



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

RESPUESTA A LA SEQUÍA DE ESPECIES Y COMUNIDADES DE  
AMBIENTES CONTRASTADOS: COMPARACIÓN DE  
BALANCES HÍDRICOS

Samantha Ruiz Yanetti



Tesis

**Doctorales**

[www.eltallerdigital.com](http://www.eltallerdigital.com)

UNIVERSIDAD de ALICANTE



**Universitat d'Alacant**  
**Universidad de Alicante**

**DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**RESPUESTA A LA SEQUÍA DE ESPECIES Y COMUNIDADES DE  
AMBIENTES CONTRASTADOS: COMPARACIÓN DE  
BALANCES HÍDRICOS**

**SAMANTHA RUIZ YANETTI**

**Tesis presentada para aspirar al grado de  
DOCTORA POR LA UNIVERSIDAD DE ALICANTE  
DOCTORADO EN CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS**

**Dirigida por:**

**Director:** Pr. JUAN F. BELLOT  
**Catedrático de Ecología**

**Codirector:** Pr. ESTEBAN CHIRINO  
**Profesor de Hidrología**

**-Septiembre 2017-**





Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

Pr. Juan F. BELLOT Catedrático del Dpto. de Ecología de la Univerdidad de Alicante

Hace constar:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado: “RESPUESTA A LA SEQUÍA DE ESPECIES Y COMUNIDADES DE AMBIENTES CONTRASTADOS: COMPARACIÓN DE BALANCES HÍDRICOS” ha sido realizado bajo su dirección por Samantha RUIZ YANETTI en el Departamento de Ecología de la Universidad de Alicante, y reúne todos los requisitos necesarios para su aprobación como Tesis Doctoral.

Alicante, Septiembre de 2017

Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

Pr. Juan F BELLOT

El doctorando  
Samantha RUIZ YANETTI



*"Si atiendes a las pequeñeces las grandezas se realizarán por si solas"*  
*Manel Mejías (EL camino del Guerrero)*

*"Los caminos que puedes escoger en una carrera científica, son vastos en número...Te deseo que el camino que escojas sea, con todo gran amor, uno que realmente te apasione y que prometa el placer de una vida entera de devoción".*  
*Edward O. Wilson (Cartas a un joven científico)*

Universitat d'Alicant  
Universidad de Alicante





Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

**Dedicado a...**  
mi madre, abuelos y padres  
Fernando T. y mis hermanas/os  
y por supuesto, a todos los que me apoyaron en este camino...





## *Agradecimientos*

*Me vienen a la mente cuatro personas a la hora de intentar sentir a quien debo agradecer que haya escrito esta memoria de tesis doctoral. Las primeras de ellas son mi madre NANCY B. YANETTY, mi padre JOSE NICOLAS RUIZ y a MARCO V. ORTEGA; son padres ejemplares, luchadores conscientes de su misión. La cuarta persona es FERNANDO J. TOMAS, sin su apoyo y paciencia en el "va y ven" del doctorado además de los numerosos días de campo y cuando me sentaba a redactar, estoy segura de que no dispondría de este manuscrito final. Además, a mis hermanas/os Kari, Adri, Gaby, Vicky, Elo, Clau, Marcos y Carlos, les doy gracias por llenarme siempre de alegría a pesar de la distancia.*

*No sería justo si no diera también las gracias a todas las personas que han interactuado conmigo en este camino y que han dejado su enseñanza en mí, en especial a:*

*JUAN F. BELLOT y MICHELLE ATAROFF directores de tesis de doctorado y de grado, respectivamente. Ha sido un honor aprender de profesionales con tal amplio recorrido, apasionados por la dinámica hídrica y conservación del agua en ecosistemas áridos mediterráneos y en selvas nubladas tropicales. Michelle me ha guiado desde mis inicios en la investigación en ecología, hoy en día gran amiga y un ejemplo a seguir en mi carrera como investigadora.*

*ESTEBAN CHIRINO codirector de maestría y doctorado; gracias por despertarme la curiosidad por la ecofisiología vegetal y la viverística. Además de enseñarme con mucha paciencia la rigurosidad en la aplicación del método de muestreo y del análisis estadístico ¡Gran persona y excelente guía!*

*A mis lindas madres españolas: Nicolasa V. (Nico) y su familia Cejudo- Vallesteros, en especial a Jorge. Quienes me adoptaron durante todos estos años en San Vicente del Raspeig (Alicante). Montserrat Navarro, por ser una mujer ejemplar y apoyarnos tanto a Fer y a mí en nuestras aventuras. De no ser por el cariño que me han dado, no hubiera sobrevivido a la lejanía de mis raíces.*

*A todos los profesores y miembros tanto del Dpto. de Ecología como del Instituto "Ramon Margalef" de la Universidad de Alicante, muchos de los cuales hoy en día son grandes amigos. A María J. Lledó mi "xavala" preferida, Alberto Vilagrosa, Andreu Bonet por la maravillosa oportunidad de hacer una estancia de investigación en los Andes Ecuatorianos, Josep Raventós por querer tanto a mi país Venezuela y compartirlo conmigo en varias ocasiones, Emilio García por las innumerables cartas y constancias solicitadas, Leticia de Asencio por su amistad y gran ayuda en el trabajo de campo y a Gema. A mis compañeros del pasillo y del "cafecito", Cristian, Julio Cesar, Amer, Silvia, Diana T., Lluna, Fran F., Asucena C, Anna U... A Juan R. Sánchez y "Cholo" por todos sus pasantes del instituto Canastell quienes en el trabajo de campo, ayudaron en innumerables oportunidades*

*Al equipo ECOBAL e inolvidables compañeros de despacho, Hassane Moutahir por ser mi amigo, enseñarme y orientarme tanto, además de meterme en la inolvidable aventura de los cursos dictados en el proyecto "CLIMADAPT". A Ángela Manrique-*

*y Adrian Maturano por que finalmente logramos hacer un "pedazo de equipazo", sin ustedes todo hubiera sido diferente.*

*Y como no dar gracias a, todo el personal técnico y de investigación del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), con quienes hoy en día tengo el honor de trabajar, ¡muchas gracias! por confiar en mí y abrirme las puertas nuevamente en la ilustre Universidad de los Andes y en la hermosa ciudad de Mérida-Venezuela. En especial nuevamente a Michelle Ataroff, también a Eulogio Chacón, Luis D. Llambí, Lina Sarmiento, Magdiel Ablan, Anairmiz del Rosario, Carlos García, al Paisano y gran amigo Eloy Torres, Jhony Márquez, Zulay y Zulkey. A toda la generación de relevo: Lirey Ramírez, Carmen J. Azocar, Carla Aranguren, Javier García, en especial a Roxibell Pelayo (Roxxy) por comprendernos tanto en los síntomas de un "tesista terminal".*

*Finalmente, a todos mis amigos y compañeros de la vida cotidiana, entre ellos, Juan Carlos Días, Sabrina Brito y Eloy Torres "compañeros de montaña, hermanos para siempre", Paola Rodríguez y Adriana Espinosa, Sofía Carrasquero, Joana mi hermana valenciana, Rocío Moreno, Dubraska Chacin, Elysa Sylva por tantas risas y arepadas, además de querer mucho a mis mascotas, María Jesús, Sylva Neuper, Alicia Lillo, Sofía, Isabela todas son las venezolanas y españolas más guapas "del mon sancer"...*

*A todos ¡muchísimas gracias!... ¡moltes gracias!*

El primer año del doctorado (2012/13) fue financiado por una BECA del programa SANTIAGO GRISOLIA para la formación de personal investigador extranjero en centros de investigación de la Comunidad Valenciana. Concedida por el ministerio de educación en su convocatoria 2010 hasta 2013. Todas las experiencias de esta tesis se realizaron en el marco de varios proyectos de investigación: BAHIRA, ECOBAL (CGL2011-30531-C02-01) y ALTERACLIM (CGL2015-69773-C2-1-P) financiados por el Ministerio de Economía y Competitividad. Otra parte de la tesis fue financiada por el proyecto "Fortalecimiento institucional y transferencia de conocimiento a la ESPOCH (Ecuador) en materia de Servicios Ecosistémicos".

*Alicante, Septiembre de 2017*

---

## ÍNDICE

---

### LISTADO DE FIGURAS

### LISTADO DE TABLAS

### LISTADO DE ANEXOS

<b>CAPITULO 1. Introducción general.....</b>	<b>1</b>
1.1 Las zonas áridas y sus proyecciones de cambio en temperatura y precipitación.....	3
1.2 Impacto de la sequía en la conservación del agua en el suelo y la vegetación.....	5
1.3 Balance hídrico y la cubierta de vegetación.....	7
1.4 Estudios previos relacionados con este trabajo.....	9
1.5 Estructura de la memoria de tesis.....	10
1.6 Referencias bibliográficas.....	14
<b>CAPITULO 2. Daily whole-seedling transpiration determined by minilysimeters, allows the estimation of the water requirements of seedlings used for dryland afforestation.....</b>	<b>21</b>
Abstract.....	23
2.1 Introduction.....	24
2.2 Material and methods.....	25
2.2.1 Seedlings grown in pots.....	25
2.2.2 Monitoring the weight of potted seedlings with minilysimeters.....	25
2.2.3 The whole-seedling transpiration rate under high soil moisture conditions (Experiment 1).....	26
2.2.4 The whole-seedling transpiration rate during a drought period (Experiment 2).....	27
2.2.5 Microclimatic conditions and soil moisture.....	27
2.2.6 Seedling morphology characterisation.....	28
2.2.7 Statistical Analysis.....	28
2.3. Results.....	29
2.3.1 Morphological characteristics of seedlings.....	29
2.3.2 Soil moisture and microclimatic conditions in both experiments.....	30
2.3.3 Whole-seedling transpiration rates.....	32
2.3.4 Diurnal course of the hourly whole-seedling transpiration rate and microclimatic variables.....	34

2.3.5 Relationships between the whole-seedling transpiration rate and environmental variables.....	37
2.3.6 Daily cost of transpiration by species.....	38
2.4. Discussion.....	41
2.4.1 Whole seedling transpiration rates.....	41
2.4.2 Transpiration under drought conditions.....	41
2.4.3 Transpiration rate and microclimate relationships.....	43
2.4.4 Transpiration water requirements.....	44
2.5 Appendix.....	44
2.6 References.....	46

**CAPITULO 3. Morpho-functional traits and plant response to drought conditions in seedlings of six native species of Ecuadorian Ecosystems.....** 51

Abstract.....	53
3.1. Introduction.....	54
3.2. Material and Methods.....	55
3.2.1. Plant material.....	55
3.2.2. Seedling morphology and biomass.....	58
3.2.3. Root growth capacity (RGC) test.....	58
3.2.4. Daily patterns of stomatal conductance.....	59
3.2.5. Stomatal conductance under different soil water content conditions.....	60
3.2.6. Statistical analysis.....	60
3.3. Results.....	61
3.3.1. Morphological traits of seedlings and biomass allocation patterns.....	61
3.3.2. Root growth capacity of soil colonisation.....	63
3.3.3. Daily patterns of stomatal conductance.....	65
3.3.4. Stomatal conductance dynamics during a drought period.....	67
3.3.5. Relationships between morphological traits and stomatal conductance.....	68
3.4. Discussion.....	71
3.4.1. Main morpho-functional characteristics developed by species.....	71
3.4.2. Morpho-functional traits and drought resistance.....	74
3.5 Appendix.....	77
3.6 References.....	80

**CAPITULO 4. Impact of a hydrological dry year on soil water content and plant cover changes in Mediterranean shrublands of southeast Spain.....** 85

Abstract.....	86
4.1 Introduction.....	87

4.2 Materials and methods.....	89
4.2.1 Study site.....	89
4.2.2 Climatic data.....	90
4.2.3 Soil characterization and soil water content.....	91
4.2.4 Characterization of changes in vegetation cover.....	92
4.2.5 Ecophysiological measurements.....	93
4.2.6 Statistical analysis.....	93
4.3. Results.....	94
4.3.1 Climatic conditions.....	94
4.3.2 Changes in soil water content.....	96
4.3.3 Composition and structure of vegetation cover among sites.....	97
4.3.4. Changes in shrublands composition after the dry 2013/2014 year.....	98
4.3.5 Predawn leaf water potential ( $\psi_{pd}$ ).....	99
4.3.6 Relationships between shrubland cover changes and environmental variables.....	100
4.5 Discussion.....	102
4.6 Appendix.....	106
4.7 References.....	110
<b>CAPITULO 5. Balances hídricos en el área de recarga de cuatro acuíferos en función de la cubierta vegetal de matorral mediterráneo y pinar de repoblación.....</b>	<b>117</b>
Resumen.....	119
5.1. Introducción.....	120
5.2. Material y métodos.....	122
5.2.1 Área de estudio.....	122
5.2.2 Dinámica hídrica (modelo, datos, parámetros y validación).....	124
5.2.2.1 Modelo HYDROBAL.....	124
5.2.2.2 Datos climáticos.....	127
5.2.2.3 Parámetros del suelo.....	128
5.2.2.4 Datos de humedad del suelo.....	129
5.2.2.5 Parámetros de la composición y estructura de la vegetación.....	129
5.2.2.6 Calibración y validación del modelo.....	131
5.2.3 Análisis estadístico.....	132
5.3. Resultados.....	133
5.3.1. Estructura y composición de la vegetación.....	133
5.3.1.1 Vegetación a escala de parcela.....	133
5.3.1.2. Vegetación a escala de paisaje ó área de recarga de los acuíferos.....	135
5.3.2 Condiciones climáticas respecto a la temperatura y precipitación.....	136
5.3.3 Humedad en el suelo.....	137
5.3.4 Calibración y validación del modelo HYDROBAL.....	139

5.3.5 Balances hídricos a escala de parcela en función de la cubierta de matorral mediterráneo y pinar de repoblación.....	141
5.3.6 Balance hídrico a escala de paisaje ó área de recarga de los acuíferos.....	149
5.3.7 Relación entre los principales flujos hídricos, la cubierta de vegetación y la precipitación total a ambas escalas (parcela y paisaje).....	153
5.4. Discusión.....	156
5.5 Anexos.....	162
5.6 Referencias bibliográficas.....	165
<b>CAPÍTULO 6.....</b>	<b>173</b>
6.1 Resumen de resultados y discusión.....	175
6.2 Referencias bibliográficas.....	183
<b>CAPÍTULO 7.....</b>	<b>189</b>
7.1 Conclusiones.....	191



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

## LISTADO DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

---

**Figura 1.1:** a. Anomalía observada en el promedio mundial de temperaturas, relativas a la media del período 1961-1990. b. Mapa de cambios observados en la precipitación (1951- 2010) (IPCC, 2014).

**Fig. 1.2:** Esquema de los flujos y depósitos de agua en un sistema natural (Adaptado de Naranjo, 2013).

**Fig. 1.3:** Estructura de la tesis y relación entre sus capítulos.

### CAPÍTULO 2

---

**Fig. 2.1:** Soil moisture and microclimatic variables during both experimental periods. Left: Experiment 1, high-soil moisture conditions. Right: Experiment 2, drought period. Above: soil moisture per species and soil containers without seedlings (mean±standard error, results of the GLM repeated measures, N=3, between-factors test of effects Tukey's HSD *post hoc* test, *p* value). Middle: daily mean global radiation ( $R_g$ , solid line and black circle) and mean daily temperature (T, solid line and white diamond). Below: mean daily reference evapotranspiration ( $E_{to}$ , solid line and black circle) and mean daily water vapour pressure deficit (VPD, solid line and white circle).

**Fig. 2.2:** Temporal dynamics of the daily  $E_{w-s}$  per species. Above: under the high-soil moisture conditions. Below: during the drought period. Mean ± standard error. Results of the GLM repeated measures, N=3; within-factor test of effects: F Greenhouse-Geisser (*G-G'*); between-factors test of effects, Tukey's HSD *post hoc* test (*p* value). The lines marked by the same letter are not significantly different at  $p < 0.05$ . *P. halepensis* (*Ph*, solid line and black circle), *P. lentiscus* (*Pl*, solid line and white circle), *Q. coccifera* (*Qc*, solid line and black triangle, bottom).

**Fig 2.3:** Daily curve of the hourly microclimatic variables and hourly  $E_{w-s}$  under the high-soil moisture conditions. Above: hourly variation of global radiation ( $R_g$ ), reference evapotranspiration ( $E_{to}$ ) and water vapour pressure deficit (VPD). Below:



hourly  $E_{w-s}$  of *P. halepensis*, *P. lentiscus* and *Q. coccifera*. Means±standard errors, N=12.

**Fig. 2.4:** Daily curve of the hourly  $E_{w-s}$  Above: on day 10 and below: on the last day each species were measured during the drought experiment. Means±standard errors, N=3.

**Fig. 2.5:** Relationship between mean daily soil moisture and daily  $E_{w-s}$  during the drought period (N=24). Logistic regression ( $y = a/(1+(x/x_0)^{-b})$ ) per species, where  $y =$  daily  $E_{w-s}$  and  $x =$  mean daily soil moisture.

### CAPÍTULO 3

---

**Fig. 3.1:** Comparison of the root length by soil depth between species during the root growth capacity (RGC) test. Results of the GLM repeated measures, Mean± standard error, N = 7. Test within-factors effects: F' Greenhouse-Geisser (*G-G'*), test between-factors effects: Tukey's HSD *post-hoc* test (*p value*). Abbreviations: *Cedrela montana* (*Cm*), *Alnus acuminata* (*Aa*), *Podocarpus sprucei* (*Ps*), *Aegiphila ferruginea* (*Af*), *Schinus molle* (*Sm*) and *Caesalpinia spinosa* (*Cs*).

**Fig. 3.2:** Daily patterns of stomatal conductance for three different soil water content conditions during the drought period. Results of the GLM repeated measures, Mean ± standard error, N=5. Test within-factors effects: F' Greenhouse-Geisser (*G-G'*), test between-factors effects: Tukey's HSD *post-hoc* test (*p value*). We used the statistical Sphericity assumed when the sphericity hypothesis was not rejected. Abbreviations: *Cedrela montana* (*Cm*), *Alnus acuminata* (*Aa*), *Podocarpus sprucei* (*Ps*), *Aegiphila ferruginea* (*Af*), *Schinus molle* (*Sm*) and *Caesalpinia spinosa* (*Cs*).

**Fig. 3.3:** Remaining stomatal conductance (%) during the drought period referred to maximum data indicated in the subsection 3.4 (first paragraph). Soil water content conditions in each period were A: SWC (20–25%), B: SWC (10–15%), C: SWC (5–10%) D: SWC (4–6%). Results of one-way ANOVA were significant for A, C and D at  $P < 0.05$ . Species were pooled by groups according to Tukey's HSD *post-hoc* test, with species having the same letter being not significantly different from each other. Mean ± SE for N = 10. Abbreviations: *Cedrela montana* (*Cm*), *Alnus acuminata* (*Aa*),

*Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).

**Fig. 3.4:** Correlations between morphological and physiological parameters with Pearson's correlation coefficient (r) and significance levels (\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ). Abbreviations: maximum stomatal conductance ( $G_{s_{max}}$ ), ratio surface area per volume PVC tube ( $R_{SA}$ ), specific root length (SRL), leaf area ratio (LAR), specific leaf area (SLA), *Cedrela montana* (Cm), *Alnus acuminata* (Aa), *Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).  $G_{s_{max}}$  Fig. A, corresponds to Gs at 12:00 h under SWC 30–35% (Fig. 2A, first drought period), and  $G_{s_{max}}$  Fig. B, corresponds to average Gs value from 10:00 – 12:00 h under SWC 4–6% in the second drought period.

**Fig. 3.5:** Results of Principal Components Analysis (PCA). Distribution of variables (left and bottom axis) and the studied species (right and top axis) as a function of principal components 1 and 2 resulting from multivariate analysis among morpho-functional traits and gas exchange variable. Abbreviations: root : shoot ratio ( $DW_R/DW_S$ ), tap root dry weight ( $DW_{TR}$ ,  $> 2$  mm), fine roots dry weight ( $DW_{FR}$ ,  $< 2$  mm), seedling dry weight ( $SM_T$ ), leaf area ratio (LAR), specific leaf area (SLA), root length (RL), Specific root length (SRL), surface area per volume of soil explored ( $R_{SA}$ ), *Cedrela montana* (Cm), *Alnus acuminata* (Aa), *Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).  $G_{s_{max}}$  at 30–35% corresponds to Gs at 12:00 h under SWC 30–35% (Fig. 2A, first drought period), and  $G_{s_{max}}$  at 4–6% corresponds to average Gs value from 10:00 – 12:00 h under SWC 4–6% in the second drought period.

## CAPÍTULO 4

---

**Fig. 4.1:** Location map of the studied sites in southeast Spain. The blue lines represent isohyets each 100m.

**Fig. 4.2:** Climatic conditions during the studied period compared to historical values per site. A: Precipitation. B: Aridity Index. C: temperature anomalies (differences between the monthly average during the studied period and the historical average per studied

site). positive values correspond to hotter months and negative values to colder months. Dotted line represents the beginning of the second hydrological year.

**Fig. 4.3:** Periodic Relative Extractable Water (REW) in each studied site from May 2013 to September 2015. REW=0.4 is the threshold of soil water deficit for Mediterranean species. The dotted line shows the beginning and the end of the 2013/14 year.

**Fig. 4.4:** Result of I-way ANOVA. Vegetation cover before the dry year and relative reduction of vegetation cover. Gray columns: initial vegetation cover (%) by growth form (May 2013). Black columns: relative reduction of vegetation cover (%) by growth form. Different capital letters indicates significant differences at  $p < 0.005$ . Statistical table in Annex E

**Fig. 4.5:** Predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) of three species (*Quercus coccifera*, *Rosmarinus officinalis* and *Globularia alipum*), measured in early summer (Jun – July 2014) in each studied sites. Statistical table in Annex F.

**Fig. 4.6:** Pearson Correlation coefficients on plant growth form reduction and environmental variables (dry days, AI, REW and mean temperature (C)) all of them during the dry hydrological 2013-2014 year. Asterisks indicate significant ( $p < 0.05$ ) correlations.

**Fig. 4.7:** PCA-derived loadings for the cover reduction of the tall shrub and dwarf shrub in each plot on the first two principal component axes. Sample points are identified by numbers and plotted on PC I and PC II.

## CAPÍTULO 5

---

**Fig. 5.1:** Mapa de localización de las áreas de estudio en la provincia de Alicante. Las líneas azules representan isoyectas cada 100 mm. Precipitación media anual para el período 1953-2012.

**Fig. 5.2:** Diagramas climáticos de las cuatro zonas de estudio. Valores medios anuales de Temperatura y Precipitación para el periodo 1951-2013.

**Fig. 5.3:** Esquema de los principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL.

**Fig. 5.4:** Esquema funcional del modelo ecohidrológico HYDROBAL (adaptado de Bellot et al 1999; Bellot y Chirino 2013).

**Fig. 5.5:** A. Ilustración de la estructura vertical y horizontal de la vegetación. B. Esquema que ejemplifica como se utilizan los datos de la caracterización en el modelo HYDROBAL.

**Fig. 5.6:** Figura 5.6. Representación de la superficie ocupada por cada tipo de vegetación en el área de recarga de cada zona de estudio (valores en tabla 5.5).

**Fig. 5.7:** Condiciones climáticas históricas y registradas durante los años estudiados. A y B Precipitación promedio anual (mm) y Temperatura promedio anual (mm) de cada zona, respectivamente. C y D. Precipitación total anual y Temperatura media anual (°C) para los tres años hidrológicos (Septiembre 2012-Octubre 2015), respectivamente.

**Fig. 5.8:** Dinámica temporal de la humedad del suelo para el matorral (línea verde) y pinar (línea roja) de cada localidad. En el eje x se representa el primer día de cada mes con el nombre del mes.

**Fig. 5.9:** Datos de humedad del suelo estimados por el modelo Vs observados en cada tipo de vegetación y zona de estudio para el periodo de estudio; correspondientes a los resultados del proceso de calibración (datos de los años hidrológicos 2012/13 y 2013/14) y validación (datos del año hidrológico 2014/15). En el eje x se representa el primer día de cada mes con el nombre del mes.

**Fig. 5.10:** Ajuste del factor “k” en el pinar de MEL. Las líneas grises representan la humedad del suelo estimada por el modelo múltiples veces con diferentes “k” seleccionados aleatoriamente. la línea roja representa el mejor ajuste. En el eje x se representa el primer día de cada mes con el nombre del mes.

**Fig. 5.11:** Arriba: Resultados del ANOVA de un factor para los flujos hídricos de los matorrales por zona (Media±error típico; N=3; test a posterior Tukey’s HSD; valores seguidos de letra diferente indican diferencia significativa). Abajo: Esquemas de los principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL en función de la cobertura de matorral mediterráneo en cada zona de estudio. Valores promedio en porcentaje (%) respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), recarga (R).

