiológico, este umbral indica el cierre estomático completo, que afecta la captación de los nutrientes y, por ende, una disminución en la producción de biomasa de la planta (Bond & Kavanagh, 1999).

Manzoni et al. (2014) indican que la conductancia estomática es un parámetro clave para entender la respuesta de la planta bajo condiciones de estrés hídrico y, por ende, el cierre de las estomas es quizás la medida más efectiva adoptada por las plantas para conservar el agua

durante el proceso de desecación del suelo. Este proceso ocurre principalmente en una escala horaria que comúnmente es de tipo hidropasivo (McDowell et al., 2008; Arve et al., 2011), es decir, altamente dependiente de las condiciones atmosféricas a escala de sitio y del agua disponible en el suelo. La duración de esta condición de estrés determina la respuesta de la planta que va desde el daño temporal hasta el permanente (Laio et al., 2001; Fernandez-Illescas et al., 2001). Rodriguez-Iturbe et al. (1999) y Porporato et al. (2001) proponen una métrica asociada a un contenido relativo de agua en el suelo ($s = VWC/\eta$, con η = porosidad total) donde ocurre un incipiente cierre estomático denominado s^* y que tendría que ver con un momento donde la planta comienza su adaptación frente a la condición de sequía. Este, según los autores, es un nivel previo al daño permanente, y que generalmente ha sido considerado invariante en el tiempo.

A la fecha, s^* ha recibido una escasa atención en su determinación empírica, es decir, usando data de terreno que integre las condiciones hidrológicas de sitio en sincronía con la respuesta de la vegetación. Avances presentados por Portoghese et al. (2008) indican evidencia de que las plantas con diferentes hábitats de enraizamiento muestran diferentes cursos estacionales de explotación de agua, y que la duración del estrés hídrico y la distribución de la humedad del suelo en profundidad determinarán si una especie puede tener éxito en un ambiente particular. En este sentido, la profundidad a la cual las plantas desarrollan su sistema radicular y los niveles umbral de agua en el suelo tiene importantes implicancias para el equilibrio hidrológico de todo el ecosistema.

Un primer acercamiento a la condición umbral de la vegetación asociada al contenido de agua en el suelo fue indicada por Oren et al. (1998). Los autores establecieron relaciones no lineales entre g_s de especies leñosas que crecen en condiciones naturales y la dinámica de la humedad del suelo temporal. Observaron altas correlaciones ($R^2 > 60\%$) entre la conductancia estomática del dosel y la humedad del suelo dentro de los primeros 30 cm, de profundidad y establecieron que la planta elimina alrededor del 57% del agua extraíble en períodos de máxima actividad vegetal (período con g_s máximo). Los resultados obtenidos les permitieron concluir que la respuesta de la planta está relacionada con el déficit hídrico

del suelo, principalmente en la zona donde se puede encontrar el mayor volumen de raíces adventicias independiente de su profundidad. Recientemente, Yang et al. (2014) determinaron un umbral del agua en el suelo y su impacto en especies dominantes de arbustos en el desierto de Ulan Buh en un sitio árido al noroeste de China. Los autores describieron que las especies dominantes de matorral mostraron un "umbral económico del agua" asociado al cambio del potencial hídrico del suelo en un 1,0% respecto al cambio en el contenido de agua.

En la actualidad, el uso de umbrales para describir el comportamiento de los ecosistemas donde los recursos son escasos es un tema incipiente, especialmente en evaluaciones a escala de sitio. Manfreda et al. (2010) y Borgogno et al. (2010) analizaron s^* con base en un estudio analítico del estrés hídrico de las plantas ($\zeta(t)$) bajo diferentes climas y condiciones del suelo. En ambos casos, los autores usaron s^* como un valor invariante espaciotemporalmente, integrándolo como un parámetro en su análisis de la dinámica del agua en el suelo. Emanuel et al. (2005) por su parte, utilizaron una dinámica temporal ecofisiológica basada en los avances de Katul et al. (2000; 2007) y Gao et al. (2002), lo que les permitió describir los efectos del estrés hídrico en la asimilación de carbono de las especies arbustivas leñosas, en función del umbral dinámico del agua del suelo utilizando modelos de conductancia estomática de la hoja. En los casos presentados, los autores incorporan los umbrales y su relación con el contenido de agua del suelo registrada a una profundidad determinada, quedando pendiente una evaluación fuera de esos límites de registro y si ese umbral es constante en toda la zona de raíces.

Como se ha señalado, son incipientes los estudios que han demostrado que los cambios en la respuesta de la planta en ecosistemas mediterráneos semiáridos se pueden analizar basándose en la descripción de umbrales (Mediavilla & Escudero, 2004; Ogle & Reynolds, 2004; Schwinning et al., 2004; Emanuel et al., 2005; Yang et al., 2014). Cabe señalar que el concepto de umbral no es una idea nueva en hidrología o ecología. Sivakumar (2005), indica que varios estudios usan este concepto para definir diferentes eventos porque son importantes para separar del comportamiento promedio de aquellos que son considerados extremos. En dicho sentido, McGrath et al. (2007) y Suding & Hobbs (2008) recomiendan

utilizar los umbrales como parámetros en la modelación y pronóstico de procesos naturales o ambientales, sobre todo en zonas con alta variabilidad en las condiciones de sitio. Luego, es posible definir como umbral a un nivel limitado de recursos (en este caso contenido de agua en el suelo) que impacta significativamente la respuesta ecológica (conductancia estomática de la hoja) en un momento dado, bajo condiciones específicas del sitio bajo estrés hídrico.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

“El mundo no es algo que nos haya sido entregado: es algo que emerge a partir de cómo nos movemos, tocamos, respiramos y comemos.”
(Francisco Varela)

III.1 Aproximación general

La Figura III-1 presenta un esquema conceptual que integra los conceptos hidrológicos y ecofisiológicos considerados en el desarrollo de esta tesis. Asimismo, se presentan las variables para las cuales se recolectó y generó información, con el objeto de atender cada uno de los factores que permitieron abordar las hipótesis propuestas anteriormente.

Se comenzó con una visión a escala de cuenca y con foco en caracterizar a la lluvia como una forzante descrita por eventos inciertos y altamente variables en frecuencia (λ) e intensidad (α) que determinan la disponibilidad anual de agua para la vegetación. Con base en estos dos descriptores, se trata de explicar la productividad vegetal mensual para 15 años (2000 – 2014) usando índices vegetales como una aproximación ampliamente aceptada. Los resultados obtenidos bajo este esquema se presentaron en un artículo científico publicado en la revista *Plant Ecology* (<https://doi.org/10.1007/s11258-018-0873-8>).

Teniendo una descripción del comportamiento general de la respuesta vegetal, se procedió a focalizar las observaciones a escala de sitio. Para ello, la productividad vegetal se registró con base en su conductancia estomática de la hoja (g_s), entendiendo que esta tiene una relación directa con la actividad fotosintética y, por ende, con la generación de biomasa. Por otra parte, las condiciones de sitio se concentraron en describir lo que ocurre a escala de formación vegetal tanto a nivel atmosférico (canopia) como las condiciones hidrológicas del suelo (contenido de agua en la zona de raíces). Se consideró el subperíodo entre junio 2011 y junio 2014, como una forma de registrar adecuadamente la estacionalidad y la variabilidad inter-anual de las condiciones hidrológicas del área. Los resultados obtenidos fueron publicados en un artículo en la revista científica *Water* ([doi:10.3390/w10111534](https://doi.org/10.3390/w10111534)).

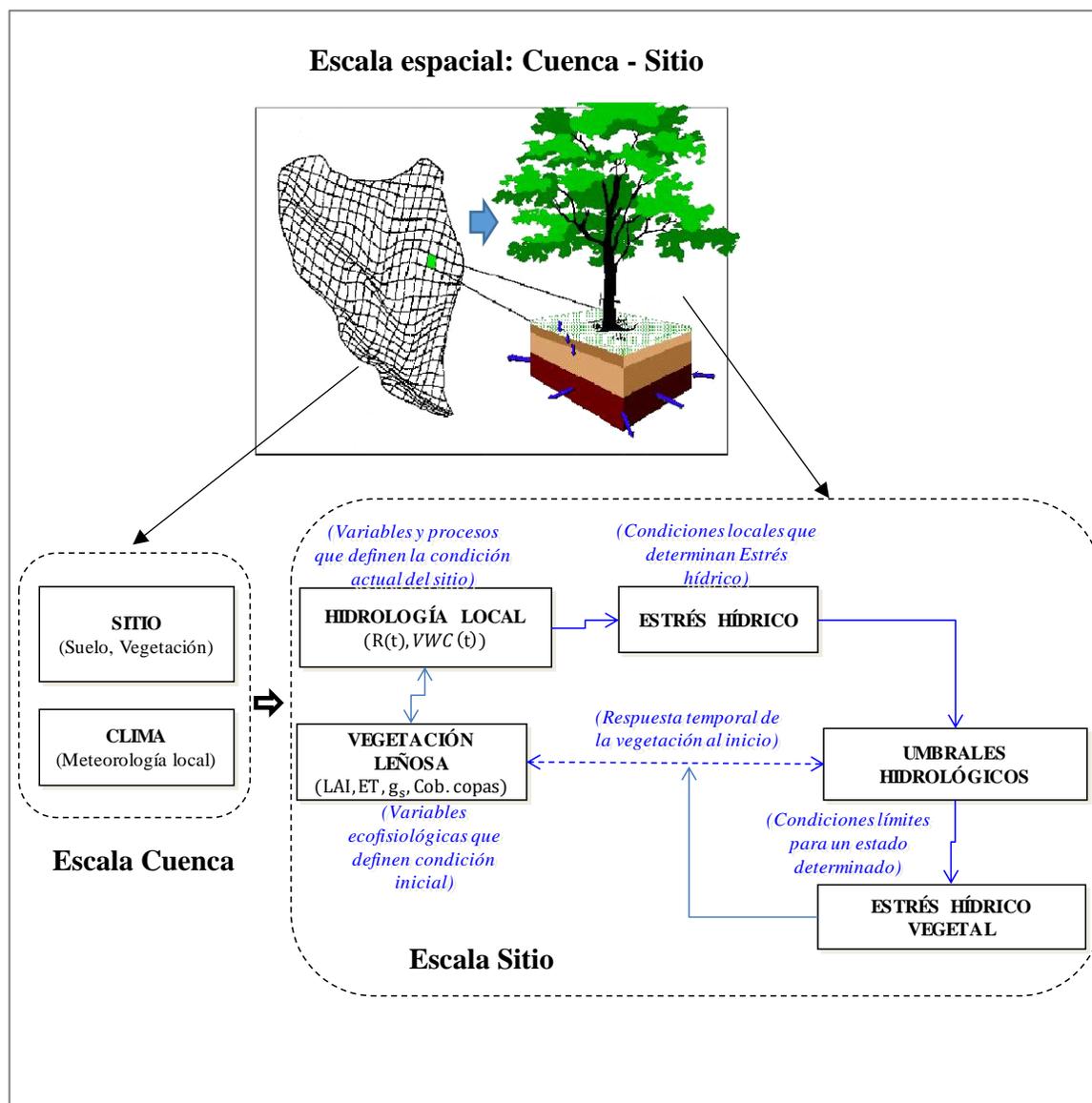


Figura III-1 Esquema conceptual implementado para el desarrollo de la presente investigación. Líneas punteadas indican la escala espacial del análisis. $R(t)$ es la precipitación, $VWC(t)$ es el contenido volumétrico de agua en el suelo, LAI es el índice de área foliar, ET es la evapotranspiración, g_s es la conductancia estomática de la hoja, *Cob.copas* es la cobertura de copas.

Con los datos obtenidos se ajustó un modelo de balance hídrico local multicapa de suelo. Este balance se usó para determinar el contenido umbral de agua en el suelo, a diferentes profundidades en la zona de raíces, que en teoría genera un incipiente cierre estomático (s^*). Este se consideró como un parámetro que luego se integró en la simulación de la respuesta vegetal, usando para ello el modelo hidromecánico de Jarvis-Stewart. Los diferentes resultados permitieron comparar el comportamiento observado y simulado de la respuesta

de la vegetación a diferentes situaciones hidrológicas, con énfasis en situación de estrés hídrico.

III.2 Área de estudio

El área de estudio corresponde a un sitio con terreno de baja pendiente, alrededor del 5%, localizado en los 33°50' latitud S y 70°50' longitud W, a una altitud de 550 m sobre el nivel del mar (m s.n.m.), y a 50 km al Norte de la ciudad de Santiago, Chile. (Figura III-2.a-d)). De acuerdo con Peel et al. (2007), el clima corresponde a uno de tipo Mediterráneo con una estación cálida y seca (CSa) de siete a ocho meses, donde la evapotranspiración potencial excede por lejos a la lluvia registrada. La temperatura media anual en el período 2000-2014, fue de 14.5 °C, con máximos valores en enero (alrededor de 30 °C), y mínimos en julio (alrededor de 2°C). Según la Dirección Meteorológica de Chile, la precipitación media anual de largo plazo (MAP) para los últimos 50 años fue de 289 (± 175) mm año⁻¹, con un mínimo de 53 mm año⁻¹ (1968), y un máximo de 820 mm año⁻¹ (1987).

La vegetación dominante es un matorral Mediterráneo de *Acacia caven* (Mol.)Mol. con una configuración tipo sabana (Figura III-2.e-f)). Esta posee una muy baja cobertura de follaje, identificándose dos estratos. El primero con una cobertura de copa de entre 5 y 10%, compuesto principalmente por *Acacia caven*, y esporádicamente acompañada por *Lithraea caustica* (Molina) Hook & Arn. Mientras que el segundo estrato posee una cobertura adicional de entre 15 y 27%, alcanzando un 55% pero sólo por un corto período a fines de invierno e inicios de primavera, compuesto principalmente por *Avena barbata* Pott ex Link. Se observaron arbustos aislados de *Flourensia thurifera* (Mol.) DC. y *Proustia cinerea* D. Don. Debido a que el área de estudio no ha sido perturbada por actividades humanas desde principios de la década de 1990, se asumió que las variaciones en la productividad de la vegetación a lo largo del período de estudio (2000-2014) estaban controladas principalmente por la disponibilidad de agua asociada a los eventos de lluvia.

III.3 Registro de datos de terreno

- Registro de las condiciones microclimáticas

Para el área de estudio (ver Figura III-2.d)), se registraron la textura del suelo y profundidad de la zona de raíces, así como también las condiciones microclimáticas. Las descripciones de suelo se realizaron con base en nueve (9) calicatas de 1 m de largo x 1 m de ancho x profundidad variable, distribuidos al azar en el área de estudio, donde cuatro de ellas permitieron caracterizar una zona homogénea de suelo que representó más del 50% del área de estudio y donde se focalizaron las observaciones a escala de sitio. En cada calicata se obtuvieron muestras de suelo a cinco (5) profundidades: 10, 30, 50, 100 y cercano a los 200 cm, las que fueron analizadas en laboratorio. Se determinaron parámetros tales como porosidad total (η), densidad aparente (D_a o Bulk density en inglés), contenidos de agua a marchitez permanente (o wilting point, WP) y capacidad de campo (o field capacity, FC), entre otros.

Las condiciones microclimáticas se registraron con sensores automáticos dispuestos en un soporte metálico de 3,5 de altura total, esto es, a 0,5 m aproximadamente por sobre la altura máxima de los ejemplares de *A. caven* presentes en el sitio. Variables tales como precipitación ($R(t)$ en L); velocidad del viento (Wv en $L.T^{-1}$); radiación solar en el rango espectral visible de los 400 y 700 nm (PAR , en $M.L^{-2}.S^{-1}$) y temperatura (T_{air} en $^{\circ}C$) y humedad relativa (RH_{air} en %) se midieron usando un High-Resolution Rain Gauge (ECRN-100), un Anemómetro, un PAR Sensor Quantum QSO y un EHT Sensor (Decagon®, Pullman, WA, USA), respectivamente.

El contenido de agua en el suelo (soil VWC) fue registrado con sensores tipo Frequency Domain Reflectometry (FDR), modelo 5TM (Decagon Devices, Pullman, WA, USA), los cuales fueron ubicados a las mismas cinco (5) diferentes profundidades del suelo señaladas anteriormente (Figura III-3.a-d). Los sensores FDR fueron calibrados antes de comenzar el

registro tomando muestras de suelo y midiendo el contenido de agua mediante método gravimétrico.

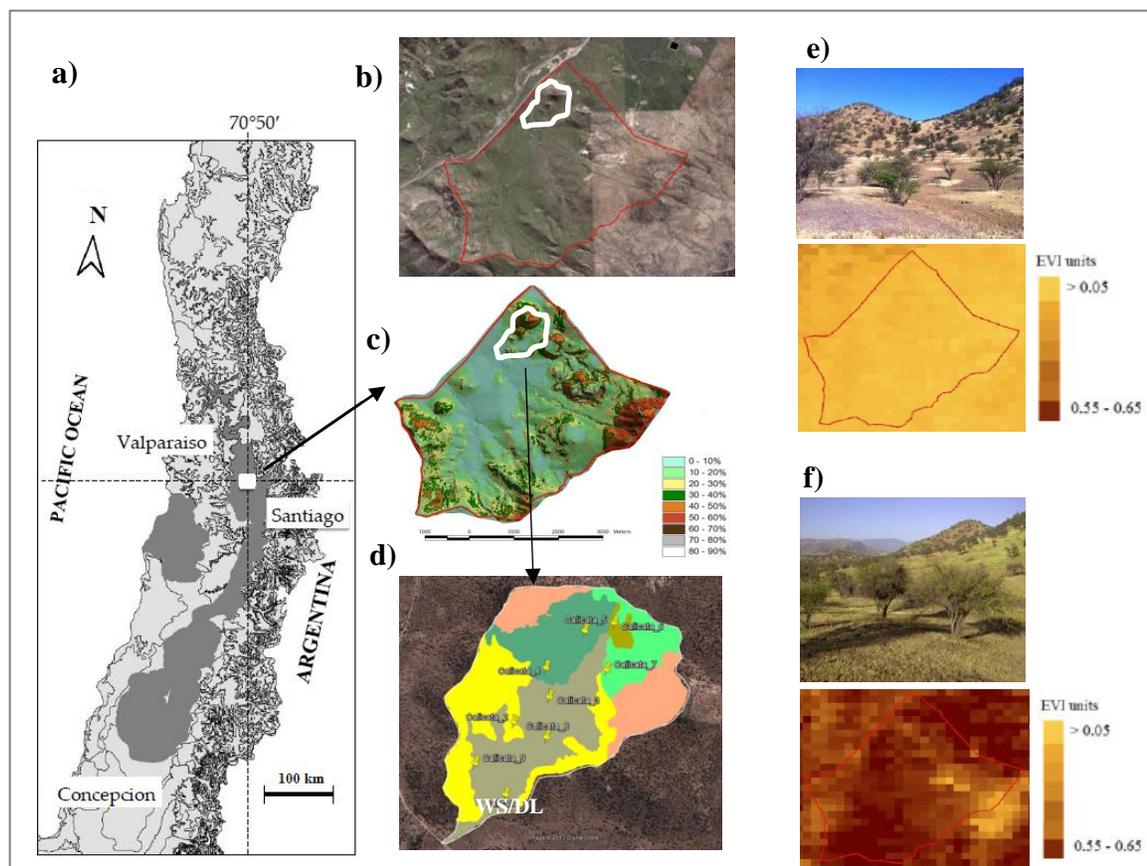


Figura III-2. a) Ubicación general área de estudio. Zona achurada muestra una extensión aproximada de la formación de *Acacia caven* según Aronson et al. (1994), Ovalle et al. (1996, 1999), Gerstmann et al. (2010); b) Límites del sitio bajo estudio (línea roja) y del área considerada para mediciones en detalle (línea blanca); c) Caracterización de las pendientes del área de estudio; d) Unidades homogéneas de suelo para el área donde se desarrolló la caracterización climática y conductancia estomática luego del análisis de terreno (calicatas) y fotointerpretación. WS: estación meteorológica; DL: Data logger; Imágenes referenciales de terreno y satelitales (producto EVI) para la: e) estación seca; f) estación húmeda.

La densidad aparente fue determinada usando el “método del terrón emparafinado” (Blake, 1965). Se seleccionó la opción de calibración “suelo mineral” en el lector Decagon’s ProCheck incorporado en el software ECH2O Utility Software (Decagon Devices, Pullman, WA, USA), ya que este convierte los valores crudos de permisividad dieléctrica usando la ecuación de Topp. Esta ecuación permitió obtener resultados dentro de un error del $\pm 3\%$ de la VWC determinada usando el método gravimétrico.

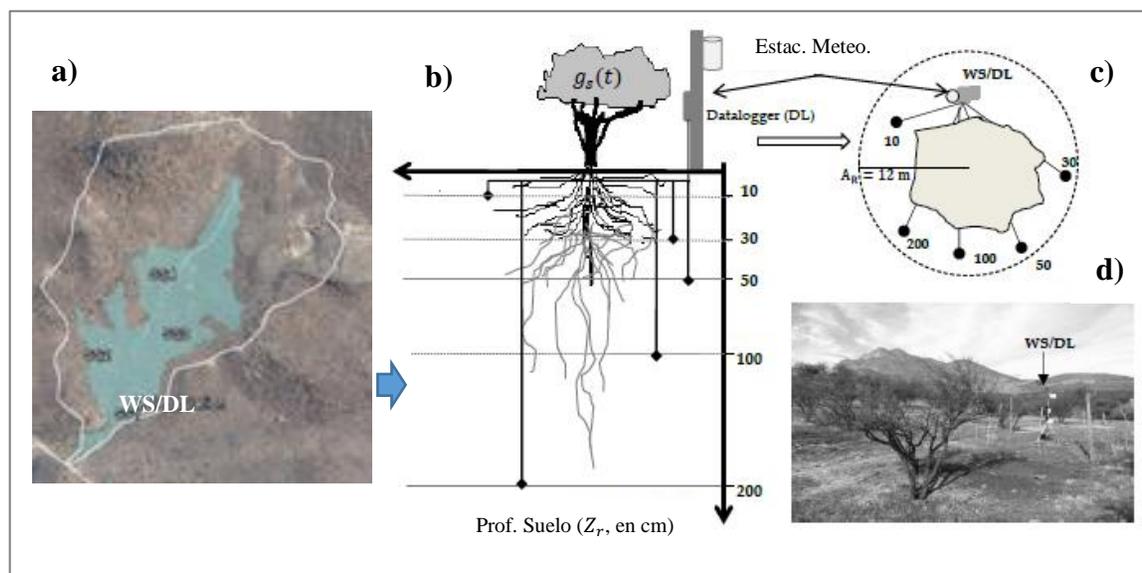


Figura III-3 a) vista general del sitio donde se describieron en detalle las condiciones hidrológicas y de suelo. Se indican los puntos donde se realizaron las calicatas y donde las mediciones son directamente representativas; b) vista transversal referencial que indica la ubicación de los sensores de humedad del suelo a diferentes profundidades, $g_s(t)$ conductancia estomática de la hoja, c) vista aérea referencial de la ubicación de los instrumentos y la influencia de la copa. A_R indica el radio de acción de las mediciones de contenido de agua en el suelo referente a la copa de *A. caven*, d) Imagen de la instalación realizada en el área de estudio.

Adicionalmente, se registraron valores de VWC en 3 puntos alrededor de la estación micrometeorológica usando un FieldScout™ TDR 300 (Spectrum Technologies Inc., Aurora, Illinois, USA) a 20 cm de profundidad de suelo, usando para el ello el modo “high clay” del instrumento. Estas mediciones se realizaron espacialmente distribuidas para contrastar los registros de contenido de agua en la zona media de raíces. Estas se realizaron durante 7 días en la estación húmeda y 9 días durante la estación seca entre los años 2011 y 2013. Se encontró que las mediciones de VWC a 20 cm obtenidas con el TDR 300 no fueron significativamente diferentes de aquellas registradas por el sensor FDR a 30 cm (ver Anexo 1). Todos los registros se trabajaron a escala horaria.

- Registro de la respuesta vegetal

El área de estudio fue seleccionada considerando criterios de homogeneidad en cuanto a la altura, estructura (número de fustes), forma y cobertura de copa, así como de edad de los ejemplares *A. caven* presentes. Considerando el procedimiento de Johnson et al. (2010) se registraron valores de conductancia estomática de la hoja (g_s , en $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), junto

con las condiciones de la capa superficial de la hoja, es decir, temperatura y humedad relativa (T_L en °C y RH_L en %), usando un SC-1 porómetro (Decagon®, Pullman, WA, USA). Los registros se realizaron en la parte media de la copa, usando un grupo de hojas de *A. caven* y obteniéndose el valor promedio de cuatro registros. Bajo las proyecciones de las copas y sobre el escaso estrato herbáceo existente, se registró el índice de área foliar (LAI, $m^2 m^{-2}$) con un Ceptómetro PAR/LAI AccuPAR LP-80 (Decagon®, Pullman, WA, USA).

Con el objeto de obtener repeticiones, este procedimiento se desarrolló en al menos el 50% de los ejemplares seleccionados al azar en el área de estudio. Se registró la hora de la medición con el propósito de sincronizarla con los registros de las variables microclimáticas y de suelo en la zona de raíces almacenados en la estación meteorológica instalada.

Las mediciones de conductancia se hicieron temporalmente puntuales, entre las 07:00 y 18:00 hrs., durante 42 días entre julio de 2011 y junio de 2014. De estos, 26 días correspondieron a estación seca (entre octubre y abril) o bajo condición de estrés hídrico, mientras que 16 días en estación húmeda (entre mayo y septiembre). Respecto a este último período, se tuvieron las siguientes consideraciones para evitar errores en los registros de g_s : (1) las mediciones se hicieron dos días después de ocurrido un evento de lluvia, con el objeto de evitar interferencia por evaporación directa de agua desde la superficie de la hoja y desde el suelo; (2) los registros válidos fueron aquellos bajo condición $T_{air} > 5^{\circ}C$, and (3) se eliminaron los primeros cuatro registros de cada día como forma de ajustar las mediciones a las condiciones del momento.

III.4 Metodología según objetivos específicos

A continuación, se entrega un detalle de las metodologías implementadas para atender cada uno de los objetivos específicos.

1. *Impacto de la lluvia como macroforzante de la productividad inter e intra-anual de la vegetación*

- Set de datos de lluvia e índice vegetal EVI (Enhanced Vegetation Index)

Se obtuvieron valores diarios de precipitación desde la estación meteorológica Polpaico (33°07 'S, 70°49' O, 540 m s.n.m.) distante a aproximadamente 10 km al Sur del área de estudio, considerando el período 2000-2014. De acuerdo con Li et al. (2015), los datos continuos de días con registro de lluvia se trataron como eventos de lluvia individuales (N° eventos = 384). La frecuencia de precipitación (λ), se definió como la tasa de ocurrencia de eventos de precipitación diaria, y la intensidad de precipitación (α), como la profundidad media de dichos eventos (Rodríguez-Iturbe et al., 1999; Rodríguez-Iturbe & Porporato, 2004; Petrie et al., 2015). La frecuencia de precipitación se calculó dividiendo el número de eventos de lluvia dentro de un mes por el número de días en ese mes (eventos día⁻¹). La intensidad de la precipitación se calculó como la suma mensual de la lluvia dividida por el número total de eventos de lluvia en ese mes (mm evento⁻¹), tal como se describe en Wu & Chen (2012). Es importante señalar que el análisis intradiario de las precipitaciones estuvo fuera del alcance de este análisis, por lo tanto, todos los resultados presentados están en el nivel mensual.

Se usaron datos del producto EVI de una serie de 15 años (2000 – 2014) para el área de estudio. Las imágenes tienen una resolución espacial de 250 m (6,25 hectáreas) y una resolución temporal de 16 días (2 imágenes por mes, 358 imágenes en total, enero de 2000 no disponible) en formato HDF (MOD13Q1.5). Las imágenes fueron tratadas y recortadas para los bordes del área de estudio utilizando el software ENVI 4.2 (Research Systems Inc.).

Se capturaron los datos numéricos contenidos en cada una de las imágenes de EVI de 16 días para el área de estudio, obteniendo el promedio de la suma de los EVI, el valor máximo, el valor mínimo y la desviación estándar para cada mes. Siguiendo a Reed et al. (1994) y Mendez-Barroso et al. (2009), se trabajó con el valor máximo y el promedio de las sumas de EVI obtenidas entre las dos imágenes por mes. El primero representa la actividad vegetal máxima (*iEVI*), y el segundo, la productividad potencial total (*mEVI*). Estas medidas pueden no corresponder directamente a medidas de productividad vegetal pero según Reed et al. (1994), sirven como sustitutos para describir su dinámica temporal.

- Análisis estadístico y asociación entre las variables

Todos los datos disponibles se organizaron en una escala mensual (n=179 meses) para capturar la variabilidad estacional, esto es, la respuesta de la vegetación en condición húmeda y seca. Utilizamos un enfoque de análisis de series temporales (TSA) (Bono et al., 2007) para describir elementos comunes que permitieron establecer una relación temporal entre la precipitación y la productividad de la vegetación. Se caracterizó la serie temporal utilizando los mismos términos en los que se observaron (Seghieri et al., 2012; Dente et al., 2013; Fernandes et al., 2015) según los siguientes pasos: (1) un análisis estadístico descriptivo básico; (2) estandarización periódica de series temporales, es decir, para cada valor mensual restamos su promedio anual correspondiente, dividiendo la diferencia por su desviación estándar; (3) se implementaron varias pruebas estadísticas junto con un Análisis de Varianza (ANOVA) para la comparación de medias considerando como factor la productividad; y (4) con las series de tiempo estandarizadas generamos una función de autocorrelación y el correspondiente periodograma con el objeto de identificar los componentes periódicos integrados en la serie de tiempos al calcular tanto los períodos asociados como las amplitudes (Ding, 2012; Polanco-Martinez, 2014).

Se reconoce que la lluvia tiene un comportamiento aleatorio; por lo tanto, el análisis se focalizó en la caracterización de la serie de tiempo EVI utilizando una función de autocorrelación (ACF o $r(f)$) para identificar su dependencia temporal. El ACF se

determinó siguiendo los métodos de Salas et al. (1997) y Dente et al. (2013), como se muestra en Ecuación (III.1)

$$r(f) = \frac{1}{N \cdot s_x^2} \sum_{i=1}^{N-F} (x_i - \bar{x})(x_{i+f} - \bar{x}), \quad \text{Ec. (III.1)}$$

donde X_i es el valor de la variable estandarizada para el mes i ; x_{i+f} es el valor de la variable en el $i + f$ -meses; f es el número de retrasos (en meses), que consta de valores desde 1 hasta F , con $F = 24$ meses; N es el tamaño total de la muestra (179 meses); y s_x^2 y \bar{x} son las varianzas y las muestras promedio, respectivamente.

La estandarización periódica de la serie original permitió eliminar las oscilaciones estacionales de los datos. Se prestó especial atención a los ACF significativos, es decir, los que cayeron fuera de los intervalos de confianza (IC) calculados de acuerdo con la prueba de Anderson (Salas et al., 1997), asumiendo un error tipo I (α) del 0,05.

Dado el comportamiento estacional, es posible observar que tanto la trayectoria temporal de la lluvia como de la respuesta de la vegetación se pueden representar como una suma de funciones seno (seno) y coseno (cos). Por lo tanto, utilizamos un periodograma ($p(h)$) como una forma de evaluar los tiempos de ciclo repetitivos para identificar los momentos que determinaron las frecuencias principales en la serie estandarizada, como se muestra en la ecuación (III.2) (ver Diggle, 1990; Salas et al., 1997; Sims et al., 2006; Ding, 2012; Dente et al., 2013).

$$p(h) = \frac{1}{N} [\{\sum_{t=1}^N X_t \cos(ht)\}^2 + \{\sum_{t=1}^N X_t \sin(ht)\}^2], \quad \text{Ec. (III.2)}$$

donde X es el valor mensual obtenido para ambos indicadores EVI; N es el tamaño de muestra total (179); $t = 1, 2 \dots N$; y $0 \leq h \leq \pi$. Según Diggle (1990), el análisis no es relevante para $h = 0$. Del mismo modo, si N es impar, como en este caso, entonces $h = \pi$.

Se exploraron las asociaciones estadísticas entre los descriptores de lluvia (frecuencia e intensidad) y los de EVI (*mEVI* e *iEVI*) utilizando diversos procedimientos. Primero, se cuantificó el grado de covariación utilizando el coeficiente de correlación de producto-momento de Pearson (r_p), considerando todo el período ($n = 179$). Segundo, y con el objeto de caracterizar la asincronía en la respuesta vegetal dado un conjunto de pulsos de lluvia, se determinó la función de correlación cruzada (CCF o $r_{xy}(f)$), en tanto permite cuantificar la similitud entre dos series de tiempo como una función del retraso de tiempo aplicado a una de ellas (Bono et al., 2007; Shekeine et al., 2015). Como se presenta en ecuación (III.3), el análisis se centró en la parte positiva de CCF porque esta representa la influencia lineal de eventos de lluvia pasada (X) en la productividad representada por EVI (Y) y no al revés (efecto de la vegetación sobre la lluvia), dada la escala de análisis.

$$CCF = r_{XY}(f) = \frac{Cov_f(X,Y)}{S_X S_Y}, \quad \text{Ec. (III.3)}$$

donde Cov es la covarianza entre las dos series de tiempo y S se refiere a la desviación estándar de cada variable. Consideramos que $r_{XY}(f)$ fue estadísticamente significativa con un 95% de confianza.

En tercer lugar, se cuantificó el grado de variabilidad en ambos indicadores EVI (productividad potencial total y actividad máxima) a escala mensual, según lo explicado por cada uno de los descriptores de precipitación (intensidad y frecuencia). Utilizamos el análisis de regresión (Miranda et al., 2011) con una función $Y(t) = a + b(X(t))$, donde $a = 0$ y b es la pendiente o coeficiente de regresión. Este último indica un cambio EVI cuando los atributos de lluvia se modifican según lo medido por indicadores parciales (Richardson et al., 2010; Li et al., 2015).