**Fig. 5.11:** Resultados del análisis de componentes principales (PCA). Distribución de los flujos hídricos en los pinares a lo largo del gradiente durante los tres años estudiados, en función de los componentes principales 1 (PC1) y 2 (PC2). Abreviaciones: 1=año lluvioso (2012/13). 2=año seco (2013/14). 3=año promedio (2014/15).

**Fig. 5.12:** Arriba: Resultados ANOVA de un factor para los flujos hídricos de los pinares por zona (Media±error típico; N=3; test a posterior Tukey's HSD; valores seguidos de letra diferente indican diferencia significativa). Abajo: . Esquema de los principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL en función de la cobertura de pinar de repoblación en cada zona de estudio. Valores promedio en porcentaje (%) respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), recarga (R).

**Fig. 5.13:** Principales flujos hídricos en mm (Precipitación total (Pt), intercepción (Int), evapotranspiración real (Eta) y percolación profunda o recarga (R)), estimados por el modelo HYDROBAL para el periodo estudiado (tres años hidrológicos). A. En función de la cobertura de matorral., (B) En función de la cobertura de pinar., (C) "Green water" y "Blue water" en las zonas de estudio expresadas por las columnas, de izquierda a derecha ->VEN, SAG, CAB y MEL.

**Fig. 5.14:** Arriba: Resultados ANOVA de un factor para los flujos hídricos a escala de paisaje (Media±error típico; N=3; test a posterior Tukey's HSD; valores seguidos de letra diferente indican diferencia significativa). Abajo: Esquemas de los principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL para el área de recarga del acuífero en cada zona de estudio. Valores promedio en porcentaje (%) respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), recarga (R).

**Fig.5.15:** Principales flujos hídricos (Precipitación total, intercepción, evapotranspiración real y percolación profunda o recarga), "Green Water" y "Blue Water", a escala de paisaje en función de la c cobertura vegetal de matorral y pinar en las cuatro zonas de estudio expresadas por cada columnas, de izquierda a derecha en cada flujo, VEN, SAG, CAB y MEL. Para tres años hidrológicos.

**Fig. 5.16:** Resultados del análisis de componentes principales (PCA). Distribución de los flujos hídricos en los matorrales a lo largo del gradiente durante los tres años estudiados, en función de los componentes principales 1 (PC1) y 2 (PC2). Abreviaciones: 1=año lluvioso (2012/13). 2= año seco (2013/14). 3= año promedio (2014/15).

**Fig. 5.17:** Resultados del análisis de componentes principales (PCA). Distribución de los flujos hídricos en los pinares a lo largo del gradiente durante los tres años estudiados, en función de los componentes principales 1 (PC1) y 2 (PC2).

Abreviaciones: 1=año lluvioso (2012/13). 2= año seco (2013/14). 3=año promedio (2014/15).

**Fig. 5.18:** Resultados PCA en los ejes principales 1 y 2 (PC1 y PC2), para los flujos hídricos (Int, Pnt, Es, Das, R y ETa) y las coberturas de los diferentes usos del suelo (Cp = cobertura de pinar; Cm=cobertura de matorral y Co= cobertura de espartal y otros usos) en cada área de recarga de cada zona de estudio (VEN, SAG, CAB y MEL) en los tres años (lluvioso, seco y promedio).



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

## LISTADO DE TABLAS

### CAPÍTULO 2

---

**Tabla 2.1:** Morphological characteristics of seedlings at the end of Experiment 2. Mean  $\pm$  standard error. N=3. Results of the one-way ANOVA and Tukey's HSD *post hoc* test (ns: not significant; \* P<0.05; \*\* P<0.01; \*\*\* P<0.001). Values followed by the same letter were not significantly different at p<0.05.

**Tabla 2.2:** Above: estimated parameters of the relationships between the hourly micrometeorological variables global radiation ( $R_g$ ,  $W \cdot m^{-2}$ ), vapour pressure deficit (VPD, kPa), reference evapotranspiration ( $E_{to}$ , mm), and hourly  $E_{w-s}$  ( $L H_2O \cdot m^{-2}$  leaf area  $\cdot h^{-1}$ ) per species under the high-soil moisture conditions. The best fit was the linear equation ( $y = a \cdot x + b$ ) with  $p < 0.001$ , where  $x$  = hourly micrometeorological variables and  $y$  = hourly  $E_{w-s}$ . Below: estimated parameters of the relationships between the daily  $E_{w-s}$  ( $L H_2O \cdot m^{-2} \cdot leaf\ area\ day^{-1}$ ) per species and daily soil moisture during the drought period. The best fit was the logistic equation ( $y = a / (1 + (x/x_0)^{-b})$ ), where  $x$  = mean daily soil moisture (%), and  $y$  = daily  $E_{w-s}$  in Ph: *Pinus halepensis*, Ph: *Pistacia lentiscus*, and Qc: *Quercus coccifera*.

**Tabla 2.3:** Summary data from the bibliography about measured transpiration rates ( $L H_2O m^{-2}$  leaf area  $day^{-1}$  and  $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ), and estimated daily transpiration ( $L H_2O m^{-2}$  leaf area  $day^{-1}$ ), by scaling the average transpiration from  $mmol H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  to  $L H_2O m^{-2} \cdot leaf\ area\ day^{-1}$ , and by assuming days of 12 hours of activity to compare with the sap flow and minilysimeter measures. Abbreviations: Gas exchange (G-ex); Sap flow (Sf); Minilysimeters (Ly).

### CAPÍTULO 3

---

**Tabla 3.1:** Studied native species of Ecuadorian Ecosystems. Description, importance and economical value.

**Tabla 3.2:** Seedlings morphological characteristics at the end of the culture period in the greenhouse. Results from one-way ANOVA (Mean  $\pm$  standard error, N = 10; Tukey's HSD *post-hoc* test). The p values in bold indicate significant differences at

$p < 0.05$ . Abbreviations: shoot height ( $H_s$ ), basal diameter (D), relative growth rate in height ( $H_s\_RGR$ ), relative growth rate in basal diameter ( $D\_RGR$ ), leaves dry weight (LDW), stem dry weight (SDW), shoot dry weight ( $DW_s$ ), leaf area (LA), leaf area ratio (LAR), specific leaf area (SLA), tap root dry weight ( $DW_{TR}$ ,  $> 2$  mm), fine roots dry weight ( $DW_{FR}$ ,  $< 2$  mm), root dry weight ( $DW_R$ ), seedling dry weight ( $SM_T$ ), new root dry weight grown outside of the root plug ( $new\_DW_R$ ), root:shoot ratio ( $DW_R/DW_s$ ), *Cedrela montana* (Cm), *Alnus acuminata* (Aa), *Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).

**Tabla 3.3:** Root growth capacity (RGC) test. Root morphology variables. Results from one-way ANOVA (Mean  $\pm$  standard error,  $N = 7$ ; Tukey's HSD *post-hoc* test). The p values in bold indicate significant differences at  $p < 0.05$ . Abbreviations: maximum root depth (Max\_depth), root length (RL), surface area (SA), root biomass (B), Specific root length (SRL), *Cedrela montana* (Cm), *Alnus acuminata* (Aa), *Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).

## CAPÍTULO 4

---

**Tabla 4.1:** Geographical details and climatic classification according to Rivas-Martinez (1983) per studied site.

**Tabla 4.2:** Soil properties by studied site.

**Tabla 4.3:** Vegetation characteristics by growth form before the dry year, soil cover characteristics and community characteristics by studied site. Mean per plot ( $100 \text{ m}^2$ )  $\pm$  Standard error. Different letters indicate significant differences at  $p < 0.005$ . Differences among vegetation growth form were established by a post hoc Tukey-B test at  $P < 0.05$ .  $N = 3$  plots per site\*\*\*  $p < 0.001$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*  $p < 0.05$ . The species that compose each growth form and their mean cover per site are defined in Annex C.

**Tabla 4.4:** Results of a Principal Components analysis (PCA) of the tall shrub +and dwarf shrub reduction and environmental variables (dry days, AI, REW, mean temperature) during the dry year.



## CAPÍTULO 5

---

**Tabla 5.1:** Caracterización geográfica y climática (Rivas-Martinez , 1983) para cada zona de estudio.

**Tabla 5.2:** Parámetros del suelo utilizados en el modelo, correspondiente a las principales propiedades del suelo en las zonas de estudio y tipos de cobertura de vegetación.

**Tabla 5.3:** Características de la cobertura de vegetación en el matorral y pinar de cada zona. Resultados del ANOVA de un factor, (media  $\pm$  error típico, N= 3). Los asteriscos indican diferencias significativas en \*\*\*  $p < 0.001$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*  $p < 0.05$ .

**Tabla 5.4:** Parámetros de vegetación utilizados por el modelo. Los valores corresponden a las 15 posibles combinaciones que representan la estructura vertical de cada tipo de vegetación (matorral y pinar) en cada zona de estudio.

**Tabla 5.5:** Superficie del área de recarga de cada acuífero y cobertura (%) de cada comunidad de vegetación (pinar, matorral, espartal y otros usos) en dicha superficie.

**Tabla 5.6:** A. Valores de  $k_{\min}$  y  $k_{\max}$  estimados en el proceso de calibración para ambos tipos de cobertura de vegetación en las cuatro zonas. B. Índices de evaluación de eficiencia del modelo: Nash y Sutcliffe (NSE), Raíz del Error cuadrático medio y RSR (Moriasi et al., 2007) obtenidos para los dos tipos de cubierta en las 4 zonas.

**Tabla 5.7:** Principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL en función de la cobertura de matorral. Arriba: valores en mm. Abajo: valores en % respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: evapotranspiración potencial (ETo), precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), reserva de agua el suelo (Das), recarga (R), agua azul (BW = Es + R), agua verde (GW = Int + Eta).

**Tabla 5.8:** Principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL en función de la cobertura de pinar. Arriba: valores en mm. Abajo: valores en % respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: evapotranspiración potencial (ETo), precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), reserva de agua el suelo (Das), recarga (R), agua azul (BW = Es + R), agua verde (GW = Int + Eta).

**Tabla 5.9:** Principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL-WATERSHED a escala de parcela ó área de recarga de cada acuífero. Arriba: valores en mm. Abajo: valores en % respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: evapotranspiración potencial (ETo), precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), reserva de agua el suelo (Das), recarga (R), agua azul (BW = Es + R), agua verde (GW = Int + Eta).



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

## LISTADO DE ANEXOS

### CAPÍTULO 2

---

**Anexo 2.1:** Appendix 2.A. Methodology for calibration curves: 12 minilysimeters were used to continuously record the weight of each potted seedling and each pot with bare soil. These minilysimeters were composed of load cells with a maximum weight of 7 kg and a precision level of 0.001 kg (models M -40, M-30, M-15, EPELSA). The log signal of each load cell was provided in millivolts, to convert the output of each load cell from millivolts into grams, we did a calibration curve for each one. For this purpose, we used masses (water bottles) of known weight within the 0-7 kg range. The calibration results showed a good fit (linear regressions,  $R^2 > 0.94$ ) between the weight of masses and the voltage variation in each load cell. The linear equation obtained in each load cell (Table A.1) allowed us to convert the signal from millivolts into grams.

**Anexo 2.2:** Appendix 2.B. Diagram of the experimental design.

### CAPÍTULO 3

---

**Anexo 3.1:** Table 3.A. Seedlings morphological characteristics at the end of the nursery period. Results from one-way ANOVA (Mean  $\pm$  standard error, N = 10; Tukey's HSD *post-hoc* test). The p values in bold indicate significant differences at  $p < 0.05$ . Abbreviations: shoot dry weight ( $DW_S$ ), root dry weight ( $DW_R$ ), seedling dry weight ( $SM_T$ ), *Cedrela Montana* (*Cm*), *Alnus acuminata* (*Aa*), *Podocarpus sprucei* (*Ps*), *Aegiphila ferruginea* (*Af*), *Schinus molle* (*Sm*) and *Caesalpinia spinosa* (*Cs*).

**Anexo 3.2:** Table 3.B. Correlation matrix among the main variables analysed in the present study. Pearson's correlation coefficient ( $r$ ). Significant correlations are indicated by asterisks and r-value in bold (\*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ). Numbers underlined only indicate a tendency to be correlated ( $P \leq 0.1$ ). Abbreviations: maximum stomatal conductance ( $G_{s_{max}}$ ), Specific root length (SRL), Leaf Area Ratio (LAR), specific leaf area (SLA), root:shoot ratio ( $DW_R/DW_S$ ), , root length (RL), seedling dry weight ( $SM_T$ ), maximum rooting depth (Max\_depth), surface area per volume of soil explored ( $R_{SA}$ ), relative growth rate in height ( $H_s\_RGR$ ), relative growth rate in basal diameter

(D\_RGR).G<sub>Smax</sub> correspond to stomatal conductance at 12:00 h under high SWC (30–35%) in Fig. 2A.

**Anexo 3.3:** Fig. 3.A. Correlation between ratio surface area per volume PVC tube (R<sub>SA</sub>) and relative growth rate in diameter (D\_RGR) with Pearson's correlation coefficient (r) and significance level (\*, P < 0.05). Abbreviations: *Cedrela montana* (Cm), *Alnus acuminata* (Aa), *Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).

## CAPÍTULO 4

---

**Anexo 4.1:** Appendix 4.A. Climatic diagrams of each studied site (1953-2015). Mean monthly temperature (°C) and total monthly rainfall (mm).

**Anexo 4.2:** Appendix 4.B. Statistic result of climatic data. Differences among sites were established by a post hoc Tukey-B test at p<0.05. N = 60 \*\*\* P<0.001; \*\* P<0.01; \*P<0.05.

**Anexo 4.3:** Appendix 4.C. Mean initial cover (%) of dominant species ± standard error, in analyzed vegetation by studied site in 2013.

**Anexo 4.4:** Appendix 4.D. Vegetation covers reduction of species ± stander error per studied site, after the dry year.

**Anexo 4.5:** Appendix 4.E. Statistic result of vegetation by growth form after the dry year. Differences among vegetation growth form were established by a post hoc Tukey-B test at P<0.05. N = 3 plots for each shrubland \*\*\* P<0.001; \*\* P<0.01; \* P<0.05.

**Anexo 4.6:** Appendix 4.F. Statistic result for ecophysiological measurement per specie between sites Differences among species were established by a post hoc Tukey-B test at P<0.05. N = 6 individual per site \*\*\* P<0.001; \*\* P<0.01; \* P<0.05.

**Anexo 4.7:** Appendix 4.G. Statistic result for Pearson correlation between growth form (Tall shrub, Dwarf shrub, Tall+dwarf shrub) and some environmental variables (dry days, AI, RW and mean temperature). \*\*\* P<0.001; \*\* P<0.01; \* P<0.05.

## CAPÍTULO 5

---

**Anexo 5.A:** Localización de la estación meteorológica más cercana a cada zona de estudio y distancia (km). Variables utilizadas: Precipitación “Pp”, temperatura “T”.

**Anexo 5.B:** Composición de especies y estructura de la Vegetación (%) a escala de parcela de matorral utilizada con el modelo HYDROBAL para cada zona. Las abreviaciones representan las diferentes especies Em: *Erica multiflora*, Pl: *Pistacia lentiscus*, Ro: *Rosmarinus officinalis*, St (Alpha grass): *Stipa tenacissima*, Ph (Pine): *Pinus halepensis*, Jo: *Juniperus oxycedrus*, Qc: *Quercus coccifera*, Tv: *Thymus vulgaris*.

**Anexo 5.C:** Composición de especies y estructura de la Vegetación (%) a escala de parcela de pinar, utilizada con el modelo HYDROBAL para cada zona. Las abreviaciones representan las diferentes especies Em: *Erica multiflora*, Pl: *Pistacia lentiscus*, Ro: *Rosmarinus officinalis*, St (Alpha grass): *Stipa tenacissima*, Ph: *Pinus halepensis*, Jo: *Juniperus oxycedrus*, Qc: *Quercus coccifera*, Tv: *Thymus vulgaris*.

**Anexo 5.D:** Coeficientes de las regresiones lineales entre la precipitación anual y los flujos hídricos en función del matorral, pinar y área de recarga. Abreviaciones: Precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), Escorrentía superficial (Es), Evapotranspiración (Eta) y Recarga (R).



**CAPITULO 1.**

**INTRODUCCIÓN GENERAL**

Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante



## **1. Introducción General**

### **1.1 Las zonas áridas y sus proyecciones de cambio en temperatura y precipitación.**

Las zonas áridas ocupan en la actualidad más del 47% de la superficie emergida del planeta (aprox.  $6.15 \times 10^6$  ha) (UNEP, 1997; Reynolds and Stafford Smith, 2002). Cuando nos referimos a zonas áridas ó "drylands", incluimos a zonas de clima hiperárido, árido, semiárido y seco-subhmedo; caracterizadas por presentar una relación de Precipitación/Evapotranspiración (P/E) entre 0.03 en el hiperárido hasta 0.75 en el seco-subhmedo (Middleton y Thomas, 1997). Estos valores indican gran descompensación entre la cantidad de agua que recibe la zona por precipitación y la que potencialmente va a la atmósfera por evapotranspiración. Son zonas con escasa precipitación, donde la disponibilidad hídrica es el principal factor limitante para los procesos biológicos. Por otra parte, suele ocurrir que en las zonas áridas hay una alta densidad poblacional como es el caso de Europa en donde dichas zonas albergan más de un 25% de su población (Reynolds et al 2005). La combinación de escasez de agua y una elevada densidad de población las convierte en lugares muy vulnerables al cambio climático con alto riesgo de desertificación (Mayor, 2008).

Las proyecciones de los modelos de cambio climático generados por el quinto informe del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC, 2014) y las tendencias observadas durante las últimas décadas (Fig 1.1a), indican que durante los próximos 100 años habrá un aumento progresivo y global de la temperatura media del aire entre 2 y 4 °C. También existe evidencia global de cambios en el ciclo hidrológico que muestran tendencias de descenso en las precipitaciones (Fig 1.1b). Esta situación produce mayor tensión en zonas ya limitadas por el agua como las zonas áridas de la cuenca Mediterránea (Solomon et al., 2007). Entre ellas se encuentra la región en donde se desarrolló gran parte de esta memoria, como es el Sureste de España, específicamente en la provincia de Alicante, considerada en alto riesgo de degradación y desertificación que pueden verse especialmente afectada por el cambio climático.



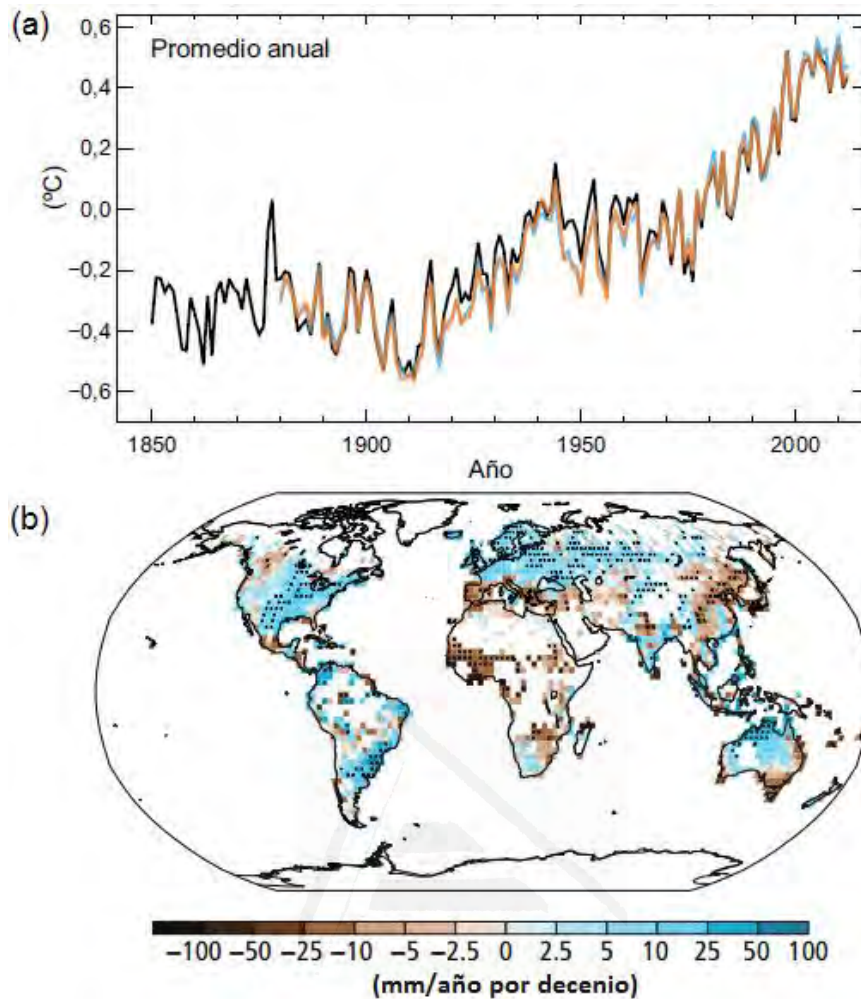


Figura 1.1. a. Anomalía observada en el promedio mundial de temperaturas, relativas a la media del período 1961-1990. b. Mapa de cambios observados en la precipitación (1951- 2010) (IPCC, 2014).

En esta zona, se ha registrado un aumento de la temperatura de  $0.49\text{ }^{\circ}\text{C}$  / década para el periodo 1979-2005 (Lespinas et al., 2009). Este aumento ha sido alto si se compara con el promedio global de la tierra de  $0.27\text{ }^{\circ}\text{C}$  / década para el mismo período (Brohan et al. 2006). Con respecto a cambios en la precipitación, existen evidencias de cambios en la estacionalidad de las lluvias por disminución local en verano y aumento en otoño (Lespinas et al., 2009; Chaouche et al. 2010). Moutahir (2014) indica que entre 1942 y 2012, la precipitación ha tendido a disminuir  $9.4\text{ mm/década}$ , siendo esta tendencia especialmente significativa en las zonas de transición entre el clima seco-subhúmedo y semiarido. Touhamid et al (2015) sugieren que a finales de este siglo, el 62% de los años tendrán una precipitación total anual menor a  $200\text{ mm}$ .

Es probable que los cambios en el clima intensifiquen la ocurrencia de fenómenos extremos como el aumento en la frecuencia e intensidad de sequías o la frecuencia de

las olas de calor y ocurrencia de lluvias torrenciales (Goubanova and Li, 2007; IPCC, 2012; Monjo et al., 2016).

Existen infinidad de modificaciones que pueden ser causadas por el cambio climático, entre ellas se pueden mencionar, disminución de productividad, pérdida de especies por modificación de sus requerimientos ambientales y por aumento de invasiones biológicas, grandes cambios en los regímenes hidrológicos, mayor frecuencia de incendios e inundaciones y mayores niveles de erosión del suelo, entre otras cosas. Hoy en día, comprender y predecir la respuesta de los ecosistemas ante el cambio climático, es uno de los principales desafíos en el mundo científico. De dichas modificaciones, en este trabajo se abordan las relacionadas con el impacto sobre la vegetación y el ciclo hidrológico.

## **1.2 Impacto de la sequía en la conservación del agua en el suelo y la vegetación.**

La cantidad y disponibilidad de agua es uno de los principales factores que afectan la producción primaria y otros procesos biológicos en los ecosistemas. La sequía disminuye la cantidad de agua en el suelo, por ello, en la actualidad, existe gran incertidumbre en cuanto a las respuestas de preguntas como las siguientes: ¿cómo las plantas y los ecosistemas responderán a la mayor aridez proyectada por los modelos de cambio climático?, en este sentido ¿Cuáles especies serán menos resistentes y cuáles más vulnerables a eventos de sequía extrema y continua?, ¿Cómo se verá afectado el ciclo hidrológico?. Este conocimiento ha demostrado ser esencial para orientar las estrategias de uso del agua y las actividades de restauración forestal en muchas regiones (Gracia et al 2002; Breda et al 2006; McDowell et al 2008; Chaouche et al 2010; Disante et al 2011). La restauración forestal es una de las técnicas usadas para revertir el proceso de degradación y contribuir a la conservación del suelo, su objetivo principal es introducir especies, generalmente con gran capacidad de adaptación a las condiciones del medio, que contribuyan a mejorar medioambientalmente el ecosistema (Vilagrosa et al, 2008; Chirino et al, 2011).

Con respecto a los regímenes hidrológicos, entre los cambios más preocupantes debido a la sequía están los relacionados con: (1) el aumento en las tasas de evapotranspiración que equivale a la pérdida de agua del sistema por evaporación directa del suelo y por

transpiración de la vegetación, (2) la reducción del monto de agua de infiltración en el suelo que impide su reposición, lo que conlleva a la disminución de la recarga natural de esas reservas de agua subterránea o acuíferos. Gracia et al, 2002 indican que en el bosque mediterráneo, es un hecho claro que las condiciones de sequía, ya han reducido las precipitaciones en un 10%, lo que se traduce como una reducción del 25% en las reservas hidráulicas del suelo. En el norte de Portugal se ha reportado que con una disminución del 30% de la precipitación promedio anual, puede llegar a disminuir 45% de la recarga promedio anual (Oliveira et al., 2007). Por otra parte, después de periodos prolongados sin precipitación, es probable que ocurran eventos puntuales de manera torrencial que aumentan la escorrentía superficial trayendo como consecuencia más erosión e inundaciones (Monjo et al., 2016). Un tema esencial para el manejo de recursos hídricos, estudios medioambientales y de producción vegetal, es la determinación de los requerimientos hídricos en especies forestales (Flumignan, 2010). Haciendo referencia a la vegetación, se prevé que el incremento de aridez podría causar cambios importantes en la distribución, composición y estructura de las comunidades debido a la disminución de la disponibilidad de ciertos recursos ambientales como agua y nutrientes y con ello la disminución de la cubierta. Ante dichas condiciones, las especies resistirán, se desplazaran o se extinguirán localmente (Montoya, 1995), siendo aquellas menos resistentes al déficit hídrico, las más vulnerables a futuros cambios del clima.

La sequía afecta a varios procesos fisiológicos en las plantas (Levitt, 1980). Mientras más seco esta el suelo mayor fuerza deben ejercer las plantas para extraer el agua necesaria para sus procesos vitales; si la sequía aumenta, los estomas cierran completamente y, finalmente, se produce cavitación. Ante esta situación se reduce la conductividad hidráulica de la raíz a las hojas (Breda et al., 2006) afectando la supervivencia y reproducción de las especies (McDowel et al., 2008). Bajo estas condiciones las plantas también son más vulnerable a daños por ataques de insectos u hongos (McDowell et al., 2008; Allen et al 2010). La disponibilidad hídrica constituye uno de los factores más determinantes en el crecimiento de las plantas ya que bajo condiciones de déficit hídrico puede ocurrir un aumento en la evapotranspiración (Flumignan et al 2010). Greenwood et al (2017) presentaron un meta análisis de 58 estudios en el que indican que la mortalidad de los bosques aumenta con la severidad de la sequía. Por otra parte, dado el importante rol que cumple la vegetación en la regulación de los flujos hídricos, los cambios en su composición y estructura pueden

alterar la dinámica del agua en los ecosistemas. En este contexto, este trabajo aborda aspectos relacionados con la evaluación de la respuesta en especies forestales de diferentes ecosistemas, ante diferentes condiciones de humedad en el suelo y con cambios en la cubierta de vegetación debido a condiciones de sequía.

### **1.3 Balance hídrico y la cubierta de vegetación**

El balance hídrico a nivel ecosistémico se compone de los procesos de transferencia y depósito del agua en distintos compartimientos del sistema en estudio (Ataroff y Rada 2000). La Fig. 1.2 esquematiza los flujos y depósitos de agua en un sistema natural. Los flujos de agua según su dirección se clasifican como entradas, transferencias dentro del sistema y salidas. El agua que entra al sistema proviene de la precipitación vertical y/o de la precipitación horizontal o neblina. Otro ingreso puede provenir del agua de escorrentía que dependiendo de la topografía llega de zonas más altas. Una vez que el agua ingresa al sistema puede seguir varias vías (transferencias): ser interceptada por la vegetación donde posteriormente evapora ó llegar al suelo a través de dos procesos denominados escorrentía cortical y la transcolación que incluye el goteo de dosel y la caída libre del agua. La suma del flujo caulinar y la transcolación se corresponde con la cantidad total de agua que llega al suelo ó precipitación neta. El agua de precipitación neta puede penetrar el perfil del suelo (infiltración) ó escurrir superficialmente. Una parte del agua que infiltra, queda almacenada en el suelo, de la cual una parte es absorbida por las plantas, otra drena por flujos subsuperficiales y otra percola a capa más profundas.

De estos flujos las salidas de agua del sistema son la evapotranspiración compuesta por la parte del agua que va hacia la atmósfera por evaporación desde el dosel, transpiración y evaporación desde el suelo; y los drenajes profundo y subsuperficial que alimentan los caudales de ríos y los acuíferos. La ecuación general de balance hídrico puede expresarse igualando las entradas de agua con las salidas y considerando que el agua almacenada en el suelo puede ser negativa o positiva.

El papel de la cubierta vegetal en los ecosistemas es muy importante porque determina las reservas de agua, especialmente en áreas con baja precipitación. Mientras mayor sea la cubierta de vegetación, mayor cantidad de agua sale del sistema por intercepción y

transpiración, consecuentemente se reduce la infiltración y con ello la reposición natural de las reservas de agua en el suelo, pero también disminuye el escurrimiento superficial y la evaporación del suelo. Ante las condiciones de sequía previstas, es preocupante el probable aumento de la evapotranspiración sin un aumento en las precipitaciones. Situación que pondría en riesgo la disponibilidad del agua en el suelo en las próximas décadas.

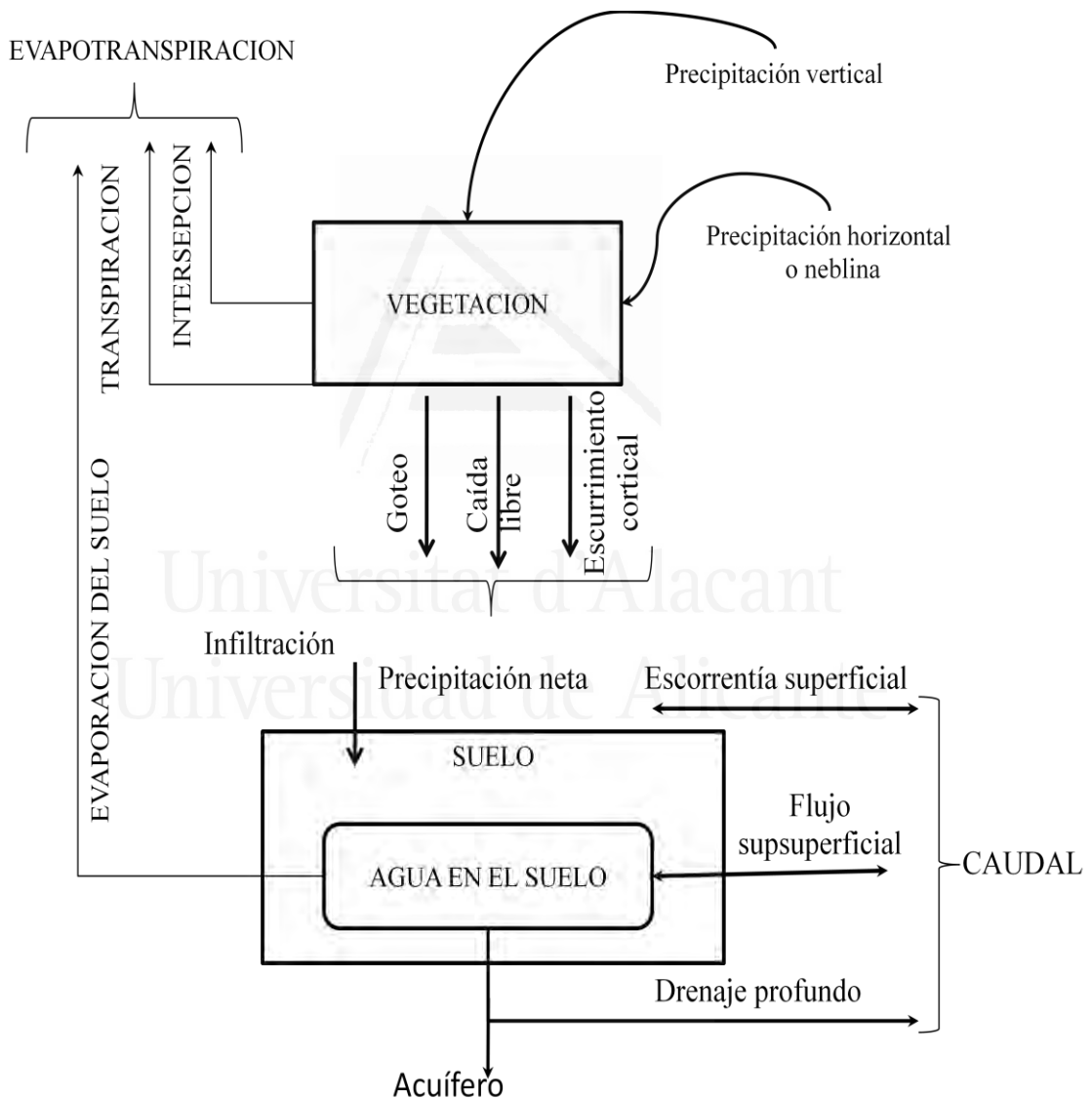


Fig. 1.2. Esquema de los flujos y depósitos de agua en un sistema natural (Adaptado de Naranjo, 2013).

#### **1.4 Estudios previos relacionados con este trabajo**

El agua es un recurso básico y vital en el mantenimiento de la funcionalidad de gran cantidad de procesos ecosistémicos y socioeconómicos (Terradas et al 2001). Su escasez, dadas las previsiones de los modelos de cambio climático (IPCC 2013, 2014) sobre el incremento en intensidad y frecuencia de sequías, es un problema importante que ha sido motivo de numerosos estudios en regiones semiáridas mediterráneas (Bellot et al 2007, Sánchez et al., 2004; Touhamid 2015; Pulido Velázquez et al 2015); relacionados tanto con el impacto de la sequía en la regulación de los flujos hídricos y la conservación del agua en el suelo, como con la vulnerabilidad de las especies vegetales naturales e introducidas. Esta situación es especialmente preocupante en zonas donde el agua ya es un producto escaso como las zonas secas del mediterráneo Español, donde pequeñas entradas de precipitación intentan compensar las demandas, cada vez mayores, tanto ecosistémicas como poblacionales. Lo que conlleva a la realización de estudios que abordan aspectos relacionados con la respuesta de los ecosistema y sus especies coexistentes ante la escases de agua prevista.

Las referencias sobre trabajos relacionados con esta tesis se remontan al año 90. Más recientemente, con el auge de las previsiones de los modelos de cambio climático con los estudios en ecohidrología, se ha realizado una intensa labor que continúa hasta la actualidad.

Con respecto a la vulnerabilidad a la disponibilidad de agua y resistencia a la sequía de los ecosistemas y sus principales especies, gran parte de los estudios han sido desarrollados por el Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo (CEAM) y la Universidad de Alicante. Muchos de los trabajos buscan evaluar el consumo de agua de la vegetación (Biroth et al 2011, Chirino 2011) ante diferentes condiciones de sequía (Vilagrosa et al, 2010, 2012; Disante et al 2011). Normalmente las especies estudiadas se refiere a aquellas que han sido propuestas para la restauración (Nunes et al 2016) y que permitan optimizar las alternativas de manejo forestal (Alloza 2016, Bautista et al 2016). Un aspecto también interesante que ha sido motivo de investigación se refiere a la morfología de especies en relación a las estrategias de consumo de agua (Chirino et al 2013; Hernandez et al 2010). La evaluación de la supervivencia y del crecimiento en planes de reforestación (Molina et al., 2016) así como los posibles efectos de las sequías

en la mortalidad de la vegetación (García de la Serrana et al 2015, Greenwood et al 2017).

En referencia a la conservación del agua en el suelo y los componentes del balance hídrico, se han desarrollado varios proyectos de investigación en la Universidad de Alicante. Los primeros estudios se basaron en experimentos de laboratorio para analizar, en función de la vegetación, los flujos hídricos de transcolación y escorrentía superficial mediante simulaciones de lluvia (Derouiche, 1996; Abdelli, 1999), así como el efecto de la cubierta de vegetación en la dinámica de la humedad en el suelo (Hernández et al., 1998), especialmente en las reforestaciones de Pino Carrasco (Schiller and Cohen 1995; 1998; Bellot et al 1999) y especies coexistentes (Gavinet et al 2014). La distribución de la escorrentía superficial, la cuantificación de la erosión hídrica del suelo y el efecto de los patrones de distribución espacial de la vegetación, también han sido motivo de numerosos estudios (Chirino et al., 2006; Bautista et al., 2007; Mayor et al., 2007 y 2008b). El análisis del papel de la vegetación e influencia de los cambios de usos del suelo sobre el paisaje, el balance hídrico y la recarga de acuíferos, tuvo sus inicios en la estación experimental "El Ventós" (Peña 2001; Chirino, 2003; Andreu et al 2012).

Recientemente el interés sobre el posible efecto de las predicciones de los modelos de cambio climático sobre el recurso agua, ha promovido el uso del modelado y la simulación ambiental mediante un modelo eco-hidrológico (HYDROBAL, Bellot and Chirino, 2013). El cual fue desarrollado, evaluado y mejorado por miembros del Dpto. de ecología de la Universidad de Alicante, gracias a los resultado de numeroso trabajos ya mencionados. Desde 2012 se amplió el estudio de estas temáticas a otras cuatro zonas además del Ventós. El modelo puede utilizarse con diferentes propósitos, tales como estudiar el impacto de los cambios de uso del suelo y la perturbación sobre el balance hídrico del suelo debido a incendios forestales.

### **1.5 Estructura de la memoria de Tesis**

Esta memoria de tesis doctoral pretende proporcionar conocimiento experimental sobre el impacto de la sequía, en el contenido de agua en el suelo y en la vegetación a diferentes escalas. Está estructurada en siete capítulos que contribuyen a la comprensión

del problema general (Fig. 1.3). Un primer capítulo con la introducción general, cuatro capítulos que constituyen el cuerpo principal de la memoria, un resumen de los resultados y discusión y conclusiones generales. Cabe señalar que la mayor parte de esta memoria de tesis (tres capítulos del cuerpo principal de la memoria) se realizó en zonas áridas del Sur este Español, a excepción de un trabajo que abordando la misma temática se relaciona con especies de otros ecosistemas.

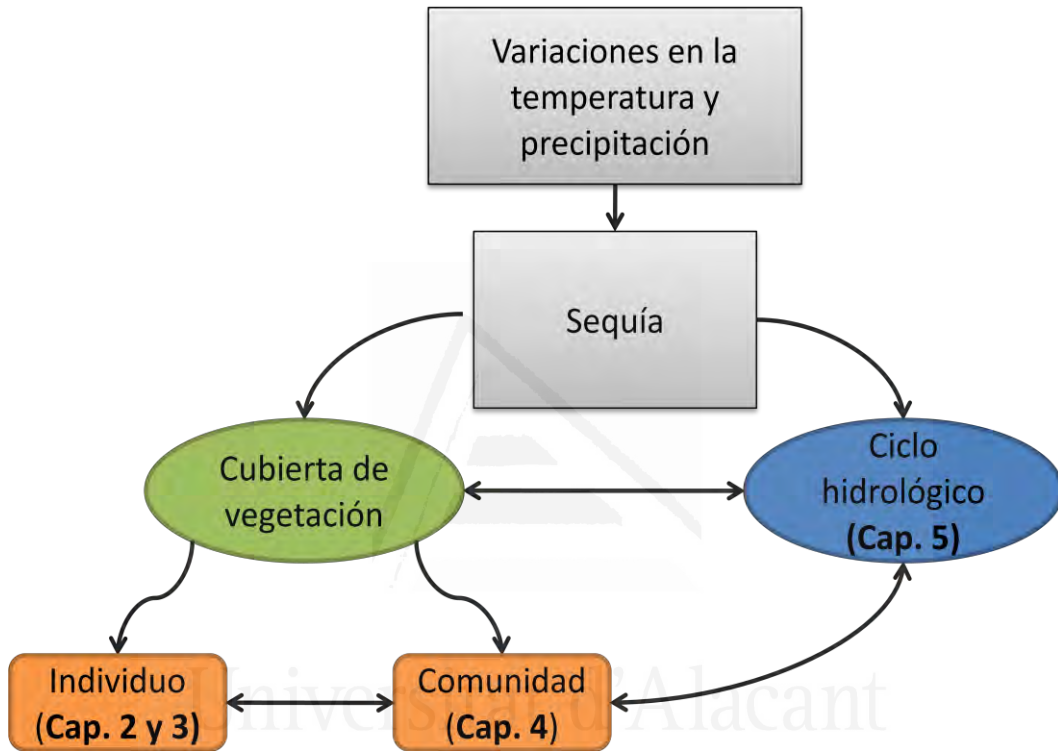


Fig. 1.3 Estructura de la tesis y relación entre sus capítulos.

A continuación se describe brevemente el contenido de cada capítulo:

El **Capítulo 1** es una introducción a la memoria y comprende el marco general de la temática de la tesis, sus antecedentes y su organización. El capítulo 2 y capítulo 3 evalúan la vegetación a escala de individuo o especie, en su estadio de brinjal o plántula y su vinculación en uno de los flujos hídricos más importantes como es el consumo de agua por las plantas en respuesta a diferentes condiciones de humedad del suelo. Especialmente importante en las etapas tempranas de vida en donde las plántulas afrontan por primera vez la variabilidad climática característica de cada una de las regiones bajo estudio.



En este sentido, en el **Capítulo 2** como punto de partida se estimaron los requerimientos hídricos y límites de tolerancia a la sequía en brinzales de tres especies usadas para repoblación en el Mediterráneo Español, utilizando un método gravimétrico y sometiendo las plántulas a diferentes condiciones de humedad en el suelo. El contenido de este capítulo se corresponde con el artículo:

- Ruiz-Yanetti S, E. Chirino E and Bellot J., 2016. Daily whole-seedling transpiration determined by minilysimeters, allows the estimation of the water requirements of seedlings used for dryland afforestation. *Journal of Arid Environments*. 124:341-351.

En el **Capítulo 3** se evalúa la resistencia a la sequía en especies de otros ecosistemas en relación a sus rasgos morfo-funcionales. En este caso, brinzales de seis especies nativas y en régimen de protección especial de los Andes Ecuatorianos, fueron sometidos a diferentes rangos de humedad del suelo en los que se determinó su consumo de agua mediante su conductancia estomática. Dos de las especies estudiadas en este capítulo, también se encuentran en un ecosistema (Estepa espinosa montano bajo) con ingreso hídrico similar al de la zona subhúmeda del Mediterráneo Español. Cabe resaltar que, en apoyo al intercambio de conocimientos, este estudio se realizó en el marco de una cooperación internacional entre el proyecto “Fortalecimiento institucional y transferencia de conocimiento a la ESPOCH (Ecuador) en materia de Servicios Ecosistémicos” de la Universidad de Alicante (España) y el proyecto “Vulnerabilidad al cambio climático de especies vegetales nativas en un gradiente climático entre las provincias de Chimborazo y Tungurahua. (i) respuesta a eventos de sequía extrema” (PROMETEO -VULCRES). El contenido de este capítulo se corresponde con el artículo:

- Chirino E, Ruiz-Yanetti S, Vilagrosa A, Mera X, Espinoza M, Lozano P. Morpho-functional traits and plant response to drought conditions in seedlings of six native species of Ecuadorian Ecosystems. *FLORA*. 233:58-67.

Los capítulos 4 y 5 se enfocan en la vegetación a escala de comunidad y paisaje, respectivamente. En el **Capítulo 4** se analiza el efecto de un año hidrológico muy seco, como fue el año 2013/14, en la humedad del suelo y en la cubierta de matorral

mediterráneo. Tomando en cuenta cuatro zonas ubicadas a lo largo de un gradiente climático (seco subhúmedo - semiárido) de la provincia de Alicante (España). También, se propone un límite de tolerancia a la sequía con efectos en la mortalidad de las especies del matorral. El área de estudio corresponde a cuatro zonas de recarga de acuíferos de dicha provincia. El contenido de este capítulo se corresponde con el artículo:

- Ruiz-Yanetti S, Manrique-Alba A, Chirino E , Vilagrosa A, Moutahir H and Bellot J. Impact of a hydrological dry year on soil water content and plant cover changes in Mediterranean shrublands of southeast Spain (enviado).

El **Capítulo 5**, analiza la influencia de dos comunidades vegetales características del Sur este Español, como son el matorral y pinar, en el balance hídrico, a escalada de parcela y su extrapolación al área de recarga del acuífero, considerando las mismas zonas estudiadas en el capítulo anterior y durante tres años hidrológicos con diferentes características pluviométricas (lluvioso, seco y promedio). Para estimar los flujos hídricos, se incluye el uso de un importante componente de modelización con sus respectivas etapas de calibración y validación mediante datos observados de humedad en el suelo.

En el **Capítulo 6**. Se resumen los resultados y discusión de la tesis. Finalmente el **Capítulo 7**. Resume las principales conclusiones de esta memoria de tesis.

Es preciso aclarar que, aún y cuando todo se ha desarrollado en el mismo marco conceptual, cada capítulo es independiente y está redactado en formato de artículo científico, es decir, con su respectiva introducción, área de estudio, metodología, resultados, discusión, referencias bibliográficas y anexos. Es probable que algunos aspectos se repitan en los capítulos pero, esto ocurre en un contexto diferente y para lograr objetivos distintos.

## 1.6 Referencias bibliográficas

- Abdelli F., 1999. Análisis comparativo de distintas comunidades vegetales a la distribución del agua de lluvia, a la conservación del agua en el suelo y a la recarga de acuíferos en medios semiáridos. M.Sc. thesis dissertation, Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza (IAMZ). p. 160.
- Ataroff M and Rada F., 2000. Deforestation impact on water dynamic in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio* 19: 440-444.
- Alloza J. A., 2016. Herramientas para la planificación territorial de la restauración en la Comunitat Valenciana (TERECOVA). In: *II- Congreso Forestal de la Comunitat Valenciana: Gestión, conservación y puesta en valor de los Servicios Ambientales del monte mediterráneo*". Segorbe (Castellón) 25 y 26 de febrero de 2016.
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Semerci A. et al., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Man.* 259: 660–684.
- Andreu J. M., Touhami I., Bellot J., Sánchez J. R., Pulido-Bosch A., Martínez-Santos P., García-Sánchez E., and Chirino E., 2012. El papel del suelo y la vegetación en la estimación de la recarga del acuífero del Ventós (Alicante). *Geogaceta*. 51: 87-90.
- Bautista S., Llovet J., Ocampo-Melgar A., Vilagrosa A., Mayor A. G., Murias C., Vallejo V. R. and Orr B. J., 2016. Integrating knowledge exchange and the assessment of dryland management alternatives - A learning-centered participatory. *Journal of Environmental Management* 1-11.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.11.050>.
- Bautista, S., Mayor, A. G., Bourakhouadar, J., & Bellot, J., 2007. Plant spatial pattern predicts hillslope runoff and erosion in a semiarid Mediterranean landscape. *Ecosystems*. 10: 987-998.
- Bellot J and Chirino E., 2013. Hydrobal: An eco-hydrological modelling approach for assessing water balances in different vegetation types in semi-arid areas. *Ecological Modelling*, 266: 30-41.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.07.002>.

- Bellot J., Sanchez, J. R., Chirino E., Hernandez N., Abdelli F., & Martinez J. M. , 1999. Effect of different vegetation type cover on the soil water balance in semi-arid areas of south eastern Spain. *Physics and Chemistry of the Earth, Part B: Hydrology, Oceans and Atmosphere*. 24:353-357.
- Bellot J., Bonet A., Peña J. and Sánchez J.R., 2007. Human impacts on land cover and water balances in a coastal Mediterranean county. *Environmental Management* 39: 412-422.
- Birot Y and Vallejo V. R., 2011. Green water to sustain forest ecosystems processes and their functions. In: Birot, Y., Gracia, C., and Palahí, M., (eds.). *Why Science Can Tell Us. Water for Forests and People in the Mediterranean Region - A Challenging Balance*. p 67-71. European Forest Institute.
- Breda N., R. Huc A. Granier and E. Dreyer., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63:625–644.
- Brohan P., Kennedy J.J., Harris I., Tett SFB., Jones P.D., 2006. Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: a new dataset from 1850. *J Geophys Res.* 111(D12):D12106.
- Chaouche K., Neppel L., Dieulin C., Pujol N., Ladouche B., Martin E., Salas D., Caballero Y., 2010. Analyses of precipitation, temperature and evapotranspiration in a french mediterranean region in the context of climate change. *C R Geosci.* 342: 234-243.
- Chirino E., 2003. Influencia de las precipitaciones y de la vegetación en el balance hídrico superficial y la recarga de acuíferos en clima semiárido. PhD Dissertation, Universidad de Alicante, Spain.  
<http://rua.ua.es/dspace/handle/10045/3386>.
- Chirino E., Bellot J and Sánchez J. R., 2011. Daily sap flow rate as an indicator of drought avoidance mechanisms in five Mediterranean perennial species in semi-arid southeastern Spain. *Trees - Structure and Function*. 25: 593-606. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-010-0536-4>.
- Chirino E., Bonet A., Bellot J., and Sánchez J. R., 2006. Effects of 30-year-old Aleppo pine plantations on runoff, soil erosion, and plant diversity in a semi-arid landscape in south eastern Spain. *Catena*, 65: 19-29.