Se trabajó con variables normalizadas para evitar la heterocedasticidad y con ello mantener los supuestos de homogeneidad de las varianzas. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el paquete Statistica (v. 12.0; StatSoft, Tulsa, Oklahoma, EE. UU.) y MatLab R2014a (The MathWorks, Inc).

2. *Relevancia de variables de sitio en la dinámica temporal de corto plazo de la respuesta de la vegetación aproximada mediante su conductancia estomática de la hoja (g_s)*

- Descripción del análisis

Los datos obtenidos para el período entre junio 2011 y julio 2014, fueron evaluados usando el esquema de análisis exploratorio recomendado por Zuur et al. (2010). Tomando en consideración la aproximación *big-leaf*, se procedió a evaluar la significancia de las variables atmosféricas sobre la conductancia estomática de la hoja (g_s). Se trabajó con la serie $\ln(g_s)$ ya que esta sigue se ajusta a una distribución Normal (0,1). Dado lo anterior, se implementó un análisis de regression lineal múltiple (RM), considerando la serie completa (CS) y uno estacional (K), similar a Matsumoto et al. (2005), es decir, separando la serie de datos en dos subseries según estación seca y estación húmeda. De este modo, la serie de datos de conductancia estomática (g_s) fue analizada en función de los valores PAR, Velocidad del viento (W_v), Déficit de Presión de Vapor (VPD) e incorporando la variable Temperatura de la hoja (T_{leaf}) de acuerdo con Urban et al. (2017). Cabe señalar que la serie temporal de VPD fue calculada usando los datos de Temperatura del aire (T_{air}) y Humedad relativa del aire (RH_{air}) de acuerdo con lo propuesto por Allen et al. (2005) y Abteu & Melesse (2013).

El análisis de regresión lineal múltiple (RM) implementado consideró la forma tradicional $g_{s_SIM} = \beta_j \mathbf{X}_h + N(t)$, donde β_j corresponde a los parámetros de regresión, \mathbf{X}_h a los regresores y $N(t)$ a los residuos. La obtención de los β_j óptimos se basó en el esquema de regresión “hacia adelante” (*forward stepwise regression*) con el objeto de considerar solo aquellas variables que permiten minimizar la suma al cuadrado de los errores (SSE en inglés) en cada paso, para lo cual se usó el método de ajuste de los mínimos cuadrados ordinarios (OLS en inglés) siguiendo a Coleman & Niemann (2012). Se usó el estadístico de Durbin-Watson (D-W) en cada paso del análisis para identificar cualquier autocorrelación temporal entre las variables (Wooldridge, 2013). Complementariamente se consideró el factor de inflación de la varianza (VIF) para cada variable en cada paso del análisis con el objeto de

determinar el grado de multicolinealidad. En particular, si para una variable $VIF > 10$, el modelo obtenido en ese paso del análisis debía ser corregido eliminando dicha variable (Anderegg et al., 2017). Luego, las subseries estacionales simuladas se integraron temporalmente para conformar series de extensión similar a los datos observados de acuerdo con la Ecuación (III.4):

$$[g_{s(sim)}]_{K(t)} = [g_{s(sim)DRY}]D(t) + [g_{s(sim)WET}]W(t), \quad \text{Ec. (III.4)}$$

donde D and W es la data correspondiente a la estación seca (dry, D) o húmeda (wet, W), respectivamente, con $K(t) = D(t) + W(t)$. Entonces, $D(t) = 1$, si $01oct \leq t < 30apr$, con $D = 0$, en otro caso. Similarmente, $W(t) = 1$, si $01may \leq t < 30sept$, con $W = 0$, en otro caso. Se consideraron las fechas anteriores como una aproximación generalizada del inicio y término de cada estación de acuerdo con lo observado tanto en las series de imagenes EVI como en el registro de las variables obtenidas en la estación meteorológica instalada (ver Figura IV-7 del Capítulo Resultados más adelante).

Luego y dado que los modelos de regresión generados usando las variables atmosféricas tienen la particularidad de establecer correlaciones temporalmente sincrónicas y de explicar una parte de la variación de g_s , implementamos un análisis de sus residuos ($N(t) = g_{sOBS}(t) - g_{sSIM}(t)$) caracterizando su estructura y estableciendo alguna dependencia con estados pasados de los contenidos de agua relativa extraíble en el suelo (REW) a diferentes profundidades, para lo cual implementamos un proceso de modelamiento de regresión dinámica (RD). El esquema de la Figura III-4 resume lo desarrollado.

$$\begin{array}{l}
\begin{array}{l} \longrightarrow \\ \{Var. Atm\}(t) \end{array} \begin{array}{l} \{K\}(t) \longrightarrow \\ \{CS\}(t) \longrightarrow \end{array} \begin{array}{l} g_{sSIM}(t)(K) = \beta_J \mathbf{X}(VAtm)(t) + N(t)(K) \\ g_{sSIM}(t)(CS) = \beta_J \mathbf{X}(VAtm)(t) + N(t)(CS) \end{array} \\
\begin{array}{l} N(t)(K) = RD(REW(Z_e)) + \eta_t \\ N(t)(CS) = RD(REW(Z_e)) + \eta_t \end{array}
\end{array}$$

En ambos casos $\eta_t \sim iid N(0,1)$

Figura III-4 Esquema referencial del análisis implementado para identificar las variables atmosféricas que representan la dinámica temporal de la conductancia estomática (g_s) considerando tanto la estacionalidad (K) como la serie completa (CS) con base en un procedimiento de regresión múltiple (RM). Los residuos ($N(t)$) de cada ajuste (g_{sSIM}) se analizaron con base en un modelo de regresión dinámica (RD) el cual incorpora la asincronía temporal del potencial efecto de valores pasados de VWC a diferentes profundidades en la zona de raíces (Z_e) sobre g_s . Los residuos obtenidos de los modelos seleccionados cumplen con ser independientes e idénticamente distribuidos (iid) siguiendo una distribución $N(0,1)$. Z_e , con $e = 10, 30, 50$ y 100 cm.

Donde para cada profundidad de suelo e , se calculó REW (adimensional) de acuerdo con Granier et al. (2000) según Ecuación (III.5).

$$REW_e = \frac{VWC_t - VWC_{min(e)}}{VWC_{fc(e)} - VWC_{min(e)}}, \quad \text{Ec. (III.5)}$$

donde VWC_t es el contenido volumétrico de agua (VWC) a escala horaria (t) a profundidad e (mm), $VWC_{min(e)}$ y $VWC_{fc(e)}$ son los contenidos mínimos y a capacidad de campo medidos para cada profundidad de suelo, respectivamente. El denominador $VWC_{fc(e)} - VWC_{min(e)}$ indica una fracción teórica del total de agua disponible (TAW por sus siglas en inglés) para la planta a profundidad e . El agua disponible en el suelo (ASW, mm) para cada profundidad fue calculado como el producto entre $VWC_t - VWC_{min(e)}$ y el espesor (Z_e) de la capa de suelo (mm).

Cabe señalar que el propósito de la Regresión Dinámica (RD) fue, primero, identificar la estructura temporal de $N(t)$ a través de ajustes de modelos auto-regresivos ($AR(p)$), de media móvil ($MA(q)$), o mixtos $ARMA(p, q)$. Para luego, y siguiendo los procedimientos de Salas et al. (1997), ajustar modelos Tipo Función de Transferencia (FT (r, s, b)), donde r corresponde al coeficiente auto-regresivo definido por sus parámetros δ_r (con $r = 1, 2,$

3,...); s es el coeficiente exógeno relacionados con REW, y definido por sus parámetros ϖ_s (con $s = 0, 1, 2, \dots$); y b es el coeficiente de retardo inicial identificado en el análisis de la estructura temporal de la serie $N(t)$. Los valores óptimos de los parámetros δ_r y ϖ_s fueron aquellos que minimizan la varianza de los residuos (η_t) de los modelos FT. Para la identificación de los valores óptimos de los parámetros de los modelos FT, se usó el método del gradiente reducido generalizado (GRG) disponible en la extensión SOLVER incluido en el paquete utilitario de MicroSoft Excel.

Se usaron tres métricas para comparar el poder de representación de los modelos obtenidos: el coeficiente de determinación (R^2), el Coeficiente de Eficiencia Modificado (MCE) (Ecuación III.6), y la Media del Error Absoluto (MAE) (Ecuación III.7).

$$MCE = 1 - \frac{\sum_i |g_{sOBS_t} - g_{sSIM_t}|}{\sum_i |g_{sOBS_t} - \overline{g_{sOBS}}|}, \quad \text{Ec. (III.6)}$$

$$MAE = n^{-1} \sum_t |g_{sOBS_t} - g_{sSIM_t}|, \quad \text{Ec. (III.7)}$$

Donde g_{sOBS_t} y g_{sSIM_t} son los datos observados y simulados al tiempo t , respectivamente, $\overline{g_{sOBS}}$ es el promedio observado y n es el número total de observaciones y simulaciones.

El MCE es una medida del error relativo usado para identificar la habilidad del modelo para preservar el patrón de la data observada (Bennett et al., 2013). Asimismo, Legates & McCabe (1999) sugieren que este indicador es el más apropiado para medir el error relativo del modelo, ya que combina el coeficiente de correlación y los promedios (\bar{x}) junto con la desviación estándar (s_x) observadas y simuladas (Bennett et al., 2013). Finalmente, MAE es una medida de los residuos, esto es, representa la diferencia de datos observados y modelados en las unidades de la variable (Bennett et al., 2013). Dado lo anterior, el criterio de selección que establecimos fue considerando máximo R^2 y MCE y el mínimo MAE.

Para analizar el efecto de las variables sobre las series g_s simuladas, se implementó un análisis de errores remanentes usando el indicador μ definido por Harris et al. (2004) (Ecuación III.8).

$$\mu_t = \frac{g_{sOBS_t}}{g_{sSIM_t}}, \quad \text{Ec. (III.8)}$$

Si $\mu = 1$, hay un ajuste exacto entre lo modelado y lo observado, $\mu < 1$, hay una sobre estimación del modelo y con $\mu > 1$, hay una subestimación del modelo.

Para la mayoría de los análisis estadísticos se usó Statistica package (v. 12.0; StatSoft, Tulsa, Oklahoma, USA). Complementariamente recurrimos a herramientas estadísticas de MatLab R2014a (The Mathworks®, MA, EE.UU.) con el objeto de complementar y/o verificar procedimientos preliminares. Todos los análisis consideraron un nivel de significancia estadística de $\alpha = 0,05$.

3. *Ajuste de un modelo de balance hídrico local para determinar un contenido umbral de agua en el suelo y su efecto en el modelamiento de la actividad vegetal*
 - Dinámica hidrológica horaria multicapa a escala de sitio

La dinámica hidrológica se conceptualizó de acuerdo con la Figura III-5. En ella se puede observar los principales procesos a escala local, los flujos de agua asociados a procesos físicos, y los flujos de agua asociada a los procesos biológicos. Se implementó un modelo de balance hídrico simple unidimensional (Oren et al., 1998; Rodriguez-Iturbe et al., 1999; Seyfried & Wilcox, 2006 y Moran et al., 2010), según ecuación (III.9) el cual considera las diferentes capas con información registrada en la zona de raíces (Z_e).

$$(\eta \cdot Z)_e \frac{d(s(t))}{dt} = P(t) - I(t) - Q[s(t), t]_e - ET[s(t), t]_e - L[s(t), t]_e \quad \text{Ec. (III.9)}$$

Siendo $d(s(t))/dt$ la diferencia temporal entre dos momentos consecutivos de $s(t)$, con t en horas. El análisis privilegió aquellos componentes del balance con mediciones directas en terreno. En este sentido, se calculó como $s(t) = VWC(t) / \eta_e$, siendo e la profundidad de medición. Un valor $d(s(t))/dt$ positivo indicó ingreso de agua a la capa bajo análisis,

mientras que uno negativo indicó un proceso de salida de agua para esa capa en particular. $Q[s(t), t]$ ($L T^{-1}$) corresponde a escorrentía superficial. Si bien no hay registros físicos de su ocurrencia en el sitio, su probabilidad de manifestarse no es nula. Dado lo anterior, esta se estimó como un proceso Hortoniano mediante una condición del tipo $\min[R_\tau; nZ_e(1 - s(t))]$, donde R_τ corresponde a la fracción de agua que atraviesa las copas de *A. caven* (Porporato et al., 2001, Ridolfi et al., 2003). Por su parte, $I(t)$ (en $L T^{-1}$), corresponde a la intercepción por parte de las copas de vegetación leñosa. Esta se determinó según procedimientos propuestos por Savenije (2004) y Sutanto et al. (2012), complementada con mediciones directas en terreno durante junio y julio de 2013 y usando los valores LAI como una aproximación a la cobertura vegetación leñosa.

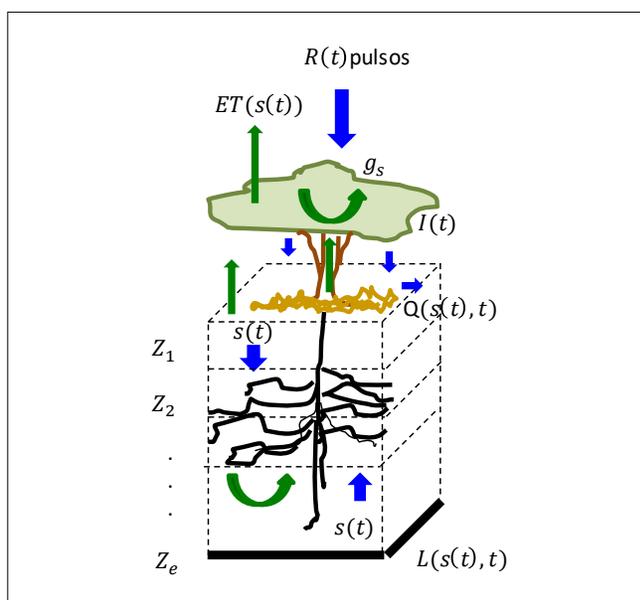


Figura III-5 Esquema conceptual y referencial para el desarrollo del modelo de balance hídrico local (BHL) multicapa. $R(t)$ indica el ingreso de la lluvia en la forma de pulsos; g_s conductancia estomática de la hoja; $ET(s(t))$ evapotranspiración; $L(s(t))$ percolación; $s(t)$ contenido relativo de agua en el suelo; $Q(s(t), t)$ escorrentía superficial; $I(t)$ corresponde a la fracción de la lluvia que es captada por el dosel de *A. caven* y no llega al suelo. Se asume que no hay percolación más allá de una cierta profundidad dadas las magnitudes de los pulsos de lluvia y configuración del sustrato. Flechas azules representan los flujos de agua asociados a las componentes físicas. Las flechas verdes, los flujos de agua asociados a la componente biológica.

La componente $ET[s(t), t]$ o evapotranspiración ($L T^{-1}$), se definió en función de $s(t)$, siguiendo a Rodríguez-Iturbe et al. (1999) y Laio et al. (2001), de acuerdo con la Ecuación (III.10)

$$ET[s(t), t] = \begin{cases} 0, & 0 < s < s_h \\ ET_w \frac{s-s_w}{s_{fc}-s_w}, & s_h < s \leq s_w \\ ET_w + (ET_{max}-ET_w) \frac{s-s_w}{s^*-s_w}, & s_w < s \leq s^* \\ ET_{max}, & s^* < s \leq 1 \end{cases} \quad \text{Ec. (III.10)}$$

Valores referenciales de ET se determinaron usando la ecuación de Penman-Monteith (Allen et al. 2005), que luego fueron contrastados con mediciones directas presentadas por Raab et al. (2015) y Meza et al. (2018). Para determinar la evapotranspiración tanto máxima (ET_{max}) como a condición de marchitez permanente (ET_w) se siguió lo presentado por Laio et al. (2001). Del mismo modo y con apoyo de bibliografía (Laio et al., 2001; Porporato et al., 2001; Borgogno et al., 2010), se obtuvieron valores referenciales de s^* , iniciante cierre estomático, y de s_h , punto higroscópico.

La percolación o drenaje profundo, más allá de la zona de raíces, o $L[s(t), t]$ (en $L \cdot T^{-1}$) se basó en lo propuesto por Oren et al. (1998). (Ecuación III.11).

$$L = K(\theta) = K_s \left(\left(\frac{s(t)}{s_s(t)} \right) \cdot \eta_e \right)^{2\varphi+3} \quad \text{Ec. (III.11)}$$

Donde K_s es la conductividad hidráulica saturada ($L \cdot T^{-1}$) y $s_s(t)$ o condición saturada del suelo ($s(t) \sim 1,0$), ambas obtenidas de análisis de laboratorio; φ es el índice de tamaño de poros (Adimensional). Los valores de K_s se contrastaron con estimaciones teóricas en base a lo que señala Van Genuchten et al. (1991); Oren et al. (1998); Laio et al. (2001) y Porporato et al. (2001).

Cabe señalar que la Ec. (III.9) no consideró la presencia de flujo subsuperficial. Para corroborar lo anterior, se realizaron mediciones de VWC en terreno entre el 19 y 20 de agosto de 2013, sobre dos transectos de 500 m a lo largo del sitio bajo estudio, usando un Field Scout TDR 300 Soil Moisture portátil. Los resultados no mostraron algún patrón o gradientes de flujo o similar. Luego, lo anterior se explicaría principalmente por el tamaño de los pulsos de lluvia registrados hasta esa fecha, donde un 95% de ellos fueron iguales o menores a 3,8

mm, no permitiendo procesos de saturación del suelo. Lo anterior concuerdan con lo señalado por Ridolfi et al. (2003), Moran et al. (2010) y Miller et al. (2010), respecto a que en ecosistemas semiáridos existe una muy baja a nula probabilidad que, con dichos pulsos de lluvia, se generen flujos de agua subsuperficial.

Finalmente, y dada la disponibilidad de datos para las diferentes profundidades en la zona de raíces, fue posible configurar un modelo multicapa con $Z_e = 0-10$ cm; $10-30$ cm; $30-50$ cm; $50-100$ cm; y > 100 cm

- Balance hídrico local para condiciones de estrés hídrico a nivel horario

Para la estación seca o bajo condición de estrés hídrico, la Ecuación (III.9) puede ser escrita como sigue (Ecuación (III.12)):

$$(\eta \cdot Z)_e \frac{d(s(t))}{dt} = ET[s(t), t] \quad \text{Ec. (III.12)}$$

En condiciones secas, $L[s(t), t]$ es despreciable ya que no hay aporte de nuevos eventos de lluvia. Tanto η_e como Z_e se supone que son invariantes en el tiempo. $ET [s(t), t]$ o evapotranspiración, correspondería principalmente a transpiración de la vegetación (Laio et al., 2001 y Manzoni et al., 2014) siendo despreciable la evaporación desde el suelo (Ec. III.13).

$$ET[s(t), t] = \begin{cases} 0 & ; si s(t) < s_w(t) \\ ET_{WW} \left[\frac{s(t) - s_w(t)}{s^*(t) - s_w(t)} \right] & ; si s_w(t) \leq s(t) \leq s^*(t) \\ E_{WW} & ; si s(t) > s^*(t) \end{cases} \quad \text{Ec. (III.13)}$$

$$ET_{WW} = g_{s,max} \cdot vpd \quad \text{Ec. (III.14)}$$

El valor máximo de referencia (ET_{WW}) corresponde a una situación netamente referencial cuando el agua en el suelo no es limitante. Esta se determinó según Gao et al. (2002) (Ec. III.14), donde $g_{s,max}$ es la conductancia estomática foliar máxima observada durante el

período de estudio ($212 \text{ mmol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y $vpd = VPD / P$, siendo VPD el déficit de presión de vapor, y P, la presión atmosférica calculada para el sitio.

- Estrategia de modelación para determinar valor umbral en el contenido de agua en el suelo en la zona de raíces

La ecuación (III.9) incorpora los umbrales $s^*(t)$ (o simplemente s^*) y $s_w(t)$ (o simplemente s_w). Cuando el agua del suelo $s(t) \gg s^*$, la transpiración de la planta tenderá a ser máxima (ET_{WW}) debido a que las células del mesófilo están bien hidratadas y la apertura estomática también es máxima. Si $s(t) = s^*$, el intercambio de agua de la planta atmosférica comienza a disminuir, por lo que puede existir un punto de inflexión en la respuesta de la planta. Cuando $s_w < s(t) < s^*$, la actividad de la planta depende del cierre estomático incipiente; y, la producción de biomasa comienza a decrecer hasta un momento en que se hace mínima o significativamente diferente a cuando la actividad de la planta estaba en condición $s(t) > s^*$. Finalmente, cuando $s(t) \leq s_w$, la planta no tendería a producir nueva biomasa, debido a una baja actividad fotosintética derivada de un completo cierre estomático. Luego, y dependiendo del tiempo en que se dé esta condición, la planta comenzará a presentar daños irreversibles e incluso, su fase de senescencia.

Para el desarrollo del modelo de balance y la resolución numérica de la Ec. (III.9), se consideró el método de *paso-hacia-delante* de Euler (Forward Euler Method, FEM en sus siglas en inglés) en línea con los presentado por Pumo et al. (2008). Este procedimiento permitió generar las series horarias de $s(t)$ las cuales se hicieron coincidir temporalmente con los registros de VWC observados, conductancia estomática y las variables atmosféricas registradas para el sitio. También se consideró la variabilidad estacional de las condiciones vegetales mediante mediciones del índice de área foliar (LAI por sus siglas en inglés), registradas en diferentes meses durante el período de estudio.

Los datos de entrada para la calibración del modelo fueron el período entre junio de 2011 (JUN2011) y junio de 2012 (JUN2012) con $n = 8.938$ horas. Los datos del período JUN2012-

JUN2014 se usaron en el proceso de validación con $n = 16.020$ horas. Tanto la calibración como la validación del proceso se implementaron en el software MatLab R2014a (The Mathworks®, MA, EE.UU.).

Se determinó el valor de s^* , usando un ajuste temporal entre las series de tiempo modeladas, de acuerdo con la Ec. (III.9) y Ec. (III.12), y las observadas. Para lo anterior, se usó un procedimiento de iteraciones sucesivas con base en un simple algoritmo (Figura III-6) similar al usado por Bown et al. (2018).

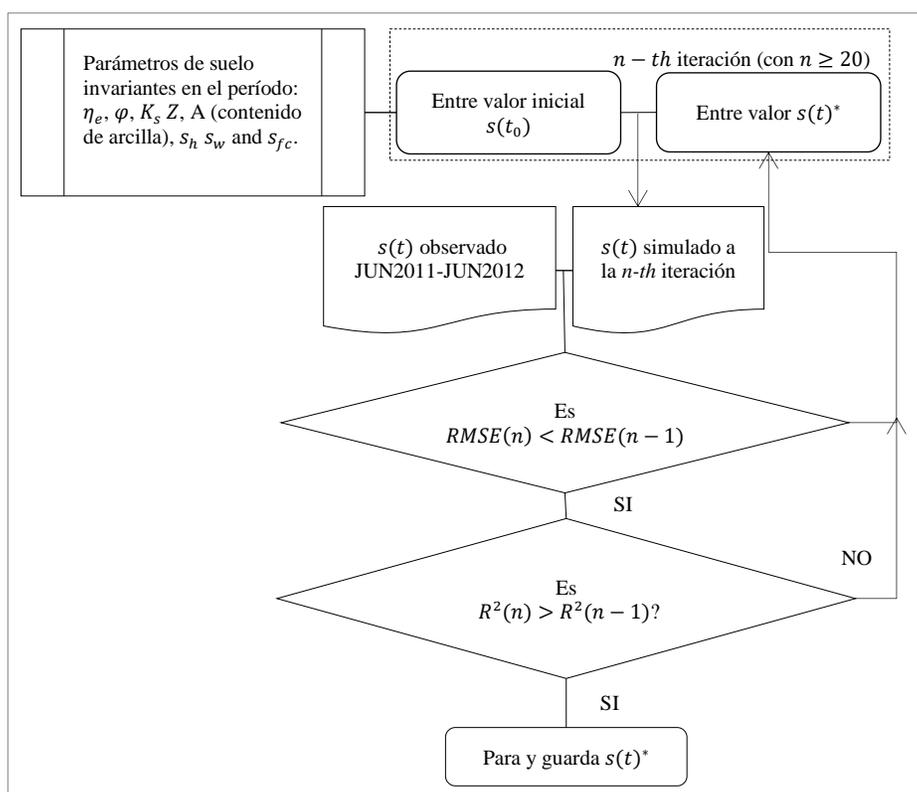


Figura III-6 Algoritmo implementado para determinar valores del modelo de balance hídrico con énfasis en s^* basados en la determinación de parámetros que minimizan RMSE y maximizan R^2 respecto a la serie observada. η_e porosidad total en cada capa de suelo en la zona de raíces; φ índice de tamaño de poros; K_s conductividad hidráulica saturada; Z profundidad del suelo, A contenido de arcilla (%); s_h contenido relativo de agua en el suelo a punto higroscópico; s_w y s_{fc} contenido relativo de agua en el suelo a punto de marchitez permanente y capacidad de campo respectivamente.

El procedimiento comienza a iterar una vez que se define un set de valores iniciales para los parámetros del modelo incluyendo uno para s^* . Luego se definió el dominio de los valores

observados para la cual esta condición es válida y que corresponde a $s^* \in [s_w; s_{fc}]$. Se seleccionó aquella combinación de valores que minimiza el error cuadrático medio (RMSE) y maximiza el coeficiente de determinación (R^2). El algoritmo consideró que los parámetros del suelo son invariantes para el período bajo análisis para cada profundidad del suelo en la zona de raíces.

- Diagnóstico de la respuesta vegetal

Tal como se ha señalado anteriormente, se abordó el análisis de la respuesta vegetal modelando la conductancia estomática de la hoja (g_s). Para desarrollar lo anterior, se usó el modelo multiplicativo de Jarvis-Stewart (modelo JS) (Jarvis, 1976; Stewart, 1988) de acuerdo con la ecuación (III.15).

$$g_s = g_{s_max} \Pi_j F_X \quad \text{Ec. (III.15)}$$

Donde g_{s_max} es el valor máximo observado de la conductancia estomática e igual a 212 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. F_X es la función de estrés de las variables ambientales específicas (X) caracterizadas de acuerdo con la metodología indicada en el ítem III.4.2 anterior, con $0 \leq F_X \leq 1$. De acuerdo con Ding et al. (2014), es posible cambiar la función de radiación de onda corta original por radiación fotosintéticamente activa (PAR) absorbida por hojas de dosel. Se incorporó el impacto del estrés ambiental en g_s de acuerdo con las variables del sitio, es decir, VPD, PAR, T_{leaf} , y el contenido relativo de agua en el suelo obtenido en función de valores observados de VWC. Las ecuaciones específicas para este caso fueron:

$$F_Q = \frac{500+k_Q}{500} \frac{Q_t}{Q_t+k_Q} \quad \text{Ec. (III.16)}$$

$$F_D = e^{-k_D VPD} \quad \text{Ec. (III.17)}$$

$$F_{T_{leaf}} = \frac{[(T_t - T_{min})(T_{max} - T_t)]^\tau}{[(T_{opt} - T_{min})(T_{max} - T_{opt})]^\tau} \quad \text{Ec. (III.18)}$$

$$F_{W(e)} = \frac{1 - \exp(-k_{WSE})}{1 - \exp(-k_W)} \quad \text{Ec. (III.19)}$$

Donde F_Q , F_D y F_W son las funciones de estrés asociadas a PAR, VPD y contenido de agua en el suelo. Por su parte T_t y Q_t son la serie de temporal de valores de T_{leaf} y PAR respectivamente. Los parámetros k_D , k_Q y k_W son coeficientes de estrés para PAR, VPD y contenido de agua en el suelo respectivamente. Así el modelo general para simular la conductancia estomática (g_{s_simJS}) viene dado por la ecuación (III.20).

$$g_{s_simJS} = g_{s_max} F_Q F_D F_{Tleaf} F_{W(e)} \quad \text{Ec. (III.20)}$$

Donde e es la profundidad del suelo en la zona de raíces donde se desarrolla el análisis del contenido de agua en el suelo. Del mismo modo:

$$\tau = \frac{(T_{high} - T_{opt})}{(T_{high} - T_{low})} \quad \text{Ec. (III.21)}$$

$$s_E = \frac{s - s_w}{s_{fc} - s_w} \quad \text{Ec. (III.22)}$$

Donde T_{opt} , T_{low} y T_{high} corresponden a los valores de la variable en el óptimo estimado, mínimo y máximo observado para T_{leaf} . En los casos en que el valor observado fue menor / mayor con respecto al máximo / mínimo seleccionado, se procedió como indica Gerosa et al. (2012), quien recomienda usar un valor mínimo histórico. Para el caso de $s(t)$, se trabajó para cada profundidad (e) en la zona de raíces.

La forma de incorporar explícitamente los valores umbrales fue reemplazando el parámetro s_E señalado en la Ec. (III.19) por $s_{E'}$ que entrega la función que entrega la Ec. (III.23), para las profundidades 10 y 50 cm en la zona de raíces. Las profundidades anteriores fueron seleccionadas previo análisis según metodología descrita en el ítem III.4.2.

$$s_{E'} = \frac{s_{DS} - s_{min}}{s^* - s_{min}} \quad \text{Ec. (III.23)}$$

Por lo anterior, se consideró una subserie de valores $s(t)$ observados en el rango [s_{min} ; s^*] durante la estación seca (DS). El s_{min} es el valor mínimo de $s(t)$ observado en la serie para

cada profundidad del suelo en la zona de raíces y mayor al punto higroscópico (s_h), determinando como un umbral más restrictivo que s_w .

Se comenzó el diagnóstico utilizando los valores de referencia de los coeficientes de estrés k_D , k_Q y k_W según Jarvis (1976), Stewart (1988), Ding et al. (2014) y Raab et al. (2015). Para encontrar los valores óptimos en T_{leaf} , se usó el procedimiento no lineal del Gradiente Reducido Generalizado (GRG) incorporado en SOLVER de MS Excel.

Es relevante señalar que el modelo de Jarvis-Stewart incorpora las condiciones del sitio analizadas en el ítem III.4.2 anterior, como también los umbrales asociados al contenido de agua en el suelo. Con ellos fue posible describir el comportamiento continuo a escala horaria de g_s (en $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Para hacer el cambio de unidades a mm s^{-1} se utilizó el método de Pearcy et al. (1989).

- Análisis estadístico

Similar a lo señalado en el ítem III.4.2, el primer paso fue la exploración de datos para evitar errores tipo I (Zuur et al., 2010) considerando $\alpha = 0,05$. El segundo paso fue simular las series g_s usando Ec. (III.9), Ec. (III.12) y Ec. (III.20). Luego, se analizó el ajuste del modelo mediante los coeficientes RMSE, R^2 y un análisis gráfico (histograma y gráfica 1:1). Los coeficientes del ajuste se estimaron también cuando se hizo el reemplazo de s_E por $s_{E'}$.

Para comparar las situaciones de la respuesta vegetal bajo diferentes condiciones de contenido de agua en el suelo, y especialmente entre umbrales ($s_w < s < s^*$) se utilizaron los análisis no paramétricos de Mann-Whitney y Levene para mediana y varianza respectivamente, así como la prueba de Welch (asumiendo no igualdad de varianzas) en el ANOVA de una vía. Este último incluyó el procedimiento de Games-Howell para comparaciones múltiples cuando se asume no igualdad de varianzas.

IV. RESULTADOS

“Nada está perdido si se tiene el valor de proclamar que todo está perdido y hay que empezar de nuevo”
(Julio Cortázar)

IV.1 Impacto de la lluvia como macroforzante de la productividad inter e intra-anual de la vegetación¹

- Dinámica de la productividad vegetal derivada del EVI y lluvia para el período 2000-2014

Los registros de lluvia en el área han presentado una alta variación inter-anual. Para los últimos 15 años, la fluctuación respecto al promedio normalizada por 1 desviación estándar (Figura IV-1), indica que los años 2002, 2007, 2010 y 2011 muestran una alta variabilidad, siendo estadísticamente diferentes al promedio de largo plazo ($p = 0,002 < 0,05$). El año 2011, se destaca como el más seco de la serie alcanzando sólo el 50% del valor promedio de los últimos 15 años. Mientras el 2012, se registra como el tercer año más lluvioso con 63,5 mm por sobre el valor de referencia. Por su parte, el 2013 y el 2014, están dentro de la variabilidad observada para el período.

¹ Los resultados presentados en este acápite son parte del artículo “*Impact of rainfall frequency and intensity on inter- and intra-annual satellite-derived EVI vegetation productivity of an Acacia caven shrubland community in Central Chile*”, publicado en *Plant Ecology*; <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0873-8>

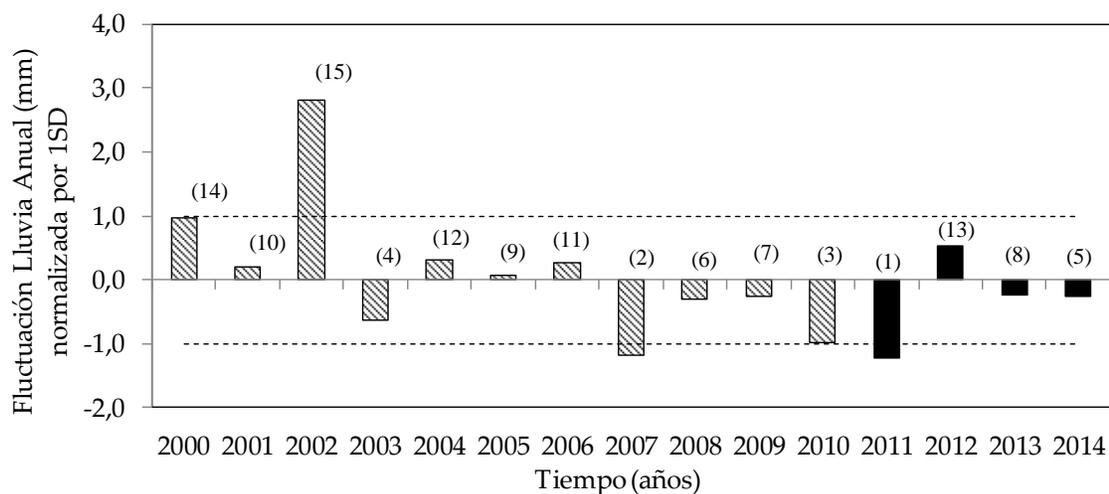


Figura IV-1 Fluctuación de los registros anuales de lluvia normalizados por 1 SD para un período de 15 años de data disponible para el área de estudio. En barras negras se indican los registros correspondientes al periodo en estudio. Entre paréntesis se presenta la ubicación del año respecto a un orden desde el más seco al más lluvioso. Las líneas punteadas representan ± 1 SD.