- Chirino E., Erades A., Vilagrosa A., and Vallejo, V. R., 2013a. Dinámica, morfología y topología del sistema radical de seis especies leñosas mediterráneas. In: Martínez-Ruiz, C., Lario Leza, F. J., and Fernández-Santos, B., (eds.). *Avances en la restauración de sistemas forestales. Técnicas de implantación*. 177-182. SECF-AEET, Madrid, España.
- Derouiche A., 1996. Estimation et modelisation des composantes du bilan hidrique chez diferentes firmatios arborees, arbustives et herbacees mediterraneennes. M.Sc. Thesis Dissertation, Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza (IAMZ), Departamento de Ecología. Universidad de Alicante. 158 pp.
- Disante K., Fuentes D., and Cortina, J., 2011. Response to drought of Zn-stressed *Quercus suber* L. seedlings. *Environmental and Experimental Botany*. 70: 96-103. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.08.008>.
- Flumignan D.L., Teixeira F., Cavenaghi C. 2010. "Evapotranspiration components and dual crop coefficients of coffee trees during crop production". *Agricultural water Management*. 98: 791-80
- García de la Serrana R., Vilagrosa A., and Alloza J. A., 2015. Pine mortality in southeast Spain after an extreme dry and warm year: interactions among drought stress, carbohydrates and bark beetle attack. *Trees - Structure and Function*, 29: 1791-1804. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-015-1261-9>.
- Gavinet J., Vilagrosa A., Chirino E., Granados M. E., Vallejo V. R., and Prévosto B., 2014. Effect of Aleppo pine thinning on development of introduced hardwood species: a comparison between SE France and SE Spain. In: 5th International Conference on Mediterranean Pines (Medpine5), Solsona. pp. 56.
- Goubanova K., & Li, L., 2007. Extremes in temperature and precipitation around the Mediterranean basin in an ensemble of future climate scenario simulations. *Global and Planetary Change*. 57: 27-42.
- Gracia, C.A., Sabaté, S. Y Sánchez, A., 2002. El cambio climático y la reducción de la reserva de agua en el bosque mediterráneo. *Ecosistemas* 2002/2 (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/022/investigacion4.htm>)
- Greenwood S, Ruiz-Benito P, Martinez-Vilalta J, Lloret F, Kitzberger T, Allen C, Fensham R, Laughlin D, Kattge J, Bonisch G, Kraft N and Jump A., 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/ele.12748.

- Hernández P. A., Vilagrosa A., Pausas J. G., and Bellot J., 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology*. 207: 233-244. <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-009-9668-2>.
- IPCC., 2012: “Resumen para responsables de políticas” en el Informe especial sobre la gestión de los riesgos de fenómenos meteorológicos extremos y desastres para mejorar la adaptación al cambio climático [edición a cargo de C. B. Field, C. B., V. Barros, T. F. Stocker, D. Qin, D. J. Dokken, K. L. Ebi, M. D. Mastrandrea, K. J. Mach, G. -K. Plattner, S. K. Allen, M. Tignor, y P. M. Midgley]. Informe especial de los Grupos de trabajo I y II del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, Nueva York, Estados Unidos de América, págs. 1-19.
- IPCC., 2014: Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo principal de redacción, R.K. Pachauri y L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 157 págs.
- Lespinas F., Ludwig W., Heussner S., 2009. Impact of recent climate change on the hydrology of coastal Mediterranean rivers in southern France. *Clim Change*. 99:425-456.
- Levitt, J., 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol II. Academic Press, New York.
- Mayor A. G., 2008a. el papel de la dinámica fuente-sumidero en la respuesta hidrológica, a varias escalas, de una zona mediterránea semiárida. Tesis de doctorado, Universidad de Alicante, Alicante.
- Mayor A. G., Bautista S., Llovet J., & Bellot J., 2007. Post-fire hydrological and erosional responses of a Mediterranean landscape: Seven years of catchment-scale dynamics. *Catena*. 71: 68-75.
- Mayor Á. G., Bautista S., Small E. E., Dixon M., and Bellot J., 2008b. Measurement of the connectivity of runoff source areas as determined by vegetation pattern and topography: a tool for assessing potential water and soil losses in drylands. *Water Resources Research*, 44(10).
- Mcdowell N et al., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*. 178: 719-739.

- Middleton N. J., Thoma, D.S.G., eds., 1997. World Atlas of Desertification. U.N. Environment Programme, Edward Arnold, Nueva York.
- Molina J., Vallejo V. R., and Vilagrosa A., 2016. Evaluación de la supervivencia y del crecimiento en la reforestación del proyecto piloto de Albaterra tras 12 años. *Revista Científica y Tecnológica UPSE*, V.3, N.2: 40-49.
- Monjo R., Gaitán E., Pórtoles J., Ribalaygua J., and Torres L., 2016. Changes in extreme precipitation over Spain using statistical downscaling of CMIP5 projections. *International Journal of Climatology*. 36: 757-769.
- Montoya R., Oliver J.M. 1995. Red de seguimiento de daños en los montes. Daños originados por la sequía en 1994. Monografía nº 2 de la Sociedad Española de Ciencias Forestales. 65-76.
- Moutahir H., De Luis M., Serrano-Notivoli R., Touhami I., Bellot J., 2014. Análisis de los eventos climáticos extremos en la provincia de Alicante, Sureste de España. En: Fernández-Montes, S. y Rodrigo, F.S. (Eds). Cambio climático y cambio global. Publicaciones de la Asociación Española de Climatología (AEC). Serie A, nº9. Almería. ISBN: 978-84-16027-69-9. pp. 457-466.
- Naranjo M. E., 2013. Impacto de la fragmentación de la selva nublada y su remplazo por pastura sobre su estructura y ecohidrología en los Andes Venezolanos. Tesis doctoral. Universidad de los Andes, Mérida-Venezuela.
- Nunes A., Oliveira G., Mexia T., Valdecantos A., Zucca C., Costantini E. A. C., Abraham E., Kyriazopoulos A., Salah A., Prasse R., Correia O., Miliken S., Kotzen B., and Branquinho, C., 2016. Ecological restoration across the Mediterranean Basin as viewed by practitioners. *Science of the Total Environment*. 566-577: 722 732.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.136>.
- Oliveira M. M., Novo M. E., Ferreira J. P. L., 2007. Models to predict the impact of the climate changes on aquifer recharge. In: Ferreira and Vieira. Eds. Water in Celtic countries: quantity, quality and climate variability. pp 103-110.
- Peña J., 2001. análisis de los cambios de usos del suelo (1946-1999) en una cuenca semiárida (Agost, Alicante). Efectos sobre la estructura del paisaje y los balances hídricos. Tesis de Licenciatura, Universidad de Alicante. Alicante.
- Pulido Velázquez, D., García-Arostegui, J., Molina González, J.L., Pulido-Velazquez, M., 2015. Assessment of future groundwater recharge in semi-arid regions under climate change scenarios (Serral-Salinas aquifer, SE Spain). Could increased

- rainfall variability increase the recharge rate?. *Hydrological Processes*. 29: 828-844. doi:10.1002/hyp.10191.
- Reynolds J F and Stafford Smith D M 2002. Do humans cause deserts?. *In* Global Desertification. Eds. J F Reynolds and D M Stafford Smith. pp. 1-21. Dahlem University Press, Berlin.
- Reynolds J. F., Maestre F.T., Kemp P.R., Stafford-Smith D.M., Lambin, E., 2005. Natural and human dimensions of land degradation in dryland: causes and consequences. En: GCTE Synthesis Book, *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Canadell, J., Pataki, D. y Pitelka, L. (eds), cap. 20, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. pp. 247-257.
- Schiller G., Cohen, 1995. Water regime of a pine forest under a Mediterranean climate. *Agr. For. Meteorol.* 74: 181-193.
- Schiller G., Cohen, 1998. Water balance of *Pinus halepensis* Mill. Afforestation in and arid region. *For. Ecol. Manag.* 105: 121-128.
- Sánchez E., Gallardo C., Gaertner M. A., Arribas A., and Castro M., 2004. Future climate extreme events in the Mediterranean simulated by a regional climate model: a first approach. *Global and Planetary Change*, 44: 163-180.
- Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL., 2007. IPCC 2007: climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York.
- Terradas J. 2001 *Ecología de la Vegetación*. Ed. Omega.
- Touhami I., Chirino E., Andreu J.M., Sánchez J.R., Moutahir H., Bellot J., 2015. Assessment of climate change impacts on soil water balance and aquifer recharge in a semiarid region in south east Spain. *Journal of Hydrology*. 527: 619–629.
- UNEP., 1997. *World Atlas of Desertification*. 2nd Edition. United Nations Environment Programme. Nairobi (Kenya). UNESCO 1977 World Map of Arid Regions. UNESCO, Paris. Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (2007) IPCC 2007: climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York.



- Vilagrosa A., Chirino E., Peguero-pina J. J., Barigah T., Cochard H., and Gil-Peigrín, E., 2012. Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. In: Aroca, R., (eds.). *Plant Responses to Drought Stress*. 63-109. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Vilagrosa A, Chirinos. E, Bautista. S, Urgehe. A, Alloza. J, y Vallejo, C. 2008. Proyecto de demostración de lucha contra la desertificación: regeneración y plan de manejo de zonas semiáridas degradadas, en el T.M de Albaterra (Alicante). Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo. En: *Actas de la IV Reunión sobre repoblaciones forestales*. Cuad. Soc.Esp.Cienc.28.317-322.
- Vilagrosa A., Morales F., Abadía A., Bellot J., Cochard H., and Gil-Peigrín E., 2010. Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf level processes in two Mediterranean drought-resistant species. *Environmental and Experimental Botany*. 69: 233-242.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.04.013>.



## **CAPITULO 2.**

**DAILY WHOLE-SEEDLING TRANSPIRATION DETERMINED BY MINILYSIMETERS, ALLOWS THE ESTIMATION OF THE WATER REQUIREMENTS OF SEEDLINGS USED FOR DRYLAND AFFORESTATION.**



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

## **Daily whole-seedling transpiration determined by minilysimeters, allows the estimation of the water requirements of seedlings used for dryland afforestation**

### **Abstract**

In dryland areas, knowledge of plant water requirements and water use strategies of species are essential for use in afforestation, to ensure the establishment of seedlings in the first summer after planting. In this context, we used minilysimeters to estimate the daily whole-plant transpiration requirements in seedlings of *Pinus halepensis*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus coccifera*, which are frequently used in afforestation. This estimate was calculated according to the following two conditions: high-soil moisture and a drought period. The results in both conditions indicated the highest daily rate ( $0.90\text{-}1.33\text{ L m}^{-2}\text{ day}^{-1}$ ) for *Q. coccifera*, *P. lentiscus* was moderate ( $0.50\text{-}0.75\text{ L}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$ ) and *P. halepensis* showed the lowest rate ( $0.37\text{-}0.44\text{ L}\cdot\text{m}^{-2}\text{ day}^{-1}$ ). Species response under drought conditions was in accordance with their drought-avoidance strategy. *P. halepensis* and *P. lentiscus* displayed a water-saver mechanism, while *Q. coccifera* exhibited a water-spender mechanism. Our results show that the use of minilysimeters is a suitable method to determine whole-seedling transpiration rate and to accurately estimate the water requirements of species used for afforestation in dryland areas.

**Keywords:** semiarid ecosystem, reforestation, transpiration rate, minilysimeters.

## 2.1 Introduction

Among the main difficulties in afforestation in arid and semi-arid climates are high temperatures, low annual rainfall, vapour pressure deficit and low soil moisture (Vallejo et al. 2006; Vilagrosa et al. 2008). Evidence shows that after planting, seedlings suffer a post-transplant shock (Vilagrosa et al. 2001), as during their first summer they must withstand the climatic conditions mentioned above (Cortina et al. 2004). To overcome this critical time, efficiency in plant water supply under low soil moisture conditions can be fundamental in ensuring the establishment of seedlings in the first summer after planting (Mediaville and Escudero 2010; Verdaguer et al. 2011). In line with this, the adaptation strategy to drought (mainly in the seedling stage), is one of the main physiological attributes considered in species selection, which allows plants to cope with severe drought periods (Cortina et al. 2004; Baquedano et al. 2007).

Plant responses and plant water consumption under different drought conditions have been extensively studied (Vilagrosa 2001; Baquedano and Castillo 2006; Ramirez et al. 2007) and several methods have been used. Gas exchanges are often used to measure seedling water stand and transpiration (Alexou, 2013; Verdaguer et al. 2011; Vilagrosa et al. 2003b), and sap flow measures are often used in adult plants (Wallach et al. 2010; Molina and Del Campo 2011; Chirino et al. 2011; Steppe et al. 2006). However, these measurements are usually obtained from leaves or small twigs, and whole seedlings are rarely measured. Therefore, in order to estimate the plant water consumption at an individual level (e.g. seedlings, saplings or trees), it is necessary to apply an up-scaling calculation method to calculate whole-plant consumption from an instantaneous transpiration rate, mainly when data are obtained by gas exchange (Lu et al. 2002; Vilagrosa et al. 2003b; Ramirez et al. 2008; Alvarez et al. 2011; Verdaguer et al. 2011; Chirino et al. 2011). Some up-scaling methods employ morphological variables, e.g. the Leaf Area Index (Jonckheere et al. 2004; Weiss et al. 2004; Molina and Del Campo 2011), while others employ above-ground biomass (Green et al. 2005; Navarro et al. 2006; Vazquez de Aldana et al. 2008; Castro and Freitas 2009). In all cases, the risk of over or under estimation of plant water consumption is very high. Alternatively, gravimetric methods, e.g. load cells (mini- or microlysimeters) or electronic balances can obtain more accurate measurements of the daily whole-seedling transpiration rate and the water consumption diurnal course (Rose et al. 1994; Ramirez et al. 2008; Mereu et al. 2009) as they allow the continuous monitoring and recording of weight variations

in potted seedlings during different time intervals (hours and days) (Ramirez et al. 2008; Xin et al. 2008; Centinari 2009; Müller and Bolte 2009).

To avoid the estimation of daily transpiration rate by the up-scaling processes, we propose the use of minilysimeters to determine the whole-seedling transpiration rate in three species commonly used in forest restoration programmes in semiarid areas of Spain: *Pinus halepensis* M, *Pistacia lentiscus* L and *Quercus coccifera* L. The main aim of this work was to determine whole-plant water consumption at an individual scale under contrasting wet-dry soil conditions, in continuous all-day records. The specific aims were to: (1) study the temporal dynamics of the daily whole-seedling transpiration rate under high and low soil moisture conditions; and (2) determine the relationship between the daily whole-seedling transpiration rate and soil moisture to assess drought tolerance limits before each species died.

## **2.2 Material and methods**

### **2.2.1 Seedlings grown in pots**

This study was carried out under full sunlight conditions in an experimental area of the University of Alicante. The (2-year-old) seedlings of *P. halepensis*, *P. lentiscus* and *Q. coccifera*, were transplanted to pots (3.5 L) filled with forest soil substrate. This forest soil was analysed and characterized as clay loam with 2.95% of organic matter and 46.0% of total porosity. Before the experiment began, seedlings were grown for 5 months in full sunlight and under optimum soil moisture conditions to favour the growth of the new roots outside the root plug in order to colonise the soil in the pots. At the end of this nursery culture period, three potted seedlings per species were ready to be used to begin the experiments.

### **2.2.2 Monitoring the weight of potted seedlings with minilysimeters**

In order to estimate the transpiration rate of the potted seedlings and water loss by soil evaporation, minilysimeters, constructed using load cells (models M-40, M-30, M-15, EPELSA, Spain) were used, which presented a maximum weight of 7 kg and a precision

level of 0.001 kg. Using known weights within the 0-7 kg range, a calibration curve for each minilysimeter was determined by linear equations, which allowed the signal to be converted from millivolts of the minilysimeters into grams (Appendix A, Table A.1). Next, each minilysimeter was placed on a stable base in the experimental area and was connected to a CR800 datalogger (Campbell Scientific Ltd. UK) by means of a "multiplexer" (model AM16/32, Campbell Scientific Ltd., UK). The weight of each potted seedling was recorded hourly. The datalogger was scheduled with a "full bridge" algorithm using the PC400 Shortcut programme (Campbell Scientific Ltd. UK). For the purpose of knowing soil water evaporation loss, three pots were used without seedlings, which were filled with the same forest soil. These pots were not utilised as the control sample, but were taken as the reference soil water evaporation value. Three potted seedlings per species and three pots filled with soil (without seedlings), each placed on a minilysimeter, were all distributed according to a Latin square experimental design (Appendix B). The experiment set was protected on all sides by a 50-cm-high which avoided the effect of direct solar radiation on pots and of wind on the minilysimeters. Finally, in order to avoid water loss through direct soil evaporation, a polyethylene bag was used to cover only the pots with seedlings, and a plastic flange was used to close the bag at the stem base.

### **2.2.3 The whole-seedling transpiration rate under high soil moisture conditions (Experiment 1)**

The transpiration rate was determined as the hourly and daily weight loss of potted seedlings, measured with minilysimeters and recorded by taking the whole seedling as the sample unit. Therefore, the seedling transpiration rate is hereafter called the whole-seedling transpiration rate ( $E_{w-s}$ ). The  $E_{w-s}$  under the high-soil moisture conditions was measured for 37 days (23 May to 29 June 2011). During the experiment, the potted seedlings were placed outdoors. In order to maintain the high-soil moisture conditions, each seedling was watered with 370 ml every 3 days. After watering, 12 h were allowed to elapse in order to obtain an adequate soil water distribution and this time interval was not considered valid to estimate  $E_{w-s}$ . Therefore, only the hourly weight measurements recorded on 3 consecutive days (0:00h-24:00h solar hour) after watering were considered the valid sampling days. Rainy days were excluded.

The whole-seedling transpiration rate was analysed at two levels. On the one hand, the hourly whole-seedling transpiration rate was determined. For this purpose, the hourly difference in weight (g) of the potted seedlings measured by minilysimeters was calculated and directly converted into litres of water (L). Then, hourly water loss (L) was normalised by the leaf area surface ( $m^2$ ) of each seedling; which allowed the hourly whole-seedling transpiration rate (Hourly  $E_{w-s}$ ) to be expressed as  $L H_2O \cdot m^{-2} \text{leaf area} \cdot h^{-1}$ . On the other hand, the daily whole-seedling transpiration rate was established as the difference in weight (g) of the potted seedlings, recorded every 24 h. This value was also normalised by the leaf area ( $m^2$ ) of each seedling, and the daily whole-seedling transpiration rate (Daily  $E_{w-s}$ ) was expressed as  $LH_2O \cdot m^{-2} \text{leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ .

#### **2.2.4 The whole-seedling transpiration rate during a drought period (Experiment 2)**

To know the drought tolerance limits before each species died we followed one of the methods indicated by Pooter et al. (2009), which is suddenly withholding water after a life-long period of optimal supply with no acclimatisation period. The hourly and daily dynamics of  $E_{w-s}$  under water-deficit conditions was studied by means of a 25-day drought period (1-25 July 2011). Seedlings were watered to field capacity the day before the drought period began. Seedlings' drought response was monitored by measuring the hourly and daily  $E_{w-s}$ , and determined by the same methodology used to estimate both temporal levels during the experiment performed under high-soil moisture conditions. Low and constant  $E_{w-s}$  values indicated the end of the drought period in each species.

#### **2.2.5 Microclimatic conditions and soil moisture**

Microclimatic data and soil moisture were monitored during each experiment. The meteorological station (Campbell Scientific CR10 Ltd. UK) at the Climatology Laboratory of the University of Alicante, close to the experimental field site, monitored the continuous records of rainfall (mm), air temperature (T, °C), relative air humidity (RH, %) and global radiation ( $R_g$ ,  $W \cdot m^{-2}$ ). Based on this database, reference



evapotranspiration ( $E_{to}$ , mm) was estimated according to Hargreaves and Samani (1982), and water vapour pressure deficit (VPD, kPa) was calculated from the T and RH data (Allen et al. 2006). The daily soil moisture (% w/w; from 0 to 20 cm, maximum soil depth) was monitored in each pot by the Time Domain Reflectometer Method (TDR100, Campbell scientific, Inc. Logan, Utah, USA. Metallic TDR cable Tester) using the Topp equation (Topp et al. 1980), and by means of the TDR probes inserted into each pot.

### 2.2.6 Seedling morphology characterisation

In order to find a relationship between the daily  $E_{w-s}$  and seedling morphological traits, a morphological characterisation of the seedlings of all three species was carried out at the end of Experiment 2 (drought conditions). Shoot height (Hs) and root collar diameter (RCD) were measured. Extracted potted seedlings were cut at the stem base and separated into four fractions: leaves, stem, fine roots (diameter <2 mm) and tap roots (diameter >2 mm). The dry weight (g) of each fraction was determined after oven drying at 65°C for 72 h. Shoot dry weight ( $DW_S$ ), root dry weight ( $DW_R$ ), total seedling dry weight ( $DW_T$ ) and the morphological index root/shoot ratio ( $DW_R/DW_S$ ), the root weight ratio ( $DW_R/DW_T$ ) and the shoot weight ratio ( $DW_S/DW_T$ ) were also determined. Prior to determining dry weight, leaves of seedlings were scanned in a professional scanner (Epson Expression 1680 Pro, Seiko Epson Corporation, Nagano, Japan). The obtained images were analysed with the specific image processor WinRhizo software (Regent Inst., Canada) to obtain the leaf area surface ( $m^2$ ), whose value was also used to normalise the  $E_{w-s}$  values.

### 2.2.7 Statistical Analysis

The statistical analysis was carried out in each experiment separately. For microclimatic data, total daily global radiation (Rg), mean daily air temperature (T), mean daily reference evapotranspiration ( $E_{to}$ ) and mean daily water vapour pressure deficit (VPD) were compared during each experiment by a non-parametric statistical method (Kruskal Wallis statistical test). The comparison by species of the mean daily whole-seedling

transpiration rate (Daily  $E_{w-s}$ , L  $H_2O.m^{-2}$  leaf area.day<sup>-1</sup>), the diurnal course of the hourly transpiration rate (Hourly  $E_{w-s}$ , L  $H_2O.m^{-2}$  leaf area.h<sup>-1</sup>) and mean daily soil moistures (%) was made by a General Linear Model (GLM) Repeated Measures (Repeated Measures ANOVA) within-factor test of effects: time (F Greenhouse-Geisser *post hoc* test, *G-G'*), and a between-factors test of effects: species (Tukey's HSD *post hoc* test. *p* value). The soil moisture data, expressed as percentages, were previously arcsine-transformed ( $\sqrt{(x\%/100)}$ ). This kind of analysis was used in both experiments; high-soil moisture conditions (data for the whole period) and drought period (only the data from the first 10 days). Data were transformed whenever required to meet ANOVA assumptions. The relationship between soil moisture and the daily  $E_{w-s}$  per species during the drought period was determined by a logistic regression analysis. A linear multiple regression analysis was run to determine the weight of each microclimatic variable (global radiation, reference evapotranspiration, water vapour pressure deficit) on the hourly  $E_{w-s}$  of each species. A one-way ANOVA (Tukey's HSD *post hoc* test) was run to compare the data that corresponded to the morphological characteristics of seedlings (Shoot height, Root collar diameter, Seedling dry weight, Leaves dry weight, Shoot dry weight, Stem dry weight, Tap root dry weight (>2 mm), Fine root dry weight (<2 mm), Root dry weight, Root/shoot ratio, Shoot/weight ratio and Leaf area). The statistical analysis was done using the SPSS statistical software, v.13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

## 2.3. Results

### 2.3.1 Morphological characteristics of seedlings

As expected, the seedlings used in both experiments did not show any significant differences in shoot height and root collar diameter terms (Table 2.1). However, the leaf area surface showed significant differences between species, where *P. halepensis* presented the highest values ( $p < 0.001$ ; Table 2.1). In the root system, *Q. coccifera* developed a heavier tap root dry weight ( $p < 0.001$ ) than the other species. In contrast, *P. halepensis* and *P. lentiscus* presented higher fine root dry weight values than *Q. coccifera*. These results indicate that *Q. coccifera* presented the highest root dry weight

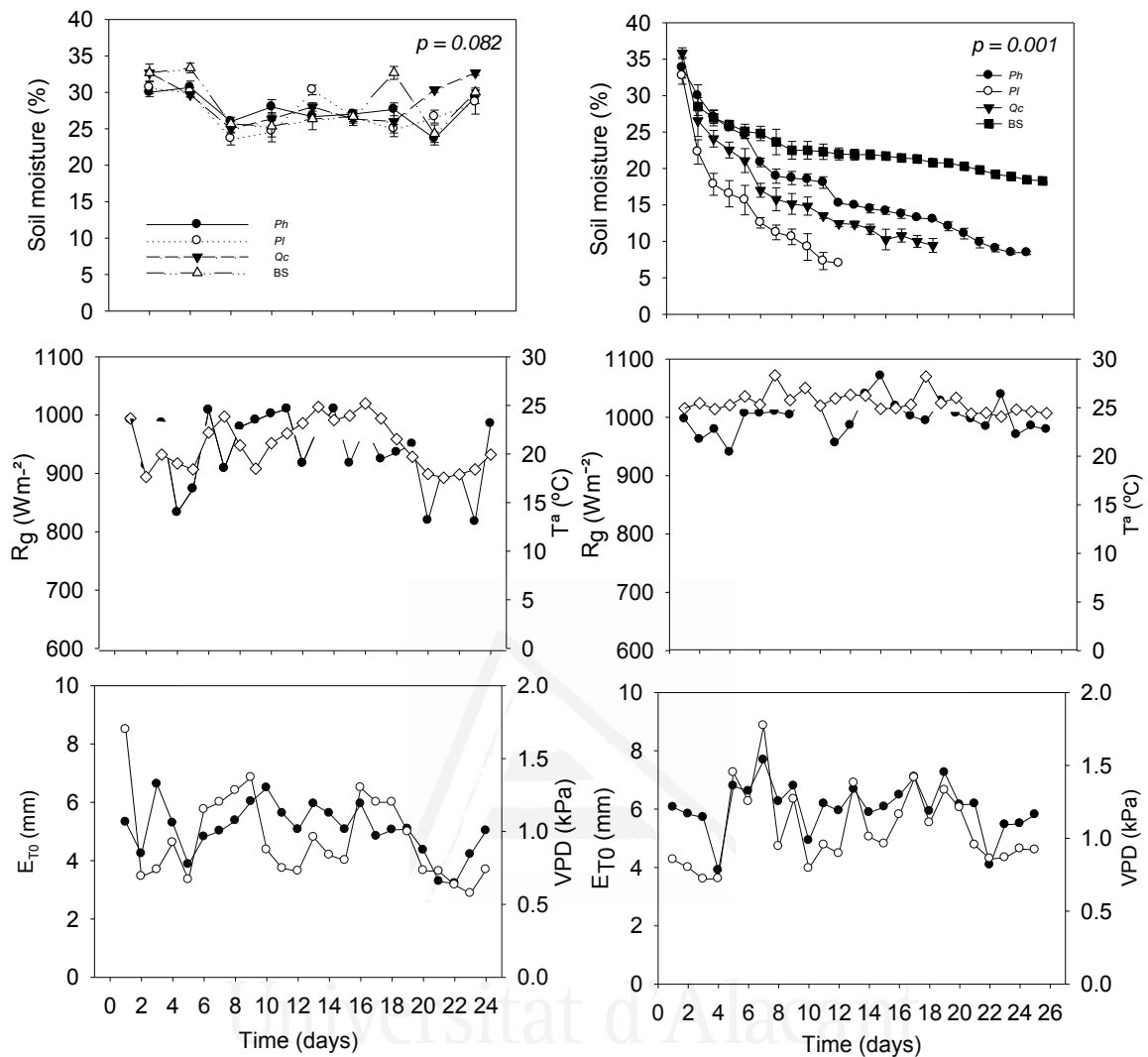
( $p < 0.01$ ), root/shoot ratio ( $p < 0.001$ ; Table 2.1) and root weight ratio values (data not shown), and *P. lentiscus* presented the highest shoot weight ratio ( $p < 0.001$ ).

**Table 2.1.** Morphological characteristics of seedlings at the end of Experiment 2. Mean±standard error. N=3. Results of the one-way ANOVA and Tukey's HSD *post hoc* test (ns: not significant; \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ ). Values followed by the same letter were not significantly different at  $p < 0.05$ .

Morphological characteristics	Species			F-value
	<i>P. halepensis</i>	<i>P. lentiscus</i>	<i>Q. coccifera</i>	
Shoot height (cm)	41.67±3.38	32.33±3.33	37.00±0.58	2.850 ns
Root collar diameter (mm)	8.92±0.58	11.88±2.02	8.24±1.04	2.034 ns
Seedling dry weight (g)	35.44 ± 1.07	34.13 ± 4.40	37.47 ± 0.62	3.050 ns
Leaves dry weight (g)	14.73 ± 0.33	12.98 ± 2.42	9.11 ± 0.23	4.110 ns
Shoot dry weight (g)	22.49 ± 0.66	22.36 ± 3.57	19.51 ± 1.09	0.592 ns
Stem dry weight (g)	7.76 ± 0.33	9.37 ± 1.15	10.40 ± 0.89	2.390 ns
Tap root dry weight (>2 mm) (g)	11.58 ± 0.74b	10.68 ± 0.54c	17.59 ± 0.75a	104.24 ***
Fine root dry weight (<2 mm)(g)	1.37 ± 0.14a	1.09 ± 0.36 a	0.37 ± 0.09b	5.027 *
Root dry weight (g)	12.95 ± 0.77b	11.77 ± 0.89b	17.96 ± 0.84a	58.180 **
Root/shoot ratio (g g <sup>-1</sup> )	0.58±0.07b	0.54±0.055c	0.93±0.09a	27.209 ***
Shoot weight ratio (g g <sup>-1</sup> )	0.64±0.01b	0.65±0.02a	0.52±0.023c	37.61 ***
Leaf area (m <sup>2</sup> )	0.17 ± 0.01a	0.10 ± 0.03b	0.07 ± 0.12b	11.269 **

### 2.3.2 Soil moisture and microclimatic conditions in both experiments

In Experiment 1, which focused on studying  $E_{w-s}$  under the high-soil moisture conditions, soil moisture maintained high values (24-33%) during the monitoring period. Although significant differences in the temporal dynamics of soil moisture were observed in the test ( $G-G' < 0.001$ ), no significant differences were found in soil moisture between species ( $p = 0.082$ ; Fig. 2.1). Mean soil moisture was 27.52±0.35% for *P. halepensis*, 27.38±0.42% for *P. lentiscus* and 28.50±0.46% for *Q. coccifera*, while 27.35±0.39% was presented in the pots without seedlings. During the monitoring period, sunny days predominated ( $R_g = 940 \pm 12.31 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ ; Fig. 2.1), mean temperature of 21.00±0.51°C, mean relative humidity of 66±1.84%, mean VPD (0.94±0.06 kPa) and mean  $E_{t0}$  of 5.00±0.18 mm (Fig. 2.1). The statistical analysis found no significant differences ( $p > 0.05$ ) between the daily mean of the microclimatic variables, which indicates that the daily microclimatic conditions were similar throughout the observation period in Experiment 1.



**Fig. 2.1** Soil moisture and microclimatic variables during both experimental periods. Left: Experiment 1, high-soil moisture conditions. Right: Experiment 2, drought period. Above: soil moisture per species and soil containers without seedlings (mean $\pm$ standard error, results of the GLM repeated measures, N=3, between-factors test of effects Tukey's HSD *post hoc* test,  $p$  value). Middle: daily mean global radiation ( $R_g$ , solid line and black circle) and mean daily temperature ( $T$ , solid line and white diamond). Below: mean daily reference evapotranspiration ( $E_{T0}$ , solid line and black circle) and mean daily water vapour pressure deficit (VPD, solid line and white circle).

The imposed drought period (Experiment 2), conducted to study the temporal dynamics and limits of  $E_{w-s}$  with low soil water content and no acclimatisation period, was carried out with similar daily microclimatic conditions throughout the observation period ( $p > 0.05$ ). During this period, the microclimatic variables gave the following values: daily mean global radiation ( $998 Wm^{-2}$ ), temperature ( $25.56 \pm 0.23^{\circ}C$ ), relative humidity

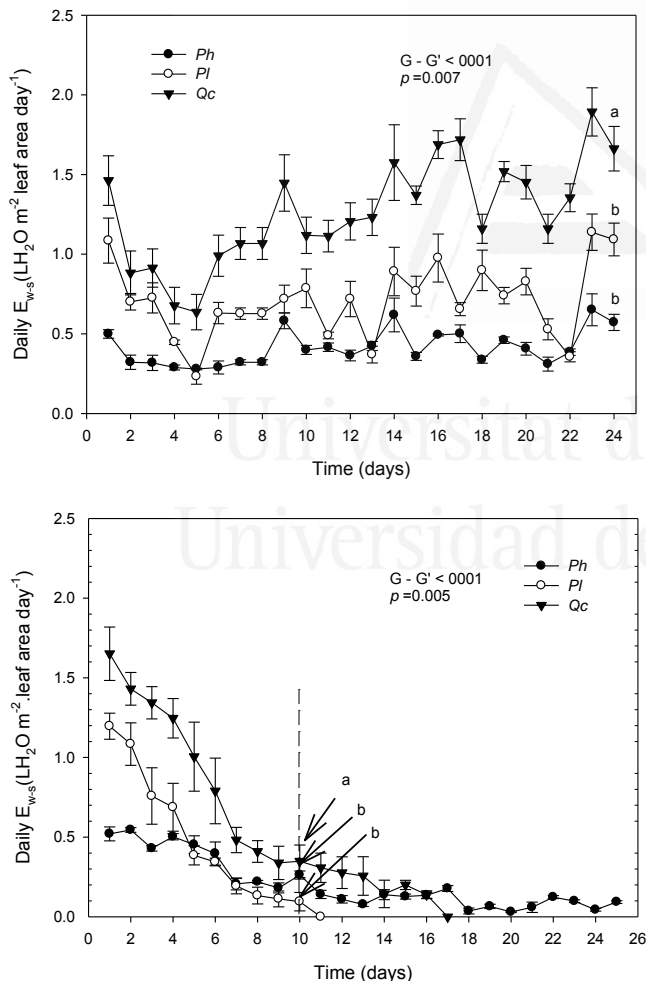
( $67.7 \pm 1.32\%$ ), vapour pressure deficit ( $1.06 \pm 0.06$  kPa), while the reference evapotranspiration ( $6.06 \pm 0.18$  mm) obtained slightly higher values than those observed in Experiment 1 (Fig. 2.1). Regarding soil water content, a gradual decrease in soil moisture was observed throughout the monitoring period. Initial soil moisture was  $34.12 \pm 0.91\%$  (Fig. 2.1). Ten days later (without watering and placed outdoors), statistically significant differences were observed in the temporal dynamics of soil moisture ( $G-G' < 0.001$ ) and between species ( $p < 0.001$ ; Fig. 2.1). During this first period (10 days), *P. lentiscus* was the species with the fastest water consumption, and soil moisture of  $7.30 \pm 1.18\%$ , while *Q. coccifera* and *P. halepensis* exhibited slow soil water loss, and soil moisture of  $13.53 \pm 0.37\%$  and  $18.07 \pm 0.80\%$ , respectively, during the same period. As expected, the pots without seedlings exhibited the least soil water loss due to soil evaporation, and presented a soil moisture value of  $22.00 \pm 0.70\%$  10 days after the experiment started. At the end of this experiment, and compared to day 1, soil moisture loss was 25% in *P. lentiscus* (after 10 days), 22% in *Q. coccifera* (after 16 days), 18% in *P. halepensis* (after 26 days) and 6% in the pots without seedlings (after 26 days). The average daily water loss of the pots without seedlings was  $0.87 \pm 0.07$  L  $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{soil} \cdot \text{day}^{-1}$  under the high-soil moisture conditions and  $1.09 \pm 0.09$  L  $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{soil} \cdot \text{day}^{-1}$  during the drought period.

### 2.3.3 Whole-seedling transpiration rates

The temporal dynamics of the daily  $E_{w-s}$  under the high-soil moisture conditions gave significant differences in time (Repeated Measures ANOVA  $G-G' < 0.001$ ) and between species (Repeated Measures ANOVA  $p = 0.007$ ). *Q. coccifera*, with a mean value of  $1.33 \pm 0.22$  L  $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ , presented the highest daily  $E_{w-s}$  value ( $p < 0.05$ ; Fig. 2, above). No significant differences were found between *P. halepensis* ( $0.44 \pm 0.04$  L  $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ) and *P. lentiscus* ( $0.75 \pm 0.12$  L  $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ) (Fig. 2.2).

Under the drought conditions (Experiment 2), the analysis done during the first 10 days after starting the experiment found significant differences in the temporal dynamics of the daily  $E_{w-s}$  (Repeated Measures ANOVA,  $G-G' < 0.001$ ; Fig. 2.2, below), and also among the studied species (Repeated Measures ANOVA,  $p = 0.005$ ). According to species and on the first 10 post-experiment days, *Q. coccifera* gave the highest mean

daily  $E_{w-s}$  ( $0.90 \pm 0.16 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ), while no significant differences were seen between *P. halepensis* ( $0.50 \pm 0.13 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ) and *P. lentiscus* ( $0.37 \pm 0.04 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ). The drop in the daily  $E_{w-s}$  value from the beginning to the end of drought experiment (Fig. 2.2, below) enabled to know the drought tolerance limits before each species died. In *P. lentiscus*, the lowest daily  $E_{w-s}$  values were observed 10 days after the experiment began ( $0.09 \pm 0.06 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ; soil moisture of 7.30%), and the minimum in *Q. coccifera* was seen after 16 days ( $0.10 \pm 0.09 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ; soil moisture of 8.0%), and after 26 days in *P. halepensis* ( $0.05 \pm 0.01 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ; soil moisture of 8.40%). All these soil moisture values (7-8%) are typical of semiarid Mediterranean soils in summer.

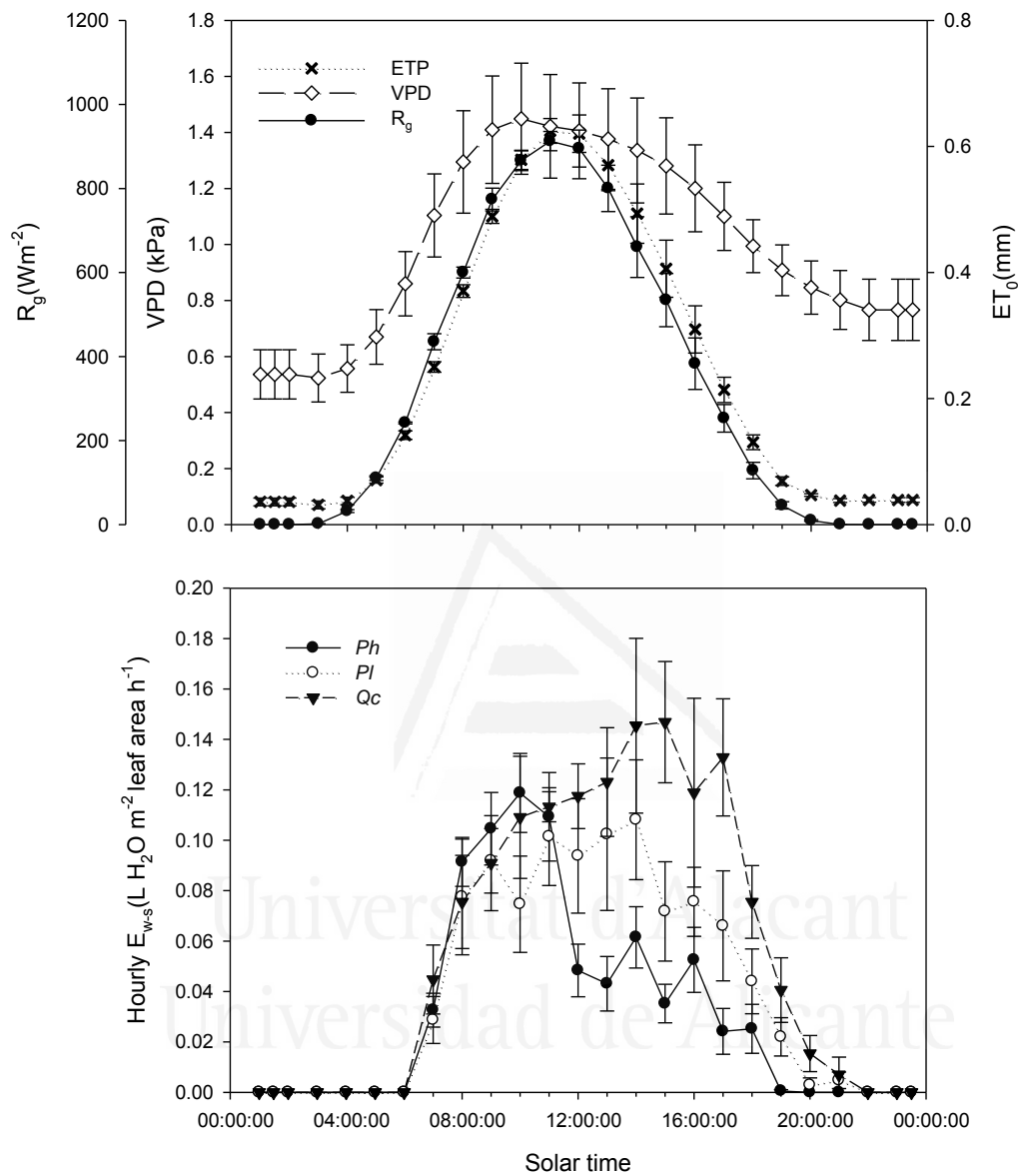


**Fig. 2.2** Temporal dynamics of the daily  $E_{w-s}$  per species. Above: under the high-soil moisture conditions. Below: during the drought period. Mean  $\pm$  standard error. Results of the GLM repeated measures,  $N=3$ ; within-factor test of effects: F Greenhouse-Geisser ( $G-G'$ ); between-factors test of effects, Tukey's HSD *post hoc* test ( $p$  value). The lines marked by the same letter are not significantly different at  $p < 0.05$ . *P. halepensis* (*Ph*, solid line and black circle), *P. lentiscus* (*Pl*, solid line and white circle), *Q. coccifera* (*Qc*, solid line and black triangle, bottom).

### 2.3.4 Diurnal course of the hourly whole-seedling transpiration rate and microclimatic variables

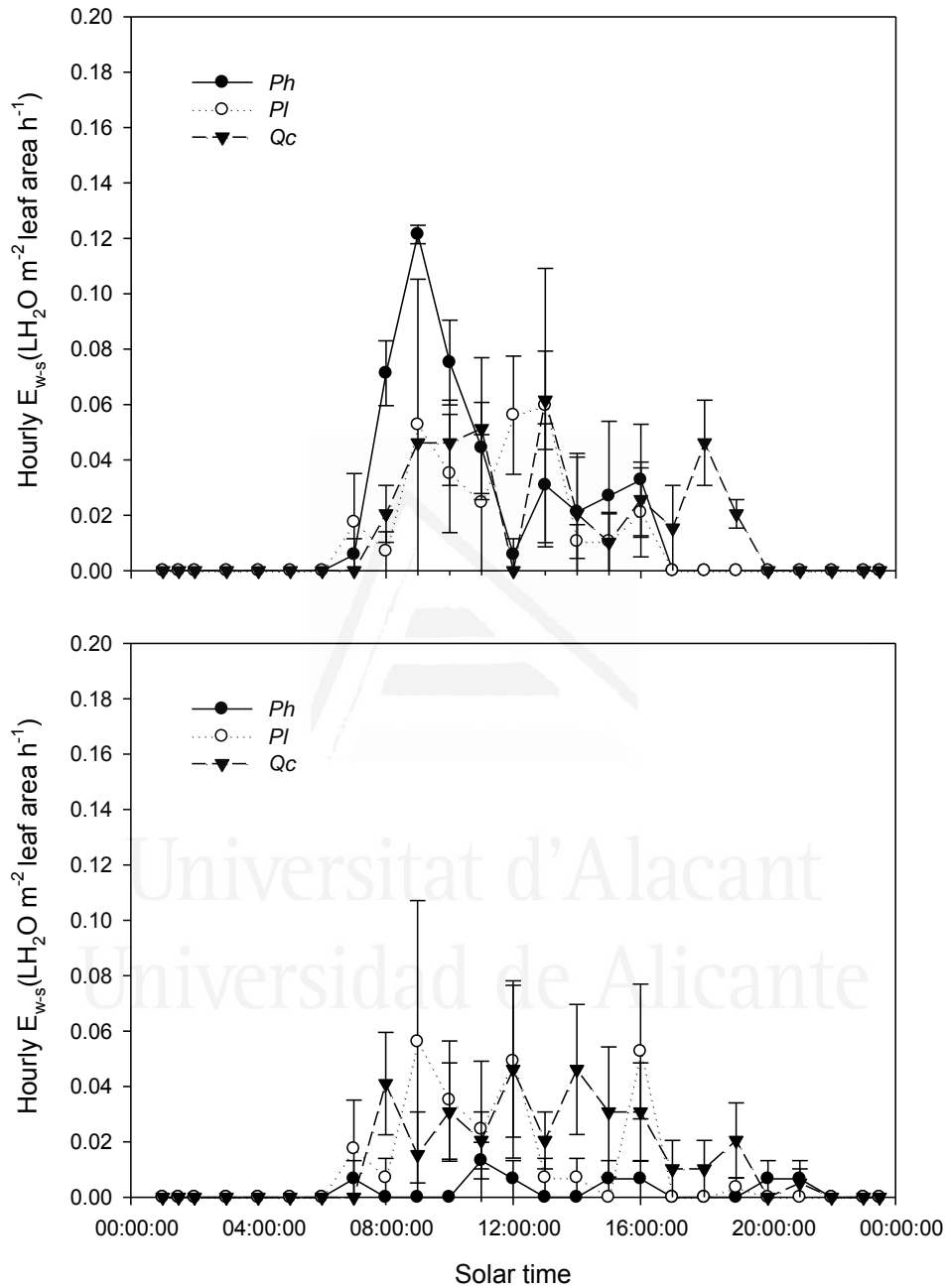
The hourly  $E_{w-s}$  under the high-soil moisture condition (experiment 1) was represented all day long with the hourly curve of the microclimatic variables ( $R_g$ ,  $E_{to}$  and VPD) (Fig. 2.3). The hourly  $E_{w-s}$  was affected by  $R_g$ , VPD and  $E_{to}$  all day long. These climatic variables conditioned not only the maximum value of the hourly  $E_{w-s}$ , also the shape of the diurnal course of the hourly  $E_{w-s}$ . In this context, we identified two diurnal patterns to the hourly  $E_{w-s}$  under the high-soil moisture conditions (Fig. 2.3), which we associated with species' water consumption strategies. *P. halepensis*' hourly  $E_{w-s}$  gave maximum values before midday (between solar hours 09:00h and 11:00h), while *P. lentiscus* and *Q. coccifera* gave maximum values at midday (between solar hours 11:00h and 15:00h; Fig. 2.3). The repeated measures ANOVA indicated significant differences between the diurnal courses of the hourly transpiration rate (time factor  $G-G' < 0.001$ ) and between species (species factor  $p < 0.001$ ). *P. halepensis* displayed a lower hourly whole seedling transpiration rate than *Q. coccifera* and *P. lentiscus*. No significant differences between the last two species were found.

The diurnal course of the hourly  $E_{w-s}$  during the drought experiment exhibited a similar pattern to Experiment 1 at the beginning, in the middle and at the end of drought period (on days 3, 10 and on the last day before death). Initially (data not shown), and on day 10 of the drought experiment, *P. halepensis*' hourly  $E_{w-s}$  gave maximum values before midday (between solar hours 09:00h and 11:00h; Fig. 2.4), while *P. lentiscus* and *Q. coccifera* presented their maximum values after midday. The maximum transpiration rate in both species occurred between solar hours 12:00h and 14:00h (Fig. 2.4). On the last day of measuring each species, high hourly  $E_{w-s}$  values were observed several times a day between solar hours 08:00h and 17:00h (Fig. 2.4).



**Fig. 2.3** Daily curve of the hourly microclimatic variables and hourly  $E_{w-s}$  under the high-soil moisture conditions. Above: hourly variation of global radiation ( $R_g$ ), reference evapotranspiration ( $E_{t0}$ ) and water vapour pressure deficit (VPD). Below: hourly  $E_{w-s}$  of *P. halepensis*, *P. lentiscus* and *Q. coccifera*. Means $\pm$ standard errors, N=12.





**Fig. 2.4** Daily curve of the hourly  $E_{w-s}$ . Above: on day 10 and below: on the last day each species were measured during the drought experiment. Means  $\pm$  standard errors,  $N=3$ .

### 2.3.5 Relationships between the whole-seedling transpiration rate and environmental variables

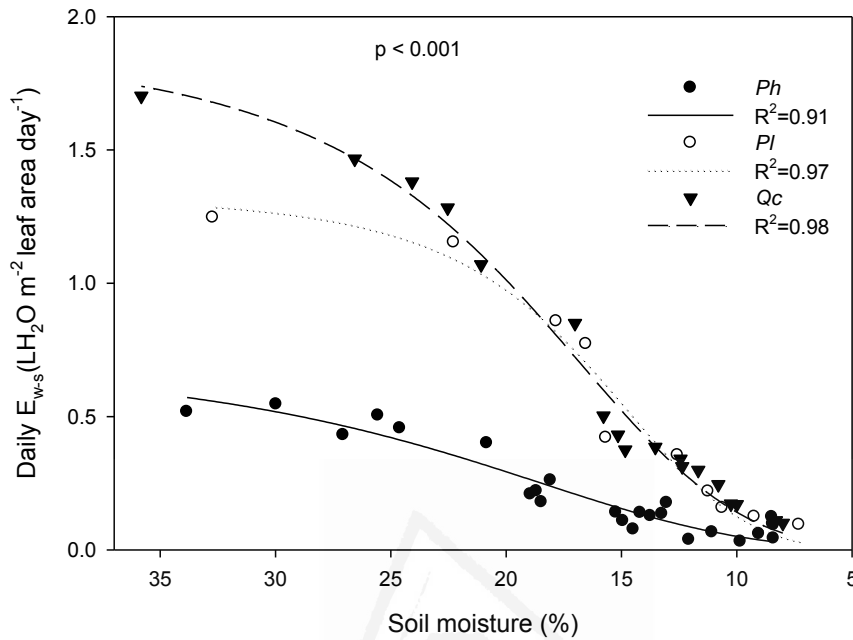
In Experiment 1, which had no soil water limitation, the linear regression ( $y = a \cdot x + b$ ) showed the best fit between the hourly  $E_{w-s}$  and climatic variables  $R_g$ ,  $E_{to}$  and VPD (Table 2.2, above). These regression models were significant ( $p < 0.001$ ). The equations indicated that *P. halepensis* presented lower hourly  $E_{w-s}$  values than the other species, and that all the transpiration rates increased as the climatic variable values rose. The climatic variable that best explained its response was  $R_g$  for *P. halepensis* (82%), while *P. lentiscus* (93%) and *Q. coccifera* (90%) were better explained by  $E_{to}$ .