La lluvia y los descriptores de productividad de la vegetación derivados de EVI mostraron un patrón estacional claro (Figura IV-2.a)). Los descriptores de precipitación describieron una tendencia decreciente a largo plazo para la intensidad (α), mientras que la frecuencia (λ) fue más estable para el período en estudio. Además, observamos cambios abruptos causados por eventos discretos de lluvia durante la estación húmeda (entre abril y noviembre) (Figura IV-2.b)), donde aproximadamente el 85% de los eventos tuvieron al menos 10 mm de lluvia. De hecho, la mayoría de la variabilidad se observó entre mayo y septiembre (estación húmeda) debido a la presencia de varios eventos puntuales con magnitudes con probabilidades de excedencia de entre el 20 y el 15%, algunos de ellos superando incluso los 25 mm por evento. Además, no identificamos un efecto significativo de la magnitud de los eventos pequeños ($<1,5$ mm evento⁻¹) en los registros EVI de diciembre a marzo (ver Figura IV-3.a-b) y Figura IV-3.c-d)). Del mismo modo, el periodograma ($p(h)$) confirma que la lluvia es un proceso no estacionario, estocástico y altamente aleatorio (Figura IV-4).

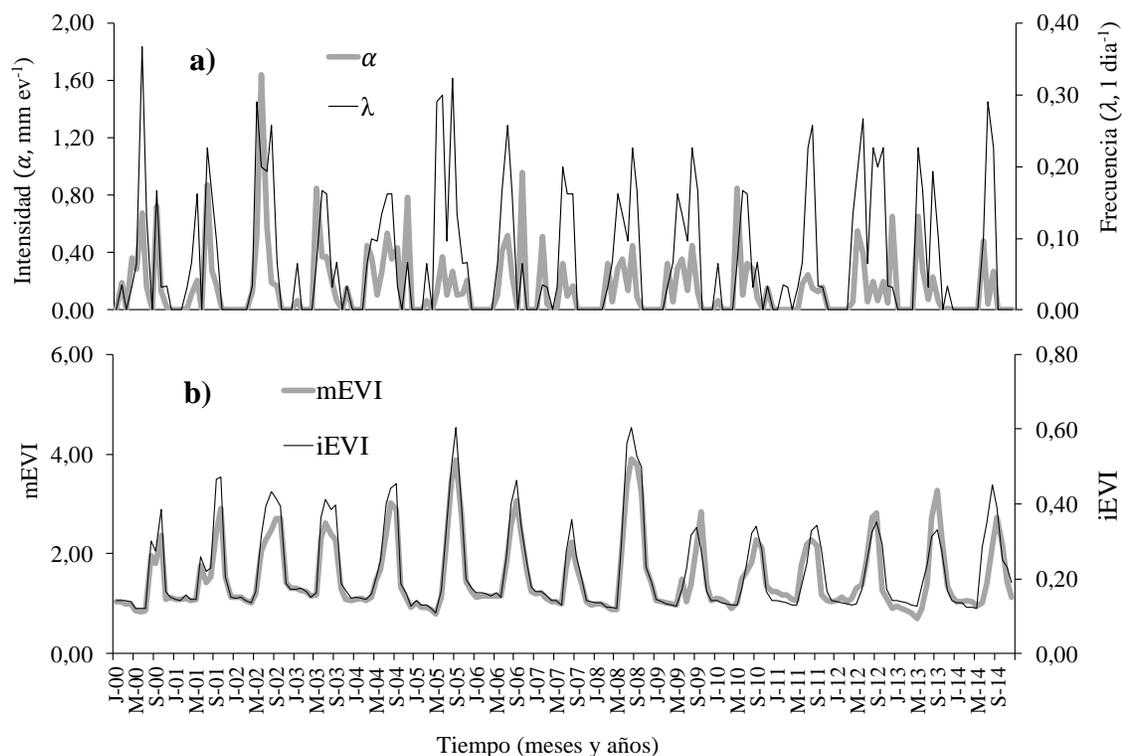


Figura IV-2 Comportamiento temporal de las series de valores observados para ambas variables bajo estudio. **a)** frecuencia (λ) e intensidad (α) de la lluvia; **b)** Productividad derivada del EVI: máxima actividad vegetal (*iEVI*) y productividad total potencial (*mEVI*).

La frecuencia de precipitación (λ) mostró una concentración significativa entre junio y septiembre (ver Figura IV-3.a). Para este período, se observaron frecuencias máximas de hasta $0,37 \text{ evento día}^{-1}$, lo que indica que un evento de lluvia ocurrió en promedio cada 3 días durante el período húmedo. Del mismo modo, observamos que la frecuencia del pulso aumentó de abril a mayo, pero disminuyó a fines del año. Los datos disponibles también indicaron algunos eventos esporádicos de lluvia durante la estación seca, pero no tuvieron efectos significativos en la dinámica de EVI, indicando evaporación.

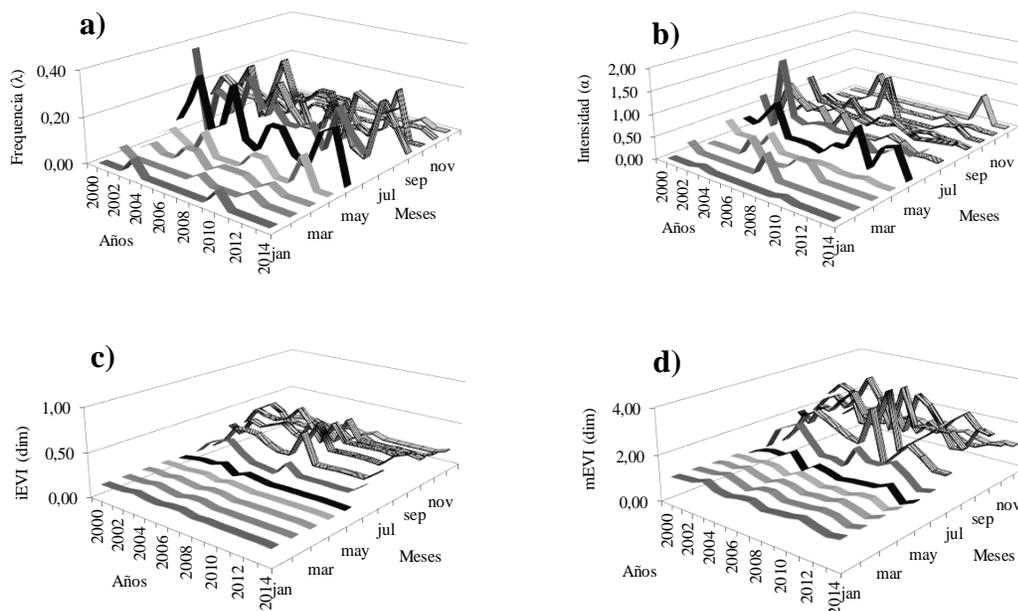


Figura IV-3 Comportamiento intra-anual de los descriptores de la lluvia y de la productividad vegetal derivada del EVI: **a)** Frecuencia de la lluvia (día^{-1}); **b)** Intensidad de la lluvia (mm evento^{-1}); **c)** *iEVI*, o máxima actividad fotosintética (adimensional); **d)** *mEVI*, o productividad total potencial (adimensional).

Por el contrario, la intensidad de precipitación (α) mostró una alta variabilidad entre mayo y noviembre (Figura IV-3.b)). En promedio, el 63% de los eventos se concentraron en junio de cada año cuando también tuvieron los valores promedio más altos ($11,79 \pm 11,06 \text{ mm evento}^{-1}$). Vale la pena señalar que la alta desviación estándar fue recurrente durante todos los meses que componen la serie. La productividad de la vegetación derivada de EVI presentó una tendencia estable a largo plazo. Para cada año, ambos indicadores de EVI exhibieron valores mayores hacia el final del año. De hecho, la Figura IV-3.c) y la Figura IV-3.d) muestran los valores máximos entre septiembre y noviembre, con un retraso con respecto a los meses en los que se concentran los eventos de pulso de lluvia (de junio a agosto).

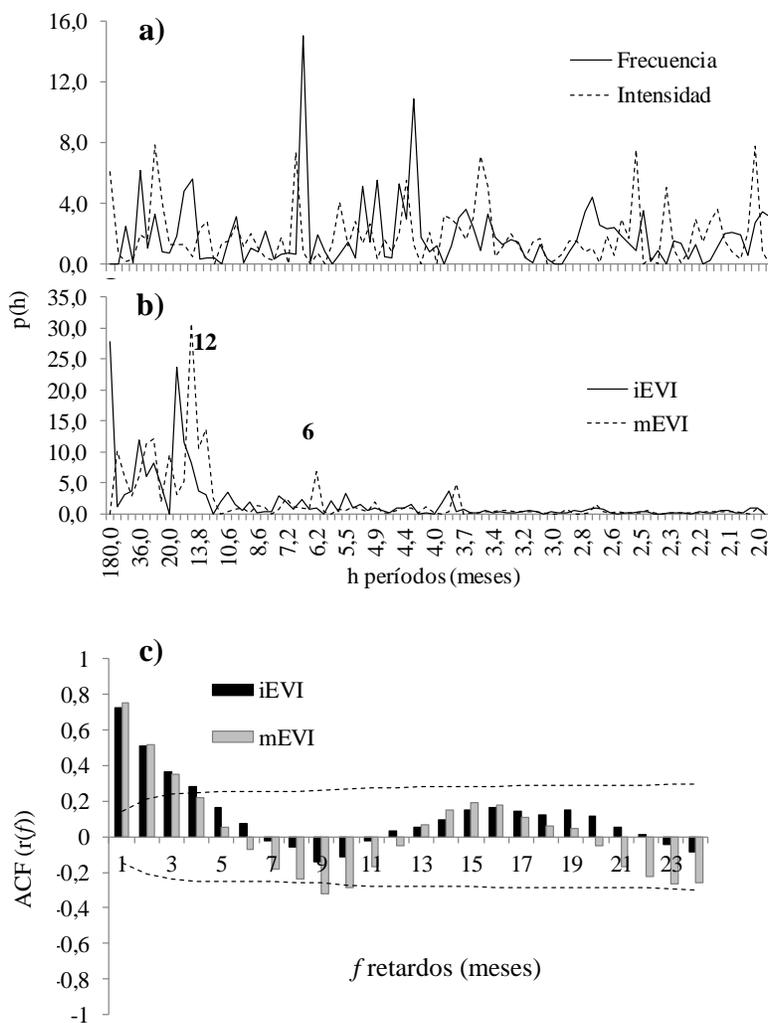


Figura IV-4 Periodograma ($p(h)$): **a)** descriptores de la precipitación: Frecuencia (λ) e intensidad (α); h períodos en años; **b)** Descriptores EVI: productividad total potencial ($mEVI$) y máxima actividad fotosintética ($iEVI$); **c)** función de autocorrelación (ACF) para los descriptores EVI; f retardo en meses. Líneas discontinuas indican intervalo de confianza (IC) al 95%

Con respecto a la dinámica de respuesta máxima, observamos un aumento significativo de septiembre a noviembre, mientras que la productividad potencial total mostró un cambio significativo en julio, con valores máximos entre octubre y noviembre. De enero a mayo, los descriptores EVI capturaron adecuadamente un período de baja actividad de vegetación, que coincidió con un bajo número de eventos de lluvia y un aumento en la temperatura del aire y la radiación solar.

Hubo diferencias estadísticamente significativas (t-Student y test de Bartlett, $p < 0,05$) entre el promedio y los valores de la varianza para las temporadas seca y húmeda, que probablemente controlaron la alta y baja productividad anual de la vegetación estacional, respectivamente. Respecto a la actividad fotosintética máxima, el promedio (± 1 desv. estándar) de los meses de baja productividad fue de 0,15 ($\pm 0,042$) unidades EVI, mientras que para los meses de alta productividad fue de 0,28 ($\pm 0,121$) unidades EVI, es decir, un aumento del 86% dentro de un año. Para la productividad potencial, el valor promedio para los meses de baja productividad fue de 1,13 ($\pm 0,26$) unidades EVI, mientras que para los meses de alta productividad fue 1,93 ($\pm 0,77$) unidades EVI, es decir, un aumento del 70% dentro de un año.

El periodograma ($p(h)$) demuestra la alta aleatoriedad en el comportamiento de la intensidad y la frecuencia de la lluvia (Figura IV-4.a)), con un ciclo anual y subanual relevante para ambos indicadores EVI (Figura IV-4.b)). ACF ($r(f)$) indicó una dependencia temporal significativa con hasta cuatro meses de retraso, con $r(f = 1,2,3,4) = 0,73; 0,51; 0,37$ y $0,28$, respectivamente, para la actividad máxima vegetal ($iEVI$), y con $0,75; 0,52; 0,35$ y $0,26$, respectivamente, para productividad potencial. Además, observamos un coeficiente de correlación significativo ($-0,26$) para $mEVI$ cuando $f = 9$ (Figura IV-4.c)).

- Co-variación lluvia y EVI

Se observó una relación clara, positiva y directa entre los descriptores de lluvia y la productividad de vegetación derivada de EVI. La Tabla IV-1 muestra que r_p , la correlación producto-momento de Pearson, fue estadísticamente significativa ($n = 179; p < 0,05$) para la actividad máxima ($iEVI$) y los dos descriptores de precipitación (α y λ), mientras que la productividad potencial total ($mEVI$) solo fue estadísticamente significativo para λ .

Tabla IV-1 Coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (r_p) entre los parámetros de la lluvia y los atributos EVI (productividad). ns= no significativo al $\alpha = 0,05$; a=p-value <0,05, indica relevancia estadística en correlaciones (CI95%).

	α (mm event ⁻¹)	λ (event dias ⁻¹)
<i>iEVI</i>	0,173 ^a	0,346 ^a
<i>mEVI</i>	0,119 ^{ns}	0,294 ^a

Se observó una influencia temporal de los eventos de lluvia en la productividad de la vegetación derivada de EVI. Los coeficientes de la función de correlación cruzada ($r_{XY}(f)$) mostraron que la frecuencia de precipitación (λ) se correlacionó estadísticamente con *iEVI* y *mEVI* cuando $f = 1, 2, 6$ y 13 meses, siendo $0,33; 0,31; -0,15$ y $0,29$ para *iEVI* y $0,32; 0,24; -0,16$, y $0,33$ para *mEVI* (Figura IV-5.a), respectivamente. Por su parte, la intensidad de lluvia (α) tuvo coeficientes $r_{XY}(f)$ significativos con *iEVI* cuando $f = 2$ y 13 meses (es decir, $0,19$ y $0,17$) y con *mEVI* cuando $f = 13$ meses (es decir, $0,16$) (Figura IV-5.b), es decir, impactos a escala anual.

Al integrar gráficamente los valores EVI con los descriptores de lluvia, fue posible determinar curvas envolventes, similar a un *boundary line analysis*, que siguen la trayectoria de los valores que se encuentran en el percentil 99% (p(99)). En el primer caso se observa solo en un punto de inflexión. Tal como se presenta en la (Figura IV-6.a-b) *iEVI* y *mEVI* tienen un comportamiento lineal con pendiente positivo en la medida que acumulan λ aumenta hasta $0,6$ evento día⁻¹ es decir $1,5$ días entre eventos en temporada lluviosa. Luego la respuesta vegetal se mantiene estable e independiente al incremento de λ . Mientras que en el segundo caso (Figura IV-6.c-d), se pudo observar que *iEVI* y *mEVI* aumentan linealmente con pendiente positiva con un incremento de α . Se observó un punto de inflexión cuando $\alpha \sim 40$ mm evento⁻¹. Luego, la productividad de la vegetación se estabiliza (tramo meseta) hasta un 70 mm evento⁻¹, momento en que EVI comienza a descender con un incremento de α .

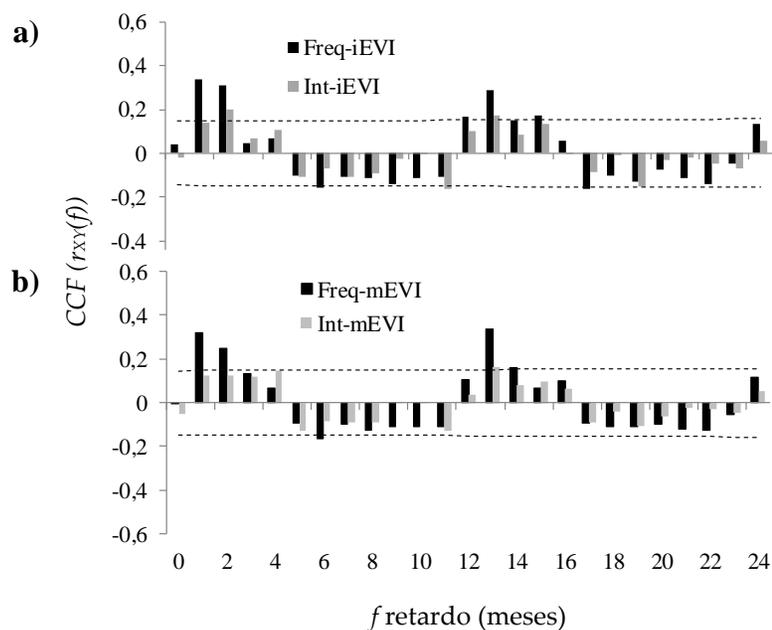


Figura IV-5 Funciones de correlación cruzada ($CCF(f)$): **a)** Efecto de la frecuencia de la lluvia (Freq.; X) sobre los descriptores EVI (Y); **b)** Efecto de la intensidad de la lluvia (Int.; X) sobre los descriptores EVI (Y). f retardos en meses. Línea discontinua indica intervalo de confianza al 95% (CI95%).

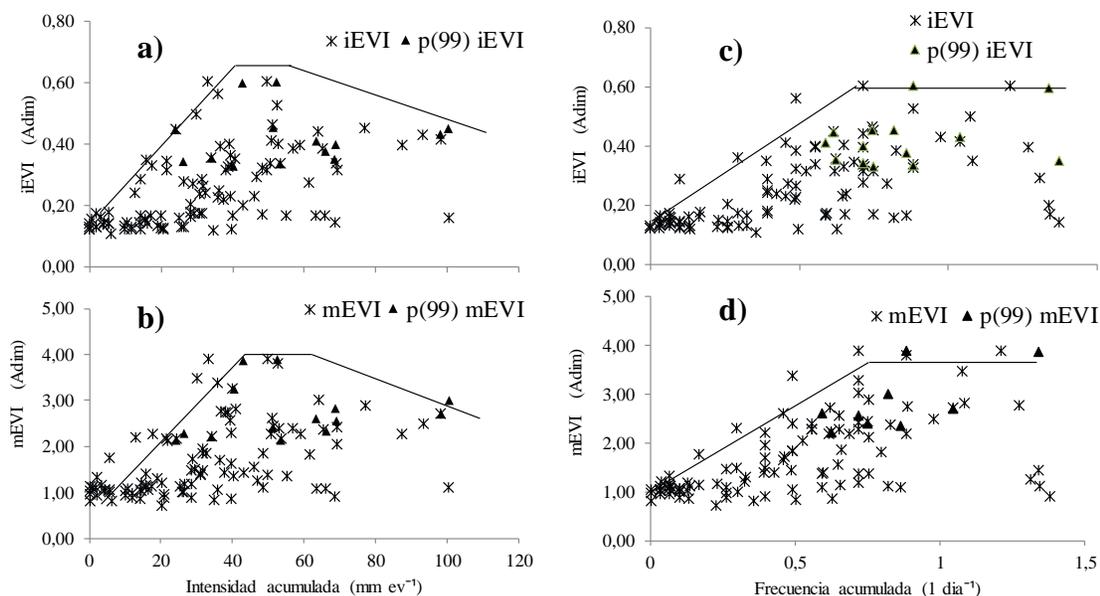


Figura IV-6 Comportamiento de los descriptores EVI (máxima actividad y productividad total potencial), en función de los valores acumulados de los parámetros de la lluvia (frecuencia e intensidad); **a) – b)** indican umbrales de respuesta en función de la intensidad acumulada; **c) – d)** indican umbrales de productividad (máxima y total potencial) frente a valores acumulados de intensidad. Línea sólida indica en cada caso y de manera referencial, la trayectoria del comportamiento de los valores EVI asociados al percentil 99%.

- Variabilidad EVI explicada por los descriptores de la lluvia

Se utilizaron los registros mensuales de descripciones de lluvia mayores que cero ($n = 102$) para todo el período bajo análisis, para determinar el grado de variabilidad de las series temporales de productividad de vegetación derivadas de EVI (ver Tabla IV-2). Los descriptores de lluvia explicaron al menos el 63% de la varianza para la actividad máxima ($iEVI$) y la productividad potencial total ($mEVI$). En todos los casos, los valores más altos de R^2 se asociaron con la frecuencia de precipitación (λ), estando entre el 75% y el 78%, respectivamente.

El mismo análisis aplicado a escala anual mostró que R^2 aumentó. De hecho, la intensidad de lluvia (α) exhibió R^2 de 85% y 83% con la varianza de $iEVI$ y $mEVI$, respectivamente, mientras que la frecuencia de lluvia (λ) exhibió R^2 de 88% y 86% con $iEVI$ y $mEVI$, respectivamente (Tabla IV-3). En ambos casos, no hubo diferencias significativas en los valores de R^2 estimados anualmente (para $iEVI$: $p = 0,07$ y para $mEVI$: $p = 0,09$).

Tabla IV-2 Valores estimados para los parámetros de ajuste a la ecuación lineal ($y = a + bx$) usada en los registros distintos de cero para el período bajo estudio.

X	Y ($iEVI$)		$F_{177;0,975}$	R^2 (%)
	Intercepto	Pendiente		
Frecuencia (λ)	0,373	2,096	156,2	75,9
Intensidad (α)	0,481	0,820	97,32	64,6
	Y ($mEVI$)			
Frecuencia (λ)	2,810	14,33	161,7	78,0
Intensidad (α)	3,661	5,484	91,93	63,5

Tabla IV-3 Análisis de regresión anual con base ecuación del tipo $y = a + bx$, considerando $a= 0$ y b la pendiente o coeficiente de regresión, R^2 es el coeficiente de determinación; PROM: promedio; DEST: desviación estándar; CV: Coeficiente de variación.

Año	Eventos de lluvia	Frecuencia (λ)				Intensidad (α)			
		iEVI		mEVI		iEVI		mEVI	
		Pendiente (b)	R^2	Pendiente (b)	R^2	Pendiente (b)	R^2	Pendiente (b)	R^2
2000	26	2,160	0,785	14,86	0,879	0,730	0,884	5,10	0,941
2001	23	3,030	0,875	20,45	0,931	1,360	0,808	9,20	0,881
2002	32	2,430	0,888	16,30	0,931	0,740	0,81	4,90	0,888
2003	18	4,420	0,944	29,67	0,965	1,210	0,878	8,20	0,933
2004	25	3,130	0,951	21,34	0,973	0,880	0,973	6,00	0,985
2005	41	1,910	0,908	13,24	0,953	2,070	0,937	14,30	0,966
2006	22	3,330	0,806	23,31	0,892	1,230	0,826	8,60	0,901
2007	19	3,110	0,842	21,58	0,908	1,480	0,796	10,40	0,896
2008	27	3,400	0,937	23,06	0,966	1,630	0,868	11,00	0,932
2009	27	2,270	0,904	15,81	0,929	1,080	0,896	7,60	0,929
2010	18	3,360	0,894	24,66	0,942	1,040	0,853	7,70	0,920
2011	22	2,870	0,874	22,35	0,920	2,550	0,818	19,70	0,858
2012	42	1,640	0,938	12,78	0,964	1,170	0,864	9,20	0,925
2013	23	2,690	0,871	19,21	0,927	1,390	0,781	9,88	0,859
2014	19	3,750	0,810	22,75	0,823	2,810	0,821	17,10	0,842
PROM		2,900	0,882	20,091	0,927	1,425	0,854	9,925	0,910
DEST		0,735	0,052	4,699	0,040	0,616	0,054	4,206	0,041
CV		25,3%	5,9%	23,3%	4,2%	43,2%	6,3%	42,3%	4,4%

IV.2 Relevancia de la variabilidad de las condiciones de sitio sobre la dinámica temporal de corto plazo de la conductancia estomática de la hoja (g_s)²

- Condiciones ambientales del sitio

La precipitación registrada mostró una alta variación inter-anual. Para el período 2000–2014, los años 2002, 2007, 2010 y 2011 estuvieron fuera de la banda conformada por el promedio (± 1 desviación estándar) (Figura IV-1). A escala mensual (Figura IV-7.a), los eventos de lluvia estuvieron concentrados en la estación húmeda, es decir, entre los meses de mayo y junio.

Los valores promedio diario de velocidad del viento (W_v), VPD y PAR, muestran el típico patrón estacional para climas Mediterráneos con estación húmeda, fría seguida de una estación seca, cálida (Figura IV-7.b). Valores de velocidad del viento fueron en promedio $0,3 \text{ m s}^{-1}$ en la estación húmeda, mientras que fluctuaron alrededor de $2,1 \text{ m s}^{-1}$ en la estación seca. Por su parte, los valores de PAR mostraron un rango desde menos que $14 \text{ MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la estación húmeda, y alcanzando valores cercanos a $50 \text{ MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la estación seca. Máximos valores de VPD fueron del orden de 5 kPa, siendo registrados hacia fines de la estación seca, es decir, entre los meses de febrero y abril, con mínimos diarios de 0,5 kPa durante la estación húmeda.

² Los resultados que se entregan este acápite fueron presentados en el artículo “*Stomatal conductance responses of Acacia Mediterranean savanna to seasonal patterns of water availability at different soil depths*” publicados en *Water*, 2018, 10, 1534; doi: 10.3390/w10111534.

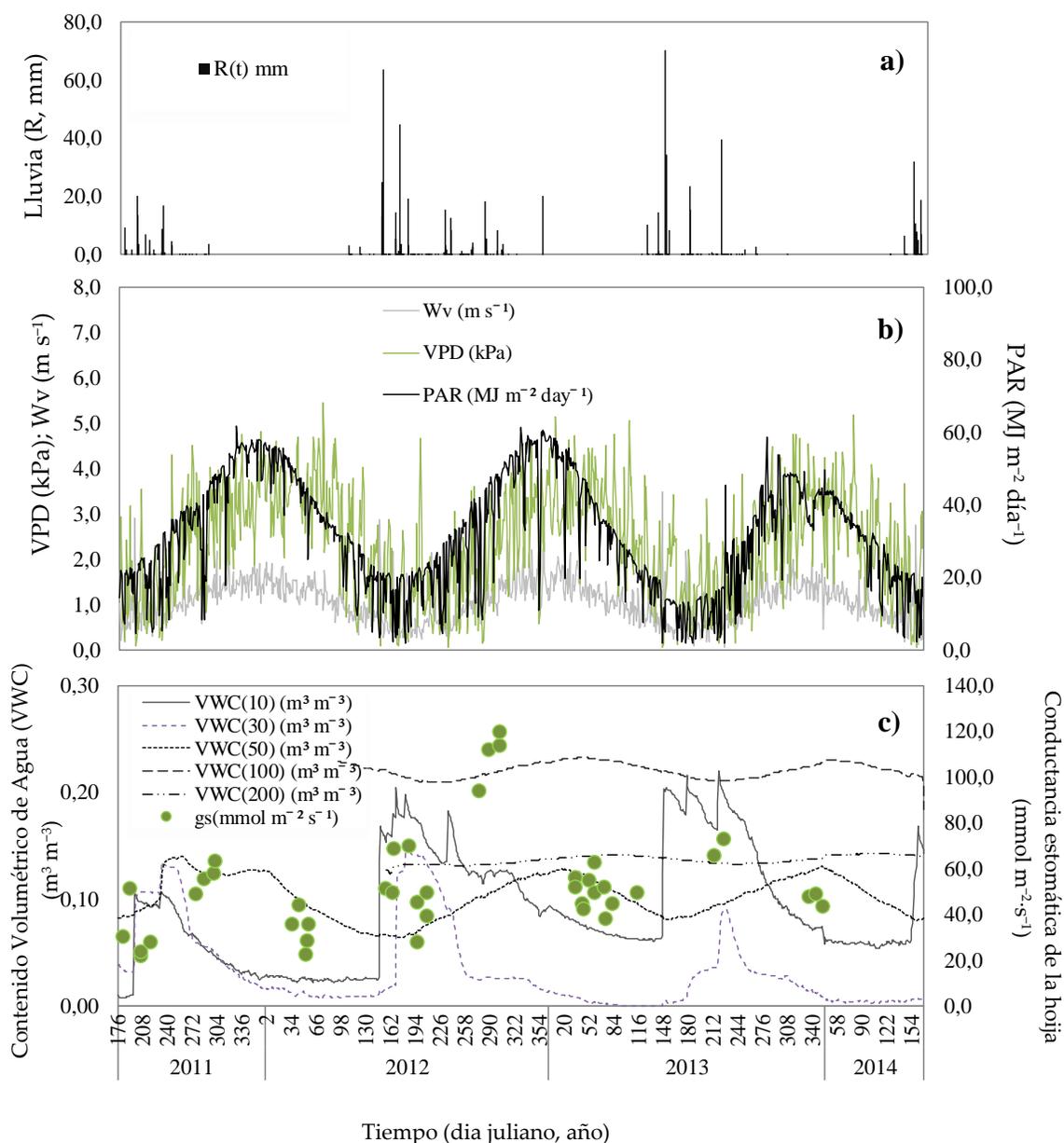


Figura IV-7 a) Lluvia (R, mm); b) Variables atmosféricas (n = 1.042 días): Velocidad del viento (W_v , m s⁻¹); Déficit de Presión de Vapor (VPD, kPa) y Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR, MJ m⁻² día⁻¹); c) Valores promedio diarios para VWC (m³ m⁻³) a diferentes profundidades de suelo en la zona de raíces (en cm): 10, 30, 50, 100 y 200; y valores promedio diario (n=42 días) de conductancia estomática de la hoja (mmol m⁻²s⁻¹). Día Juliano es mostrado en el eje-X considerando como día 1= 1° enero de cada año.

- Dinámica del contenido volumétrico del agua en el suelo (VWC)

De acuerdo con la Tabla IV-4, el suelo en la zona de estudio no presenta variaciones significativas en sus variables físicas que hagan determinar una heterogeneidad significativa.

La clase textural es principalmente arcillosa (51%). El componente limo y arena aportan con un 28% y un 21% respectivamente, en la capa de suelo a 0–30 cm. A mayor profundidad de suelo (30–100 cm), el componente arcilloso se hace más frecuente llegando al 70%, con un 20% de arcilla y sólo un 10% de arena. La porosidad total del suelo fue del orden del 52% en todo el perfil (0-200 cm). Del mismo modo, los valores de densidad aparente (*Bulk density* en inglés) no mostraron diferencias en profundidad, variando en el rango de los 1,08–1,19 g cm⁻³. Por el contrario, el porcentaje de materia orgánica varió considerablemente según la profundidad del perfil, siendo un 1,8% a los 10 cm y hasta un 3,9% a los 50 cm. Se observó un abundante desarrollo de raíces hasta una profundidad de 100 cm, presentando una significativa concentración entre los 30 y 50 cm. Esta concentración explicaría los altos valores de materia orgánica a dicha profundidad. Entre los 180 y 200 cm, se observó un horizonte compuesto por un material denso, de partículas muy finas y de alta compactación, determinando una muy baja permeabilidad de acuerdo con los ensayos en terreno, así como un escaso desarrollo de raíces.

Los valores de capacidad de campo (FC) y punto de marchitez permanente (PWP) determinados sobre base gravimétrica, fueron cerca de un 41% y un 25% en el horizonte 0–30 cm, respectivamente. A los 100 cm, FC y PWP fueron cerca del 47% y 31%, respectivamente, alrededor de un 6% sobre los valores estimados en la capa superior (0–30 cm) y probablemente asociados con la alta proporción del componente arcilloso a dicha profundidad del suelo. Los valores obtenidos en laboratorio son similares a los que se obtienen usando las ecuaciones de Santra et al. (2018), quienes desarrollaron funciones de pedotransferencia para zonas áridas en la India y Estados Unidos, permitiendo la estimación de capacidad de campo (FC, % = 27,80 – 0,231×arena + 0,262×arcilla) y marchitez permanente (PWP, % = 10,06 – 0,0847×arena + 0,303×Arcilla). Para clases texturales arcillosas como la identificada para el sitio de este estudio (51% arcilla, 28% limo, 21% arena), los valores estimados con las funciones de pedotransferencia serían 0,36 y 0,23 gr gr⁻¹, respectivamente, determinando una disponibilidad máxima potencial de agua (ASW en inglés) de alrededor de 0,13 gr gr⁻¹.

Tabla IV-4. Resumen de las variables físicas de suelo levantadas en los puntos (calicatas, n=9) realizadas en la zona de estudio. Valores promedio ± 1 desv. est.

Variable	unidad	Profundidad del suelo (e) en cm			
		e = 10	e = 30	e = 50	e = 100
Capacidad de campo	% peso	40,8 \pm 4,8	40,2 \pm 4,3	41,6 \pm 3,9	47,1 \pm 4,5
Marchitez permanente	% peso	24,4 \pm 3,2	25,5 \pm 3,5	26,6 \pm 4,2	30,6 \pm 4,6
Materia orgánica	%	1,8 \pm 1,2	2,5 \pm 1,4	3,9 \pm 2,3	2,5 \pm 1,6
Densidad aparente	gr cm ⁻³	1,19 \pm 0,08	1,16 \pm 0,06	1,08 \pm 0,06	1,13 \pm 0,05
Textura	Arena (%)	21 \pm 6,4		10 \pm 3,2	
	Limo (%)	28 \pm 4,2		20 \pm 3,1	
	Arcilla (%)	51 \pm 8,7		70 \pm 5,1	
Porosidad total	%	55 \pm 5,3	51 \pm 5,5	51 \pm 4,5	50 \pm 4,5

A 100 cm en la zona de raíces (70% arcilla, 20% limo, 10% arena), tanto FC, PWP como ASW usando las funciones de Santra et al. (2018) fueron 0,44, 0,30 y 0,14 gr gr⁻¹, respectivamente. Estos valores fueron similares a los estimados para este estudio. Información adicional respecto a los resultados obtenidos se presenta en el Anexo 1.

Los eventos de lluvia durante la estación húmeda de los años 2011, 2012 y 2013, no permitieron levantar los valores de VWC a capacidad de campo (Figura IV-7). Asimismo, VWC para la estación seca de 2011/2012 fue el más bajo comparado con las estaciones secas 2012/2013 y 2013/2014, probablemente debido a que el año 2011 fue el que registró las mínimas precipitaciones totales anuales para el período 2000–2014 (Figura IV-1). Durante todas las estaciones secas en el período bajo estudio, se observa que el VWC a 10 cm fue alrededor de un 40 a 50% del PWP estimado en laboratorio.

La dinámica temporal de VWC depende de la profundidad del suelo en la zona de raíces, donde se haga el registro. A los 10 cm, el suelo responde rápidamente, a escala horaria, a la ocurrencia de los pulsos de lluvia. Una vez que la estación húmeda ha terminado, usualmente hacia fines del mes de septiembre, VWC decrece rápidamente por debajo de PWP y se mantiene a ese nivel hasta que los primeros eventos de lluvia de la siguiente estación húmeda ocurren, momento en el cual VWC muestra un rápido incremento. A los 30 cm, VWC presenta un comportamiento similar al anterior respecto a su marcada estacionalidad, aunque mostrando un desfase temporal (tiempo de retardo) con respecto a la ocurrencia de los pulsos

de lluvia. Hay un visible incremento en VWC a los 30 cm los cuales fueron provocados por pulsos de lluvia de gran magnitud para la zona (>30 mm) y donde se observa una respuesta desfasada. Se observa que, al inicio de la estación húmeda, los niveles de VWC para los primeros dos años del período bajo estudio estuvieron bajo el PWP estimados para esta profundidad.

Por el contrario, el comportamiento temporal de VWC a 50 cm en la zona de raíces, exhibe una trayectoria anticíclica con respecto al período en el cual se concentran los pulsos de lluvia. A esta profundidad, el tiempo de retardo en la respuesta del suelo es más evidente comparado con el que se observa a los 30 cm. Consecuentemente, los máximos valores de VWC fueron registrados durante una etapa temprana de la estación seca, es decir, entre noviembre y diciembre, y marcando alrededor de $0,14$ y $0,16 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ y un mínimo durante la estación húmeda, entre mayo y julio, con valores entorno a $0,06$ y $0,07 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$.

Al contrario de lo descrito para la capa de suelo anterior, el comportamiento de VWC a 100 y 200 cm, mostró una trayectoria casi estable durante todo el período en estudio. Es así que cuando se observa la dinámica temporal de VWC, es posible notar que estos son más altos que el PWP estimado para estas profundidades del suelo. Lo anterior permite indicar que esta capa de suelo representa una reserva de agua para la planta. Lo anterior, sumado a la casi nula variación estacional en el contenido de agua observada en estas profundidades, y junto con una capa semipermeable que impide el flujo de agua a las capas inferiores, sugiere que *A. caven* puede tener un uso extensivo de agua a esta profundidad, particularmente durante la estación seca.

Es relevante señalar que el PWP se calcula para un potencial hídrico del suelo de -15 MPa equivalente al punto en el que las plantas de girasol (*Helianthus annuus*) morirían. Sin embargo, se sabe que las especies de árboles de ambientes semiáridos utilizan agua en VWC tan baja como $0,08 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, que están claramente por debajo del PWP estándar del análisis de laboratorio o aquellos que entregan las ecuaciones de pedotransferencia.

- Conductancia estomática y dinámica vertical de VWC

Los registros de conductancia estomática (g_s) exhiben un claro comportamiento estacional (Figura IV-8). En la estación seca, g_s generalmente se encuentra entre los 40 y 60 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, presentando un máximo puntual de 212 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ registrado en octubre de 2012, esto es, en un momento temprano de la estación seca que corresponde a la temporada de primavera austral. Durante la estación húmeda, los valores de g_s fueron en promedio, más bajos que los registrados durante la dry season, excepto para el año 2013, donde estos valores sobrepasaron los 50 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, llegando frecuentemente a los 100 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hacia fines de la estación húmeda en el año señalado.

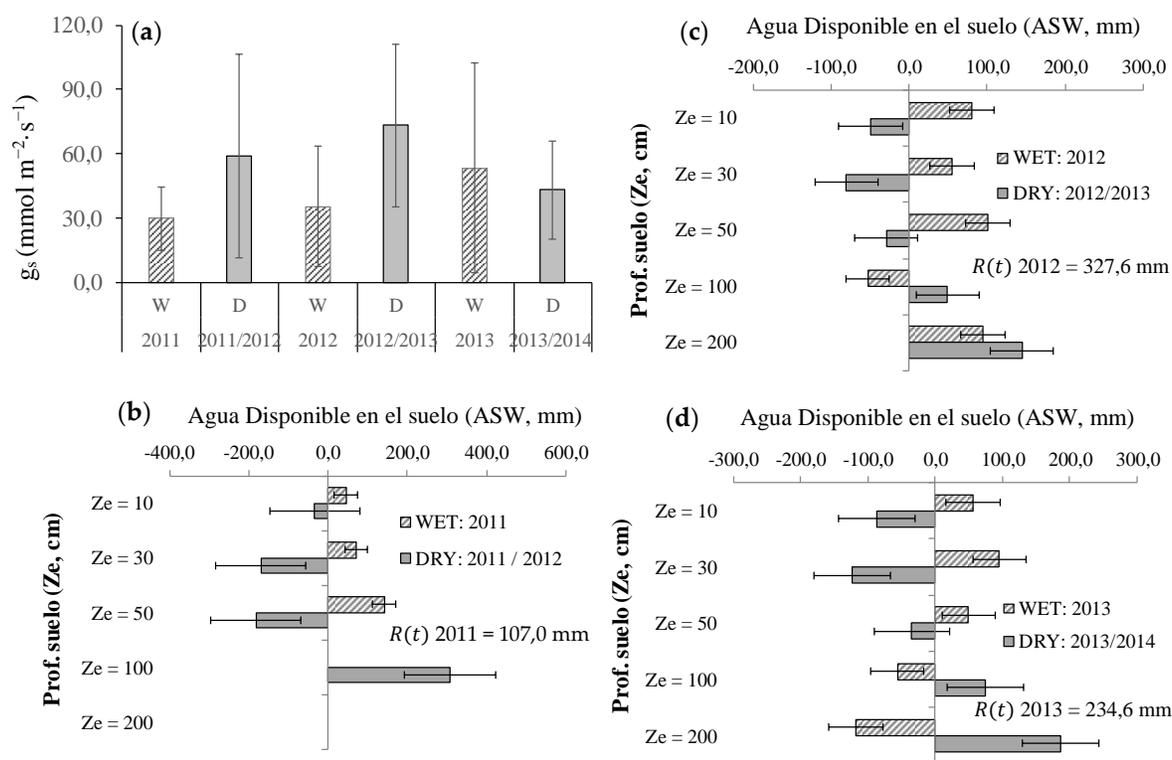


Figura IV-8 a) Conductancia estomática de la hoja (g_s); **b)–d)** Dinámica vertical de la disponibilidad de agua en el suelo (ASW) considerando año hidrológico (abril a marzo) para cada profundidad del suelo (ASW = $(VWC_t - VWC_{PWP}) \times Z_e$ (mm)) basado en ASW total horario ± 1 desv. est. Valores positivos representan recarga o ganancia de un determinado layer o capa, mientras que valores negativos indican salida o pérdida desde un determinado layer. W, D indican estación húmeda (Wet) y seca (Dry) respectivamente. $R(t)$ lluvia total anual.

En la Figura IV-8 b–d, se muestra la dinámica vertical del contenido de agua a las diferentes profundidades de suelo en la zona de raíces. Dicha dinámica consideró el año hidrológico, es decir, el período intra anual desde abril a marzo del año siguiente. Se identificaron variaciones positivas y negativas en la disponibilidad del agua (ASW) dependiendo de la profundidad del suelo y de la cantidad de la lluvia acumulada. Por ejemplo, la suma de la lluvia registrada durante la estación húmeda del 2011, tiene asociada positivas variaciones de ASW a 10, 30 y 50 cm de profundidad del suelo, pero negativas variaciones para la estación seca del 2011/2012, excepto a los 100 cm. El mismo patrón para las otras estaciones húmedas se identifican bajo los 50 cm. Por su parte, negativas variaciones en ASW ocurrieron consistentemente para el período seco, excepto en los perfiles más profundos, esto es a 100 y 200 cm, donde las variaciones fueron positivas. Este comportamiento es también consistente con la dinámica temporal observada en la Figura IV-7.

- Comportamiento de g_s a las condiciones ambientales de sitio

Los valores de g_s fueron débilmente correlacionados con las variables atmosféricas del sitio en la forma $g_s = e^{(\beta_j X + N(t))}$. Estas variables permiten explicar alrededor del 5,4% de la variabilidad observada de g_s cuando se implementa el análisis con la serie completa (CS) (Tabla IV-5 y Figura IV-9.a)). Sin embargo, cuando se particiona dicha serie según estaciones húmeda y seca, el coeficiente de determinación se incrementa hasta 17,8% para la estación seca y hasta un 12,3% para la estación húmeda. Notablemente y en todos los casos, las variables PAR y VPD, hacen una contribución significativa. Cuando los valores de g_s simulados para la CS y con el ajuste estacional (K) son comparados, no se identificaron diferencias significativas en sus medianas (Kolmogorov–Smirnov test = 1,01, $p = 0,18 > 0,05$) aunque sí en sus varianzas ($F = 1,95$; $p < 0,05$). Lo anterior también aplica cuando se compara cada una de las series simuladas con los valores de g_s observados.

Los indicadores de precisión y sesgo asociados a los modelos sugieren que el ajuste estacional (K) son mejores en un 14% respecto con el ajuste usando la CS. Lo mismo ocurre

con el indicador MCE, siendo 0,16 para el ajuste estacional (K) y 0,10 cuando usamos la serie completa (CS).

Tabla IV-5 Resultados de la regresión para g_s como variable respuesta considerando análisis para la serie completa (CS) y para el ajuste estacional (K) de las variables atmosféricas a escala de dosel (canopia). β_j indica los parámetros de regression; *AtmV*: variables atmosféricas; R^2 , coeficiente de determinación; MCE, coeficiente de eficiencia modificado; MAE, media del error absoluto. n= tamaño de la muestra usada en el análisis (329 registros). D(t) y W(t), corresponden a los análisis para la estación seca (dry) y húmeda (wet) respectivamente. Entre paréntesis, se presentan los valores en $\text{mmol m}^{-1}\text{s}^{-1}$ para el Intercepto.

Variables	β_j ($p < 0,05$)		
	X(<i>AtmV</i>)(CS)	X(<i>AtmV</i>)(K)	
	CS	D(t)	W(t)
T_{leaf}	0,013	-0,364	0,319
W_v	0,070	0,141	0,004
PAR	0,231	0,389	-0,101
VPD	0,026	0,001	0,132
Intercepto	3,27	4,57	2,63
	(26,3)	(96,5)	(13,1)
n	329	227	102
D-W	1,15	1,07	1,11
R^2 %	5,4	17,8	12,3
		19,5	
MCE	0,10	0,16	
MAE	24,55	23,04	

- El comportamiento de g_s incorporando el contenido volumétrico de agua en el suelo (VWC)

Los residuos ($N(t)$) generados a partir de los ajustes de la regresión múltiple (RM) fueron analizados para identificar, primero su estructura auto-regresiva ($AR(f)$), en tanto la respuesta de la planta (g_s) en un momento dado depende de su estado anterior, y segundo, que para ambos casos es posible asociar un estado hídrico del suelo. En tal contexto, y bajo el esquema de una regresión dinámica (RD), fue posible identificar, para el primer caso, un modelo $AR(1)$, el cual indica solo 1 desfase ($f=1$ mes) como significativo sobre el comportamiento de g_s respecto a la dinámica del VWC. Este retraso $f = 1$, también se

observó en las funciones de correlación cruzadas ($r_{XY}(f)$), las que claramente indican una asincronía en la relación temporal entre VWC y g_s .

Con los resultados anteriores fue posible analizar una serie de configuraciones para los modelos tipo función de transferencia (TF). Aquella que determinada por $TF(r = 2, s = 1, b = 1)$ fue estadísticamente superior. Con este modelo $TF(2,1,1)$, cuyos parámetros se presentan en la Tabla IV-6, fue posible simular la serie de g_s con base tanto en los residuos $N(t)$ provenientes del ajuste estacional (K) como de la serie completa (CS). Para cada uno se incorporó la variabilidad de VWC en la zona de raíces. Dado lo anterior, se generaron nuevas series de valores de g_s , cuyo comportamiento con respecto a la serie de valores observados (g_sOBS) son presentados en la Figura IV-9. b)-c).

Tabla IV-6 Parámetros e indicadores obtenidos luego de implementar el análisis de regresión dinámica (RD). **a)** Estimación de los coeficientes para el modelo $TF(2,1,1)$ considerando el ajuste estacional (K) y la serie completa (CS) e incorporando los registros de VWC a diferentes profundidades en la zona de raíces. **b)** Criterio de eficiencia de los modelos para g_{sSIM} obtenidos, donde R^2 es el coeficiente de determinación; MCE, es el coeficiente de eficiencia modificado; MAE, media del error absoluto, ambos calculados respecto a los valores de g_s observados; Z_e , profundidad del suelo (en cm).

(a)	$N(t)(K) = RD(REW(Z_e))$				$N(t)(CS) = RD(REW(Z_e))$				
	$FT(2,1,1)$	$e = 10$	$e = 30$	$e = 50$	$e = 100$	$e = 10$	$e = 30$	$e = 50$	$e = 100$
δ_1		0,002	0,005	0,005	0,003	0,002	0,005	0,005	0,003
δ_2		-0,029	-0,028	-0,021	-0,027	-0,029	-0,028	-0,021	-0,027
ϖ_0		0,038	-0,017	-0,001	0,029	0,038	-0,017	-0,001	0,029
ϖ_1		-0,017	0,049	0,096	-0,027	-0,017	0,049	0,096	-0,027
(b)	$g_{sSIM}(t)(K)$				$g_{sSIM}(t)(CS)$				
		$e = 10$	$e = 30$	$e = 50$	$e = 100$	$e = 10$	$e = 30$	$e = 50$	$e = 100$
MCE		0,49	0,48	0,49	0,49	0,44	0,44	0,45	0,44
MAE		13,96	14,27	14,05	14,16	15,33	15,36	15,22	15,34
R²		47,7%	47,9%	47,2%	47,6%	26,8%	26,2%	25,6%	26,0%

De acuerdo con lo presentado en la Tabla anterior, los valores estimados de MCE son levemente mejores bajo ajuste estacional, aunque sin presentar diferencias significativas respecto al realizado con la serie completa (CS). Lo mismo fue posible observar con el error absoluto, donde las diferencias en MAE entre los grupos, no sobrepasa los $2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y en todos los casos siendo inferior a la desviación estándar observada ($36,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Finalmente, los análisis que integraron la estacionalidad mostraron valores de R^2 entorno al 47%. Estos valores fueron significativamente superiores ($t = 24,7; p < 0,05$) a aquellos obtenidos por el modelo usando la serie completa (CS) que también integra VWC a diferentes profundidades en la zona de raíces ($g_sSIM(t)(CS)$).

La Figura IV-9 b)-c), muestra que el ajuste mejoró significativamente entre los meses de agosto y octubre, coincidiendo con el momento cuando la variabilidad de g_s es máxima y asociada al inicio de la producción anual de biomasa, traducido en nuevas hojas y ramas. Asimismo, al incorporar el análisis $N(t)$, el modelo permite obtener un mejor ajuste de los valores observados durante la mitad de la estación seca (febrero). Sin embargo, no hay diferencias significativas en sus medianas (prueba de Kruskal – Wallis, $kw = 13,56, p = 0,09 > 0,05$). En contraste, existen diferencias significativas en sus varianzas (prueba de Levene: $4,87; p < 0,05$), principalmente porque los ajustes realizados no representan los valores máximos puntuales observados durante el período de estudio.

- Análisis de errores remanentes respecto a las variables explicativas

La Tabla IV-7 muestra los principales indicadores estadísticos respecto a los errores remanentes ($\mu_t = g_sOBS_t/g_sSIM_t$). Estos permiten cuantificar la relevancia de cada variable significativa usada en cada uno de los modelos. Como es posible observar, los valores promedio de μ es en todos los casos >1 (subestimación), incluso cuando incorporamos VWC a diferentes profundidades en la zona de raíces. También fue posible observar que cuando se incluye la estacionalidad, los errores remanentes fueron del 21%. Por el contrario, cuando incorporamos $REW(Z_e)$ junto con el análisis de $N(t)$ usando RD, los errores remanentes estuvieron entre un 8% y un 11% tanto con el ajuste estacional como con la serie completa.

En todos los casos, los valores máximos de μ indicaron subestimaciones entre 2,5 y 4,4 veces los valores horarios de g_s observados. Cuando se incorpora la variable REW , los μ máximos obtenidos del ajuste estacional (K) son mayores y entre 4,6 y 4,8, determinados por valores

puntuales (1 dato de la serie). En el análisis de la serie completa (CS), se observó que los máximos puntales llegan al 6,9, y estaría representado por 2 valores de la serie.

Tabla IV-7 Principales valores de los estadísticos para los errores remanentes (μ) de acuerdo con los análisis de regresión múltiple (RM) y regresión dinámica (RD). *PROM*: promedio; *DEST*: desviación estándar; *CV*: coeficiente de variación; *Max*: valor máximo; *Min*: valor mínimo; *K*: análisis Estacional; *CS*: análisis Serie Completa; $\mu(e)$, con e siendo la profundidad del suelo en la zona de raíces en cm (10, 30, 50 y 100).

	RM	RD incorporando Z_e								
		Ajustes Estacional (K)				Ajuste Serie Completa (CS)				
	$\mu(K)$	$\mu(CS)$	$\mu(10)$	$\mu(30)$	$\mu(50)$	$\mu(100)$	$\mu(10)$	$\mu(30)$	$\mu(50)$	$\mu(100)$
PROM	1,21	1,24	1,10	1,10	1,11	1,10	1,09	1,08	1,09	1,08
DEST	0,82	0,89	0,54	0,54	0,56	0,54	0,71	0,68	0,70	0,69
CV	0,68	0,72	0,49	0,49	0,51	0,49	0,65	0,63	0,65	0,64
Max	6,14	5,22	4,62	4,60	4,89	4,76	6,92	5,27	5,78	5,49
Min	0,15	0,19	0,13	0,13	0,13	0,13	0,16	0,16	0,16	0,17

El comportamiento de μ muestra patrones bien definidos dependiendo de la variable explicativa. Así, por ejemplo, errores máximos se asocian a T_{leaf} entorno a los 25°C. Respecto a PAR y VPD, el comportamiento de los errores es decreciente desde valores bajos de cada variable, pero estabilizándose en torno a 1.0 cuando PAR presenta valores entre 40 MJ m⁻² s⁻¹ y los de VPD comienzan a ser >1,0 kPa. Lo anterior resulta consistente respecto a que, en torno a dichos valores, estas variables no son limitantes en la respuesta de la vegetación. En el caso del contenido de agua a diferentes profundidades, los errores son crecientes presentando máximos cuando REW(10) se encuentra entre 60 y 80 mm y que corresponden a momentos específicos durante la estación húmeda. El caso de REW(30) y REW(50) es similar, esto es, los errores aumentan hasta alcanzar máximos que están asociados a 100 y 150 mm, para luego decrecer con un aumento del agua disponible para la planta. El caso de la influencia de REW(100) es particular ya que tiene un rango de variación muy acotado, entre 950 y 1.200 mm, con magnitudes máximas de sus errores cuando el agua disponible es del orden de los 1.000 mm, para luego decrecer exponencialmente.

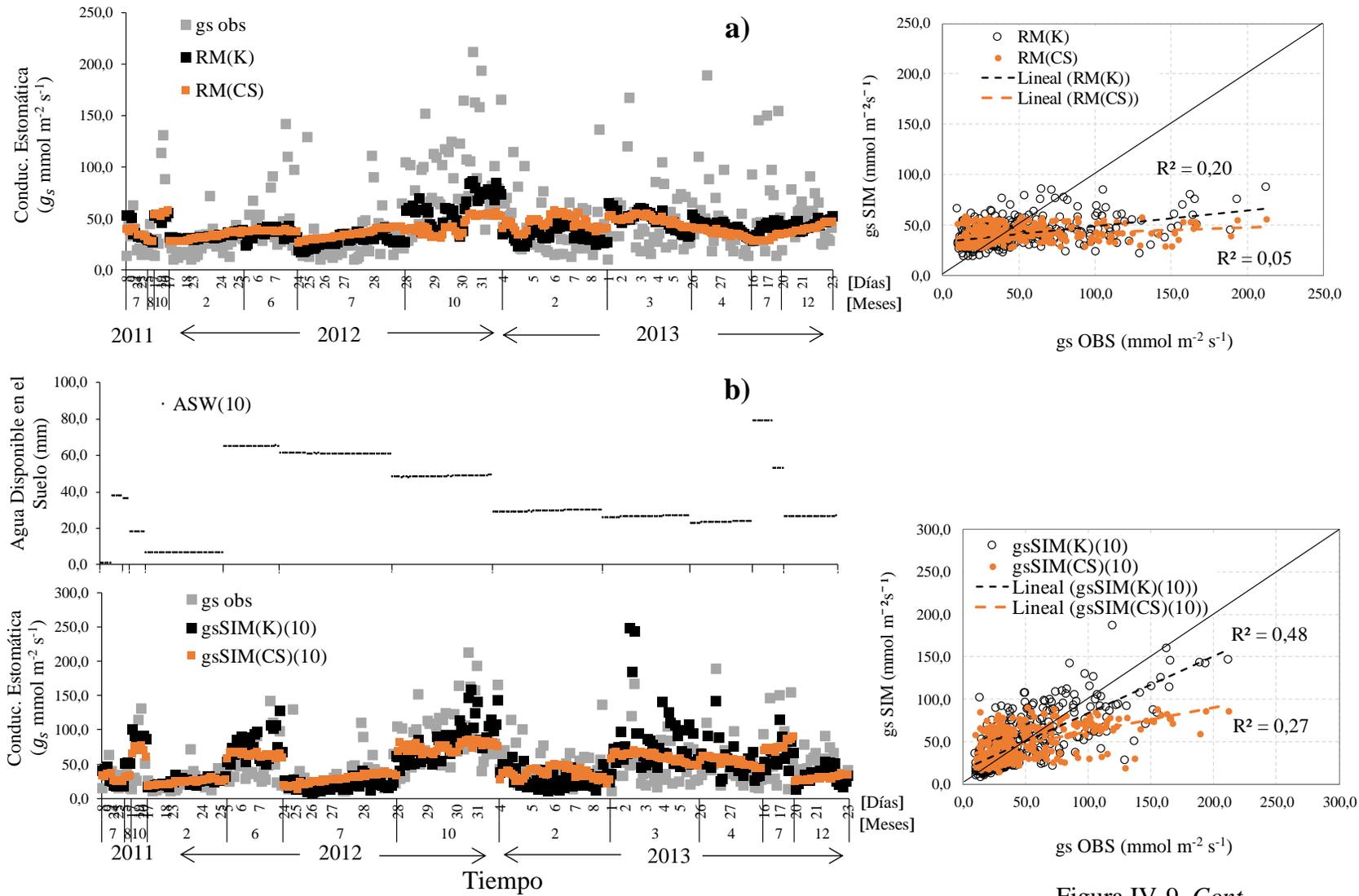


Figura IV-9. Cont.

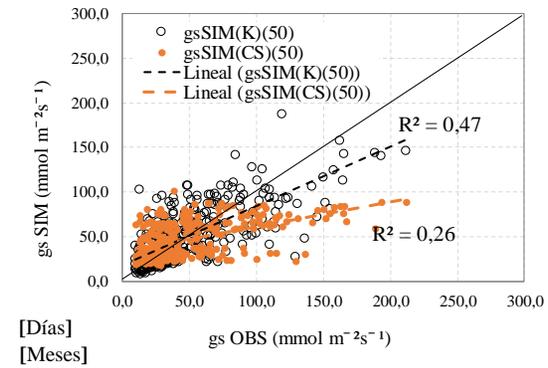
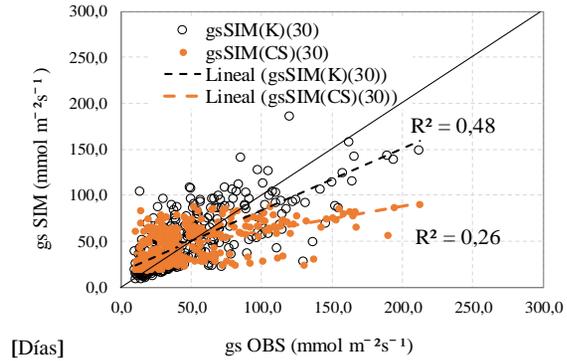
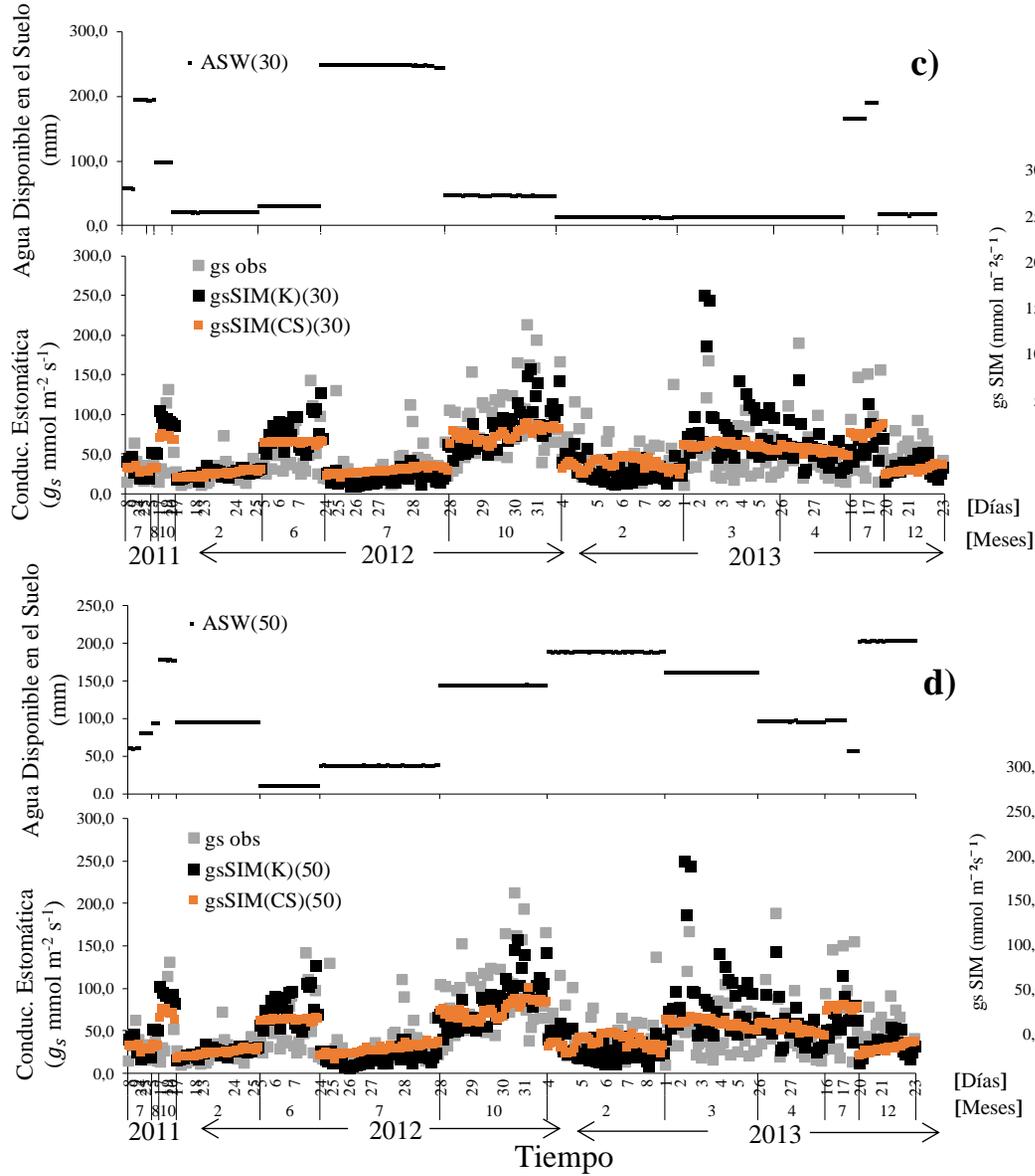


Figura IV-9. Cont.

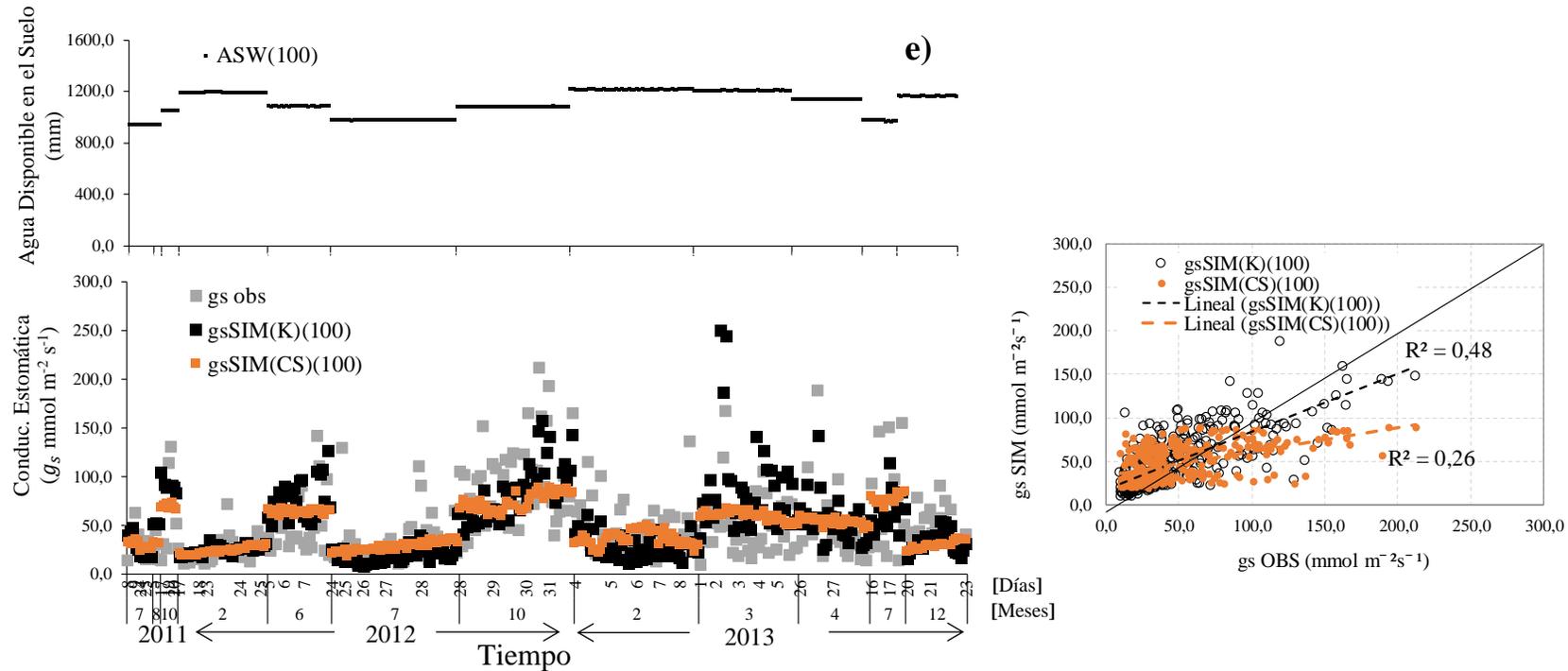


Figura IV-9 Comportamiento de las series promedio horarias de valores de g_s observado (OBS) y simulados (SIM) considerando el ajuste estacional (K) y la serie completa (CS) de las variables atmosféricas. **a)**, y luego en cada una **b) – e)**, incorporando el análisis de sus residuos ($N(t)$) en función de la regresión dinámica usando $REW(Z_e)$, donde Z_e es la profundidad del suelo a $e= 10, 30, 50$ y 100 cm en la zona de raíces. $ASW = (VWC_t - VWC_{PWP}) \times Z_e$, donde Z_e es la profundidad de la cada de suelo o layer. El eje X indica el tiempo, en días, meses y años.