**Table 2.2.** Above: estimated parameters of the relationships between the hourly micrometeorological variables global radiation ( $R_g$ ,  $W \cdot m^{-2}$ ), vapour pressure deficit (VPD, kPa), reference evapotranspiration ( $E_{to}$ , mm), and hourly  $E_{w-s}$  ( $L \cdot H_2O \cdot m^{-2} \cdot leaf \cdot area \cdot h^{-1}$ ) per species under the high-soil moisture conditions. The best fit was the linear equation ( $y = a \cdot x + b$ ) with  $p < 0.001$ , where  $x$  = hourly micrometeorological variables and  $y$  = hourly  $E_{w-s}$ . Below: estimated parameters of the relationships between the daily  $E_{w-s}$  ( $L \cdot H_2O \cdot m^{-2} \cdot leaf \cdot area \cdot day^{-1}$ ) per species and daily soil moisture during the drought period. The best fit was the logistic equation ( $y = a / (1 + (x/x_0)^{-b})$ ), where  $x$  = mean daily soil moisture (%), and  $y$  = daily  $E_{w-s}$  in *Ph*: *P. halepensis*, *Ph*: *P. lentiscus*, and *Qc*: *Q. coccifera*.

Linear equation parameters				
Species	R <sup>2</sup>	a	b	variable
<i>Qc</i>	0.79	0.0001	-0.0015	$R_g$
<i>Ph</i>	0.84	0.0001	0.0041	
<i>Pl</i>	0.67	0.0001	0.0125	
<i>Qc</i>	0.74	0.1027	-0.0705	VPD
<i>Ph</i>	0.88	0.1195	-0.0782	
<i>Pl</i>	0.80	0.1547	-0.0970	
<i>Qc</i>	0.76	0.1556	-0.0057	$E_{to}$
<i>Ph</i>	0.89	0.1789	-0.0023	
<i>Pl</i>	0.74	0.2213	0.0037	
Logistic equation parameters				
Species	R <sup>2</sup>	a	x <sub>0</sub>	b
<i>Qc</i>	0.98	1.904	19.343	-3.821
<i>Pl</i>	0.97	1.334	16.184	-4.699
<i>Ph</i>	0.91	0.736	22.775	-3.161

Soil water was the main limiting factor to transpiration in all the species in the drought experiment. Figure 2.5 shows the drop in daily  $E_{w-s}$  as a response to diminished soil moisture. All the species presented the minimum transpiration values when soil moisture lowered to 7%. Table 2.2 (below) shows the equation parameters of these relationships between the drop in daily  $E_{w-s}$  and the reduction in mean daily soil

moisture during the drought period, which followed a logistic equation:  $y = a/(1+(x/x_0)^b)$ . These regression models were significant ( $p < 0.001$ ) with  $R^2 > 0.91$ .



**Fig. 2.5.** Relationship between mean daily soil moisture and daily  $E_{w-s}$  during the drought period ( $N=24$ ). Logistic regression ( $y = a/(1+(x/x_0)^{-b})$ ) per species, where  $y$  = daily  $E_{w-s}$  and  $x$  = mean daily soil moisture.

### 2.3.6 Daily cost of transpiration by species

We determined the whole-seedling transpiration rate ( $L H_2O \cdot m^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ) by the minilysimeter method. This method allowed us to continuously monitor the weight variation (transpiration rate) of seedlings and saplings in pots during different time intervals (hours or days). In our case, the transpiration rate was normalised using the whole leaf area of plants and the whole day period, but no punctual or instantaneous measures, which is an advantage over other cited methods.

However, comparison made with other studies can be somewhat complex because other methods are used to determine the transpiration rate, and are applied to individuals with distinct growth stages (seedlings, sapling and trees) and with instantaneous measures. Table 3, reports our results and some from the bibliography. The values obtained in other studies by sap flow techniques allowed direct estimations of the daily transpiration rate (e.g.,  $L H_2O \cdot m^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ). However, gas exchange measurements were taken

once or twice a day, and determined the instantaneous transpiration rate (e.g.,  $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{s}^{-1}$ ), which we extended to a standard day of 12 transpiration hours to obtain  $\text{L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ . Our result indicates that the daily average values in the seedlings stage in *P. halepensis* ( $0.44 \text{ L} \cdot \text{m}^{-2}$ ) and *P. lentiscus* ( $0.51 \text{ L} \cdot \text{m}^{-2}$ ) were low compared to other studies ( $3.38\text{-}3.22 \text{ L} \cdot \text{m}^{-2}$ ), and higher for *Q. coccifera* ( $1.33 \text{ L} \cdot \text{m}^{-2}$ ), if compared to the value of  $0.77 \text{ L} \cdot \text{m}^{-2}$  reported by Vilagrosa et al. (2003b). Our results were similar, to others measures taken in adult trees reported in the bibliography (Table 2.3).

**Table 2.3.** Summary data from the bibliography about measured transpiration rates ( $\text{L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ leaf area day}^{-1}$  and  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), and estimated daily transpiration ( $\text{L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ leaf area day}^{-1}$ ), by scaling the average transpiration from  $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  to  $\text{L H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{leaf area day}^{-1}$ , and by assuming days of 12 hours of activity to compare with the sap flow and minilysimeter measures. Abbreviations: Gas exchange (G-ex); Sap flow (Sf); Minilysimeters (Ly).

Reference	Method of measure	Growth phase	Transpiration rates $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ or $\text{L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$	Estimated daily (12h) transpiration ( $\text{L} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ )
<b>Species: <i>Pinus halepensis</i></b>				
Alexou (2013)	G-ex	Seedlings	Control: $3.9\text{-}4.8 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Drought: $2.7\text{-}4.6 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	3.38 2.83
Atzmon et al. (2004)	G-ex		$0.40 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Morning: $0.7 - 1.1 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Midday: $0.7 - 1.7 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.31 0.70 0.93
Baquedano and Castillo (2007)	G-ex	Adults plant in open field conditions	Morning: $0.7\text{-}1.2 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Midday: $0.7\text{-}1.7 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.72
Molina A and del-Campo A.D (2011)	Sp	Threes 50 years old	$0.170 - 0,297 \text{ mm} \cdot \text{day}^{-1}$	0.22
Ungar, et al. (2013)	Sp	Threes 30 years old	Daily canopy-level transpiration rate: $0.1 - 1.6 \text{ mm} \cdot \text{day}^{-1}$	0.85
Chirino (2003)	Sp	Adults	$0.35 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$	0.35
Schiller and Cohen (2007)	Sp	Adults	$1.0 - 2.0 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$	1.50
Our results	Ly	Seedlings 2 years old	$0.02$ in dry season $0.44 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$	0.02 0.44

Species: <i>Pistacia lentiscus</i>				
Clemente et al., 2005	G-ex	Adults	4.0-5.0 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	3.50
		resprouts 1 year after fire	3,0-8,5 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	4.47
Gratani and Varone (2004)	G-ex	Adults	1.8 – 4.2 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	2.33
Ozturk et al. 2010	G-ex	Adults	2.0 – 3.5 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	2.13
Hernandez et al.(2009)	G-ex	Seedlings 2 years old	Low fertilization: 3.4 – 4.9 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	3.22
			High fertilization: 3.5 – 4.4 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	3.07
Vilagrosa et al. (2003)	G-ex	Seedlings 2 years old	Optimum watering: Morning: 0.16 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	0.12
			Midday: 0.65 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	0.50
			Drought preconditions Morning: 0.66 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	0.51
			Midday: 0.54 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	0.42
Our results	Ly	Seedlings 2 years old	0.75 L H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · d <sup>-1</sup>	0.71
Specie: <i>Quercus coccifera</i>				
Baquedano and Castillo (2007)	G-ex	Adults plant in open field conditions	Morning: 0.6-1.0 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	
			Midday: 1.0-1.8 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	
Ozturk et al. 2010	G-ex	Adults	1.5 – 3.0 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	1.75
Atzmon et al. (2004)	G-ex		Morning: 0.8 – 1.2 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	0.77
			Midday: 1.0 – 1.8 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	1.09
Verdaguer et al. (2011)	G-ex	Seedlings 18 months old	Optimum watering: 0.68 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	0.52
Vilagrosa et al. (2003b)	G-ex	Seedlings 2 years old	Low watering: 0.99 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	0.77
			Optimum watering: Morning: 0.29 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	0.22
			Midday: 1.51 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	1.17
			Drought preconditions: Morning: 0.24 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	0.18
Chirino (2003)	Sp	Adults	Midday: 1.30 mmol H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	
			0.68 L H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · d <sup>-1</sup>	0.68
Our results	Ly	Seedlings 2 years old	1.33 L H <sub>2</sub> O · m <sup>-2</sup> · d <sup>-1</sup>	1.33

## 2.4. Discussion

### 2.4.1 Whole seedling transpiration rates

Our results showed that daily  $E_{w-s}$  differed significantly in the three studied species with high soil moisture. *Q. coccifera* showed the highest daily  $E_{w-s}$  ( $1.33 \pm 0.22 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ leaf area} \cdot \text{day}^{-1}$ ), whereas *P. lentiscus* and *P. halepensis* had lower rates, with 56% and 33% of the *Q. coccifera* value, respectively. For *P. halepensis*, our values were similar to the daily average transpiration rates reported in adult trees by Ungar et al (2013) and by Atzmon et al.(2004), using sap flow and gas exchange, respectively. The rates reported by Alexou (2013) at the seedling stage were much higher than our results. However, Chirino (2003) showed a lower value than our result for *P. halepensis* ( $0.35 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ ), using the sap flow method. In general, the calculated daily  $E_{w-s}$  level in our study was similar to that measured by sap flow techniques than that estimated by gas exchange methods.

For *Q. coccifera* and *P. lentiscus*, gas exchange has been the most widely used technique, mainly under field conditions. Our results for the *P. lentiscus* seedlings were similar to those reported by Vilagrosa et al. (2003) for seedlings, but lower than those reported by Hernandez et al. (2009). Other results, obtained from adult *P. lentiscus*, showed a higher transpiration rate than the level obtained in the present study (Clemente et al. 2005; Gratani and Varone; Ozturk et al. 2010; Table 2.3). Previous studies (Vilagrosa et al. 2003; Chirino 2003; Atzmon et al. 2004; Baquedano and Castillo 2007; Verdaguer et al. 2011) have indicated a mean transpiration rate of between 0.22 and  $1.17 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$  (Table 2.3) for *Q. coccifera*, which is lower than the value obtained in the current study. A higher daily transpiration rate than that obtained in this study was reported by Ozturk et al. (2010) in adult plants under field conditions.

### 2.4.2 Transpiration under drought conditions

Under drought conditions, and as expected, the daily  $E_{w-s}$  values of all three species decreased as soil water content diminished. When soil moisture was approximately 7%, the measured  $E_{w-s}$  values were 0.53, 0.37 and  $0.05 \text{ L H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ , for *P. halepensis*,

*P. lentiscus* and *Q. coccifera*, respectively. A similar pattern to that obtained in our study was reported for *P. halepensis* by Schiller and Cohen (1998), which was obtained during a rainy period with transpiration values between 1 and 2 L H<sub>2</sub>O·m<sup>-2</sup>·day<sup>-1</sup>, and decreased to 0.02 L H<sub>2</sub>O·m<sup>-2</sup>·day<sup>-1</sup> during a dry period. Other studies reported similar responses in Mediterranean plants to water stress and recovery (Galmés et al. 2007), water-use strategies (David et al. 2007), drought tolerance (Baquedano and Castillo, 2007) and responses to drought stress in *P. halepensis* seedlings (Alexou, 2013). However, our results should not be considered indicators of the maximum capacity of drought resistance in these species, as our experiments did not allow an acclimatisation period when moving from one optimum moisture phase to the drought phase.

In order to cope with drought conditions, plants activate stomatal regulation mechanisms to reduce water loss (Vilagrosa et al. 2003a; Galmés et al. 2007), but respond differently. When drought occurred, *Q. coccifera* still had the highest daily E<sub>w-s</sub> values (Fig. 2.2 below). This indicates a drought-tolerance strategy by a water-spender mechanism, which is in line with the results reported by Baquedano and Castillo (2006), Peguero-Pina et al. (2008) and Chirino et al. (2011). In our study, *Q. coccifera* had the highest root dry weight, root:shoot ratio (Table 2.1) and root:weight ratio (data not shown). These structural characteristics justify the high stomatal conductance, which was maintained even under conditions of water deficit. As Baquedano and Castillo (2007) indicated, this species is well-adapted to semiarid ecosystems with deep root systems that draw water reserves from deeper layers. In contrast, several authors (Vilagrosa 2003a, 2003b; Trubat et al. 2006) consider *P. lentiscus* to be a drought-avoidance species, because under drought conditions, this species reduces stomatal conductance and displays a water-saver mechanism. In our study, *P. lentiscus* exhibited faster water consumption (Fig. 2.2, below), which may be related to the highest shoot:weight ratio and the high value obtained for fine root dry weight (Table 2.1). On the one hand, both morphological traits favour major water loss by leaves; on the other hand, high water uptake from the root system accelerates soil drying in a confined medium. These patterns match the behaviour Moshelion et al. (2014) attributed to anisohydric species. Both *Q. coccifera* and *P. lentiscus* maintained high transpiration rates during times when the soil had plenty of water (high soil moisture conditions) and when water was scarce (drought period).

*P. halepensis* is a well-adapted species to water deficit as it employs an extremely conservative mechanism and shows excellent stomatal control under drought conditions

(Martínez-Ferri et al. 2000; Baquedano and Castillo 2007). In our study, this species maintained the lowest daily  $E_{w-s}$ , and its soil (in pots) took longer to dry (Fig. 2, below). It has been classified as a drought-avoidance species via a water-saver mechanism, which is in agreement with the works of Baquedano and Castillo (2006), and Chirino et al. (2011). *P. halepensis* can be considered an isohydric species as it regulates the transpiration rates from the highest soil water content values and shows high stomatal regulation to cope with soil water deficit (Moshelion et al., 2014).

### 2.4.3 Transpiration rate and microclimate relationships

The present study found a significant relationship between the temporal dynamics of the whole-seedling transpiration rate with microclimatic variables ( $R_g$ , VPD and  $E_{t0}$ ) and soil moisture (Table 2.2 and Fig. 2.5), which is consistent with the findings in other studies (Vázquez-de-Aldana et al. 2008; Mereu et al. 2009; Wallach et al. 2010). This relationship determines the shape of the daily curve of the hourly whole-seedling transpiration rate and the maximum value, as our experiment demonstrated (Fig. 2.3 and 2.4). In agreement with Wallach et al. (2010), our hourly whole-seedling transpiration value for *Q. coccifera* and *P. lentiscus* increased in the morning, remained high at noon and in early afternoon, and decreased in the evening. This daily curve allowed the determination of whole-plant water use (Lu et al. 2002) and the water use strategy throughout the day (Chirino, 2003). Thus, according to the shape of the daily curve of the whole-seedling transpiration rate, the maximum hourly  $E_{w-s}$  values of *P. halepensis* were observed at the end of the morning, and the hourly  $E_{w-s}$  decreased before midday in response to increasing microclimatic stress. This response by *P. halepensis* may be an indicator of stomatal closure to avoid plant water loss and to cope with maximum  $R_g$  and VPD values at midday. In contrast, the maximum hourly  $E_{w-s}$  for *Q. coccifera* and *P. lentiscus* was reached at midday and early afternoon, which demonstrated that the regulation mechanisms that reduce water loss and avoid stress were not activated. Therefore, high transpiration rates occurred at midday.



### 2.4.4 Transpiration water requirements

To estimate the daily water consumption or daily water requirements of species destined for afforestation projects in dryland ecosystems, the minilysimeter method is more accurate than other commonly used methods; e.g., gas exchange or sap flow. In the present study, we used the minilysimeter method to determine the whole-seedling transpiration rate ( $\text{L H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\text{ leaf area}\cdot\text{day}^{-1}$ ). This method allowed us to continuously monitor the weight variation of seedlings, and the transpiration rate was calculated using the leaf area of plants, and not leaf area fraction, which is an advantage over other cited methods. By applying the average values shown in Table 2.3, afforestation with *P. halepensis* showed an estimated water demand that was 4.5-fold higher when the data by Alexou (2013) were used compared with our average values. The same result was obtained with the data by Hernandez et al. (2009) for *P. lentiscus*; in this case, the estimated water cost was 7-fold higher than our estimate, probably due to the fertilisation treatment applied. However, the transpiration estimated for *P. lentiscus* according to Vilagrosa et al. (2003) was similar to our data, despite it being obtained by gas exchange methods. The opposite would occur following restoration with *Q. coccifera*, as the data for seedlings reported by Vilagrosa et al. (2003), and Verdaguer et al. (2011) underestimated water consumption by between 1.5- and 2.2-fold compared to our estimates.

## 2.5 Appendix

### Appendix 2.A

Methodology for calibration curves: 12 minilysimeters were used to continuously record the weight of each potted seedling and each pot with bare soil. These minilysimeters were composed of load cells with a maximum weight of 7 kg and a precision level of 0.001 kg (models M -40, M-30, M-15, EPELSA). The log signal of each load cell was provided in millivolts, to convert the output of each load cell from millivolts into grams, we did a calibration curve for each one. For this purpose, we used masses (water bottles) of known weight within the 0-7 kg range. The calibration results showed a good

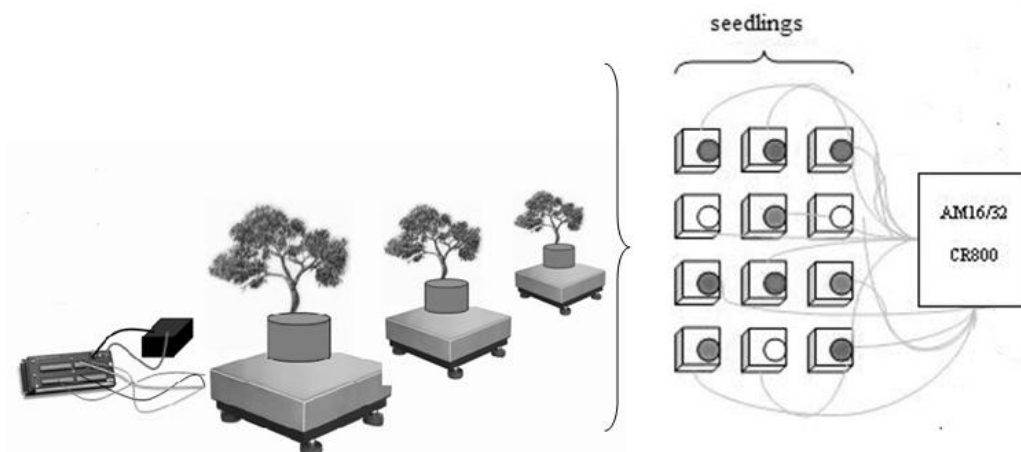
fit (linear regressions,  $R^2 > 0.94$ ) between the weight of masses and the voltage variation in each load cell. The linear equation obtained in each load cell (Table A.1) allowed us to convert the signal from millivolts into grams.

Table A.1. Linear equations ( $y = a \cdot x + b$ ) of each minilysimeter used:

Minilysimeter	$R^2$	a	b
1	1.00	5154.5	-2762.1
2	1.00	5243.0	-2830.8
3	1.00	3276.0	-1100.4
4	0.95	10952	-4900.5
5	0.99	3493.9	-2283.3
6	1.00	3378.3	-1376.7
7	0.99	3220.3	-2523.5
8	0.94	3461.8	-2077.9
9	0.95	10212	-7929.2
10	0.99	3430.3	-1138.1
11	0.99	3597.2	-1348.9
12	0.98	18055	-4554.0

## Appendix 2.B

Diagram of the experimental design



## 2.6 References

- Alexou, M., 2013. Development-specific responses to drought stress in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) seedlings. *Tree Physiol.* 33:1030-1042. doi: 10.1093/treephys/tpt084.
- Allen, R., Pereira, L., Raes, D., and Smith, M., 2006. *Crop Evapotranspiration: Guidelines for Computing Crop Water Requirements*. Food and Agriculture Organization of the United Nation (FAO). Rome, Italy. 56.
- Álvarez, S., Navarro, A., Nicolás, E., Sánchez-Blanco, M.J., 2011. Transpiration, photosynthetic responses, tissue water relations and dry mass partitioning in *Callistemon* plants during drought conditions. *Sci Hortic-Amsterdam.* 129:306-312. doi:10.1016/j.scienta.2011.03.031.
- Atzmon, N., Moshe, Y., and Schiller, G., 2004. Ecophysiological response to severe drought in *Pinus halepensis* Mill. Trees of two provenances. *Plant Ecol.* 171: 15–22.
- Baquedano, F.J., Castillo, F.J., 2006. Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders *Quercus coccifera* and *Quercus ilex*. *Trees.* 20:689–700.
- Baquedano, F.J., Castillo, F.J., 2007. Drought tolerance in the Mediterranean species *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis* and *Juniperus phoenicea*. *Photosynthetica.* 45(2):229–238.
- Castro, H and Freitas, H., 2009. Above-ground biomass and productivity in the Montado: From herbaceous to shrub dominated communities. *J Arid Environ.* 73: 506–511. doi:10.1016/j.jaridenv.2008.12.009.
- Centinari, M., Poni, S., Filippetti, I., Magnanini, E., Intriери, C., 2009. Evaluation of an open portable chamber system for measuring cover crop water use in a vineyard and comparison with a mini-lysimeter approach. *Agr Forest Meteorol* 149:1975–1982.
- Chirino, E., Bellot, J and Sánchez, J.R., 2011. Daily sap flow rate as an indicator of drought avoidance mechanisms in five Mediterranean perennial species in semiarid southeastern Spain. *Trees* 25:593-606. doi 10.1007/s00468-010-0536-4.
- Chirino, E., 2003. Influencia de las precipitaciones y de la cubierta vegetal en el balance hídrico superficial y en la recarga de acuíferos. Ph.D. Thesis. Universidad de Alicante. <http://hdl.handle.net/10045/3386>.

- Clemente, A.S., Rego, F.C., Correia, O.A., 2005. Growth, water relations and photosynthesis of seedlings and resprouts after fire. *Acta Oecologica*. 27:233–243.
- Cortina, J., Bellot, J., Vilagrosa, A., Caturla, R., Maestre, F., Rubio, E., Ortiz, J., Bonet, A., 2004. Restauración en semiárido. In: *Avances en el estudio de la gestión del monte mediterráneo*, V. R. Vallejo, J. A. Alloza. Valencia: Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo ISBN 84-921259-3-4, pp. 345-406.
- David, T.S., Henriques, M. O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valiente, F., Vaz, M., Pereira, J. S., Siegwolf, R., Chaves, M.M., Gazarini, L., and David, J. S., 2007. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought *Tree Physiol.* 27 (6): 793-803.
- Galmés, J., Flexas, J., Savé, R and Medrano, H., 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant Soil*. 290:139–155. doi: 10.1007/s11104-006-9148-6.
- Gratani, L., Varone, L., 2004. Adaptive photosynthetic strategies of the Mediterranean maquis species according to their origin. *Photosynthetica*. 42: 551-558.
- Green, J.J., Baddeley, J.A., Cortina, J., Watson, C.A., 2005. Root development in the Mediterranean shrubs *Pistacia lentiscus* as affected by nursery treatments. *J Arid Environ*. 61:1–12. doi:10.1016/j.jaridenv.2004.09.001.
- Hargreaves, G. H., Samani, Z. A., 1982. Estimating potential evapotranspiration. *Tech. Note, Journal of Irrig Drain E-ASCE*. 108:225-230.
- Hernandez, E. I., Vilagrosa, A., Luis, B.C., Llorca, M., Chirino, E., Vallejo, R., 2009. Root hydraulic conductance, gas exchange and leaf water potential in seedlings of *Pistacia lentiscus* L. and *Quercus suber* L. grown under different fertilization and light regimes. *Environ Exp Bot.* 67:269–276. doi:10.1016/j.envexpbot.2009.07.004.
- Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muysa, B., Coppin, P., Weiss, M and Baret, F., 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agr Forest Meteorol*. 121:19–35.
- Lu, P., Woo, K. C and Liu, Z. T., 2002. Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements. *J Exp Bot.* 53:1771-1779 doi:10.1093/jxb/erf019.