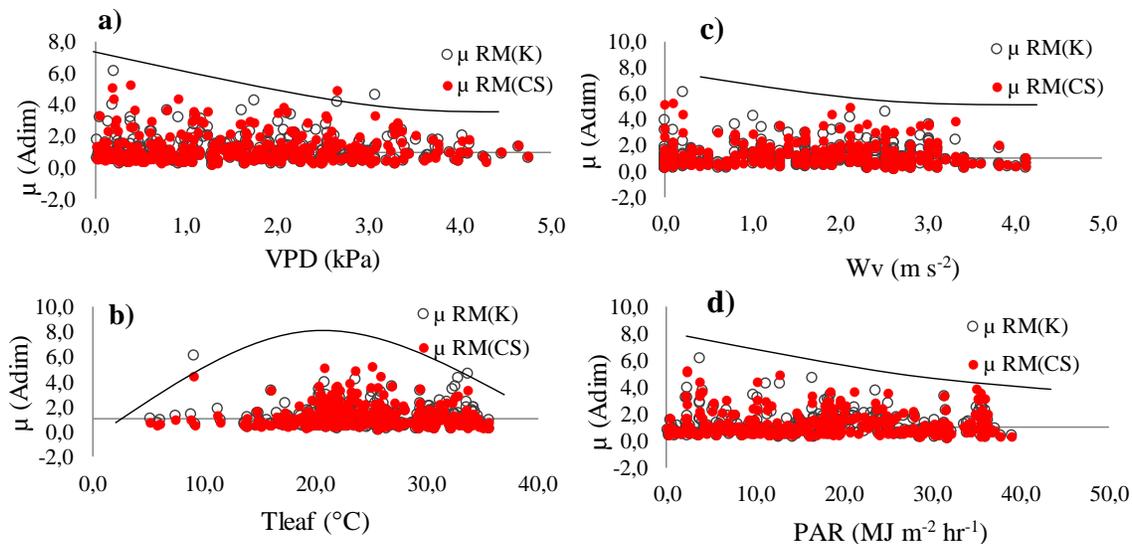


Figura IV-10 Errores remanentes en función de las variables atmosféricas con base en los valores simulados usando regresión múltiple tanto con la serie completa (CS) como con el ajuste estacional (K). **a)** Déficit de Presión de Vapor (VPD, kPa); **b)** Temperatura de la hoja ($^{\circ}\text{C}$); **c)** Velocidad del viento (m s^{-1}); **d)** Radiación PAR ($\text{MJ m}^{-2}\text{hr}^{-1}$); Línea continua indica la tendencia general de la serie de valores μ respecto a las variables usadas en el análisis.

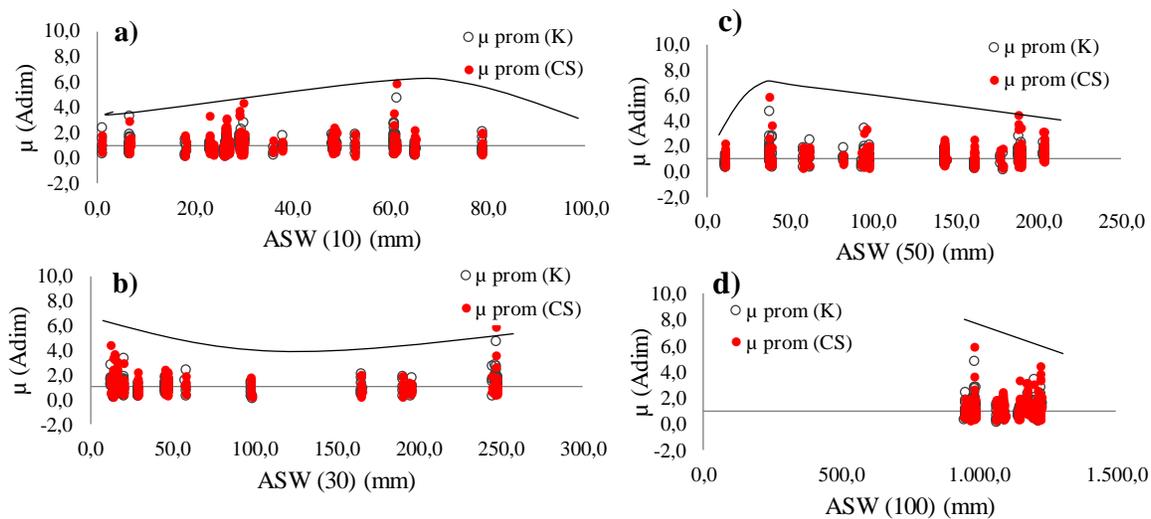


Figura IV-11 Errores remanentes en función de las variables atmosféricas con base en los valores simulados usando regresión dinámica (RD) para caracterizar los residuos ($N(t)$) provenientes del ajuste con base en regresión múltiple y según profundidad de ASW. **a)** a 10 cm.; **b)** a 30 cm.; **c)** a 50 cm.; **d)** a 100 cm. Adim: adimensional.

IV.3 Ajuste de un modelo de balance hídrico local para determinar un contenido umbral de agua en el suelo y su efecto en el modelamiento de la actividad vegetal

- Condiciones generales del sitio

Las variables que describen las condiciones de sitio fueron presentadas en la Figura IV-7. De acuerdo con ellas, la formación de la especie *Acacia caven* se extiende homogéneamente sobre el área, alcanzando una altura máxima de $3,0 \pm 0,2$ m y una cubierta de dosel que varía entre 5% y 10%. En este sentido, los valores registrados de índice de área foliar (LAI en inglés) fueron marcadamente estacionales, con valores altos entre 1,2 y 2,5 $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ para inicios de la temporada seca, cayendo luego a 0,2 y 0,5 $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ hacia inicios de la temporada húmeda.

Se identificó una significativa correlación entre LAI y PAR ($r = 0,87; p < 0,05$), una asociación lineal del tipo $y = a + bx$, con $y = \text{LAI}$, $x = \text{PAR}$, $a = -0,408$ ($t_{(0,95;328)} = -3,86; p < 0,05$) y $b = 0,000973$ ($t_{(0,95;328)} = 11,39; p < 0,05$), con residuos no autocorrelacionados (Durbin-Watson=1,79; $P = 0,201$) y ajustados a una distribución Normal. Al integrar gráficamente las observaciones de lluvia, LAI, VWC(t) y g_s en función del tiempo, fue posible corroborar el desarrollo de las dos estaciones - seca y húmeda -, con valores máximos de conductancia que se registran regularmente al inicio de la primera, entre octubre y noviembre.

- Dinámica hidrológica local

La implementación de la Ec. (III.9) y Ec. (III.12), integró la variabilidad en profundidad de los parámetros físicos del suelo (η , φ , s_w , s_{fc} y K_s) y la dinámica de LAI, según año y temporada para la determinación de $ET(s(t), t)$. El umbral de intercepción de lluvia por parte de la vegetación leñosa (Δ en mm), fue considerado constante e igual a 1,75 mm, así como el valor de conductividad hidráulica $K(s)$ (mm hr^{-1}) variando entre 0,006 y 0,43, con valores promedios en condición saturada (K_s) entorno a 7,3 para 10 cm y 30 cm; 5,5 para 50

cm, y 3,0 para mayores profundidades. De igual modo para $s_s(t)$ (contenido relativo de agua del suelo a saturación) los valores estimados fueron 0,79; 0,66 y 0,78 y el índice de tamaño de poros (φ) fue de 6,8; 4,5 y 3,6 para 10 – 30 cm, 50 cm y para profundidades ≥ 100 cm respectivamente. De acuerdo con ello, se ajustó el siguiente modelo multicapa, similar al presentado por Vico et al. (2015).

Ecuación de balance para la primera capa de suelo hasta 10 cm (0-10), de profundidad:

$$(\eta Z)_{10} \frac{ds_{10}(t)}{dt} = R(t) - I(t) - Q(s_{10}, t) - ET(s_{10}, t) - L(s_{10}, t) + s_{10}(t = 0);$$

Ecuación de balance para la segunda capa, a 30 cm (10-30), de profundidad:

$$(\eta Z)_{30} \frac{ds_{30}(t)}{dt} = R(t) - I(t) - ET(s_{30}, t) - L(s_{30}, t) + L(s_{10}, t) + s_{30}(t = 0);$$

Ecuación de balance para la tercera capa, a 50 cm (30-50), de profundidad:

$$(\eta Z)_{50} \frac{ds_{50}(t)}{dt} = L(s_{30}, t) - ET(s_{50}, t) - L(s_{50}, t) + s_{50}(t = 0);$$

Ecuación de balance para la cuarta capa de suelo a 100 cm (50-100), de profundidad donde se identificó baja a nula influencia de la vegetación:

$$(\eta Z)_{100} \frac{ds_{100}(t)}{dt} = L(s_{50}, t) - L(s_{100}, t) + s_{100}(t = 0) (;$$

Este modelo asume que no hay almacenamiento de agua en el parénquima y que la variable principal y activador de los procesos de la planta, es el contenido de agua del suelo ($s(t)$). Donde $s(0)$, indica el almacenamiento inicial o condición antecedente.

La Figura IV-12, muestra gráficamente los resultados del ajuste respecto a los valores observados agregados a escala diaria para las diferentes profundidades en la zona de raíces. Se puede apreciar que altos índices de ajuste se obtuvieron para $e=10$ cm, y $e=100$ cm. En el primer caso, queda en evidencia que el modelo responde directamente a los pulsos de lluvia, mientras que, en el segundo, la fluctuación estacional es suave, determinada

principalmente por la fracción de agua que percola hasta dicha profundidad desde capas superiores.

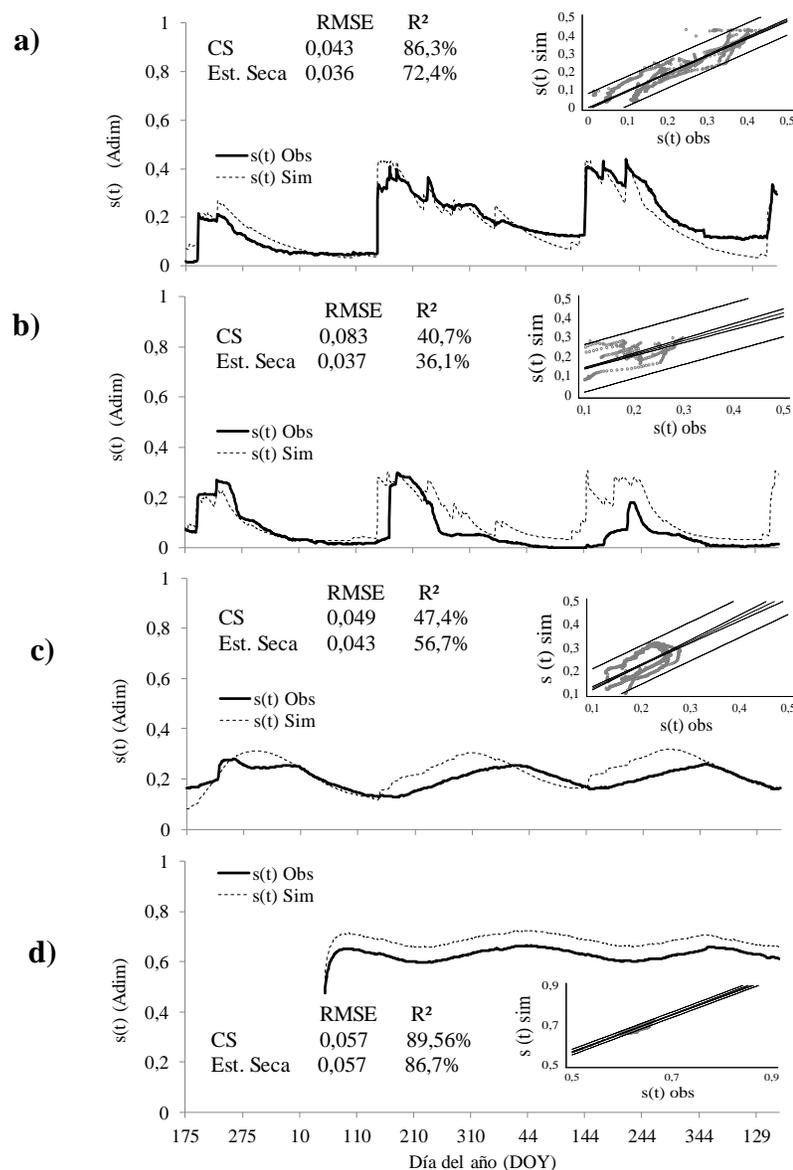


Figura IV-12 Comparación entre series diarias observadas ($s(t)_{obs}$) y series simuladas ($s(t)_{sim}$) del contenido relativo de agua en el suelo para las diferentes profundidades en la zona de raíces; **a)** 0-10 cm; **b)** 10-30 cm; **c)** 30-50 cm; **d)** 50-100 cm. RMSE: Raíz cuadrada del error medio, R^2 coeficiente de determinación; CS: Serie completa o totalidad de los registros diarios (1.050 días), Estac. Seca: registros para estación seca (585 días). DOY= día del año. Gráficos en el panel superior de cada figura muestran la gráfica 1:1 de los valores simulados respecto a los observados. Las líneas punteadas en dicha gráfica representan el intervalo de confianza para el 95% y para el 99%. Adim: adimensional

En el caso del ajuste a $e=50$ cm, fue necesario modificar Δt y conjuntamente los parámetros K_s (conductividad hidráulica saturada) y φ (índice de poros), dado que el comportamiento de la serie $s(t)$ presenta un significativo desfase respecto a la temporada húmeda donde se concentran las precipitaciones. Por su parte, el comportamiento de $s(t)$ observado a una profundidad >100 cm, tiene la misma trayectoria de lo que se observó a los 100 cm, por ello, las componentes señaladas anteriormente son también válidas para esta profundidad.

El total de lluvia registrada ($R(t)$) para el periodo bajo estudio (JUN2011 a JUN2014) fue de 764,4 mm. El balance hídrico local permitió estimar que un 93,1%, atravesaría el dosel y llegaría como aporte neto al suelo, es decir, una intercepción ($I(t)$) de un 6,9%. Por su parte, las estimaciones de ET , indicaron que este representa un 77% del total de lluvia registrado. Sólo para el año 2012, el balance indica que un 11,5% de la lluvia que efectivamente llega el suelo, se transformó en escorrentía superficial ($Q(s(t), t)$). Para los otros años, este componente fue nulo (Tabla IV-8 y Figura IV-13).

Respecto a los valores calculados de drenaje profundo ($L(s(t))$), estos son poco significativos respecto a la lluvia neta, variando entre un 0,06% y 2,5%, haciendo que la recarga vertical subsuperficial estimada sea baja. Los cálculos indican que hay un movimiento gravitacional preferente en las primeras capas del suelo (0 a 30 cm), pero casi nulo movimiento entre capas 30 y 50 cm, indicando almacenamiento a dichas profundidades. El porcentaje de agua confinada por el basamento impermeable no representa más del 4% de la precipitación neta anual. Al desagregar el balance según temporadas, se observaron dos procesos hidrológicos dominantes: Precipitación ($R(t)$) y Evapotranspiración ($ET(t)$) (Figura IV-13.a-b)). La cantidad de agua caída para la temporada húmeda en 2012 y 2013 duplica a la registrada en 2011 y 2014. Respecto a ET , sus valores son máximos en temporada seca, similares entre 2012-2013 pero superiores a los estimados para el 2011 y 2014. Durante los meses de mayor actividad vegetal (Oct/Nov), este componente solo presenta diferencias en sus promedios anuales ($F = 23,36$; $p < 0,05$), pero no en su varianza (C de Cochran = 0,360; $p = 0,0586 > 0,05$).

Tabla IV-8 Balance hídrico período JUN2011-JUN2014 para el sitio bajo estudio considerando año hidrológico abril a marzo. SD: desviación estándar. R(t) lluvia; I(t) interceptación por cob. copas vegetación leñosa; R(t)-I(t) lluvia que llega al suelo; (ηZ) : contenido máximo de agua disponible a profundidad e en la zona de raíces (mm); Q escorrentía; ET evapotranspiración; L(s) agua que pasa a capa de suelo más profunda. Todos los valores en mm. LAI (siglas en inglés): índice de área foliar ($m^2 m^{-2}$)

	2011/2012		2012/2013		2013/2014		2014(*)		Total (mm)
	± 1 SD								
R(t)	107,0	21,1	327,6	36,9	234,6	41,6	95,6	38,9	764,4
I(t)	6,9	1,1	23,4	2,4	17,9	2,7	4,8	1,9	52,9
R(t)-I(t)	100,1	20,1	304,2	35,0	216,3	38,9	90,8	36,9	711,5
$(\eta Z)_{10} \frac{ds}{dt}$ (0-10)	1,7	4,0	6,8	4,6	-3,7	4,8	7,9	3,7	12,7
$(\eta Z)_{30} \frac{ds}{dt}$ (10-30)	-6,9	13,0	-0,6	14,0	1,4	3,9	1,0	0,5	-5,2
$(\eta Z)_{50} \frac{ds}{dt}$ (30-50)	22,1	8,8	-1,0	5,8	2,5	4,6	-23,7	2,3	0,0
$(\eta Z)_{100} \frac{ds}{dt}$ (50-100)	0,0	0,0	57,0	12,1	3,2	4,4	-16,1	2,7	44,1
$(\eta Z)_{200} \frac{ds}{dt}$ (>100)	0,0	0,0	22,1	3,6	7,8	4,1	-2,6	1,9	27,3
Q	0,0	0,0	82,7	17,6	0,0	0,0	0,0	0,0	82,7
ET	124,4	12,9	201,6	7,5	206,9	8,0	78,0	9,3	610,9
L(s) a 10	0,0	0,0	8,0	2,3	9,6	1,9	0,0	0,0	17,7
L(s) a 30	0,0	0,0	2,3	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3
L(s) a 50	0,4	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4
L(s) a 100	0,0	0,0	0,0	0,0	7,1	2,1	0,0	0,0	7,1
LAI Estación seca	0,2		0,5		0,2		0,3		
Estación húmeda	0,5		0,3		0,8		0,7		
Valor máximo	1,5		1,0		1,5		2,2		

± 1 SD corresponde a 1 desviación estándar.

(*) Considera registros desde 01 abril al 26 de junio

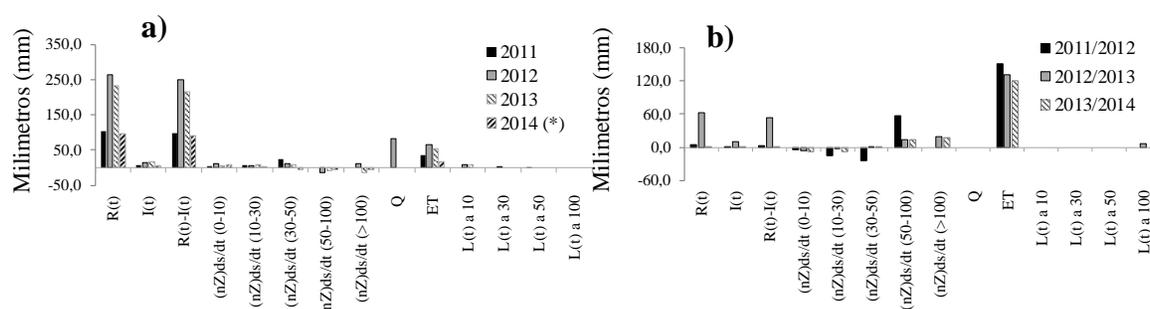


Figura IV-13 Cuantificación del aporte de cada uno de los componentes del balance hídrico local para el período JUN2011 – JUN 2014; **a)** Componentes para la estación húmeda (wet season), es decir, de abril a septiembre; **b)** Componentes para la estación seca de octubre a marzo (dry season)

- Umbral de contenido de agua en el suelo (s^*) según modelo de balance hídrico local

En base a lo presentado en la Figura IV-12, es posible identificar una clara diferencia en el comportamiento temporal de $s(t)$ a 10 y 50 cm. Asimismo, considerando sus contenidos volumétricos de agua (VWC) a capacidad de campo (FC) y marchitez permanente (WP) normalizadas por la porosidad total (η) medida a cada profundidad ($\eta = 0,55$ y $0,51$ para 10 y 50 cm respectivamente), fue posible observar ciertos períodos en que la planta está sometida a estrés hídrico y otros momentos en que teóricamente tiene agua disponible (Figura IV-14), es decir, cuando se observa la condición $s(t) > s(t)_w$. Los valores iniciales considerados para iniciar el proceso de modelación y ajuste a la serie de valores observados, en cuanto al punto donde se produce el incipiente cierre estomático (s^*) fueron 0,35 y 0,20, es decir, 17,5 mm y 51 mm para profundidades 10 y 50 cm respectivamente (Laio et al. 2001; Porporato et al. 2001).

Luego de aproximadamente 250 iteraciones, los valores de s^* que generan los mejores ajustes entre la serie observada y simulada, fueron 0,29, equivalente a 14,5 mm, y 0,15, equivalente a 39,5 mm, correspondientes al 60,7% y al 47,6% del total del agua potencialmente extraíble por la planta ($s_{fc} - s_{min}$) a 10 y 50 cm respectivamente. La Tabla IV-9 presenta los valores de los parámetros obtenidos al final de la iteración.

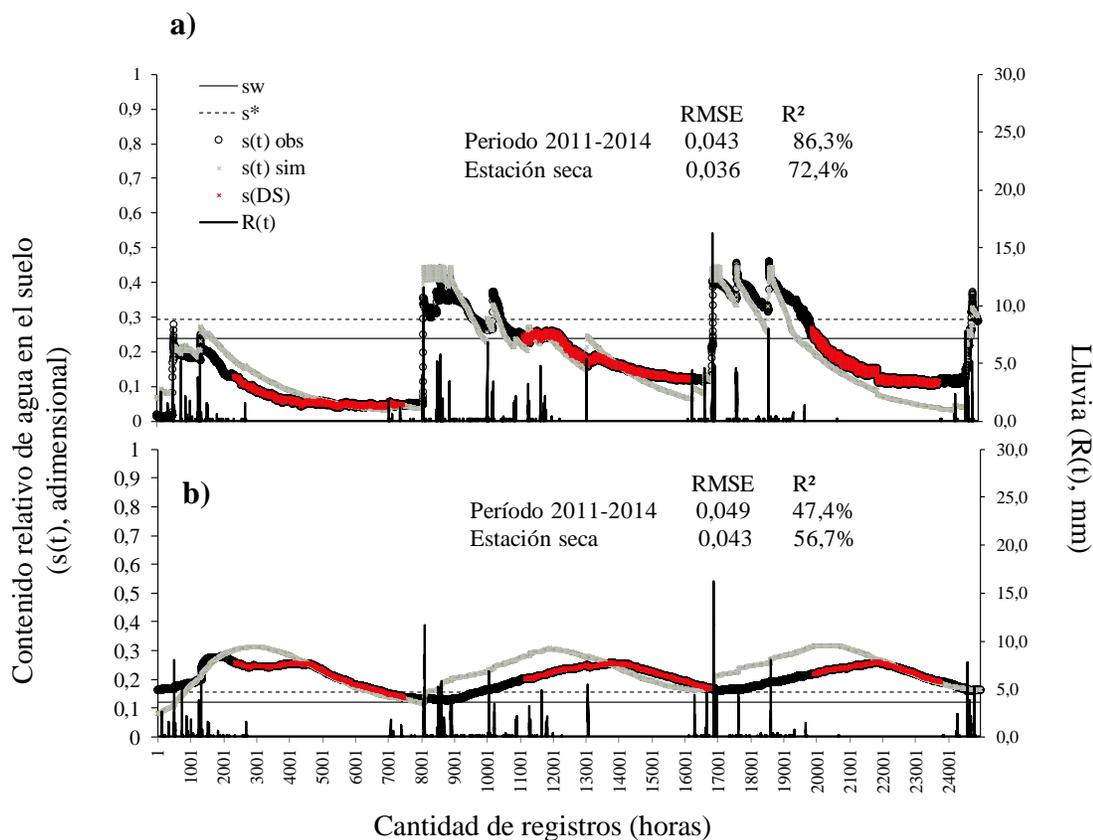


Figura IV-14 Comportamiento horario del contenido relativo de agua en el suelo ($s(t) = VWC/\eta_e$, η_e = porosidad total registrada a profundidad e). Valores observados ($s(t) \text{ obs}$) y simulados ($s(t) \text{ sim}$). $s(DS)$, comportamiento de la serie durante estación seca (Dry Season). **a)** trayectoria de $s(t)$ a 10 cm.; **b)** trayectoria de $s(t)$ a 50 cm. Línea continua indica valor a marchitez permanente (sw), línea discontinua indica valor a punto de incipiente cierre estomático (s^*). **RMSE**, Raíz del Error Cuadrático Medio y **R^2** coeficiente de determinación bajo registro horario período 2011-2014 (24.958 hrs) y registro estación seca (14.059 hrs).

Tabla IV-9 Valores de los parámetros que permiten los niveles de ajuste señalados para el balance hídrico local a profundidades (e) 10 y 50 cm en la zona de raíces. Adim: adimensional.

	Parámetros	Unidad	$e = 10$ cm	$e = 50$ cm	Fuente
s_h	Punto higroscópico	Adim.	0,013	0,08	Obtenido del ajuste
s_w	marchitez permanente	Adim.	0,24	0,12	Medido en laboratorio
s^*	incipiente cierre estomático	Adim.	0,293	0,154	Obtenido del ajuste
s_{fc}	capacidad de campo	Adim.	0,41	0,42	Medido en laboratorio
ET_{WW}	ET en condiciones de buena hidratación	$mm.hr^{-1}$	0,36	0,21	Ec (III.14)
φ	Índice de poros	Adim.	11,4	6,8	Obtenido del ajuste
η	Porosidad total	Adim.	0,50	0,51	Medido en laboratorio
K_s	Cond. hidráulica saturada	$mm.hr^{-1}$	7,3	5,5	Medido en laboratorio
A	Contenido de arcilla	%	55	51	Medido en laboratorio

- Diagnósis de la respuesta vegetal (g_s) usando modelo Jarvis-Stewart

Para cada uno de los 42 días con registros, se realizaron mediciones intra-horarias y luego se obtuvieron los valores promedio de g_s . De estos 42 días, 26 de ellos corresponde a registros realizados durante temporada seca (DS). El resto corresponde a mediciones distribuidas en 16 días durante temporada húmeda (WS).

Una comparación entre los valores promedio (± 1 DE) obtenidos para cada temporada seca permitió identificar diferencias significativas entre ellas ($p < 0,05$). Para las diferentes DS se observaron valores, en $mmol\ m^{-2}s^{-1}$, de 28,4 ($\pm 25,2$) para DS 2011 / 2012; 59,6 ($\pm 40,4$) para 2012 / 2013 y 43,1 ($\pm 18,3$) para 2013 / 2014. Cabe indicar el máximo puntual de 212 $mmol\ m^{-2}s^{-1}$, registrado el 10 de octubre de 2012, estuvo asociado a una temperatura de la hoja de 24 °C, humedad relativa del aire del 70%, VPD cercano a 1 kPa y radiación PAR entre 30,9 y 39,2 $MJ\ m^{-2}dia^{-1}$. Un mayor detalle del comportamiento intradiario para un día promedio en temporada seca y húmeda se presenta en la Figura IV-15.

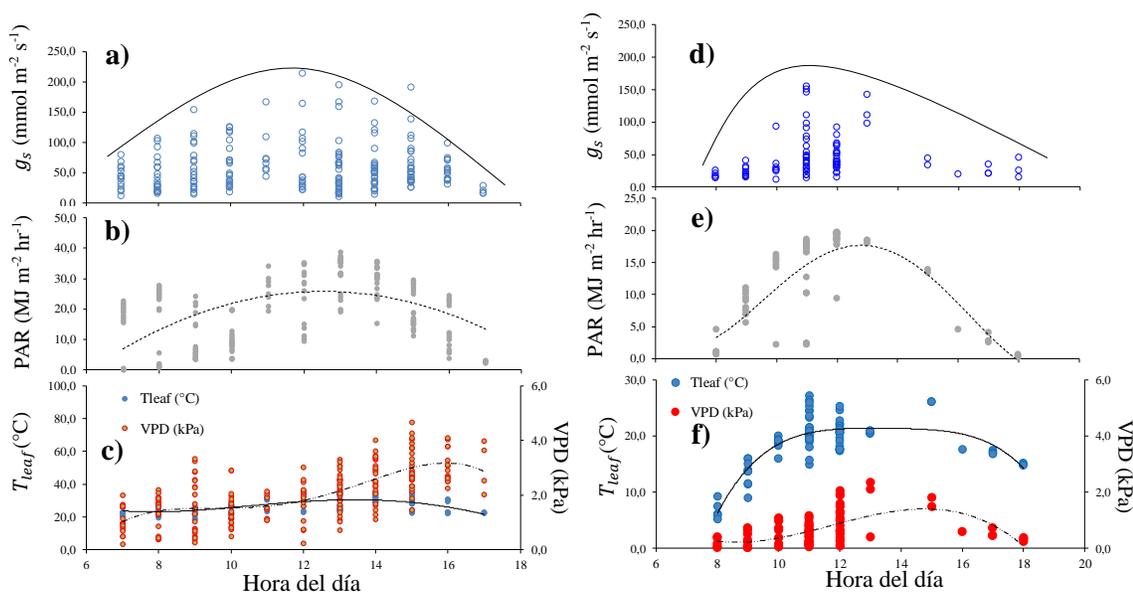


Figura IV-15 Comportamiento promedio horario para la respuesta vegetal (g_s) observada, y variables explicativas más influyentes sobre dicha respuesta para un día representativo en temporada seca **a) – c)**, y temporada húmeda **d)-f)**. PAR, radiación fotosintéticamente activa; temperatura de la hoja (T_{leaf}), y déficit de presión de vapor (VPD). Líneas punteadas y continuas indican para cada caso, la tendencia del comportamiento dentro de un día promedio en cada temporada.

En la figura anterior se puede observar claramente que la máxima actividad vegetal, valores altos de g_s , se produce en temporada seca (DS) y entorno al medio día. Mientras que en temporada húmeda (WS), la mayor actividad vegetal se registró antes del medio día con una declinación hacia el final de éste. Este comportamiento es muy similar al que presenta la temperatura de la hoja (T_{leaf}) y en menor medida la radiación PAR. Se observa que para ambas temporadas, VPD tiende a ser mayor después del medio día, incrementándose significativamente hacia el final de la tarde en temporada seca.

Considerando como base el comportamiento presentado anteriormente, realizamos el ajuste del modelo de Jarvis-Stewart. Para ello determinamos las funciones respuesta y estimamos los coeficientes de estrés para VPD (K_D), radiación PAR (K_Q) y VWC (K_W) para cada una de las dos profundidades, 10 y 50 cm, en la zona de raíces. Asimismo, determinamos los valores óptimos, máximos y mínimos para T_{leaf} , este fue integrado en el análisis dada su relevancia para explicar el comportamiento de g_s durante DS que es la temporada bajo interés por configurar la condición de estrés hídrico y la presencia de umbrales.

La Figura IV-16 entrega el comportamiento de las funciones respuesta. Mientras que la Tabla IV-10, entrega los valores estimados para los coeficientes de estrés, y otros parámetros relevantes para el ajuste. Por su parte, la Figura IV-17, entrega los valores simulados respecto a los valores observados considerando VWC a ambas profundidades en la zona de raíces. Se puede observar que en ambos casos RMSE es menor a la desviación estándar observada ($36,6 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y que el nivel de ajuste (R^2) es aceptable en términos de la alta variabilidad observada de g_s .

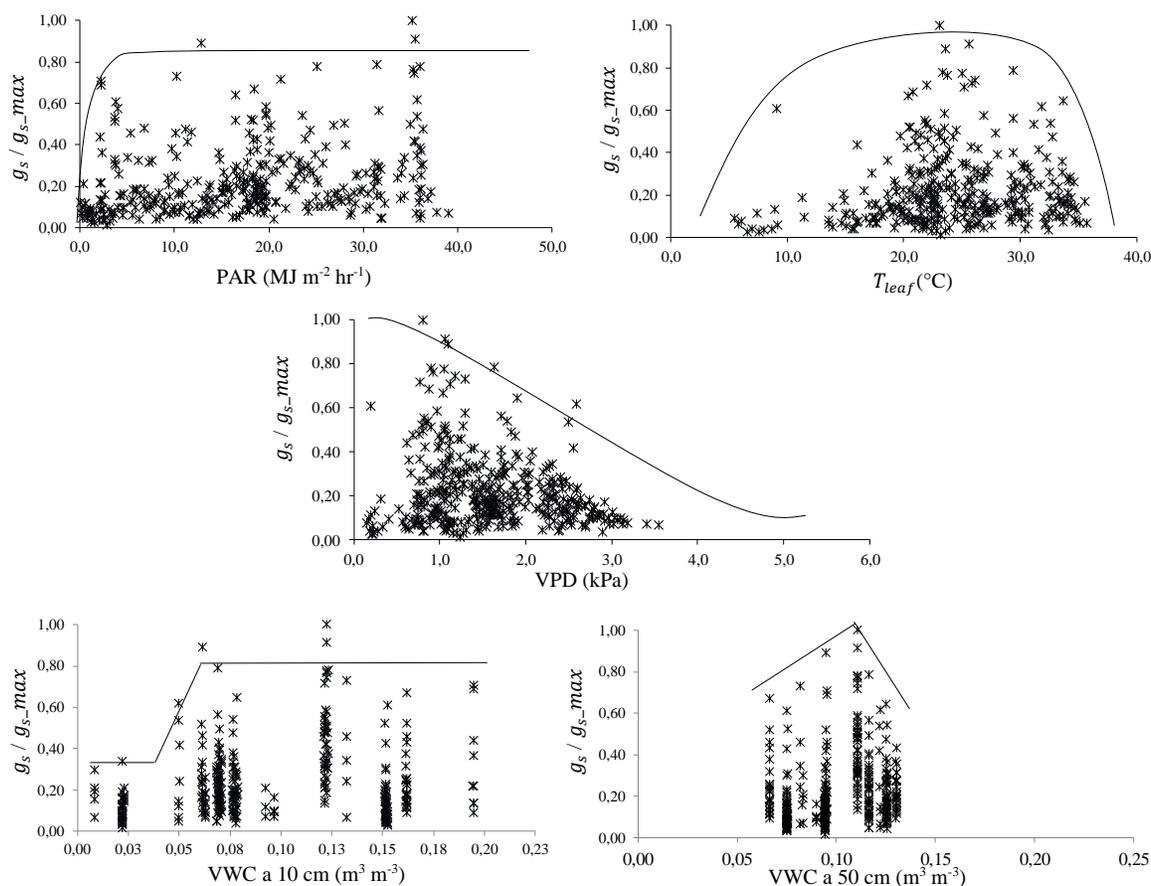


Figura IV-16 Funciones respuesta para las variables que permiten explicar la respuesta vegetal (g_s) en el modelo de Jarvis-Stewart (modelo JS). PAR, radiación fotosintéticamente activa; T_{leaf} , temperatura de la hoja; VPD, déficit de presión de vapor; VWC, contenido volumétrico de agua en el suelo, a 10 y 50 cm de profundidad en la zona de raíces. Las líneas indican el comportamiento o trayectoria aproximada de las variables que explican la razón g_s/g_{s_max} .

Tabla IV-10 Valores estimados para los coeficientes de estrés que determinan las diferentes funciones respuestas asociadas a las variables consideradas en el análisis incorporadas en el modelo Jarvis-Stewart. Adim: adimensional.

Símbolo	Descripción	Un.	Valores según profundidad de suelo (e , en cm)	
			$e=10$	$e=50$
k_Q	Coefficiente de estrés para rad. PAR	MJ m ⁻² hr ⁻¹	8,6	21,5
k_D	Coefficiente de estrés para VPD	kPa	0,05	0,4
k_W	Coefficiente de estrés para VWC	Adim	4,5	8,0
T_{low}	Temperatura mínima de la hoja	°C		2,7
T_{high}	Temperatura máxima de la hoja	°C		39,1
T_{opt}	Temperatura óptima de la hoja	°C	28	31
τ	Parámetro no-lineal para temp.	Adim	0,25	0,41

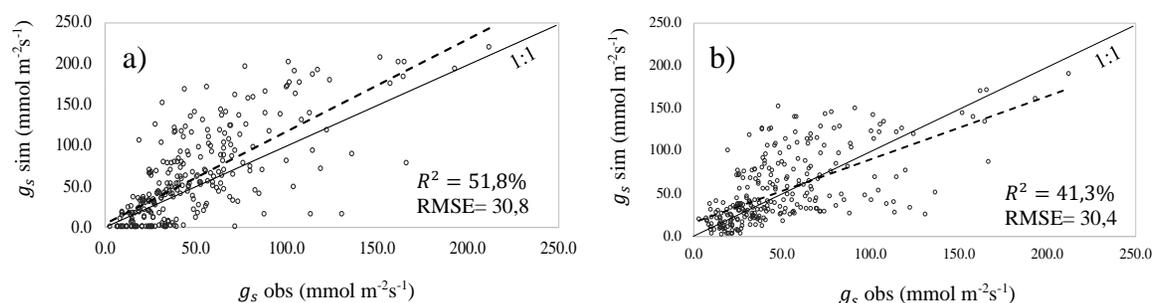


Figura IV-17 Comportamiento de los valores horarios simulados de la respuesta vegetal (g_s sim) con el modelo de Jarvis-Stewart (JS) respecto a los valores observados (g_s obs) considerando variaciones asociadas al contenido de agua en el suelo en la zona de raíces, **a)** 10 cm de profundidad, **b)** 50 cm de profundidad. R^2 , coeficiente de determinación; RMSE, raíz del error cuadrático medio.

- Efecto del valor umbral de agua en el suelo sobre la respuesta vegetal (g_s)

Se analizó la respuesta vegetal bajo condición de estrés hídrico, considerando como tales aquellas observadas en la temporada seca (DS) según se presentó en la Figura IV-14. Cabe señalar que el modelo de balance hídrico local posee un adecuado ajuste bajo estas condiciones siendo un 72,4% y 56,6% para los valores de VWC registrados a 10 y 50 cm en la zona de raíces. De la figura señalada se desprende que en DS a 10 cm, el contenido de agua se encuentra la mayor parte del tiempo en condición bajo punto marchitez permanente ($s < s_w$), y que durante la temporada húmeda logra una condición esporádica de $s > s^*$, coincidiendo con el desarrollo de los eventos de lluvia. Por el contrario, a 50 cm, el contenido de agua presenta una condición contrastante en tanto la mayor parte del tiempo $s(t)$ está en

condición $\gg s_w$ e incluso superior a s^* durante DS, excepto hacia fines de la temporada seca del 2011/2012.

De acuerdo con lo anterior, analizamos las situaciones cuando $s_w < s(t) < s^*$ y cuando $s(t) > s^*$, usando los parámetros s_E y $s_{E'}$ definidas en la Ec.(III.22) y Ec.(III.23). Así la Figura IV-18 entrega el comportamiento intra-diario de la respuesta vegetal observada y simulada usando el modelo JS, para las tres (3) temporadas secas (DS) bajo análisis: 2011/2012; 2012/2013 y 2013/2014. Las simulaciones se diferencian en el uso de la fracción de agua disponible. Mientras SE considera la teórica, SE' incorpora el umbral de contenido de agua en el suelo donde se genera el incipiente cierre estomático (s^*).

Como se puede observar, al incorporar el umbral que determina el incipiente cierre estomático (s^* en SE') en ambas situaciones, se logra un mejor ajuste de la respuesta vegetal simulada para la temporada seca (g_s (DS)) en comparación al uso de los valores asociados al punto de marchitez permanente (SE). Para el caso a 10 cm de profundidad en zona de raíces (Figura IV-19.a)), las diferencias en los valores de R^2 obtenidos son notorias, pasando de un 1,5% a un 31,5%. Mientras que para el caso de SWC registrado a 50 cm (Figura IV-19.b)) las diferencias en los indicadores del ajuste no son significativas. Para ambos casos la representación de la variabilidad de g_s es baja en tanto dicha respuesta está sometida a forzantes atmosféricas que se caracterizan por una alta variación intradiaria.

Durante la temporada seca (DS), el VWC a 10 cm, está en la mayor parte del tiempo en situación $s(t) < s_w$. Tal como se muestra en la Figura IV-19, el comportamiento de la conductancia modelada incorporando SE' se acerca al que presentaron los valores observados.

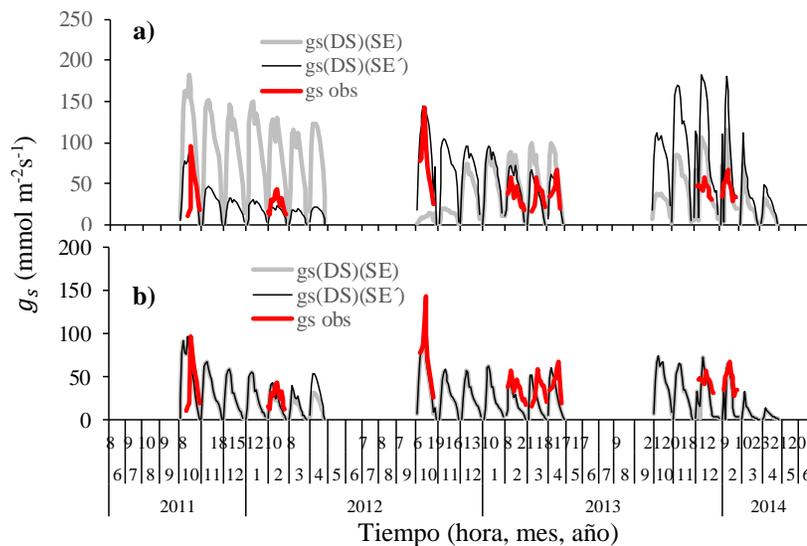


Figura IV-18 Comportamiento intra-diarario de la respuesta vegetal (g_s) bajo condición de estrés (DS) considerando la fracción relativa de agua disponible SE según Ec.(III.22) y aquella que determina el incipiente cierre estomático SE' según Ec.(III.23) para, **a)** sobre registros a 10 cm de profundidad, **b)** sobre registros a 50 cm de profundidad, en la zona de raíces. Líneas en color rojo representan los valores horarios observados de g_s para un día tipo en los meses con registros. En eje X se indica comportamiento promedio para un día en los meses con registros.

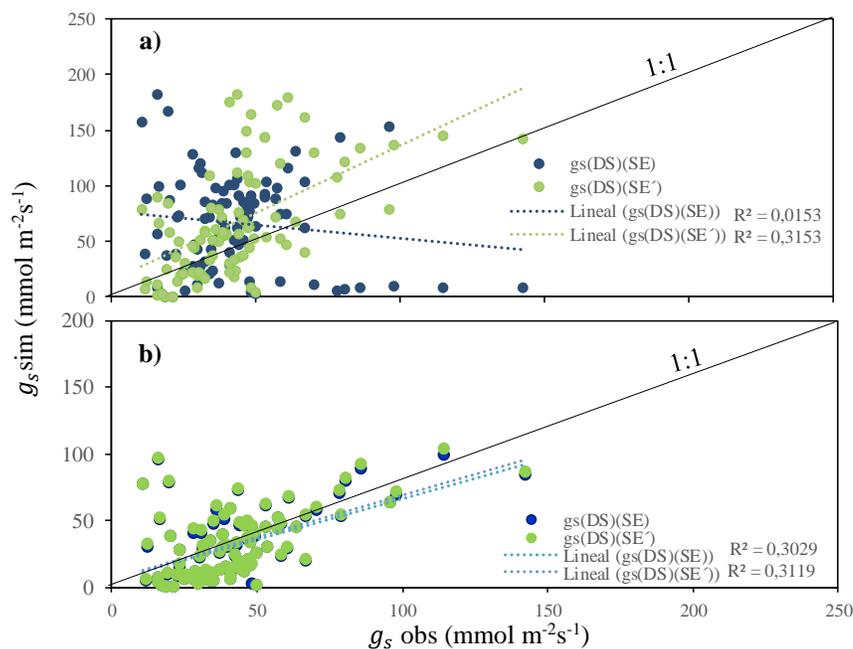


Figura IV-19 Valores simulados respecto a los valores observados. **a)** a 10 cm., **b)** a 50 cm de profundidad en la zona de raíces. Donde g_s (DS) es la conductancia estomática durante la temporada seca (DS). SE parámetro calculado según Ec.(III.22) y SE' parámetro calculado según Ec.(III.23).

Al incorporar en el modelo el valor de punto de marchitez permanente, este tiende a sobreestimar de manera significativa. Se observa la singularidad de los valores registrados en octubre de 2012 (año con lluvia sobre el promedio), siendo significativamente más altos que los observados el año anterior y el siguiente. Sin embargo, los restantes valores modelados para el este año (2012) son consistentes con los observados, a diferencia de la temporada 2011/2012 y 2013/2014 donde se observa nuevamente una sobreestimación. En el caso de VWC a 50 cm, no se observa una situación donde $s(t) < s_w$, por lo tanto, no se simuló g_s bajo tal condición de estrés hídrico.

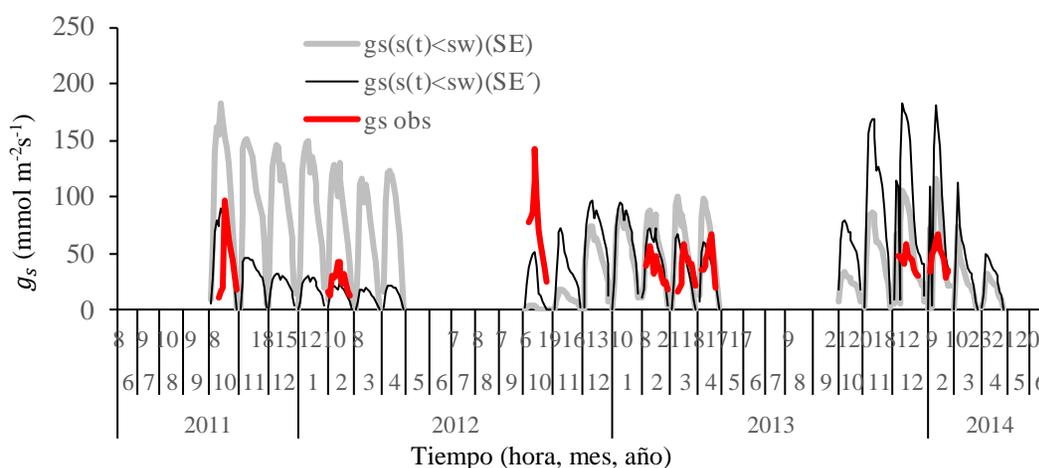


Figura IV-20 Comportamiento observado (en línea color rojo) y simulado de la conductancia estomática en situación cuando $s(t) < s_w$ para las temporadas secas (DS) con registro a 10 cm de profundidad en la zona de raíces. SE indica parámetro estimado según Ec.(III.22). Mientras que SE' indica que se ha incorporado el umbral s^* en el modelo (Ec.(III.23)). Eje X, indica tiempo.

En el caso del análisis de la respuesta horaria de la vegetación en condición de humedad $s_w < s(t) < s^*$, es posible observar que es una situación esporádica y transitoria (ver Figura IV-21). Usando los registros de VWC a 10 cm, fue posible representar g_s en el mes donde regularmente se observó la mayor actividad vegetal (oct-nov de 2012 y 2013). En dicho momento, los valores simulados de g_s incorporando el umbral s^* (SE'), presentan un comportamiento similar a los registros observados. Por su parte, a 50 cm, se identificó esta situación en abril 2012, para el cual no hay registros de terreno y donde se obtuvieron valores máximos teóricos del orden de $45 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

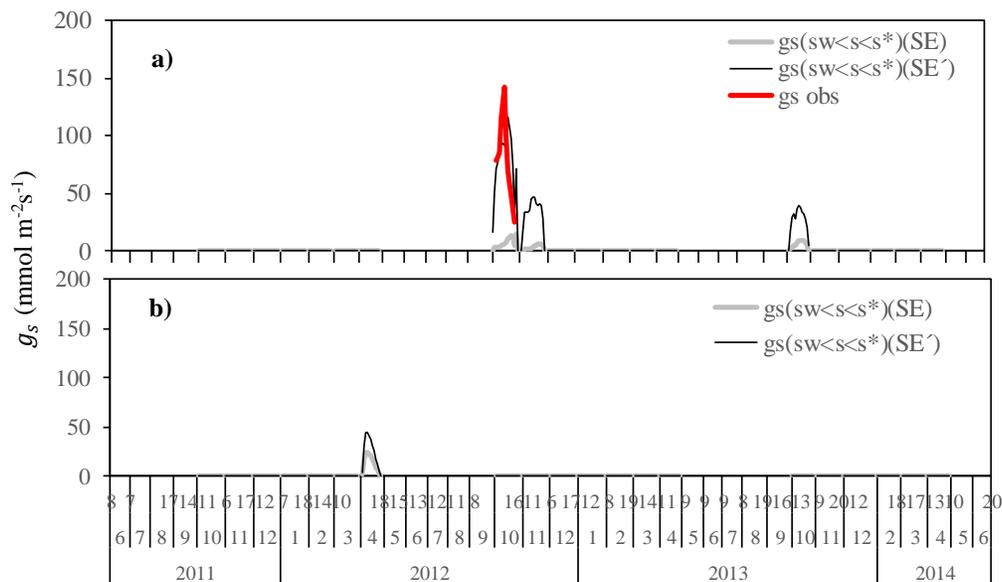


Figura IV-21 Comportamiento horario de la respuesta vegetal (g_s) en condición de contenido de humedad $s_w < s < s^*$, para las dos profundidades de suelo en la zona de raíces. **a)** 10 cm., **b)** 50 cm. En línea roja los valores de g_s observados. SE, ecuación que usa s_w (Ec.(III.22)). SE', ecuación que considera el umbral de incipiente estomático (Ec.(III.23)). En eje X se indica comportamiento promedio para un día en los meses donde se cumple la condición bajo análisis.

Finalmente tenemos el comportamiento de g_s cuando $s > s^*$, es decir, por sobre s_w en condición de adecuada hidratación para el desarrollo de la actividad fotosintética. Esta condición se observó sólo a 50 cm, de profundidad en la zona de raíces, donde la trayectoria temporal de $s(t)$ presenta la particularidad de ser anticíclica respecto a la temporada húmeda donde se concentra la lluvia. En la Figura IV-22.a) se observa que el comportamiento de g_s observado durante la temporada seca es similar al que se simula tanto usando SE como SE'. En ambos casos se representa adecuadamente la respuesta vegetal, aun cuando los coeficientes R^2 son relativamente bajos (del orden del 30%). No obstante, y teniendo en cuenta la alta variabilidad en el comportamiento de g_s , en ambos casos se representan las alzas en los meses de mayor actividad vegetal, como también una actividad estable durante el desarrollo de la temporada seca (entre ene-feb).

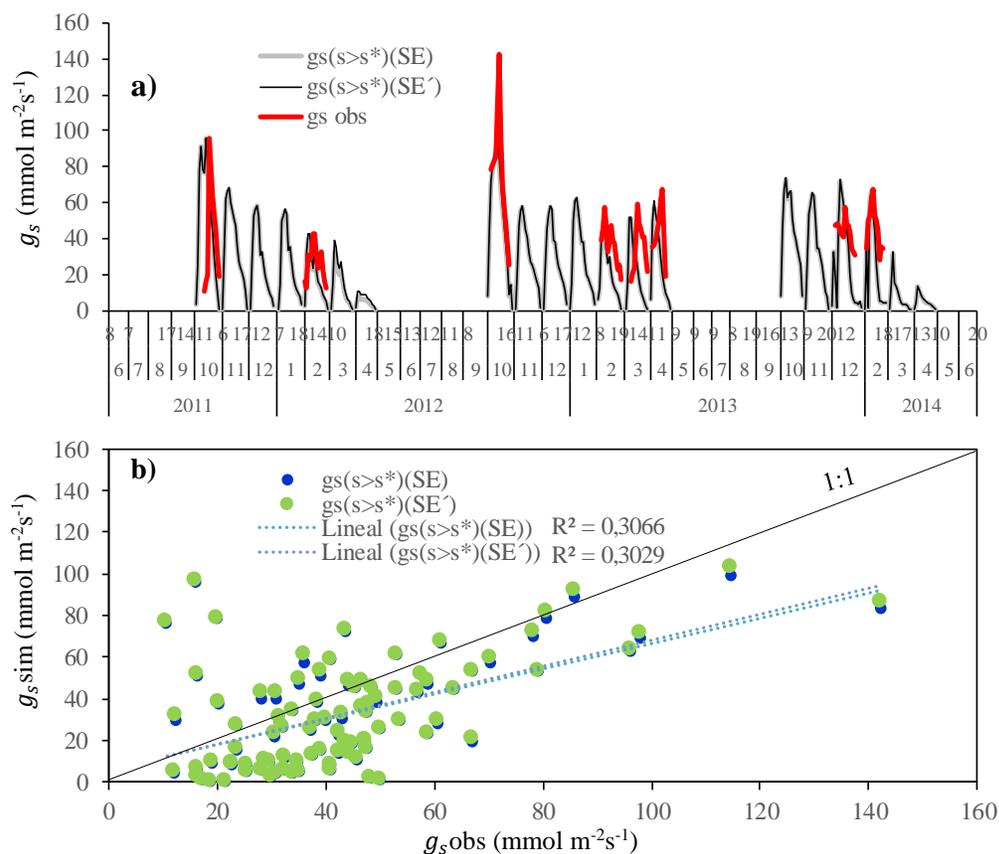


Figura IV-22 a) Comportamiento intra-diaro de la respuesta vegetal (g_s) bajo condición $s > s^*$, considerando la fracción de agua SE según Ec.(III.22) y aquella que determina el incipiente cierre estomático SE' según Ec.(III.23) para 50 cm. En eje X se indica comportamiento promedio para un día en los meses con registros. **b)** Valores simulados respecto a los valores observados. R^2 coeficiente de determinación.

V. DISCUSIÓN

*“La ciencia es todo aquello sobre lo cual siempre cabe discusión”
(José Ortega y Gasset)*

En este capítulo se discuten los principales resultados presentados para las tres ideas principales. A saber: (1) Impacto de la lluvia como macroforzante de la productividad inter e intra-anual de la vegetación aproximada mediante índices de vegetación, (2) la relevancia de los patrones temporales en la dinámica temporal de corto plazo de la respuesta de la vegetación, y (3) el uso de un modelo de balance hídrico local para determinar un contenido umbral de agua en el suelo y su efecto en el modelamiento de la actividad vegetal.

V.1 Impacto de la lluvia como macroforzante de la productividad inter e intra-anual de la vegetación

La dinámica de la productividad vegetal mostró una clara relación con la estacionalidad en el desarrollo de los eventos de lluvia, siendo consistente con lo señalado previamente por Noy-Meir (1973), Wiegand & Jeltsch (2000) y Wang et al. (2003). De acuerdo con lo presentado por Loik et al. (2004) para ecosistemas áridos y semiáridos de América del Norte, la frecuencia e intensidad de los eventos de precipitación registrados en nuestra área de estudio, mostraron una marcada heterogeneidad mensual y estacional, pero mantuvieron una tendencia anual relativamente estable. En particular y a diferencia de Wu & Chen (2012), quienes indicaron que la intensidad de la lluvia era el elemento relevante, encontramos que la frecuencia de la lluvia (λ) es un mejor descriptor, con un desfase temporal de la productividad de la vegetación derivada del EVI, similar a lo reportado por Bono et al. (2007).

El impacto de la estacionalidad de la lluvia se observó entre abril y agosto, período en el que se concentraron los eventos en el área de estudio. En general, los eventos de lluvia presentaron alta variabilidad intra-anual, con la mayoría de ellos llevando una corta duración inter-arribo, siendo de entre 2 a 3 días durante la estación húmeda. Si bien se registraron

algunos eventos durante la estación seca, estos fueron superados ampliamente por la demanda evaporativa, no observándose, por ende, un impacto en la respuesta de la vegetación.

Los resultados muestran que existe un desfase temporal desde el mes en que la precipitación se concentra (junio) hasta el mes en que la vegetación se vuelve fotosintéticamente activa (agosto-septiembre). León & Squeo (2004), Armesto et al. (2007) y Fernandes et al. (2015) indicaron que la brecha de actividad de la vegetación se ha desarrollado a partir de adaptaciones ecofisiológicas para sobrevivir a las frecuentes estaciones secas. Estas adaptaciones incluyen la formación de hojas duras, la activación de la zona más profunda del sistema de raíces para absorber agua y una reducción en la productividad durante la estación seca o verano. Esto último difiere sólo en lo temporal con los resultados de Roerink et al. (2003), quienes, para un ambiente similar, concluyeron que la vegetación aumentó su productividad inmediatamente después de los primeros eventos estacionales de lluvia, y manteniéndose por toda la estación húmeda.

Se observaron valores bajos de EVI en las temporadas de verano y otoño, alcanzando un mínimo en marzo-abril ($0,23 \pm 0,06$ unidades de EVI), cuando la actividad fotosintética y el crecimiento de la planta disminuyeron, ocurriendo la caída de frutos y el comienzo del período de receso vegetativo. En contraste, se observaron valores altos en septiembre - octubre ($0,36 \pm 0,08$ unidades EVI) cuando *A. caven* se encuentra en su fase de floración y genera nuevas hojas, ramas y ramillas. Además, esta fase es concurrente con el desarrollo máximo del estrato herbáceo, elemento característico de este tipo de ecosistemas de respuesta vegetal estacional. Este patrón temporal de productividad de vegetación derivada de EVI en el área de estudio es similar al descrito por Gerstmann et al. (2010), con valores máximos en septiembre / octubre (0,36 unidades EVI) y valores mínimos en marzo / abril (0,23 unidades EVI). Aronson et al. (1994), Hill & Donald (2003), Iglesias et al. (2010) y Fernandes et al. (2015), señalaron una clara respuesta unimodal con el máximo anual fuera de la estación lluviosa, es decir, máximos valores de mayor actividad fotosintética (*iEVI*) y de productividad total potencial (*mEVI*) con respuestas tardías, lo que es típico de un ecosistema estacionalmente seco según Vico et al. (2015).

Las series temporales de productividad de la vegetación presentaron un comportamiento no ergódico, en tanto función de autocorrelación (ACF) es periódica y no tiende a cero, manifestándose una dependencia temporal de corto plazo que se proyectaría en el largo plazo. De hecho, la actividad máxima de vegetación (*iEVI*) se correlacionó con el estado de vegetación en los cuatro (4) meses anteriores, similar a la productividad potencial total (*mEVI*), el que también presentó un coeficiente de autocorrelación estadísticamente significativo (valor negativo) en el noveno mes. Este último resultado también fue informado por Bono et al. (2007) y Fernández-Martínez et al. (2015), quienes señalan que el cambio en la productividad de la vegetación tiene un patrón de baja frecuencia, y los niveles de correlación podrían ser impulsados por el efecto acumulativo de las condiciones climáticas durante los meses previos.

El coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (r_p) indicó una relación directa pero débil entre las variables debido a la alta variabilidad temporal observada. Se puede señalar que la productividad máxima de la vegetación es una medida que se correlaciona significativamente con cualquiera de los dos descriptores de precipitación, mientras que la productividad potencial total solo presenta variaciones estadísticamente significativas con la frecuencia de precipitación (λ). En general, los estudios disponibles correlacionaron la respuesta de la vegetación con un descriptor de lluvia que estaba relacionado con la magnitud acumulada (mensual o anual). En este sentido, Gunnula et al. (2011) informaron un valor significativo del coeficiente de correlación ($r_p = 0,62$) entre el índice de vegetación (NDVI) y los eventos de lluvia en Tailandia, mientras que Jamali et al. (2011) informó correlaciones entre 0,5 y 0,7 para Malí, Níger y Sudán, con precipitaciones anuales promedio de 350 mm año⁻¹, 519 mm año⁻¹ y 320 mm año⁻¹ respectivamente. Shekeine et al. (2015) también indicó un coeficiente de correlación estadísticamente significativo similar a los presentados.

En los resultados de la función de correlación cruzada (CCF), observamos un desfase en la influencia máxima de la lluvia sobre la productividad de la vegetación de entre 2 y 5 meses. Estos resultados son similares a los meses de latencia reportados por Bono et al. (2007) para la zona semiárida de Sicilia, los que se explicarían por la lenta respuesta de la vegetación leñosa, en nuestro caso representada por *A. caven*. Por el contrario, Iglesias et al. (2010)

notaron que el CCF entre el índice mensual de lluvia y vegetación (NDVI) fue estadísticamente significativo ($p < 0,05$), existiendo un desfase de un mes. Del mismo modo, estos autores detectaron altas correlaciones en 13 meses de latencia similares a los reportados en esta investigación. Debido a que observamos dos tipos funcionales de plantas diferentes: perennes y deciduas en el área de estudio, podemos decir que el *mEVI* máximo representa la suma de su productividad (vegetación herbácea y leñosa), mientras que el mínimo solo representaría la respuesta de la vegetación perenne (*A. caven*).

Los resultados también indican que los descriptores de lluvia explicaron un alto porcentaje de la varianza temporal de la productividad de la vegetación. Usando un análisis de escala anual, estos valores fueron cercanos al 85%. Estos porcentajes son consistentes con los valores informados por Contreras et al. (2011) y Mendez-Barroso et al. (2009), quienes utilizaron descriptores EVI integrados en el tiempo y la magnitud acumulada como un descriptor de precipitación, obteniendo $r^2 = 91\%$ y $r^2 = 76\%$ para dos zonas semiáridas en México.

Se observó que un cambio en una unidad λ incrementó la respuesta de la vegetación en un promedio de 2,9 unidades *iEVI* y 20,1 unidades *mEVI*. Mientras que en el caso de α , este cambio fue significativamente menor, con 1,4 unidades *iEVI* y 9,9 unidades *mEVI*, respectivamente. En términos biológicos, λ tuvo un efecto acumulativo en la respuesta de la vegetación, que fue más significativo en la productividad potencial total (*mEVI*), porque esta última refleja la respuesta integrada de todos los tipos de vegetación presente (arbustos y hierbas). Por el contrario, *iEVI* reflejó un momento específico en el desarrollo vegetativo (actividad máxima) y coincidió temporalmente con el punto en que la vegetación herbácea alcanza un máximo en su respuesta.

Esta relevancia de la frecuencia de la precipitación sobre la dinámica de la productividad de la vegetación fue reportada explícitamente por Gillespie & Loik (2004), quienes demostraron que la frecuencia de precipitación es altamente relevante debido a la variabilidad natural, y también porque se registra un número limitado de eventos de precipitación por año. Asimismo, Dalmolin et al. (2015) afirmaron que una mayor

frecuencia y una mayor duración de la estación seca afectarían más a las especies herbáceas que a las especies perennes (leñosas) y como consecuencia, se debería observar un aumento en la actividad máxima y una disminución en la productividad potencial.

Nuestros resultados muestran que la frecuencia de precipitación (λ) tuvo un efecto más relevante que la intensidad de la precipitación en la dinámica estacional del EVI. Por lo anterior, y considerando los posibles cambios en los regímenes de lluvia asociada al cambio climático, la productividad de la vegetación -potencial total y máximo- en el área de estudio debería continuar con una tendencia a disminuir, aunque levemente. Sin embargo, podría hacerse más notoria con respecto a los escenarios de simulaciones recientes que indican que los eventos de lluvia serán menos frecuentes, pero más intensos, coincidiendo con una disminución en la duración de la estación lluviosa (Meza et al., 2018).

Estos resultados deben considerarse cuando se evalúan los cambios en el régimen de lluvia a mediano y largo plazo en ecosistemas estacionalmente secos (SDE por sus siglas en inglés) (Vico et al., 2015), en tanto son similares a los observados en otros países de sud América (e.g. *campo limpo* en Brasil, *sabana de Acacia* en Paraguay), África (e.g. *foret Claire* y *miombo*), Europa (e.g. maquis) y norte América (e.g. *chaparral* y *sabanas de Encinos* en México y Estados Unidos), por nombrar algunos.

V.2 Respuesta de la conductancia estomática (g_s) a los patrones estacionales de disponibilidad de agua a diferentes profundidades de suelo en la zona de raíces

Se implementó un registro continuo de variables atmosféricas a escala de copa (canopia) y de contenido volumétrico de agua en el suelo cubriendo la zona de raíces de la formación de matorral tipo sabana dominada por *Acacia caven*, cuyo comportamiento temporal en función de la lluvia fue descrito en el acápite anterior. Con base en lo señalado, se registró la conductancia estomática (g_s) de dicha formación en el transcurso de temporadas secas y húmedas entre junio 2011 y junio 2014, significativamente diferentes en cuanto a la cantidad anual de lluvia registrada y condiciones microclimáticas de sitio.

De acuerdo con lo señalado en el acápite V.1 anterior, los antecedentes analizados indican que la formación de *Acacia* bajo estudio presenta una respuesta temporal típica de aquellas sometidas a rápidos cambios hidroclimáticos interanuales, donde la estación seca es cálida y con ausencia total de eventos de lluvia.

- Variabilidad vertical del contenido de agua en el suelo

Los resultados indican que la formación de *Acacia* estudiada muestra una respuesta temporal típica cuando está sometida a rápidos cambios hidroclimáticos interanuales, donde la estación seca es cálida y carece de eventos de lluvia. Según Meza et al. (2018), las variaciones interanuales estarían reguladas en gran medida por la Oscilación El Niño-Sur, que induce anomalías de precipitación durante las fases El Niño / La Niña.

Los valores de g_s se explicaron de manera significativa pero débilmente por las variables atmosféricas (alrededor del 5%), aumentando a 19,5% al incorporar ajustes estacionales. Este análisis estacional permitió identificar la relevancia de variables que no lo son si se utiliza la serie completa. Específicamente, el ajuste para la estación seca ($n_D = 227$ registros horarios para la estación seca) muestra una mejor correlación (r) en comparación con la estación húmeda ($n_W = 102$ registros horarios para la estación húmeda). Esto es consistente con lo obtenido por Rabb et al. (2015) en un ambiente dominado por una sabana de *Acacia caven* en Chile central. Sin embargo, los autores clasificaron el comportamiento de esta especie como isohídrico, diferente de los resultados aquí obtenidos en tanto se muestra una correlación flexible con las variables ambientales, especialmente con VWC, lo que sugiere un comportamiento anisohídrico determinado por las condiciones de sitio, en línea con lo que establece Feng et al. (2018).

Si bien PAR y VPD se informan sistemáticamente como variables explicativas relevantes para representar g_s (Raab et al., 2015; Matsumoto et al., 2005), rara vez se mencionan otras como la velocidad del viento (W_v) y la temperatura de la hoja (T_{leaf}). VPD es una variable determinante en todos los modelos basados en factores atmosféricos a nivel de dosel (Meza

et al., 2018; Ou et al., 2014). Sin embargo, en esta investigación la incorporación de VPD fue diferente de lo que informó Granier et al. (1999) y Gao et al. (2002), ya que evitamos el uso conjunto de los registros de temperatura y humedad relativa del aire, junto con VPD, en tanto esto induciría la circularidad. No obstante, los resultados reportados son consistentes con Huang et al. (2011) quienes informaron que los valores altos de VPD (> 2 kPa) ejercen un control significativo sobre la conductancia estomática y que cuando estos valores disminuyen (< 1 kPa), la variación de g_s estaría directamente asociada a la radiación PAR.

Los resultados muestran que la incorporación de VWC complementó a las variables a nivel del dosel y mejoró la representación temporal de la conductancia estomática, principalmente cuando se considera un ajuste estacional, similar al reportado por Oren et al. (1998), Irvine et al. (1998), y Huang et al. (2011), entre otros. Una contribución significativa de VWC en los primeros 10 cm de la zona de raíces, fue informado por Meza et al. (2018) quienes, basados en un estudio realizado en un ecosistema similar en el centro de Chile, determinó que esta variable fue el principal activador de respuesta del ecosistema.

Cuando se utiliza la serie completa (CS) de los datos horarios observados ($n = 329$), la integración de VWC en la forma de REW, contribuyó con menos del 5% en la representación de la varianza. Esta contribución fue evidente principalmente en los meses de agosto y octubre, cuando registramos un incremento en la actividad de la planta y, en menor medida, durante el período sin lluvias, entre enero y marzo. El último período también se caracterizó por un incremento en los niveles de PAR y VPD, por lo que se consideraron como variables dominantes. En este sentido, Williams et al. (1998), utilizando un modelo de tipo SVAT (transferencia suelo-vegetación-atmósfera), determinó que cuando el contenido de agua del suelo es bajo y el VPD es alto, las variables atmosféricas predominan en el proceso de respuesta estomática.