- Martínez-Ferri, E., Balaguer, L., Valladares, F., Chico, J.M., Manrique, E., 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiol.* 20:131–138.
- Mediavilla, S and Escudero, A., 2010. Differences in biomass allocation patterns between saplings of two co-occurring Mediterranean oaks as reflecting different strategies in the use of light and water *Eur J Forest Res.* 129: 697–706. doi 10.1007/s10342-010-0375-2.
- Mereu, S., Salvatori, E., Fusaro, L., Gerosa, G., Muys, B and Manes, F., 2009. A whole plant approach to evaluate the water use of Mediterranean maquis species in a coastal dune ecosystem. *Biogeosciences.* 6:1713–1746. In: [www.biogeosciences-discuss.net/6/1713/2009/](http://www.biogeosciences-discuss.net/6/1713/2009/).
- Molina, A and del-Campo, A. D., 2011. Estimación del índice de área foliar en pinares de repoblación con LAI-2000 bajo radiación solar directa: relación con variables de inventario e hidrológicas. *Forest Syst.* 20: 108-121.
- Moshelion, M., Halperin, O., Wallach, R., Oren, R., Way, D.A., 2014. Role of aquaporins in determining transpiration and photosynthesis in water-stressed plants: crop water-use efficiency, growth and yield. *Plant Cell and Environ* doi: 10.1111/pce.12410
- Müller, J and Bolte, A., 2009. The use of lysimeters in forest hydrology research in north-east Germany. *Agr Forest Res.* (59):1-10 1.
- Navarro, R., Cerrillo, L and Blanco, P., 2006. Estimation of above-ground biomass in shrubland ecosystems of southern Spain *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales.* 15:197-207.
- Ozturk, M., Dogan, Y., Serdal, S. M., Doulis, A and Karam, F., 2010. Ecophysiological responses of some maquis (*Ceratonia siliqua L.*, *Oleaoleaster Hoffm. & Link*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus coccifera L.*) plant species to drought in the east Mediterranean ecosystem. *J Environ Biol.* 31: 233-245. [www.jeb.co.in](http://www.jeb.co.in).
- Peguero-Pina, J.J., Morales, F., Flexas, J., Gil-Pelegrín E and Moya, I., 2008. Photochemistry, remotely sensed physiological reflectance index and depoxidation state of the xanthophyll cycle in *Quercus coccifera* under intense drought. *Tree Physiol* 27: 793–803.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright I and Villar R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.* 182: 565–588. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.

- Ramírez, D.A., Valladares, F., Blasco A and Bellot, J., 2008. Effects of tussock size and soil water content on whole plant gas exchange in *Stipa tenacissima* L.: extrapolating from the leaf vs. modelling crown architecture. *Environ Exp Bot.* 62:376-388.
- Ramirez, D.A., Bellot, J., Domingo, F. and Blasco, A (2007) Stand transpiration of *Stipa tenacissima* grassland by sequential scaling and multi-source evapotranspiration modeling. *J Hydrol.* 342:124-133.
- Rose, M. A., Beattie, D. J and White, J. W., 1994. Oscillations of whole-plant transpiration in 'Moonlight Rose'. *J. Am. Soc for. Horticl. Sc.* 119: 439-445.
- Schiller, G and Cohen, 1995. Water regime of a pine forest under a Mediterranean climate. *Agr Forest Meteorol* 74: 181-193.
- Schiller, G and Cohen., 1998. Water balance of *Pinus halepensis* Mill. Afforestation in an arid region. *Forest Ecol Manag.* 105: 121-128.
- Steppe, K., Dzikiti, S., Lemeur, R and Milford, J., 2006. Stomatal Oscillations in Orange Trees under Natural Climatic Conditions. *Ann Bot London* 97: 831-835 doi:10.1093/aob/mc1031.
- Topp, G. C., Davis, J. L and Annan, A. P., 1980. Electromagnetic determination of soil water content: measurement in coaxial transmission lines. *Water Res.* 16: 574 – 582.
- Trubat, R., Cortina, J., Vilagrosa, A., 2006. Plant morphology and root hydraulics are altered by nutrient deficiency in *Pistacia lentiscus* (L.) *Trees* 20: 334–339. doi: 10.1007/s00468-005-0045-z.
- Ungar, E.D., Rotenberg, E., Raz-Yaseef, N., Cohen, D., Schiller, G., 2013. Transpiration and annual water balance of Aleppo pine in a semiarid region: Implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 298: 39–51.
- Vallejo, V.R., Aronson, J., Pausas, J.G., and Cortina, J. 2006. Restoration of Mediterranean woodlands. In J. van Andel and J. Aronson (eds.), *Restor Ecol: The New Frontier*. Oxford, BlackwellScience, Oxford, pp. 193-209
- Vázquez-De-Aldana, B. R., García-Ciudad, A., and García-Criado, B., 2008. Interannual variations of above-ground biomass and nutritional quality of Mediterranean grasslands in Western Spain over a 20-year period. *Aust J Agr Res* 59:b769-779 DOI: 10.1071/AR07359.

- Verdaguer, D., Vilagran, J., Lloansi S and Fleck, I., 2011. Morphological and physiological acclimation of *Quercus coccifera* L. seedlings to water availability and growing medium. *New Forest* 42: 363-381. doi 10.1007/s11056-011-9257-9.
- Vilagrosa, A., Bellot, J., Vallejo R and Gil-Peigrín, E., 2003b. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *J Exp Bot* 54:2015-2024. doi: 10.1093/jxb/erg221.
- Vilagrosa, A., Chirino, E., Bautista, S., Urgeghe, A. A., Alloza, I. A., Vallejo, V. R., 2008. Proyecto de lucha contra La desertificación: Regeneración y Plan de Manejo de Zonas Semiáridas Degradadas, en el T.M. de Albufera (Alicante). Cuadernos S. E.C. F 28: 317-322.
- Vilagrosa, A., Cortina, J., Gil, P and Bellot, J., 2003a. Suitability of Drought-Preconditioning Techniques in Mediterranean Climate. *Restor Ecol.* 11: 208-216.
- Vilagrosa, A., Caturla, R. N., Hernández, N., Cortina, J., Bellot, J., Vallejo, V. R., 2001. Reforestation in semi-arid environments of peninsular southeastern. Results of research conducted to optimize survival and growth of native species. III Congreso Forestal Español: Montes para la sociedad del nuevo milenio. 3: 213-219. Dep. legal: 2499-2001. Clave CL.
- Wallach, R., Da-Costa, N., Raviv, M and Moshelion, M., 2010. Development of synchronized, autonomus, and self-regulated oscillations in transpiration rate of a whole tomato plant under water stress. *J Exp Bot* .61: 3439-3449.
- Weiss, M., Baret, F., Smith, G.J., Jonckheere, I., Coppin, P., 2004. Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination. Part II. Estimation of LAI, errors and sampling. *Agr Forest Meteorol.* 121: 37–53
- Xin, Z., Franks, C., Payton, P., Burke, J.J., 2008. A simple method to determine transpiration efficiency in sorghum. *Field Crop Res* 107:180–183 doi:10.1016/j.fcr.2008.02.00.



**CAPITULO 3.**

**MORPHO-FUNCTIONAL TRAITS AND PLANT RESPONSE TO DROUGHT  
CONDITIONS IN SEEDLINGS OF SIX NATIVE SPECIES OF ECUADORIAN  
ECOSYSTEMS.**

Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante





Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

## **Morpho-functional traits and plant response to drought conditions in seedlings of six native species of Ecuadorian ecosystems.**

### **Abstract**

Tropical Andean ecosystems have been identified as very vulnerable to climate change. Changes in climatic conditions, especially drought due to climate change projections, could affect the establishment of new individuals that are responsible for ensuring the persistence of species and plant communities. In this context, this work aimed to study the main morpho-functional traits related to water use and drought resistance of native plant species from the Ecuadorian ecosystems during imposed drought periods. For this purpose, seedlings of six native species representing of the Ecuadorian Andes (*Alnus acuminata*, *Cedrela montana*, *Podocarpus sprucei*, *Aegiphila ferruginea*, *Schinus molle*, *Caesalpinia spinosa*) were studied. Morphological characterisation, a root growth capacity test and stomatal conductance measurements during two controlled drought periods were used to investigate biomass allocation patterns, the root system morphology and gas exchange patterns of species, respectively. The main results indicated that species-specific differences in morpho-functional traits and allocation patterns determined responses to water availability and drought conditions. Low relative growth rate, leaf area ratio and specific leaf area, and high specific root length, were related to drought-resistant species as *P. sprucei* and *C. spinosa*. In contrast, a high or moderate relative growth rate, leaf area and root biomass, but low specific root length as in *A. ferruginea*, *S. molle*, *C. montana*, were related to lower resistance to drought conditions. Despite *A. acuminata* showed high specific root length, it was reported as a sensitive species to drought. Overall, patterns of stomatal conductance, linked to biomass allocation patterns and root system morphology, especially with specific root length, seemed to be related to differences in vulnerability to drought in these species. Drought response of studied species was independent of their habitats. Unexpectedly, *P. sprucei*, an evergreen tree belonging to montane cloud forest showed higher drought-resistant than *S. molle*, an evergreen tree belonging to montane dry shrubland.

**Keywords.** lower montane evergreen forest, montane cloud forest, montane dry shrubland, stomatal conductance, gas exchange.

### 3.1. Introduction

In the last decade, several studies have indicated the effects of climate change on the distribution of plant species and associated wildlife (González et al., 2010; Bréda and Peiffer, 2014), being particularly vulnerable the mountain forests and relict vegetation (Thuiller et al., 2005; IPCC, 2013). Ecuadorian forests and shrublands are included in Tropical Andean ecosystems, which have been identified as being highly vulnerable to climate change (Urrutia and Vuille, 2009; Buytaert et al., 2011), particularly as a result of changing precipitation regimes and extreme seasonal drought events (Anderson et al., 2011). Drought, flooding and rising temperatures as a result of climate change (IPCC, 2013) can affect the establishment of new individuals guaranteeing the persistence of species and plant communities. On a longer time scale, these changes in climatic conditions could transform the structure of forest ecosystems, or even replace some forest types with others (Mestre and De Cara, 2009). This would, therefore, lead to changes in species composition, diversity and richness. Species less resistant to drought conditions will become more vulnerable to the impact of climate change and will, be more susceptible to extinction in their current habitats.

Plant responses to drought have been associated with morphological and physiological traits (Hernández et al., 2010; Vilagrosa et al., 2014). Morphological variables are widely used to assess seedling field performance. They are relevant since imbalances in the performance of seedlings, such as changes in the shoot : root ratio (transpiration surface : root absorbing surface) can affect plants' capacity to cope with drought periods (Baquedano and Castillo, 2007) or seedling survival after planting (Grossnickle, 2012). The variables related to root systems will determine water uptake capacity and contribute to a better seedling water status under drought stress conditions (Chirino et al., 2008; Trubat et al., 2012). Gas exchange variables as stomatal conductance, transpiration or photosynthetic rates have been commonly associated with plant shoot and root morphology and also with xylem resistance to cavitation. All of these variables have been used to assess plant responses to drought conditions (Vilagrosa et al., 2010; Vasques et al., 2013).

In this context, knowledge about the functional traits and patterns of biomass allocation, root structure and rooting habits, and water use efficiency during a drought period can help to improve our capacity to predict the impact of drought on species and communities (Vilagrosa et al., 2014). For this study, we selected six native species from

three Ecuadorian Ecosystems. *Alnus acuminata* (semi-deciduous tree) and *Cedrela montana* (deciduous tree) which live in lower montane evergreen forest (wet ecosystem) are ecologically relevant to forest regeneration, and are used in pharmaceutical, food and forest industries (Smith, 1960; Alonso-Amelot et al., 2005). *Podocarpus sprucei* and *Aegiphila ferruginea*, both evergreen trees belonging to montane cloud forest (wet ecosystem), are endangered species (IUCN, 2013) and near threatened species (IUCN, 2004), respectively. The other two studied species live in montane dry shrubland (dry ecosystem). They are *Schinus molle* (evergreen tree), which is highly valuable commercially (Brandt et al., 2012; Ibrahim and Haggag, 2013), and *Caesalpinia spinosa* (semi-deciduous tree) which is cultivated as a source of value products (De la Cruz, 2004; López et al., 2011) and medicinal uses (Agapito and Sung, 1998). These six native Ecuadorian species have been extensively studied for their economic, conservation and social importance (Alonso-Amelot et al., 2005; López et al., 2011; Brandt et al., 2012), but have been less studied for their resistance to future environmental conditions like drought events (Esperón-Rodríguez and Barradas, 2015). In a climate change context, studying the drought response of the selected species is singularly important for forest conservation and tropical forest restoration programmes. The hypothesis of this work was that species from dry ecosystems will be more resistance to drought due to developed functional traits. To test this hypothesis, our objective was to study the main morpho-functional traits related to water use and drought resistance in the selected native plant species of Ecuadorian ecosystems during an imposed drought period. In order to investigate the level of resistance to drought events, the following issues were analysed: (1) assess the main morphological traits of these species in terms of allocation among roots, shoots and leaf biomass; (2) assess the pattern of response in gas exchange under different soil water content conditions; (3) relate the morphological traits of these species with their gas exchange responses.

## **3.2. Material and Methods**

### **3.2.1. Plant material**

Six native species from three vegetation types (montane dry shrubland, montane cloud forest and lower montane evergreen forest) of Ecuadorian Ecosystems were selected

(Table 3.1). These species were cultivated for one year in a local nursery. They were grown in polyethylene bags (240 cm<sup>3</sup>), and a mixture of black peat (60%) and forest soil (40%) was used as a substrate. The watering regime was 15 mm during the wet season, applied 1 day/week, and 25 mm during the dry season, applied 2 days/week. Before the experiment assessments began, 200 one-year-old seedlings of the six selected species (total: 1.200 seedlings) were transplanted into 3.5-litre pots and cultivated for 3 months (from 28 July to 26 October, 2015) in a standard greenhouse. The standard greenhouse had temperature control, which worked by a system of open-closed windows, but had no automatic air humidity control. The shoot height and basal diameter (mean±standard deviation) of seedlings from local nursery was 23.9±8.9 cm and 5.3±1.6 mm respectively. The culture period in the greenhouse and the experimental period were carried out in the nursery of the Faculty of Natural Resources, Polytechnic Higher School of Chimborazo (ESPOCH), located in 1°39' S and 78°40' W, at an altitude of 2.726 m a.s.l.

A mixture of black peat (40%), forest soil (20%, sandy-loam soil), river-washed sand (25%), bark of rice grains (10%) and crushed pumice (5%, 3–5 mm grain size) was used as the growing medium for the culture period in the greenhouse. An additional slow-release fertiliser (Basacote Plus, N-P-K: 16-08-12 + Mg + 6 microelements-S) was mixed with the growing medium at a dose of 3 g/L of substrate before transplanting. In the greenhouse, the watering regime was moderate in accordance with seedling growth and water demand (15mm in the 2 first months, applied 2 days/week, and 25 mm in the last month, applied 2 days/week), allowing alternation between moist (SWC 25–30%) and dry soil (SWC 10–15%). The daily average temperature was 15.4 °C with a mean air humidity of 72.3 % (ESPOCH Weather Station data). The average (7:00–19:00 h) of total solar radiation was 450.5 W.m<sup>-2</sup> (Data from Group of Alternative Energies and Environment of the Faculty of Sciences, CEAA-ESPOCH), and the translucent roof approximately reduces 15% of solar radiation value. The culture period in the greenhouse favoured the growth of new roots outside the root plug to colonise the new growing medium in pots. This culture period avoided the effect of the "start size" of the seedlings from the local nursery on seedling morphological characterisation and their response to drought periods.

Table 3.1. Studied native species of Ecuadorian Ecosystems. Description, importance and economical value.

Vegetation type	Scientific name	Species code	Description	Importance and economical value
Montane dry shrubland (Dry ecosystem)	<i>Caesalpinia spinosa</i> (Molina) Kuntze	Cs	Small leguminous tree or thorny shrub	-Seed and fruit as source of dyes for textiles and tannins for leather industry -Food industry (gum) -Medicinal value as antioxidant, antiallergic, antimutagenic, anticarcinogenic and antiinflammatory
	<i>Schinus molle</i> L.	Sm	Evergreen tree	-Medicinal purposes as repellent, fumigant, as analgesic and as an antibacterial -Commercial value as ornamental tree, flavoring, pepper and as essential oil
Montanecloud forest (Wet ecosystem)	<i>Podocarpus sprucei</i> Parl.	Ps	Evergreen tree	-High quality wood used for furniture and light construction
	<i>Aegiphila ferruginea</i> Hayek & Spruce	Af	Broad-leaved evergreen tree	-Used in ecosystem restoration
Lower montane evergreen forest (Wet ecosystem)	<i>Alnus acuminata</i> Kunth	Aa	Semi-deciduous tree with broad-leaved	-Good quality wood -Medical attributes
	<i>Cedrela montana</i> Moritz ex Turcz.	Cm	Deciduous tree	- High economic value due to the high durability and hardness of its wood

### 3.2.2. Seedling morphology and biomass

Stem shoot height ( $H_s$ , cm) and basal diameter ( $D$ , mm) were measured in 30 seedlings per species randomly sampled. Both growth variables were measured at the beginning (28 July, 2015) and the end (26 October, 2015) of the culture period in the greenhouse. The relative growth rate (RGR) was calculated by differences in the average shoot height ( $H_s$ ) between the end of the culture period in the greenhouse ( $t_2$ , 26 October, 2015) and the initial time ( $t_1$ , 28 July, 2015) using the following equation:  $RGR = [\ln(H_{s_{t_2}}) - \ln(H_{s_{t_1}})] / (t_2 - t_1)$ . A similar procedure for the RGR in the basal diameter was carried out.

At the end of the culture period in the greenhouse, morphological characterisation was carried out. Ten seedlings per species were randomly sampled. Seedlings were cut at the cotyledon insertion point and separated into five fractions: leaves, stem, fine roots (diameter <2 mm), tap root (diameter >2 mm) and new roots (>1 cm long), which were growing outside the root plug. The dry weight of each fraction was determined after oven drying at 65 °C for 48 h [leaf dry weight (LDW), stem dry weight (SDW), fine roots dry weight ( $DW_{FR}$ ), tap root dry weight ( $DW_{TR}$ ) and new root dry weight ( $New\_DW_R$ )]. Subsequently, several biomass distribution indices were calculated: shoot dry weight ( $DW_S$ ), root dry weight ( $DW_R$ ), seedling dry weight ( $SM_T$ ), root:shoot ratio ( $DW_R/DW_S$ ),  $DW_{FR}/DW_{TR}$  ratio and  $DW_R/SM_T$  ratio. Prior to determining dry weight, leaves were scanned with a professional scanner (Epson Expression 1680 Pro, Seiko Epson Corporation, Nagano, Japan). The obtained images were analysed by the specific image processor WinRhizo software (Regent Instruments, Canada) to obtain the leaf area (LA, cm<sup>2</sup>). The specific leaf area (SLA, cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>) was calculated as the ratio between LA (cm<sup>2</sup>) and LDW (g). The leaf area ratio (LAR, cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>) was calculated between LA (cm<sup>2</sup>) and  $SM_T$  (g).

### 3.2.3. Root growth capacity (RGC) test

In order to analyse the selected species' capacity to initiate new root growth to colonise soil, a root growth capacity (RGC) test was run prior to outplanting in bigger containers. Seven seedlings per species were randomly selected and transplanted to 4.8 L PVC tubes (diameter = 11 cm and length = 50 cm) with river-washed sand as substrate. The

water regime was 25 mm every 5 days. The RGC test lasted 45 days and was carried out in full sunlight in the nursery at an average temperature of 14.3 °C and a mean air humidity of 71.9% (ESPOCH Weather Station data). At the end of the RGC test, all the new roots (> 1 cm long) that grew outside the root plug were classified according to depth. Previously, PVC tubes were cut length wise into two sections to help remove river sand. In 10-cm intervals, from the bottom to the top of PVC tubes, river sand was carefully removed, and new roots were counted, cut and placed inside a polyethylene bag with 10 ml of water, and were finally frozen. Subsequently, and after being defrosted, roots were scanned (400 dpi) in a professional scanner (Epson Expression 1680 Pro). The obtained images were analysed by specialised software (WinRhizo) to determine root length (RL, cm) and surface area (SA, cm<sup>2</sup>). Finally, root dry weight (B, g) was determined after oven drying at 65 °C for 48 h. Specific root length (SRL, m.g<sup>-1</sup>) was calculated as the ratio between RL (m) and B (g). The RL/SM<sub>T</sub> (m.g<sup>-1</sup>) ratio and the SA/volume ratio of the PVC tubes (R<sub>SA</sub>, cm<sup>2</sup>.cm<sup>-3</sup>) were also calculated.

#### 3.2.4. Daily patterns of stomatal conductance

In order to assess daily patterns of stomatal conductance, a controlled drought experiment was carried out. For this purpose, 30 seedlings per species randomly selected were separated in the greenhouse. Seedlings were watered to field capacity the night before the drought period began, and subsequently, they did not receive rain or watering. Stomatal conductance measurements were taken within three soil water content (SWC) ranges: 30–35% (high), 15–20% (medium) and 5–10% (low). The night before taking the stomatal conductance measurements, five seedlings per species were randomly selected, which fell within the target soil water content range. Soil water content (m<sup>3</sup>.m<sup>-3</sup>) was measured by a Theta Probe sensor (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). The next day, stomatal conductance (G<sub>s</sub>, mmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>) was measured in five 1-hour intervals in the daytime (08:00 h, 10:00 h, 12:00 h, 14:00 h and 16:00 h) by a porometer AP4 (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). This procedure was repeated for each target soil water content range, under similar ambient conditions (light, air temperature and air humidity) for seedlings. The average temperature was 14.0 °C and the average air humidity was 71.0% (ESPOCH Weather Station data). The daily average total solar radiation was 547.3 W.m<sup>-2</sup> (CEAA-ESPOCH).



### 3.2.5. Stomatal conductance under different soil water content conditions

In order to assess the species response to different drought conditions, another drought period was conducted. In another set, 60 seedlings per species were randomly selected and placed in the greenhouse without rain and without watering. Similarly to the above experiment, seedlings were watered to field capacity the night before the drought period began. In this experiment, stomatal conductance measurements were taken within four target soil water content ranges: 25–30% (high), 20–25% (slightly high), 15–20% (medium), 5–10% (low) and 4–6% (very low). Every 2 or 3 days during the drought period, 10 seedlings per species were randomly selected from the target soil water content range. For this purpose, soil water content ( $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ ) was measured the previous night with a Theta Probe sensor (Delta-T Devices Ltd.). The next morning, stomatal conductance ( $\text{Gs}$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) was measured in intervals from 10:30 h to 12:30 h by porometer AP4 (Delta-T Devices Ltd.). This procedure was repeated for the four target soil water content ranges, and under similar ambient conditions (light, air temperature and air humidity) for seedlings. During this drought period, the average temperature was 14.1 °C and average air humidity was 71.5% (ESPOCH Weather Station data). The daily average total solar radiation was 442.2  $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$  (CEAA-ESPOCH).

### 3.2.6. Statistical analysis

Most of statistical analysis were carried out with the SPSS© statistical software, v. 18.0 (SPSS Inc. Chicago, Illinois, USA). Data on seedling morphological characteristics, the RGC test (total values of the root morphology variables), and the stomatal conductance measured in intervals from 10:30h to 12:30h under the different soil water content conditions, were compared with an analysis of variance (one-way ANOVA; factors: species; Tukey's HSD *post hoc* test). General Linear Model Repeat Measures (GLM-ANOVAR) were used to analyse the data of the new root morphology by depth in the RGC test and the stomatal conductance values taken in the daytime. In this analysis, the Greenhouse-Geisser (G-G') value indicates the results of testing the within-subjects effects (differences of species over time), and a P value indicates the results of testing the between-subjects effects (differences between species). We used statistical univariate F Greenhouse-Geisser when the sphericity hypothesis was rejected. Data

were transformed when required to assure ANOVA assumptions. Data on soil water content as percentages were transformed by arcsine ( $\sqrt{(x\%/100)}$ ). To better understand the relationship between morpho-functional traits and the response to drought of the studied species, a principal components analysis (PCA) was conducted using the mean values of the variables for each species and the PRIMER-E software (Clarke and Gorley, 2006). To this end, selected morphological and functional variables were used: e.g., SLA,  $DW_R/DW_S$ ,  $DW_{FR}/DW_{TR}$ , SRL,  $RL/SM_T$ , LAR,  $G_{s_{max}}$  at 30–35%, which corresponds to  $G_s$  at 12:00 h under SWC 30–35% (first drought period), and  $G_{s_{max}}$  at 4–6%, which corresponds to average  $G_s$  value from 10:00 – 12:00 h under SWC 4–6% (second drought period). Most of these variables are the sums of the fractions of biomass or ratios of the morphological variables, which allow several directly measured variables to be analysed. Previously, the relationships between the studied variables were analysed by Pearson correlations.