Con respecto al ajuste estacional (K), la contribución de REW a R^2 es aproximadamente de un 27%, con errores absolutos entre 23,0 y 24,5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y MCE entre 0,16 y 0,10, sin diferencia significativa entre las profundidades en la zona de raíces. Nuestras estadísticas

fueron cercanas a las reportadas por Raab et al. (2015), para la misma formación de *Acacia* en Chile central.

Los resultados generados tanto realizando el ajuste con la serie completa (CS) como en un ajuste estacional (K), permiten sugerir que la estacionalidad tiene un efecto significativo relacionado principalmente con un aumento en la disponibilidad de agua en el suelo. Esto último está en línea con los informes de Harris et al. (2004), Oren & Pataki (2001), y Oren et al. (1998), quienes declararon que la variabilidad en la respuesta estomática se ve afectada por la variación en el contenido de agua en la zona de raíces.

Debido a la alta variabilidad diurna de g_s , el desmepeño del modelo, en relación con las variables consideradas en el análisis, fue en general, moderado. Dada la configuración del modelo de regresión $g_sSIM = e^{\beta_j X}$, se obtuvieron valores simulados por debajo de los observados. En cualquier caso, tanto los valores observados como los estimados, en sus promedios y máximos, son consistentes con los informes de Xu & Baldocchi (2003), Mediavilla & Escudero (2004), Matsumoto et al. (2005), Uddling et al. (2009) y Raab et al. (2015). El análisis estacional implementado, similar en alcance a Matsumoto et al. (2005) y Huang et al. (2011), presentaron valores máximos entre 180 y 210 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, para la fase con mayor actividad de la planta durante una etapa temprana de la estación seca; es decir, entre octubre y noviembre. Complementando estos hallazgos, obtuvimos valores entre 40 y 100 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en las fases media y tardía de la estación seca (entre febrero y marzo) que son similares a los valores informados por Raab et al. (2015).

El comportamiento de la serie de errores de residuos (μ) muestra un patrón similar tanto cuando se realiza un ajuste usando CS como cuando se considera el ajuste estacional (K). Se observó una subestimación más pronunciada para las variables atmosféricas y, en general, un comportamiento más estable para VWC a diferentes profundidades en la zona de raíces. En todos los casos analizados, los valores de μ varían entorno a 1,0, lo que muestra que, en general, los valores estimados fueron insesgados.

Del mismo modo, los resultados obtenidos permiten señalar que la formación de *Acacia* posee un sistema radicular altamente activo en los primeros 100 cm del suelo y que muestra adaptaciones evidentes a las condiciones hídricas del suelo, lo que le permite a la especie hacer un uso extensivo del agua acumulada en el perfil después de los eventos de lluvia. Según Roman et al. (2015), las especies de plantas que crecen en condiciones de sequía estacional, como la que se estudia aquí, podrían disminuir el potencial hídrico de las hojas durante la sequía al sostener g_s relativamente altos y, por lo tanto, una alta asimilación de carbono, pero volviéndose más susceptibles a fallas hidráulicas al mediodía.

En cuanto a las limitaciones del análisis realizado, primero, está restringido a los valores observados, y segundo, es sitio-específico. El primero se ha superado parcialmente, ya que contamos con registros meteorológicos para tres condiciones contrastantes: un año extremadamente seco (2011), un año húmedo (2012) y dos años secos (2013–2014), que proporciona un rango más amplio con respecto al comportamiento del medio ambiente en estudio. La segunda limitación está asociada con la restricción inherente del análisis de regresión que evalúa la correlación, pero no necesariamente la causalidad.

V.3 Ajuste de un modelo de balance hídrico local para determinar un contenido umbral de agua en el suelo y su efecto en el modelamiento de la actividad vegetal

La presencia de un basamento impermeable indiferenciado con altos contenidos de arcilla en el horizonte hasta los 180 cm, y la ocurrencia de períodos de lluvia concentrados en ciertos meses durante la estación fría-húmeda, determinaron las condiciones en que se realizó el balance hídrico del sitio. La alta densidad de raíces finas en los primeros horizontes del suelo (entre 0-30 cm) fueron consistentes con los valores de índice de porosidad (ϕ) considerados en la estimación de $L(s(t))$ (drenaje profundo) y en consecuencia las estimaciones de conductividad hidráulica. Los valores de índice de poros son similares a los reportados por Oren et al. (1998) y Miller et al. (2010), mientras que los valores de K_s resultaron

característicos y representativos de suelos arcillosos de acuerdo con parámetros de Van Genuchten et al. (1991).

El modelo hídrico local estuvo basado en el enfoque de balance de masa asociado a un área acotada, el cual corresponde a un método comúnmente usado a escala de sitio según Oren et al. (1998) y Matsumoto et al. (2005). Si bien en su unidimensionalidad, el modelo posee una estructura que incorpora explícitamente todos los factores que afectan el abastecimiento de agua en el suelo, así como también parámetros que son simples de determinar con mediciones en terreno (Seyfried & Wilcox, 2006). De acuerdo con lo anterior, el modelo permite representar de manera simple el comportamiento del contenido de agua en el suelo evitando entregando una clara trazabilidad de los resultados.

Los valores de $s(t)$ modelados a 10 cm, muestran una influencia directa de variables atmosféricas, principalmente PAR y VPD, mientras que el comportamiento del agua del suelo a 50 cm, no estuvo relacionado con la estación lluviosa. Estos resultados son consistentes con los de Oren et al. (1998) quienes observaron efectos de forzamiento externo hasta 30 cm, para *P. palustris*. Sin embargo, este último comportamiento a 50 cm, no ha sido identificado en otras situaciones similares, lo que indica condiciones específicas del sitio que permiten a *A. caven* sobrevivir a condiciones de sequía recurrentes.

Tal como se señaló, $ET(s(t))$ es uno de los procesos dominantes durante la estación seca. Los valores estimados fueron consistentes con los registrados por Raab et al. (2015) y Meza et al. (2018) con el procedimiento Eddy Covariance, para un sitio de similares características de suelo y vegetación cercana al área de este estudio. Los análisis que aquí se presentan, permiten constatar la dominancia de este proceso físico-biológico integrado, representando un 77% respecto al total de lluvia caída. Este es un elemento característico en climas semiáridos donde 7 u 8 meses son secos y de alta radiación (Laio et al., 2001; Montaldo et al., 2008 y Huang et al., 2011). Asimismo, el porcentaje estimado en el balance es similar al presentado por Oren et al (1998), Ogle & Reynolds (2004) y Miller et al. (2010) desarrollado en ecosistemas similares.

El umbral de intercepción ($\Delta = 1,75$ mm) calculado en base a mediciones realizadas durante la temporada húmeda del 2013, fue similar al establecido por Laio et al. (2001) y Montaldo et al. (2008) para un ecosistema con dominancia de especies leñosas tipo matorral. Este puede considerarse como representativo para un año promedio en cuanto a precipitaciones, no obstante, está sujeto a diversas fuentes de variación, siendo una de ellas la densidad y estructura de la copa o dosel.

El modelo entregó valores $Q(s(t), t)$ para temporada húmeda del 2012, equivalente al 27% de la precipitación neta estimada para dicho año. El origen del proceso de escorrentía superficial estuvo asociado a la saturación del suelo en su capa de 0-30 cm. Los datos muestran que este horizonte es determinante al momento de almacenar agua disponible para la vegetación, principalmente en el contexto de una dinámica dominada por pérdidas (ds/dt negativos). Por su parte, la percolación profunda (L) no es significativa en todo el horizonte analizado. El porcentaje total respecto a la lluvia neta no superó el 2,5%, lo cual resulta consistente con el comportamiento de $s(t)$ observado a ≥ 100 cm. Esta baja capacidad de drenaje observado en el período puede estar asociada a la presencia de un 50% de arcilla en todo el perfil en la zona de raíces, lo que limita fuertemente el movimiento vertical por gravedad entre capas comparado con suelos de texturas más livianas. En general, el modelo de balance hidrológico capta los principales elementos del clima mediterráneo semiárido reportados en Laio et al. (2001), Montaldo et al. (2008) y Huang et al. (2011).

En cuanto al ajuste de los valores $s(t)$ modelados respecto a los observados, es posible señalar que estos son mejores a 10 y 30 cm. Heathman et al. (2012) reportaron resultados similares ajustados a un modelo multicapa para la misma profundidad. Por su parte, Walker & Langridge (1996) aplicaron un modelo de dinámica del agua llamado WATDYN a un ecosistema semiárido y obtuvieron coeficientes de correlación (r) alrededor de 0,30 y 0,71 para suelos arcillosos a 50 cm de profundidad. En este estudio, las capas con profundidades mayores a 30 cm, mostraron una baja relación con la estación húmeda, lo que reduce el poder predictivo del modelo. Sin embargo, este representa el comportamiento de $s(t)$ durante la estación seca con una tendencia similar a los valores observados. En este sentido, cuando la frecuencia de lluvia es alta (i.e. $\lambda > 1$ evento cada 2 días), $s(t)$ responde rápidamente incluso

a pulsos de lluvia de muy baja intensidad (i.e. $\alpha < 1 \text{ mm evento}^{-1}$). En los casos en que la frecuencia de lluvia era baja, el modelo también mostró baja sensibilidad.

Respecto a los valores umbrales de $s(t)$ estimados y que generan un incipiente cierre estomático, estos variaron de acuerdo con la profundidad en que se desarrolló el análisis. Los valores iniciales de s^* considerados fueron 0,35 y 0,20, es decir, 17,5 mm y 51 mm para profundidades 10 y 50 cm respectivamente. Luego de 250 iteraciones, los valores de s^* que generan los mejores ajustes entre la serie observada y simulada, fueron 0,29, equivalente a 14,5 mm, y 0,15, equivalente a 39,5 mm, correspondientes al 60,7% y al 47,6% del total del agua potencialmente extraíble por la planta ($s_{fc} - s_{min}$) a las profundidades señaladas. Los valores estimados a 10 cm, son similares a los reportados por Raab et al (2015) en otra comunidad de *A. caven* cerca al área de estudio.

Los valores umbrales estimados fueron diferentes dependiendo de la profundidad, y en general, menores que los reportados por Laio et al. (2001), Porporato et al. (2001) y Borgogno et al. (2010). Estas estimaciones resultaron más cercanas al punto de marchitez (s_w), lo que indica un rango más amplio en la fracción del agua disponible respecto al rango teórico comúnmente considerado ($s_{fc} - s_w$). Los valores de umbral más bajos a 50 cm, indicaron una capa de suelo que podría actuar como un depósito de agua que la vegetación podría usar durante las estaciones secas. Esto ha sido reportado por Moran et al. (2010), quienes establecieron que formaciones vegetales en ecosistemas semiáridos pueden usar agua superficial seguido de un pulso de precipitación y posteriormente acceder a aguas subsuperficiales, no subterráneas, durante períodos secos.

En cuanto a los valores g_s modelados usando Jarvis-Stewart (JS), resultaron ser similares a los reportados por Matsumoto et al. (2005), Huang et al. (2011) y Raab et al. (2015) para la vegetación de matorral creciendo en un ecosistema estacionalmente seco. En general, se observó una respuesta máxima de la planta alrededor del mediodía, con una disminución rápida al atardecer. Estacionalmente, la respuesta de la planta tiene una relación directa con el contenido de agua del suelo, aun cuando no es posible determinar un comportamiento

netamente isohídrico, ya que, si bien su respuesta disminuye en la estación seca y en la primera mitad de la húmeda, es máxima al inicio de la temporada seca, cuando las lluvias ya han finalizado, manteniéndose estable en torno a $60 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Los valores de los coeficientes de estrés usados en el ajuste del modelo Jarvis-Stewart (JS) son similares a los informados por Raab et al. (2015), Ding et al. (2014) y Matsumoto et al. (2005). Los coeficientes de estrés a 50 cm, fueron significativamente mayores que a 10 cm. Los coeficientes de correlación y RMSE estuvieron dentro de los rangos reportados en la literatura para estudios desarrollados en ecosistemas similares (Raab et al., 2015 y Gerosa et al., 2012). Del mismo modo, tanto a 10 como a 50 cm, de profundidad en la zona de raíces, se obtuvieron mejores ajustes respecto a los valores g_s observados usando SE', el cual incorpora el umbral de contenido de humedad del suelo que provoca el incipiente cierre estomático. Un enfoque similar fue utilizado por Granier et al. (2000) quienes cambiaron s_w por s_{min} para definir agua extraíble disponible para la planta (REW).

Al respecto, las simulaciones de g_s para estación seca (DS), resultaron ser consistentes con los valores observados y aquellos reportados por Raab et al. (2015) para un ecosistema dominado por *Acacia*. En este sentido, se destaca que el modelo implementado incorporando el valor umbral s^* , representa adecuadamente la dinámica de g_s dentro de la estación seca; esto es, se obtienen altos valores al inicio de la estación (cerca de $120 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), decreciendo en la medida que $s(t)$ disminuye hasta que se inician los primeros eventos de lluvia.

Un elemento no reportado a la fecha es la dominancia de $s(t)$ a 50 cm, sobre el comportamiento temporal de g_s . Su desarrollo en desfase respecto a la estación húmeda determina una fuente de agua para la planta en períodos de escasez. Esto queda representado, primero en que no se observó un estado donde $s(t) < s_w$, y segundo, en que los coeficientes de correlación (r) estimados para los valores modelados de g_s fueron cercanos a 0,55-0,57, en condiciones cuando $s_w < s(t) < s^*$ y lógicamente cuando $s(t) > s^*$, lo que se considera altos en la representación de este tipo de procesos con alta variabilidad intra-diaria. Estos

últimos valores fueron observados usando SE', es decir, incorporando explícitamente el umbral en la determinación de la función respuesta del contenido de agua en el suelo en el modelo JS.

La variación temporal de g_s en relación con la dinámica del contenido de agua del suelo puede identificar cambios significativos principalmente en meses en que las plantas generan nueva biomasa (octubre - noviembre). Al respecto, *A. caven* debe considerarse como una planta con un alto nivel de eficiencia en el uso del agua debido a que es capaz de extraer más allá del umbral considerado como de marchitez permanente (estimado para maravilla), incluso llegando a valores cercanos a $0,06 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, lo que, a 50 cm, equivale a 30 mm y mantenerlos durante la estación seca. Estas condiciones son similares a otros ecosistemas mediterráneos semiáridos como Encinares en Italia y Francia (Cudennec et al., 2007).

A diferencia de lo señalado por Reichstein et al. (2002) quienes observaron que la eficiencia en el uso del agua disminuye con el estrés hídrico, porque las plantas no solo transpiran sino que también disminuye la ganancia de carbono en alrededor de un 90% durante la sequía, en esta investigación tanto a 10 como a 50 cm en la zona de raíces, la vegetación responde con una actividad de su sistema radicular superficial, que comúnmente se ve afectado por el desarrollo de los umbrales de contenido de agua en el suelo. Asimismo, en la parte del sistema radicular que se desarrolla bajo los 30 cm, y en nuestro caso desde los 50 cm, la respuesta de la planta no se ve afectada por la aparición del valor umbral de humedad del suelo durante la estación seca, haciendo que la productividad no se detenga frente a cambios bruscos en las condiciones hidrológicas del sitio.

VI. CONCLUSIONES

*“Finalmente, de tan poco dormir y tanta lectura, su cerebro se secó y se volvió completamente loco.”
(Miguel de Cervantes en “Don Quijote”)*

En este capítulo se presentan las principales conclusiones del estudio. Estas han sido ordenadas de acuerdo con los temas tratados en el desarrollo de los capítulos anteriores.

Respecto al impacto de la lluvia como principal forzante de la respuesta vegetal, se puede señalar en general, que existe una correlación significativa entre la frecuencia de precipitación y la productividad de vegetación aproximada mediante el uso de índices de vegetación EVI.

En lo particular, se determinó una clara adaptación de esta comunidad vegetal a una alta variabilidad de lluvias inter e intra-anales y, por ende, a un uso directo de estos pulsos, pero siendo extensivos en el tiempo. Su comportamiento estacional permitió identificar que la productividad vegetal potencial tiene una autocorrelación significativa con hasta 4 meses de retraso. Este retraso representa la respuesta conjunta de los arbustos y hierbas asociados con el ciclo de vida y sus estrategias de adquisición y uso de los recursos de estos dos grupos funcionales principales observados en el área de estudio. Por el contrario, la intensidad (α) de los eventos de lluvia en el pasado no fue relevante para la dinámica vegetal representada por el EVI, particularmente en la productividad potencial total. Del mismo modo, los pulsos de lluvia durante la estación seca no son biológicamente relevantes para la respuesta de la vegetación, ya que estos pulsos se evaporan rápidamente sin ser capturados por el sistema radicular de la planta.

Es relevante indicar que cambios marginales en la frecuencia de los pulsos acumulados generaron un cambio relevante tanto en la productividad máxima de la vegetación como en la productividad potencial total. Por el contrario, los cambios en la intensidad acumulada no mostraron un efecto significativo sobre la productividad vegetal.

Respecto al efecto de los patrones estacionales del contenido de agua en el suelo a diferentes profundidades en la zona de raíces sobre la respuesta vegetal, (g_s), es posible concluir que su dinámica temporal presenta una clara relación no sólo con variables atmosféricas a nivel de dosel, especialmente T_{leaf} , PAR y VPD, sino también con la dinámica de VWC a diferentes profundidades en la zona de raíces.

En términos particulares, es posible señalar que la dinámica de VWC observada más allá de los 50 cm, no se ve afectada por forzantes atmosféricas e indica una directa relación con los eventos de precipitaciones anuales. Del mismo modo, se identificó un comportamiento en desfase observado para VWC a 50 cm y la estabilidad temporal los registros de VWC a ≥ 100 cm, lo que permiten acotar el efecto de esta variable y en general de las condiciones atmosféricas sólo a las capas superiores del suelo (hasta los 10 cm).

Al respecto, VWC determina la fluctuación estacional en la serie simulada, siendo un aporte relevante para los niveles de eficiencia de los modelos que permiten simular g_s . Considerando lo anterior, es posible establecer que se logra una ganancia en la representación temporal de g_s con base en variables atmosféricas a escala de canopia cuando se incorpora VWC en la zona de raíces. De acuerdo con lo anterior, no se identifica un uso diferenciado del agua en la zona de raíces dependiendo si es estación seca o húmeda, sino una actividad constante de todo el sistema radicular a los 100 cm, respecto a la captación de agua disponible. Esta podría considerarse como otra adaptación de esta especie, que es necesario estudiar en mayor detalle.

Respecto a la respuesta estomática bajo condiciones umbral en el contenido de agua en el suelo a diferentes profundidades en la zona de raíces, se puede concluir que es necesaria la separación de las capas en dos profundidades principales: la primera superficial hasta los 50 cm, y una segunda subsuperficial desde los 50 cm y hasta los 100 cm. Lo anterior determinado por el marcado comportamiento de esta última fuera de la fase en que se desarrollan las precipitaciones y para la cual, el comportamiento umbral de contenido de agua en el suelo no es significativo como lo es en la capa superior.

El modelo de balance hidrológico local logra capturar la variabilidad temporal de la humedad del suelo observada en la zona de raíces. Asimismo, es capaz de representar adecuadamente el comportamiento en desfase respecto a la estación lluviosa, observado a los 50 cm de profundidad. Dado el comportamiento observado del contenido de agua en el suelo a ≥ 100 cm, es posible señalar que no hay evidencia de que el sistema radicular esté haciendo un uso de fuentes subterráneas profundas, sino principalmente es eficiente en el uso del agua asociada a los pulsos de lluvia anual y a un uso extensivo del recurso almacenado hasta dicha profundidad. En este sentido, los resultados permiten señalar que el contenido de agua en el suelo a 50 cm, podría ser un depósito de agua en condiciones de sequía recurrente, y con ello permitir la subsistencia de la formación estudiada frente a períodos de estrés hídrico.

Por su parte, los umbrales de contenido de agua en el suelo que gatillan en cierre estomático son diferentes según profundidad del suelo. Considerando el contenido de agua en el suelo a 10 cm, la incorporación del umbral permite mejorar la representación de g_s respecto a los valores intra-diarios observados. Por su parte a 50 cm, la incorporación del valor umbral no generó una ganancia significativa en la representación de g_s respecto a los observados.

Finalmente, y como conclusión respecto a la hipótesis general planteada en este estudio, es posible establecer que la comunidad de *Acacia caven* se presenta como una formación vegetal tolerante a la sequía, con un uso eficiente del agua en el suelo en un amplio rango de condiciones, incluyendo un variado rango de duraciones entre pulsos de lluvia que se manifiestan en cambios en la dinámica temporal del agua en el suelo. Considerando lo anterior, se pueden establecer dos aspectos adaptativos: (a) es capaz de mantener su actividad fotosintética incluso a bajos contenidos de agua en la zona de raíces, básicamente porque conserva activa una fracción de la canopia que le permite responder a cambios de humedad en el sitio mediante un rápido cambio en su respuesta estomática y (b) es capaz de extraer agua a bajos niveles de almacenamiento (o bajos potenciales) sin reducir su nivel de conductancia de la hoja y por ende, el área cubierta por sus hojas, indicando una directa conexión entre la parte aérea (dosel) y subterránea (sistema radicular) que le permite hacer frente a los recurrentes períodos secos.

VII. PERSPECTIVAS Y TRABAJO A FUTURO

*“¿Para qué repetir los errores antiguos habiendo tantos errores nuevos que cometer?”
(Bertrand Russell)*

La ecohidrología en zonas áridas y semiáridas es una disciplina incipiente en Chile. Considerando los desafíos del país en materia hídrica para los próximos 20 años, y la necesidad de una mirada transversal y multidisciplinaria en la gestión integrada de los recursos suelo-agua-vegetación, la ecohidrología tiene el potencial de ser un aporte en este ámbito.

Esta investigación es un primer paso integrando disciplinas, métodos y técnicas en dos escalas espaciales de análisis que son consistentes en tanto permiten representar una respuesta del ecosistema con base en su dinámica. Los pasos siguientes tienen que ver con oportunidades de mejora principalmente asociadas a la obtención de una serie más extensa de datos atmosféricos y de condiciones hídricas del suelo, como también a la incorporación de instrumentación más precisa, pero de alto costo, para entender el funcionamiento hidráulico de *Acacia caven*. Se reconoce que estos elementos son aspectos relevantes, en tanto permiten generar herramientas matemáticas robustas que puedan ser usadas en los procesos de toma de decisión respecto a la gestión integrada de recursos en una zona hidrológicamente sensible como la semi-árida Mediterránea de Chile.

Teniendo en cuenta lo anterior, el trabajo a futuro debe apuntar a complementar los resultados aquí obtenidos basados en: (1) un análisis de la dinámica espacial de los procesos hidrológicos y su relación con los procesos ecofisiológicos, mediante mediciones que tengan sincronía en lo temporal, (2) una integración de mediciones continuas (día/noche) de transferencia de agua y energía en el continuo suelo-planta-atmósfera mediante el uso de instrumentos de alta precisión tales como sap-flux a nivel de planta, Eddy covariance a nivel de sitio, escintilómetros a nivel de formación, (3) incorporación de mejoras en el modelo ecohidrológico (balance hídrico multicapa) que tienen que ver con la integración de funciones estacionales (intra-anales) para algunos parámetros tales como: precipitación (función de intensidad α y frecuencia λ), intercepción (función de un submodelo para índice

de área foliar LAI), transpiración (función de un modelo local de conductancia estomática) y drenaje profundo (función de la estructura del sistema radicular).

Finalmente, se requiere analizar las proyecciones de la respuesta vegetal a nivel de formación con base en: (a) potenciales variaciones en los regímenes de precipitaciones (principalmente α y λ), (b) cambios en las actividades de manejo del suelo que afectan la porosidad total, pendiente del terreno y contenido de arcilla, (c) cambios en actividades sobre la vegetación que afectan sus niveles de conductancia estomática y, finalmente (d) cambios en los contenidos de CO₂ atmosféricos.

En línea con lo presentado en esta investigación, algunos lineamientos de potenciales investigaciones en el corto plazo serían:

- (1) Modelar, mediante el uso de autómatas celulares de la variación espacial de $s(t)$ y su efecto sobre la respuesta vegetal, complementada con análisis en terreno de producción de materia seca y/o de biomasa de la componente herbácea, integrándola a la variación estacional de LAI.
- (2) Cuantificar la eficiencia hídrica de formaciones vegetales en ecosistemas semiáridos Mediterráneos en función de la ganancia de carbono / consumo de agua (Water Use Efficiency o Wue Marginal o $\delta A / \delta E$), incorporando especies leñosas acompañantes presentes en el ecosistema estudiado.
- (3) Modelar el efecto ecohidrológico de medidas de restauración ambiental diseñadas con base en criterios de establecimiento vegetal que tengan en cuenta optimizar el tiempo de residencia del agua en el suelo, sin poner en riesgo la sobrevivencia de la vegetación en el largo plazo sometida a recurrentes períodos de estrés hídrico.

REFERENCIAS

- Abtew, W. & Melesse, A.M. (2013) *Evaporation and Evapotranspiration: Measurements and Estimations*. First Ed. Springer Netherlands. 2013. ISBN 978-94-007-4737-1
- Allen, R.G.; Pruitt, W.O.; Raes, D.; Smith, M. & Pereira, L.S. (2005) Estimating evaporation from base soil and the crop coefficient for the initial period using common soils information. *J. of Irrig. and Drain. Eng.* 2005. 131 (1), 14-23. DOI: 10.1061/(ASCE)0733-9437(2005)131:1(14)
- Anav, A.; Proietti, Ch.; Menut, L.; Carnicelli, S.; De Marco, A. & Paoletti, E. (2018) Sensitivity of stomatal conductance to soil moisture: implications for troposphere ozone. *Atmos. Chem. Phys.* 2018. 18, 5747–5763. <https://doi.org/10.5194/acp-18-5747-2018>
- Anderegg, W.R.L.; Wolf, A.; Arango-Velez, A.; Choat, B.; Chmura, D.J.; Jansen, S.; Kolb, T.; Li, Sh; Meinzer, F.; Pita, P.; Resco de Dios, V.; Sperry, J.S.; Wolfe, B.T. & Pacala, S. (2017) Plant water potential improves prediction of empirical stomatal models. *PLoS ONE*, 12 (10): e0185481. DOI.org/10.1371/journal.pone.0185481
- Antolin, M.; Pascual, I.; García, C.; Polo, A. & Sánchez-Díaz, M. (2005) Growth, yield and solute content of barley in soils treated with sewage sludge under semiarid Mediterranean conditions. *Field Crops Research*. 94, 224–237.
- Armesto, J.J.; Kalin-Arroyo, M.T. & Hinojosa, L. (2007) *The Mediterranean Environment of Central Chile*. En: *The physical geography of South America*. 1st Ed. Veblen TT, Young KR, Orme AR (eds), Oxford University Press, New York, pp. 184-199. 2007.
- Aronson, J.; Ovalle, C.; Aguilera, L. & Leon, P. (1994) Phenology of an ‘inmigrant’ savanna tree (*Acacia caven*, Leguminosae) in the Mediterranean climate zone of Chile. *J. of Arid Env.* (1994) 27: 55 – 70.
- Arve, L.E.; Torre, S.; Olsen, J.E. & Tanino, K.K. (2011) Stomatal responses to drought stress and air humidity, *Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations*. Disponible en: URL <http://www.intechopen.com/books/abiotic-stress-in-plants-mechanisms-andadaptations/stomatal-responses-to-drought-stress-and-air-humidity>. Visitado por última vez el 29 enero 2015.
- Baldocchi, D.D., Xu, L. & Kiang, N. (2004) How plant functional-type, weather, season drought, and soil physical properties alter water and energy fluxes of an oak-grass savanna and an annual grassland. *Agric. and For. Met.* 123, 13-39. doi:10.1016/j.agrformet.2003.11.006.
- Baudena M. & Provenzale A. (2008) Rainfall intermittency and vegetation feedbacks in drylands. *Hydrol. and Earth Syst. Sc.* 12: 679–689. doi:10.5194/hess-12-679-2008.

Bennett, N.D.; Croke, G.F.W.; Guariso, G.; Guillaume, J.H.A.; Hamilton, S.H.; Jakeman, A.J.; Marsili-Libelli, S.; Newham, L.T.H.; Norton, J.P.; Perrin, C.; et al. (2013) Characterizing performance of environmental models. *Environ. Model. Softw.* 40, 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2012.09.011>.

Blake, G.R. (1965) Bulk density. In *Methods of Soil Analysis: Part 1, Physical and Mineralogical Properties, Including Statistics of Measurement and Sampling*; Black, C.A., Evans, D.D., White, J.L., Ensminger, L.E., Clark, F.E., Eds.; American Society of Agronomy: Madison, WI, USA, 1965; pp. 374–390.

Bond, B. & Kavanagh, K. (1999) Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology* 19, 503-510.

Bono, E.; Capodici, F.; Ciruolo, G.; La Loggia, G.; Mateses, A. & Noto, L. (2007) Study of vegetation evolution in Sicily using time series analysis of remote sensing and climatic data. *Remote Sensing for Environmental Monitoring and Change Detection* (Proceedings of Symposium HS3007 at IUG2007, Perugia, July 2007). IHAS Publ. 316. 2007.

Borgogno, F.; D’Odorico, P.; Laio, F. & Ridolfi, L. (2010) A stochastic model for vegetation water stress. *Ecohydrol.* 2010, 3, 177–188. <https://doi.org/10.1002/eco.120>.

Bown, H.E.; Fuentes, J.P. & Martínez, A.M. (2018) Assessing water use and soil water balance of planted native tree species under strong water limitations in Northern Chile. *New Forests*, Vol. 49, Issue 6, pp 871–892. <https://doi.org/10.1007/s11056-018-9689-6>.

Coleman, M.L. & Niemann, J.D. (2012) An evaluation of nonlinear methods for estimating catchment-scale soil moisture patterns based on topographic attributes. *J. of Hydroinform.* 14 (3) 800-814; DOI: 10.2166/hydro.2012.145.

Contreras, S.; Jobbágy, E.G.; Villagra, P.E.; Nosetto, M.D. & Puigdefábregas, J. (2011) Remote sensing estimates of supplementary water consumption by arid ecosystems of central Argentina. *J. of Hydrol.* 397 (2011) 10 – 22. doi:10.1016/j.jhydrol.2010.11.014.

Cowan, I.R. & Farquhar, G.D. (1977) Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Soc. for Exp. Biol.* 1977. Number XXXI, 471 – 505.

Cudennec, C.; Leduc, C. & Koutsoyiannis, D. (2007) Dryland hydrology in Mediterranean regions – a review. *Hydrol. Sci. J.* 52 (6), 1077 – 1087.

Dalmolin A.C.; De Almeida Lobo, F.; Vourlitis, G.; Silva, P.R.; Dalmagro, H.J.; Antunes, M.Z. & Rodriguez, C.E. (2015) Is the dry season an important driver of phenology and growth for two Brazilian savanna tree species with contrasting leaf habitats? *Plan Ecol.* (2015) 216: 407 – 417. doi: 10.1007/s11258-014-0445-5.

Daly, E., & Porporato, A. (2006) Probabilistic dynamics of some jump-diffusion systems. *Phys. Rev.* 2006. E 73, 026108. DOI: 10.1103/PhysRevE.73.026108

Damour, G.; Simonneau, T.; Cochard, H. & Urban, L. (2010) An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell Env.* 33, 1419 – 1438. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x

Dente, L.; Vekerdy, Z.; de Jeu, R. & Su, Z. (2013) Seasonality and autocorrelation of satellite-derived soil moisture products. *Int. J. Of Remote Sensing* vol. 34, Nos. 9 - 10, 3231 – 3247. <http://dx.doi.org/10.1080/01431161.2012.716923>

Diggle, P.J. (1990) A Point Process Modelling Approach to Raised Incidence of a Rare Phenomenon in the Vicinity of a Prespecified Point. *J. of the Royal Stat. Soc. Series A (Statistics in Society)* Vol. 153, No. 3, pp. 349-362. Doi: 10.2307/2982977

Ding, J. (2012) Exploring the Relationship between Monthly Precipitation and EVI Vegetation Productivity Index of Serengeti National Park. Master of Science Dissertation. University of Calgary.

Ding, R.; Kang, S.; Du, T.; Hao, X. & Zhang, Y. (2014) Scaling up stomatal conductance from leaf to canopy using a dual-leaf model for estimating crop evapotranspiration. *PLoS ONE*. 9, (4): e95584. DOI:10.1371/journal.pone.0095584.

Emanuel, R.; D'Odorico, P. & Epstein, H. (2005) A dynamic soil water threshold for vegetation water stress derived from stomatal conductance models. *Water Resou. Res.* 43, W03431,13 PP. DOI:10.1029/2005WR004831.

Fay, P.A.; Carlisle, J.D.; Danner, B.T.; Lett, M.S.; McCarron, J.K.; Stewart, C.; Knapp, A.K.; Blair, J.M. & Collins, S.L. (2002) Altered rainfall patterns, gas exchange, and growth in grasses and forbs. *Int. J. of Plant Sc.* 163(4): 549-557. doi: 1058-5893/2002/16304-0006

Farquhar, G.D. & Cowan, I.R. (1974) Oscillations in stomatal conductance. *Plant Physiol.* 54, 769 – 772, 1974.

Feng, X.; Ackerly, D.D.; Dawson, T.E.; Manzoni, E.; McLaughlin, B.; Skelton, R.P.; Vico, G.; Weitz, A.P. & Thompson, S.E. (2018) Beyond isohydric: The role of environmental variability in determining plant drought responses. *Plant Cell Environ.* 2018; 1-8. <https://doi.org/10.1111/pce.13486>

Fernandes, P.; Antunes, C.; Correia, O. & Máguas, C. (2015) Do Climatic and habitat conditions affect the reproductive success of an invasive tree species? An assessment of the phenology of *Acacia longifolia* in Portugal. *Plant Ecol.*, 216: 343 – 355. doi: 10.1007/s11258-014-0441-9.

Fernández-Illescas, C.; Porporato, A.; Laio, F. & Rodriguez-Iturbe, I. (2001) The ecohydrological role of soil texture in a water-limited ecosystem. *Water Resou Res.*, 37 (12), 2863-2872

Fernandez-Martinez, M.; Garbulsky, M.; Peñuelas, J.; Peguero, G. & Espelta, J.M. (2015) Temporal trends in the enhanced vegetation index and spring weather predict seed production in Mediterranean oaks. *Plan Ecol.*, volume 216, Issue 8, pp 1061–1072. doi:10.1007/s11258-015-0489-1.

Gao, Q.; Zhao, P.; Zeng, X.; Cai, X. & Shen, W. (2002) A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress. *Plant, Cell Env.* 25, 1373–1381. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00926.x>

Gamon, J.A.; Huemmrich, K.F.; Stone, R.S. & Tweedie, C.E. (2013) Spatial and temporal variation in primary productivity (NDVI) of coastal Alaskan tundra: Decreased vegetation growth following earlier snowmelt. *Rem. Sens. of Env.* Vol. 129, pp 144-153. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2012.10.030>

Gerosa, G., Mereu, S., Finco, A., & Marzuoli R. (2012) Stomatal conductance modeling to estimate the evapotranspiration of natural and agricultural ecosystems - Remote Sensing and Modeling, Dr. Ayse Irmak (Ed.), ISBN: 978-953-307-808-3. InTech, Disponible en: <http://www.intechopen.com/books/evapotranspiration-remote-sensing-and-modeling/stomatal-conductancemodeling-to-estimate-the-evapotranspiration-of-natural-and-agricultural-ecosyst>. Visitado por última vez el 30 de enero 2015.

Gerstmann, C.; Miranda, M. & Condal, A. (2010) Description of space-time variability of the potential productivity of Acacia caven espinales based on MODIS images and the Enhanced Vegetation Index (EVI). *Ciencia e Investigación Agraria* 37(1): 63 – 73.

Gillespie, I.G. & Loik, M.E. (2004) Pulse events in Great Basin Desert shrublands: Physiological responses of *Artemisia tridentata* and *Purshia tridentata* seedlings to increased summer precipitation *J. of Arid Env.* 59: 41-57. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2004.01.007

Granier, A.; Bréda, N.; Biron, P. & Villet, S. (1999) A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Mod.* 1999. 116: 269-283.

Granier, A.; Biron, P. & Lemoine, D. (2000) Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agri. and For. Met.*, 100, 291 – 308.

Groeneveld, D.P.; Baugh, W.M. (2007) Correcting satellite data to detect vegetation signal for eco-hydrologic analyses. *J. of Hydrol.* Vol. 344, Issues 1–2, pp 135-145. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2007.07.001>

Grossiord, Ch.; Sevanto, S.; Adams, H.D.; Collins, A.D.; Dickman, L.T.; McBranch, N.; Michaletz, S.T.; Stockton, E.A.; Vigil, M. & McDowell, N.G. (2017) Precipitation, not air

temperature, drives functional responses of trees in semi-arid ecosystems. *J. of Ecol.*, 105, 163-175. Doi: 10.1111/1365-2745.12662

Gu, D.; Wang, Q. & Otieno, D. (2017) Canopy transpiration and stomatal responses to prolonged drought by a dominant desert species in Central Asia. *Water*, 9, 404; DOI: 10.3390/w9060404.

Gunnula, W.; Kosittrakun, M.; Righetti, T.L.; Weerathaworn, P. & Prabpan, M. (2011) Normalized difference vegetation index relationships with rainfall patterns and yield in small plantings of rain-fed sugarcane. *Australian J. of Crop Sc.* 5(13):1845-1851.

Guswa, A.J.; Celia, M.A. & Rodrigue-Iturbe, I. (2002) Model of soil moisture dynamics in ecohydrology: a comparative study. *Water Resou. Res.* 38 (9), 1166-1181.

Guswa, A.J. (2005) Soil-moisture limits on plant uptake: An upscaled relationship for water-limited ecosystems. *Adv. Water Resou.* 28, 543 – 552. doi:10.1016/j.advwatres.2004.08.016.

_____ (2010) Effect of plant uptake strategy on the water-optimal root depth. *Water Resou. Res.* 46. W09601, doi: 10.1029/2010WR009122.

Harris, P.P.; Huntingford, C.; Cox, P.M.; Gash, J.H.C. & Malhi, Y. (2004) Effect of soil moisture on canopy conductance of Amazonian rainforest. *Agric. and For. Met.* 122, 215-227. DOI: 10.1016/j.agrformet.2003.09.006.

Heathman, G.C., Cosh, M.H., Han, E., Jackson, T.J., McKee, L. & McAfee, S. (2012) Field scale spatiotemporal analysis of surface soil moisture for evaluating point-scale in situ networks. *Geoderma* 170 (2012) 195 – 205. doi:10.1016/j.geoderma.2011.11.004.

Hill, M.J. & Donald, G.E. (2003) Estimating spatio-temporal patterns of agricultural productivity in fragmented landscapes using AVHRR NDVI time series. *Remote Sensing of Environment* Vol 84, Issue 3, pp 367-384. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00128-1](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00128-1)

Huang, Y.; Li, X.; Zhang, Z.; He, Ch.; Zhao, P.; You, Y. & Mo, L. (2011) Seasonal changes in *Cyclobalanopsis glauca* transpiration and canopy stomatal conductance and their dependence on subterranean water and climatic factors in rocky karst terrain. *J. of Hydrol.* 402: 135 – 143.

Huete, A.; Justice, C. & Leewen, W. (1999) MODIS vegetation index (MOD 13). Algorithm theoretical basis document ATBD13. Disponible en: http://modis.gsfc.nasa.gov/data/atbd/atbd_mod13.pdf. Visitado por última vez el 20 de enero de 2016.

Huxman, T.; Snyder, K.; Tissue, D.; Leffler, J.; Ogle, K.; Pockman, W.; Sandquist, D.; Potts, D. & Schwinning, S. (2004) Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystem. *Oecol.* 141: 254-268. doi: 10.1007/s00442-004-1682-4.

Iglesias, M.R.; Barchuk, A. & Grilli, M.P. (2010) Seasonal and intrannual dynamics of NDVI in arid forest of Argentina. *Revista de Teledetección*. ISSN: 1988-8740. 210. 34: 44-54.

Irvine, J.; Perks, M.P.; Magnani, F. & Grace, J. (1998) The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology*. 18: 393 – 402.

Jamali, S.; Seaquist, J.; Ardö, J. & Eklundh, L. (2011) Investigating temporal relationships between rainfall, soil moisture and MODIS-derived NDVI and EVI for six sites in Africa. Disponible en: <http://www.isprs.org/proceedings/2011/ISRSE-34/211104015Final00443.pdf>. Visitado por última vez el 30 de Agosto 2016.

Jarvis P.G. (1976) The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. Serie B, Biological Sciences, Volume 273, Issue 927, 593 – 610.

Jarvis, N.G. (2011) Simple physics-based models of compensatory plant water uptake: concepts and eco-hydrological consequences. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 15, 3431–3446, 201. doi:10.5194/hess-15-3431-2011

Johnson, M-V.; Kiniry, J. & Burson, B. (2010) Ceptometer deployment method affects measurement of fraction of intercepted photosynthetically active radiation. *Agron. J.* 102, (4), 1132-1137. DOI: 10.2134/agronj2009.0478.

Kala, J.; De Kauwe M.G.; Pitman, A.J.; Medlyn, B.E.; Wang, Y-P; Lorenz, R. & Perkins-Kirkpatrick, S.E. (2016) Impact of the representation of stomatal conductance on model projections of heatwave intensity. *Sci. Rep.* 6, 23418; doi: 10.1038/srep23418.

Katul, G.; Ellsworth, D. & Lai, C-T. (2000) Modelling assimilation and intercellular CO₂ from measured conductance: a synthesis of approaches. *Plant Cell Env.* 23, 1313–1328. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00641.x>

Katul, G., Porporato, A. & Oren, R. (2007) Stochastic dynamics of plant-water interactions. *Annu. Rev. Evol. Syst.* 2007. 38: 767 – 791.

Kochendorfer, J.P. & Ramírez, J.A. (2010) Modeling the monthly mean soil-water balance with a statistical-dynamical ecohydrology model as coupled to a two-component canopy model. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 14, 2099–2120. <https://doi.org/10.5194/hess-14-2099-2010>

Laio, F.; Porporato, A.; Ridolfi, L. & Rodriguez-Iturbe, I. (2001) Plants in Water-controlled Ecosystems: Active Role in Hydrological Processes and Response to Water Stress: II Probabilistic Soil Moisture Dynamics. *Adv. Water Res.* 24, (7), 707– 723.

Law, B.E.; Falge, E.; Gu, L.; Baldocchi, D.D.; Bakwin, P.; Berbigier, P.; Davis, K.; Dolman, A.J.; Falk, M.; Fuentes, J.D.; Goldstein, A.; Granier, A.; Grelle, A.; Hollinger, D.; Janssens, I.A.; Jarvis, P.; Jensen, N.O.; Katul, G.; Mahli, Y.; Matteucci, G.; Meyers, T.; Monson, R.; Munger, W.; Oechel, W.; Olson, R.; Pilegaard, K.; Paw U, K.T.; Thorgeirsson, H.; Valentini, R.; Verma, S.; Vesala, T.; Wilson, K. & Wofsy, S. (2002) Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agric. and For. Met.* 113: 97-120.

Legates, D.R. & McCabe, G.J. (1999) Evaluating the use of “goodness-of-fit” measures in hydrologic and hydroclimatic model validation. *Water Resou. Res.* 35, 233–241. <https://doi.org/10.1029/1998WR900018>

León, M. & Squeo, F. (2004) *Levantamiento hidráulico: la raíz del asunto*. En: Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas, 1st edn. Cabrera HM (Ed). Universidad Católica de Valparaíso, pp 99-109.

Li, F.; Zhao, W. & Liu, H. (2015) Productivity responses of desert vegetation to precipitation patterns across a rainfall gradient. *J Plant Res.* 128(2):283-94. doi: 10.1007/s10265-014-0685-4.

Loik, M.; Breshears, D.; Laurenroth, W. & Belnap, J. (2004) A multi-scale perspective of water pulses in dryland ecosystems: climatology and ecohydrology of the western USA. *Oecol.* 141: 269–281. doi: 10.1007/s00442-004-1570-y.

Lombardini, L. (2006) *Chapter 4: Ecophysiology of plants in dry environments*. En: Dryland Ecohydrology. D’Odorico, P.; Porporato, A. (Eds.). Springer. The Netherlands. pp. 47-65, 2006. ISBN-10 1-4020-4261-2 (PB)

Manfreda, S.; Scanlon, T.M. & Caylor, K.K. (2010) On the importance of accurate depiction of infiltration processes on modeled soil moisture and vegetation stress. *Ecohydrol* 3, 155 – 165. Doi: 10.1002/eco.

Manzoni, S., Vico, G., Katul, G., Palmroth S. & Porporato A. (2014) Optimal plant water-use strategies under stochastic rainfall. *Water Resou. Res.* 50, doi: 10.1002/214WR015375.

Matsumoto, K.; Ohta, T. & Tanaka, T. (2005) Dependence of stomatal conductance on leaf chlorophyll concentration and meteorological variables. *Agric. and For. Met.* 132, 44 – 57.

McDowell, N.G., White, S. & Pockman, W.T. (2008) Transpiration and stomatal conductance across a steep climate gradient in the southern Rocky Mountains. *Ecohydrol* 1, 193 – 204, 2008.

McGrath, G.S.; Hinz, C. & Sivapalan, M. (2007) Temporal dynamics of hydrology threshold events. *Hydrol. and Earth Syst. Sc.* 11, 923-938, 2007. www.hydrol-earth-syst-sci.net/11/923/2007/

- Mediavilla, S. & Escudero, A. (2004) Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *For. Ecol. and Manag.* 187, 281 – 294. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.006>
- Mendez-Barroso, L.A.; Vivoni, E.R.; Watts, C.J. & Rodriguez, J.C. (2009) Seasonal and interannual relations between precipitation, surface soil moisture and vegetation dynamics in the North American monsoon region. *J. of Hydrol.* 377, 59–70. doi: 10.1016/j.jhydrol.2009.08.009
- Meza, F.J.; Montes, C.; Bravo-Martinez, F.; Serrano-Ortiz, P. & Kowalski, A.S. (2018) Soil water content effects on net ecosystem CO₂ exchange and actual evapotranspiration in a Mediterranean semiarid savanna of Central Chile. *Nature/Scientific Reports.* 8: 8570. DOI: 10.1038/s41598-018-26934-z.
- Miller, G.R.; Chen, X.; Rubin, Y.; Ma, S. & Baldocchi, D. (2010) Groundwater uptake by woody vegetation in a semiarid oak savanna. *Water Resou. Res.*, Vol. 46, W10503, doi: 10.1029/2009WR008902.
- Miranda, J.D.; Padilla, F.M.; Lázaro, R. & Pugnaire, F.I. (2009) Do changes in rainfall patterns affects semiarid annual plant communities? *J of Veget. Sc.* 20: 269-276.
- Miranda, J.D.; Armas, C.; Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2011) Climatic change and rainfall patterns: Effects on semi-arid plant communities of the Iberian Southeast. *J of Arid Env.* 75, 1302 – 1309. doi: 10.1016/j.aridenv.2011.02.022.
- Miranda, J.; Jorquera, M.J. & Pugnaire, F.I. (2014) Phenological and reproductive responses of a semiarid shrub to pulsed watering. *Plan Ecol.* 215: 769 – 777. doi: 10.1007/s11258-014-0354-7
- Miralles, I.; Almendros, G.; Ortega, R.; Cantón, Y.; Poveda, F. & Van Wesemael, B. (2016) Spectroscopic surrogates of soil organic matter resilience in crusted semiarid Mediterranean ecosystems. *Geophysical Res. Abs.* EGU General Assembly 17-22 April. Vienna, Austria.
- Molz, F. J. & Remson, I. (1981) Models of water transport in the soil–plant system: A review. *Water Resou. Res.* 17: 1245–1260.
- Montaldo, N.; Albertson, J. & Mancini, M. (2008) Vegetation Dynamics and Soil Water Balance in a Water-limited Mediterranean Ecosystem on Sardinia, Italy. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 2008, 12, 1257-1271. <https://doi.org/10.5194/hess-12-1257-2008>
- Moran, M.S.; Hamerlynck, E.P.; Scott, R.L.; Stone, J.J.; Holifield, C.D.; Keefer, T.O.; Bryant, R.; DeYoung, L.; Nearing, G.S., Sugg, Z. & Hymer, D.C. (2010) Hydrologic response to precipitation pulses under and between shrubs in the Chihuahuan Desert, Arizona. *Water Resou. Res.* 2010. 46, W10509, DOI: 10.1029/2009WR008842.

Noy-Meir, I. (1973) Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Rev. Eco. and Syst.* Vol 4, pp. 25-51.

Ogle, K. & Reynolds, J. (2004) Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. *Oecol.* 141: 282 – 294. doi: 10.1007/s00442-004-1507-5.

Oren, R.; Ewers, B.E.; Todd, P.; Phillips, N. & Katul, G. (1998) Water balance delineates the soil layer in which moisture affects canopy conductance. *Ecol. Applic.*, 8(4), pp. 990 – 1002.

Oren, R. & Pataki, D.E. (2001) Transpiration in response to variation in microclimate and soil moisture in southeastern deciduous forests. *Oecol.* 127, 549-559. DOI: 10.1007/s004420000622

Ou, X.; Gan, Y.; Chen, P.; Qiu, M.; Jiang, K. & Wang, G. (2014) Stomata prioritize their responses to multiple biotic and abiotic signal inputs. *PLoS ONE.* 9, (7): e101587. DOI: 10.1371/journal.pone.0101587

Ovalle, C.; Avendaño, J.; Aronson, J. & Del Pozo, A. (1996) Land occupation patterns and vegetation structure in the anthropogenic savannas (espinales) of central Chile. *For. Ecol. and Manag.* 86, 129 – 139.

Ovalle, C.; Aronson, J.; Del Pozo, A. & Avendaño, J. (1999) Restoration and rehabilitation of mixed Espinales in Central Chile: 10-year report and appraisal. *Arid Soil Res. and Rehab.* 13: 369-381, 1999.

Pearcy, R.W., Detlef E., & Zimmerman, R. (1989) *Measurement of transpiration and leaf conductance*. En: Plan physiological ecology: methods and instrumentation. London: Chapman and Hall.

Peel, M.C.; Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11, 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>

Petrie, M.D.; Collins, S.L. & Litvak, M.E. (2015) The ecological role of small rainfall events in a desert grassland. *Ecohydrol.* 8, 1614 – 1622. DOI: 10.1002/eco.1614.

Pettorelli, N.; Vik, J.O.; Mysterud, A.; Gaillard, J.M.; Tucker, C.J. & Stenseth, N.Ch. (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *TRENDS in Ecol. and Evol.* Vol 20 No. 9. 503 – 510. Doi: 10.1016/j.tree.2005.05.011

Polanco-Martínez, J.M. (2014) Spectral estimation of unevenly environmental data via the smoothed lomb-scargle periodogram. *Analítika, Revista de Análisis Estadístico* 4, Vol. 8(2): 7-23.

Porporato, A.; Laio, F.; Ridolfi, L. & Rodríguez-Iturbe, I. (2001) Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and response to water stress. III. Vegetation water stress. *Adv. Water Res.* 24: 725 – 744

Portoghese, I.; Iacobellis, V. & Sivapalan, M. (2008) Analysis of soil and vegetation patterns in semi-arid Mediterranean landscape by way of a conceptual water balance model. *Hydrol. and Earth Syst. Sci.* 12, 899 – 911. www.hydrol-earth-syst-sci.net/12/899/2008. 2008.

Pumo, D.; Viola, F. & Noto, V. (2008) Ecohydrology in Mediterranean areas: a numerical model to describe growing seasons out of phase with precipitations. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 12: 303–316.

Raab, N.; Meza, F.J.; Franck, N. & Bambach, N. (2015) Empirical stomatal conductance models reveal that the isohydric behavior of an *Acacia caven* Mediterranean Savannah scales from leaf to ecosystem. *Agric. and For. Met.* 213, 203 – 216. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.06.018>

Reed, B.C.; Brown, J.F.; VanderZee, D.; Loveland, T.R.; Merchant, J.W. & Ohlen, D.O. (1994) Measuring phenological variability from satellite imagery. *J of Veget. Sci.* Volume 5, Issue 5, Pages 703–714. doi: 10.2307/3235884

Reichstein, M.; Tenhunen, J.D.; Roupsard, O.; Ourcival, J-M.; Rambal, S.; Dore, S. & Valentini, R. (2002) Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Funct. Ecol.* 16, 27 – 39.

Richardson, A.D.; Black, T.A.; Ciais, P.; Delbart, N.; Friedl, M.A.; Gobron, N.; Hollinger, D.Y., et al. (2010) Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. *Phil. Trans. R. Soc. B* (2010) 365, 3227–3246. doi:10.1098/rstb.2010.0102

Ridolfi, L., D’Odorico, P., Porporato, P. & Rodríguez-Iturbe, I. (2003) Stochastic soil moisture dynamics along a hillslope. *J of Hydrol.*, 272, 264-275.

Rodríguez-Iturbe, I.; Porporato, A.; Ridolfi, L.; Isham, V. & Cox, D. (1999). Probabilistic Modelling of Water Balance at a Point: The role of Climate, Soil and Vegetation. *Proc. R. Soc. London, Ser. A.*, 455, 3789-3805.

Rodríguez-Iturbe I & Porporato A (2004) *Ecohydrology of Water-Controlled Ecosystems: Soil Moisture and Plant Dynamics*, Cambridge Univ. Press, Cambridge. ISBN 0521819431

Roernik, G.J.; Menenti, M.; Soepboer, W.; Su, W. (2003) Assessment of climate impact on vegetation dynamics by using remote sensing. *Phys. and Chem. of the Earth* 28, 103 – 109. Doi: 10.1016/S1474-7065(03)00011-1

Saha, S.; Strazisar, T.M.; Menges, E.S.; Ellsworth, P. & Sternberg, L. (2008) Linking the patterns in soil moisture to leaf water potential, stomatal conductance, growth, and mortality of dominant shrubs in the Florida scrub ecosystem. *Plant Soil*. 313, 113-127, DOI: 10.1007/s11104-008-9684-3.

Salas, J.D.; Delleur, J.W.; Yevjevich, V. & Lane, W.L. (1997). *Applied Modeling of Hydrologic Time Series*. Water Resources Publications. Fourth printing. Colorado.

Santra, P.; Kumar, M.; Kumawat, R.N.; Painuli, D.K.; Hati, K.M.; Heuvelink, G.B.M.; Batjes, N.H. (2018) Pedotransfer functions to estimate soil water content at field capacity and permanent wilting point in hot Arid Western India. *J. Earth Syst. Sci.* 127, 35, doi:10.1007/s12040-018-0937-0.

Savenije, H.B. (2004) The importance of interception and why we should delete the term evapotranspiration from our vocabulary. *Hydrol. Process.* 18, 1507–1511 (2004). DOI: 10.1002/hyp.5563

Schulz, J.J.; Cayuela, L.; Rey-Benayas, J.M. & Schröder B (2011) Factors influencing vegetation cover change in Mediterranean Central Chile (1975 – 2008). *App. Veget. Sci.* 14, 571 – 582. doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01135.x

Schulze, E.D.; Kelliher, F.M.; Körner, C.; Lloyd, J. & Leuning, R. (1994) Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate and plant nitrogen nutrition: A global ecology scaling exercise. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 629-60.

Schulze, E.D.; Mooney, H.A.; Sala, O.E.; Jobbagy, E.; Buchmann, N.; Bauer, G.; Canadell, J.; Jackson, R.B.; Loreti, J.; Oesterheld, M. & Ehleringer, J.R. (1996) Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecol.*, 108: 503-511.

Schwinning, S.; Sala, O.; Loik, M. & Ehleringer, J. (2004) Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystem. *Oecol.*, 141: 191-193. doi: 10.1007/s00442-004-1683-3.

Seghieri, J.; Carreau, J.; Boulain, N.; De Rosnay, P.; Arjounin, M. & Timouk, F. (2012) Is water availability really the main environmental factor controlling the phenology of woody vegetation in the central Sahel? *Plant Ecol.* 213: 861 – 870. doi: 10.1007/s11258-012-0048-y

Seyfried, M.S. & Wilcox, B.P. (2006) Soil water storage and rooting depth: key factors controlling recharge on rangelands. *Hydrolog. Process.* 20, 3261 – 3275.

Shekeine, J.; Turnbull, L.A.; Cherubini, P.; de Jong, R.; Baxter, R.; Hansen, D.; Bunbury, N.; Fleischer-Dogley, F. & Schaepman-Strub, G. (2015) Primary productivity and its correlation with rainfall on Aldabra Atoll. *Biogeosciences Discuss.*, 12, 981–1013. doi:10.5194/bgd-12-981-2015

Sims, D.A.; Rahman, A.F.; Cordova, V.D.; El-Masri, B.Z.; Baldocchi, D.D.; Flanagan, L.B.; Goldstein, A.H.; Hollinger, D.Y.; Misson, L.; Monson, R.K.; Oechel, W.C.; Schmid, H.P.; Wofsy, S.C. & Xu, L. (2006) On the use of MODIS EVI to assess gross primary productivity of North American ecosystems. *J of Geophys. Res.* Vol 111, G04015, doi: 10.1029/2006JG000162.

Sivakumar, B. (2005) Hydrologic modeling and forecasting: role of thresholds. *Env. Mod. & Soft.* 20, 515 – 519. Doi: 10.1016/j.envsoft.2004.08.006. 2005.

Soares, J.V. & Almeida, A.C. (2001) Modeling the water balance and soil water fluxes in a fast growing Eucalyptus plantation in Brazil. *J. of Hydrol.* 253, 130-147 Swemmer AM, Knapp AK, Snyman HA (2007) Intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in three perennial grasslands. *J of Ecol* (2007) 95, 780-788. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01237.x

Stewart, J.B. (1988) Modelling surface conductance of pine forest. *Agric. and For. Met.* 43, 19 – 35.

Suding, K.N. & Hobbs, R.J. (2008) Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *TRENDS in Ecol and Evol.* Vol. 24, No 5. Doi: 10.1016/j.tree.2008.11.012. 2008.

Sutanto, S.J.; Wenninger, J.; Coenders-Gerrits, A- M-J. & Uhlenbrook, S. (2012) Partitioning of evaporation into transpiration, soil evaporation and interception: a comparison between isotope measurements and a HYDRUS-1D model. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 16, 2605–2616, 2012. doi:10.5194/hess-16-2605-2012.

Uddling, J.; Teclaw, R.M.; Pregitzer, K.S. & Ellsworth, D.S. (2009) Leaf and canopy conductance in aspen and aspen-birch forests under free-air enrichment of carbon dioxide and ozone. *Tree Physiol.* 29, 1367 – 1380. DOI: 10.1093/ freephys/ fpp070

Van de Wouw, P.; Echeverria, C.; Rey-Benayas, J.M. & Holmgren, M. (2011) Persistent Acacia savannas replace Mediterranean sclerophyllous forests in South America. *For. Ecol and Manag.* 262,1100 – 1108. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.009>

Van Genuchten, M. Th.; Leij, F.J. & Yates, S.R. (1991) The RETC Code for Quantifying the Hydraulic Functions of Unsaturated Soils, Version 1.0. EPA Report 600/2-91/065, U.S. Salinity Laboratory, USDA, ARS, Riverside, California.

Vico, G.; Thompson, S.E.; Manzoni, S.; Molini, A.; Albertson, J.D.; Almeida-Cortez, J.S.; Fay, P.A.; Feng, X.; Guswa, A.J.; Liu, H.; Wilson, T.G. & Porporato, A. (2015) Climatic, ecophysiological, and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. *Ecohydrol.* 8, 660-68. DOI: 10.1002/eco.1533

Walker, B.H. & Langridge, J.L. (1996) Modelling plant and soil water dynamics in semi-arid ecosystems with limited site data. *Ecol. Mod.* 87, 153 – 167. 1996.

Wang, J.; Rich P.M. & Price K.P. (2003) Temporal responses of NDVI to precipitation and temperature in the central Great Plains, USA. *Int. J. Remote Sensing*, vol. 24, No 11, 2345 – 2364. Doi: 10.1080/01431160210154812

Wiegand, T. & Jeltsch, F. (2000) Long-term dynamics in arid and semiarid ecosystems – synthesis of a workshop. *Plant Ecol.* Vol 150, Issue 1 – 2, pp 3–6. doi:10.1023/A:1026552305348

Williams, M.; Malhi, Y.; Nobre, A.D.; Rastetter, E.B.; Grace, J. & Pereira, M.G.P. (1998) Seasonal variation in net carbon exchange and evapotranspiration in a Brazilian rain forest: A modelling analysis. *Plant Cell Env.* 21, 953 – 968

Wooldridge, J.M. (2013) *Introductory Econometrics: A Modern Approach*. Fifth International Ed.. Mason, OH: South-Western. pp. 409–415. ISBN 978-1-111-53439-4.

Wu, C. & Chen, J.M. (2012) The use of precipitation intensity in estimating gross primary production in four northern grasslands. *J of Arid Env.* 82, 11 – 18. Doi: 10.1016/j.aridenv.2012.02.014

Xu, L. & Baldocchi, D.D. (2003) Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiol.* 23, 865 – 877.

Yang, W.B.; Feng, W.; Jia, Z.Q.; Zhu, Y.J. & Guo, J.Y. (2014) Soil water threshold for the growth of *Haloxylon ammodendron* in the Ulan Buh desert in arid northwest China. *South African Journal of Botany* 92, 53 –58. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2014.02.001>.

Zavala, M. (2004) Integration of drought tolerance mechanisms in Mediterranean sclerophylls: a functional interpretation of leaf gas exchange simulators. *Ecol. Mod.* 176, 211–226. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2003.11.013

Zhao, B.; Yan, Y.; Guo, H.; He, M.; Gu, Y. & Li, B. (2009) Monitoring rapid vegetation succession in estuarine wetland using time series MODIS-based indicators: An application in the Yangtze River Delta area. *Ecol. Indic.* Vol. 9, Issue 2, pp 346-356. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.05.009>

Zhang, X.; Friedl, M.A.; Schaaf, C.B.; Strahler, A.H.; Hodges, J.C.F.; Gao, F.; Reed, B.C. & Huete, A. (2003) Monitoring vegetation phenology using MODIS. *Rem. Sens. of Env.* 84, 471 – 475.

Zuur, A.F.; Leno, E.N. & Elphick, C.S. (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Met. in Ecol. & Evol.* 1, 3–14.

LISTA REFERENCIAL DE PRESENTACIONES Y ARTÍCULOS

Con base en lo presentado en esta tesis, se han generado los siguientes reportes y artículos, algunos de los cuales han sido sometidos a revistas ISI. A saber:

- 1** Sepúlveda, M. y Fernandez, B.

Ecohydrology of semiarid zones - Vegetation response to hydrologic dynamics at site-based assessments.

Exposición oral en el *I Congreso en Ecohidrología para América Latina y El Caribe*. Santiago, noviembre 2013.
- 2** Sepúlveda, M., Bown, H.E., Miranda, M.D. and Fernandez, B.

Impact of rainfall frequency and intensity on inter- and intra-annual satellite-derived EVI vegetation productivity of an *Acacia caven* shrubland community in Central Chile

Publicado en la revista *Plant Ecology* (ISI)
DOI : 10.1007/s11258-018-0873-8
- 3** Sepúlveda, M., Bown, H. and Fernandez, B

Stomatal conductance responses of Acacia Mediterranean savanna to seasonal patterns of water availability at different soil depths

Publicado en la revista **Water** 10 (11): 1534 (ISI)
DOI: 10.3390/w10111534
Special Issue "Ecohydrology of Woodlands and Savannas"

ANEXO 1 – Estimaciones FC y PWP usando funciones de pedotransferencia

(Santra et al. 2018)

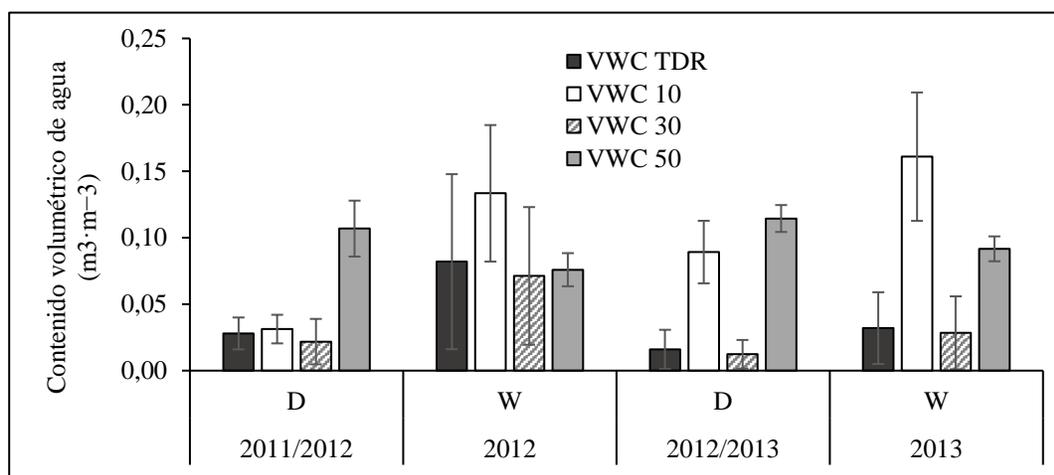


Figura 1 Anexo 1. Comparación de los registros de VWC (en $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) obtenidos con instrumento TDR 300 respecto a los obtenidos a 10, 30 y 50 cm con sensores FDR. Se encontró que las mediciones de VWC obtenidas a 20 cm con TDR 300 nos fueron disngnificativamente diferentes de aquellas registradas por el sensor FDR dispuesto a 30 cm. Líneas indican ± 1 desv. estándar.

Table 1 Anexo 1. Resultados obtenidos usando ecuaciones presentadas por Santra et al. (2018).

v/v: base volumen / volumen; m/m: base masa / masa

Tomasella and Hodnett (1998) (% , v/v)				
Z_e	0–30 cm	50–100 cm		
FC	36,6	40,8		
PWP	25,3	31,6		
Adhiraky et al (2008) (% , v/v)				
Z_e	0–30 cm	50–100 cm		
FC	38,1	45,9		
PWP	23,2	31,5		
Chakraborty et al (2011) (% , m/m)				
Z_e	0–30 cm	50–100 cm		
FC	33,3	35,5		
PWP	17,2	19,8		
(% , v/v)				
Z_e	0–10	10–30	30–50	50–100
FC	39,6	38,6	38,3	40,1
PWP	20,5	20,0	21,4	22,4

FC: Field capacity o Capacidad de campo, PWP: Permanent Wilting Point o Punto de Marchitez Permanente.

ANEXO 2 – Respaldo Artículos Aceptados en Revistas ISI

Carta respaldo de aceptación a publicación artículo en revista *PLANT ECOLOGY* (impact factor: 1,759)

SPRINGER NATURE



Dear Author,

Congratulations on publishing "**Impact of rainfall frequency and intensity on inter- and intra-annual satellite-derived EVI vegetation productivity of an *Acacia caven* shrubland community in Central Chile**" in **Plant Ecology**. As part of the Springer Nature SharedIt initiative, you can now publicly share a full-text view-only version of your paper by using the link below. If you have selected an Open Access option for your paper, or where an individual can view content via a personal or institutional subscription, recipients of the link will also be able to download and print the PDF. All readers of your article via the shared link will also be able to use Enhanced PDF features such as annotation tools, one-click supplements, citation file exports and article metrics.

<https://rdcu.be/41K6>

We encourage you to forward this link to your co-authors, as sharing your paper is a great way to improve the visibility of your work. There are no restrictions on the number of people you may share this link with, how many times they can view the linked article or where you can post the link online.

More information on Springer Nature's commitment to content sharing is available [here](#).

Sincerely,
Springer Nature

The [Springer Nature SharedIt Initiative](#) is powered by  readcube technology.

Certificado de respaldo publicación artículo en revista **WATER** (impact factor: 2,069)