### 3.3. Results

#### 3.3.1. Morphological traits of seedlings and biomass allocation patterns

Significant differences ( $p < 0.01$ ) were found for the morphological variables among the studied species. Shoot height ( $H_s$ ) after the growing period in the greenhouse was similar among all the species, but *D* showed significant differences among species (Table 3.2). *A. ferruginea* and *A. acuminata* had thicker stems than other species like *C. spinosa* and *P. sprucei*. At the end of the culture period in the greenhouse, *A. acuminata* had a higher  $H_s\_RGR$  than the other species (Table 3.2). The lowest values were observed in *C. montana* and *P. sprucei*. *A. acuminata* and *A. ferruginea* had highest  $D\_RGR$  values, while *C. spinosa* and *P. sprucei* obtained the lowest values (Table 3.2). Biomass distribution presented significant differences among species. On the one hand, the analysis on aboveground traits indicated that *P. sprucei* had the highest LDW values, while *C. montana* and *C. spinosa* had the lowest ones. *A. acuminata*, *A. ferruginea* and *S. molle* had intermediate values (Table 3.2). SDW showed no significant differences among species. The LA values revealed few differences among all the species, with *C. spinosa* having the lowest values (Table 3.2).

Table 3.2. Seedlings morphological characteristics at the end of the culture period in the greenhouse. Results from one-way ANOVA (Mean  $\pm$  standard error, N = 10; Tukey's HSD *post-hoc* test). The p values in bold indicate significant differences at  $p < 0.05$ . Abbreviations: shoot height ( $H_s$ ), basal diameter (D), relative growth rate in height ( $H_s\_RGR$ ), relative growth rate in basal diameter ( $D\_RGR$ ), leaves dry weight (LDW), stem dry weight (SDW), shoot dry weight ( $DW_s$ ), leaf area (LA), leaf area ratio (LAR), specific leaf area (SLA), tap root dry weight ( $DW_{TR}$ ,  $> 2$  mm), fine roots dry weight ( $DW_{FR}$ ,  $< 2$  mm), root dry weight ( $DW_R$ ), seedling dry weight ( $SM_T$ ), new root dry weight grown outside of the root plug ( $new\_DW_R$ ), root : shoot ratio ( $DW_R/DW_s$ ), *Cedrela montana* (*Cm*), *Alnus acuminata* (*Aa*), *Podocarpus sprucei* (*Ps*), *Aegiphila ferruginea* (*Af*), *Schinus molle* (*Sm*) and *Caesalpinia spinosa* (*Cs*).

Morphological characteristics		Species						P value
		<i>Cm</i>	<i>Aa</i>	<i>Ps</i>	<i>Af</i>	<i>Sm</i>	<i>Cs</i>	
$H_s$	cm	29.8 $\pm$ 2.5	32.1 $\pm$ 7.9	37.574 $\pm$ 1.7	23.7 $\pm$ 2.5	27.4 $\pm$ 1.6	24.6 $\pm$ 3.9	0.154
D	mm	5.9 $\pm$ 0.4bc	7.5 $\pm$ 0.5ab	5.4 $\pm$ 0.1c	7.9 $\pm$ 0.5a	6.2 $\pm$ 0.4abc	5.4 $\pm$ 0.3c	<b>0.001</b>
$H_s\_RGR$	year <sup>-1</sup>	0.11 $\pm$ 0.01c	0.34 $\pm$ 0.03a	0.07 $\pm$ 0.01c	0.17 $\pm$ 0.02b	0.16 $\pm$ 0.01b	0.21 $\pm$ 0.02b	<b>0.001</b>
$D\_RGR$	year <sup>-1</sup>	0.13 $\pm$ 0.03b	0.21 $\pm$ 0.04a	0.04 $\pm$ 0.01c	0.18 $\pm$ 0.04ab	0.14 $\pm$ 0.03b	0.05 $\pm$ 0.01c	<b>0.001</b>
LDW	g	4.87 $\pm$ 0.78b	5.58 $\pm$ 0.56ab	8.17 $\pm$ 1.00a	6.53 $\pm$ 0.88 ab	5.05 $\pm$ 0.74ab	4.26 $\pm$ 0.40b	<b>0.008</b>
SDW	g	3.93 $\pm$ 0.72	4.42 $\pm$ 0.69	3.92 $\pm$ 0.27	4.92 $\pm$ 0.59	3.62 $\pm$ 0.48	3.94 $\pm$ 0.47	0.621
LA	cm <sup>2</sup>	972 $\pm$ 133a	978 $\pm$ 95a	666 $\pm$ 117ab	990 $\pm$ 147a	797 $\pm$ 114ab	461 $\pm$ 58b	<b>0.008</b>
SLA	cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup>	219.3 $\pm$ 25.8a	177.1 $\pm$ 7.2ab	87.7 $\pm$ 14.3c	145.4 $\pm$ 17.0bc	150.6 $\pm$ 17.5abc	102.2 $\pm$ 10.7c	<b>0.001</b>
LAR	cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup>	82.7 $\pm$ 8.9a	66.5 $\pm$ 5.7ab	36.4 $\pm$ 5.1c	55.4 $\pm$ 6.4bc	58.3 $\pm$ 7.3abc	35.4 $\pm$ 4.2c	<b>0.001</b>
$DW_{TR}$	g	1.88 $\pm$ 0.26c	2.14 $\pm$ 0.31bc	3.05 $\pm$ 0.45abc	3.23 $\pm$ 0.31ab	3.64 $\pm$ 0.41ab	3.79 $\pm$ 0.53a	<b>0.001</b>
$DW_{FR}$	g	1.60 $\pm$ 0.37ab	3.47 $\pm$ 0.91a	2.65 $\pm$ 0.38a	2.36 $\pm$ 0.64ab	0.92 $\pm$ 0.17b	0.53 $\pm$ 0.16b	<b>0.001</b>
$DW_{FR}/DW_{TR}$	g.g <sup>-1</sup>	0.80 $\pm$ 0.11a	1.50 $\pm$ 0.31a	0.98 $\pm$ 0.17a	0.68 $\pm$ 0.15a	0.25 $\pm$ 0.10b	0.14 $\pm$ 0.08b	<b>0.001</b>
$New\_DW_R$	g	3.18 $\pm$ 0.50a	2.81 $\pm$ 0.79ab	0.26 $\pm$ 0.04d	4.74 $\pm$ 0.83a	0.99 $\pm$ 0.22bc	0.41 $\pm$ 0.13cd	<b>0.001</b>
$DW_R/DW_s$	g.g <sup>-1</sup>	0.45 $\pm$ 0.06	0.41 $\pm$ 0.14	0.51 $\pm$ 0.08	0.50 $\pm$ 0.06	0.56 $\pm$ 0.05	0.52 $\pm$ 0.05	0.818

The lowest SLA values were observed in *P. sprucei* and *C. spinosa*, while the highest SLA values were reported for *C. montana* and *A. acuminata* with intermediate values for the other species, *A. ferruginea* and *S. molle* (Table 3.2). *C. montana* and *A. acuminata* showed highest LAR values, while *C. spinosa* and *P. sprucei* had the lowest ones (Table 3.2). The analysis on belowground traits yielded that  $DW_{TR}$  was higher in *C. spinosa*, *S. molle* and *A. ferruginea* but was lower in *C. montana* and *A. acuminata* (Table 3.2).  $DW_{FR}$  was lower in *C. spinosa* and *S. molle* and higher in *A. acuminata* and *P. sprucei*, with intermediate values for *A. ferruginea* and *C. montana* (Table 3.2). *A. acuminata*, *P. sprucei*, *C. montana* and *A. ferruginea* were the species with the highest  $DW_{FR}/DW_{TR}$  ratio, while *C. spinosa* and *S. molle* had the lowest values for this ratio (Table 3.2).  $New\_DW_R$  obtained the highest values in *A. ferruginea* and *C. montana*, and the lowest ones for *C. spinosa* and *P. sprucei* (Table 3.2). Despite differences being observed in the root and leaf biomass fractions, no significant differences in  $DW_R$ ,  $DW_S$  and  $SM_T$  were found (Table 3.A, Appendix), nor in the  $DW_R/DW_S$  ratio (Table 3.2).

### 3.3.2. Root growth capacity of soil colonisation

The morphological traits of the new roots grown outside the root plug (i.e. colonising surrounding soil) were strongly determined by species. The RGC test reported that *S. molle* displayed the maximum rooting depth (Table 3.3). *A. ferruginea*, *C. montana*, *A. acuminata* and *C. spinosa* showed intermediate values, while *P. sprucei* presented the shallowest root depth, with only one fourth of *S. molle*. *A. ferruginea*, *S. molle* and *C. montana* developed greater biomass of new roots than the other species, and *C. spinosa* had the lowest values (Table 3.3). RL displayed higher values in *S. molle* and *A. ferruginea*, whereas its lowest values were observed in *C. spinosa*, *P. sprucei* and *C. montana* (Table 3.3). SA followed a similar trend as RL, with some variations modulated by SRL. Thus *C. spinosa*, *A. acuminata* and *P. sprucei* developed finer roots (SRL values higher than  $20 \text{ m.g}^{-1}$ ), while *C. montana* and *A. ferruginea* developed coarser roots with values below  $9 \text{ m.g}^{-1}$  (Table 3.3). An analysis of root growth by substrate depth showed that *S. molle* quickly developed an extensive root system in both shallow and deep soil layers (about 50 cm, Fig. 3.1). A similar pattern was observed in *A. ferruginea* and *A. acuminata* with lower deep soil penetration. *P. sprucei* and *C. spinosa* exhibited the least root growth capacity in extension (upper horizons) and in

depth (Fig. 3.1). In fact, *P. sprucei* only showed roots up to a 20-cm depth 45 days after the RGC test began.

Table 3. Root growth capacity (RGC) test. Root morphology variables. Results from one-way ANOVA (Mean  $\pm$  standard error, N = 7; Tukey's HSD *post-hoc* test). The p values in bold indicate significant differences at  $p < 0.05$ . Abbreviations: maximum root depth (Max\_depth), root length (RL), surface area (SA), root biomass (B), Specific root length (SRL), *Cedrela montana* (Cm), *Alnus acuminata* (Aa), *Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).

Root morphology	Species						P value
	<i>Cm</i>	<i>Aa</i>	<i>Ps</i>	<i>Af</i>	<i>Sm</i>	<i>Cs</i>	
Max_depth (m)	0.32 $\pm$ 0.03b	0.27 $\pm$ 0.02b	0.13 $\pm$ 0.03c	0.32 $\pm$ 0.02b	0.50 $\pm$ 0.03a	0.28 $\pm$ 0.04b	<b>0.001</b>
B (g)	0.468 $\pm$ 0.082ab	0.207 $\pm$ 0.063bc	0.053 $\pm$ 0.016cd	0.752 $\pm$ 0.107a	0.612 $\pm$ 0.064a	0.037 $\pm$ 0.011d	<b>0.001</b>
RL(m)	3.06 $\pm$ 0.28c	3.49 $\pm$ 1.05bc	1.10 $\pm$ 0.28c	6.11 $\pm$ 0.60ab	8.47 $\pm$ 0.1a	0.99 $\pm$ 0.30c	<b>0.001</b>
SA(cm <sup>2</sup> )	312.7 $\pm$ 45.8b	140.3 $\pm$ 44.7c	37.6 $\pm$ 11.0c	495.6 $\pm$ 48.2a	372.8 $\pm$ 34.3ab	22.9 $\pm$ 5.1c	<b>0.001</b>
SRL(m.g <sup>-1</sup> )	7.72 $\pm$ 1.29c	20.36 $\pm$ 3.99ab	23.05 $\pm$ 2.21ab	8.83 $\pm$ 1.02c	14.78 $\pm$ 2.37bc	26.09 $\pm$ 3.17a	<b>0.001</b>

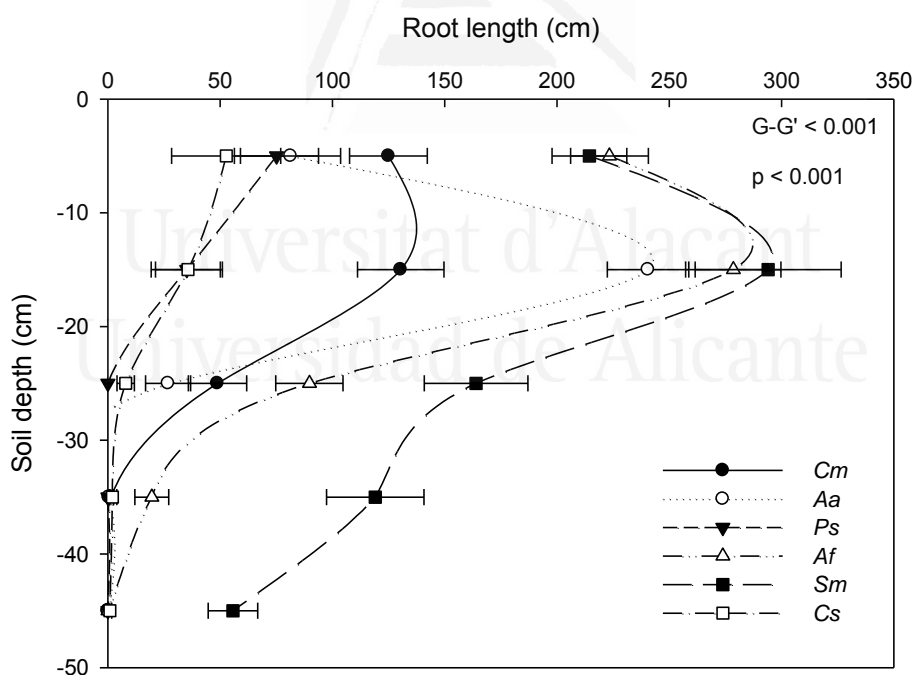


Fig. 3.1. Comparison of the root length by soil depth between species during the root growth capacity (RGC) test. Results of the GLM repeated measures, Mean  $\pm$  standard error, N = 7. Test within-factors effects: F' Greenhouse-Geisser (*G-G'*), test between-factors effects: Tukey's HSD *post-hoc* test (*p* value). Abbreviations: *Cedrela montana* (Cm), *Alnus acuminata* (Aa), *Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).

### 3.3.3. Daily patterns of stomatal conductance

The stomatal conductance curves ( $G_s$ ), measured on a daily basis under high SWC conditions, showed significant differences in the daytime ( $G-G' < 0.01$ ) and between species ( $p < 0.001$ ; Fig. 3.2A).

Under these SWC conditions, two species groups were found: the first was formed by *A. ferruginea*, *S. molle* and *A. acuminata*, with high  $G_s$  rates, especially at midday; and the other group (i.e. *P. sprucei*, *C. montana*, *C. spinosa*) showed moderate rates and a certain degree of stomatal closure at midday. For medium SWC, similar behaviour among species was observed with some stomatal closure at midday in all species (Fig. 3.2B). This closure was more marked in the species with high  $G_s$  rates (i.e. *A. ferruginea*, *S. molle* and *A. acuminata*) than in those with moderate rates (i.e., *P. sprucei* and *C. montana*, in which it was non-existent. With low SWC, no significant differences in  $G_s$  among species were observed ( $p = 0.842$ , Fig. 3.2C), but were found in temporal dynamics throughout the day (Sphericity assumed  $< 0.01$ ). All the species displayed a similar behaviour with a drop in the  $G_s$  values at midday, and higher  $G_s$  values early in the morning and late in the afternoon when temperature conditions were less stressful.

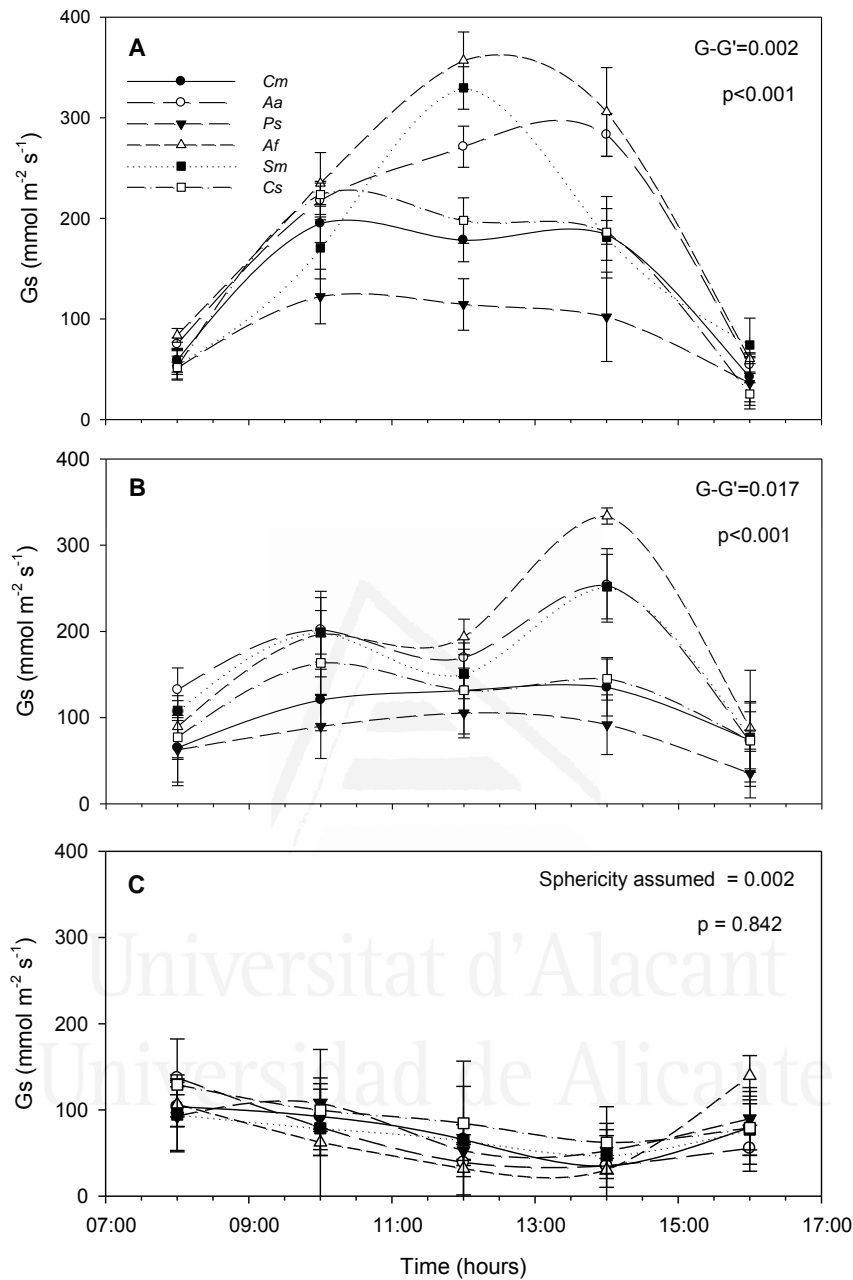


Fig. 3.2. Daily patterns of stomatal conductance for three different soil water content conditions during the drought period. Results of the GLM repeated measures, Mean  $\pm$  standard error, N=5. Test within-factors effects: F<sup>2</sup> Greenhouse-Geisser ( $G-G'$ ), test between-factors effects: Tukey's HSD *post-hoc* test ( $p$  value). We used the statistical Sphericity assumed when the sphericity hypothesis was not rejected. Abbreviations: *Cedrela montana* (Cm), *Alnus acuminata* (Aa), *Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).

### 3.3.4. Stomatal conductance dynamics during a drought period

With high SWC values (25–30%), *A. acuminata* showed the highest Gs rates ( $p < 0.001$ ) early in the morning ( $302.0 \pm 41.6 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ ), while the lowest values were observed in *P. sprucei* and *C. montana*, which displayed  $86.3 \pm 13.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $131.2 \pm 22.9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectively. *A. ferruginea* ( $183.1 \pm 32.9 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ ), *S. molle* ( $199.9 \pm 34.7 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ ) and *C. spinosa* ( $191.8 \pm 24.1 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ ) gave intermediate values. With prolonged drought, gas exchange rates progressively decreased (Fig. 3.3). Under slightly high (SWC about 20–25%; Fig. 3.3A) and medium water availability conditions (i.e. SWC about 10–15%; Fig. 3.3 B), the maximum *A. acuminata* rates significantly lowered, with values close to 50–60% of their initial Gs values (i.e. SWC 25–30%). On the contrary, the values shown by species like *C. montana*, *P. sprucei*, *A. ferruginea* and *S. molle* came close to 80% of their initial values. The Gs values of *C. spinosa* lowered to about 60–70%. Within the SWC range (10–15%), no significant differences among species were observed (Fig. 3.3 B). For low water availability (i.e. SWC 5–10%; Fig. 3 C), *A. acuminata* was the species with maximum reduction, about 80% respect to its Gs initial values, while the other species gave values of around 40–60%. When drought lasted longer (i.e. SWC 4–6%), the Gs values of all the species significantly lowered. Unexpectedly, *P. sprucei* was able to maintain higher Gs rates, with values that came close to 30% of their initial values. Average Gs values at 4-6% was *C. spinosa*  $35.0 \pm 6.9 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ , *A. acuminata*  $32.5 \pm 1.8 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ , *P. sprucei*  $30.1 \pm 7.9 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ , *S. molle*  $21.5 \pm 5.9 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ , *C. montana*  $17.4 \pm 5.2 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ , and *A. ferruginea*  $6.2 \pm 3.5 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ .s}^{-1}$ .



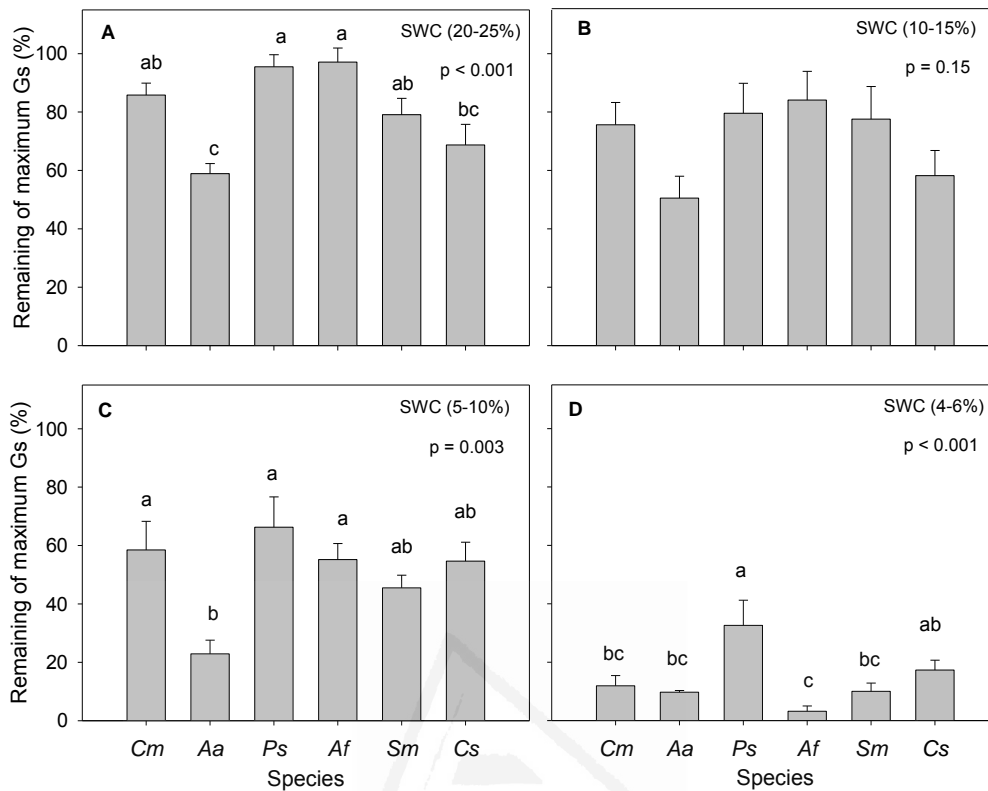


Fig. 3.3. Remaining stomatal conductance (%) during the drought period referred to maximum data indicated in the subsection 3.4 (first paragraph). Soil water content conditions in each period were A: SWC (20–25%), B: SWC (10–15%), C: SWC (5–10%) D: SWC (4–6%). Results of one-way ANOVA were significant for A, C and D at  $P < 0.05$ . Species were pooled by groups according to Tukey's HSD *post-hoc* test, with species having the same letter being not significantly different from each other. Mean  $\pm$  SE for  $N = 10$ . Abbreviations: *Cedrela montana* (Cm), *Alnus acuminata* (Aa), *Podocarpus sprucei* (Ps), *Aegiphila ferruginea* (Af), *Schinus molle* (Sm) and *Caesalpinia spinosa* (Cs).

### 3.3.5. Relationships between morphological traits and stomatal conductance

In order to test the relationship between morphological traits and stomatal conductance, several correlations analyses were done. Under high SWC (30–35%), the  $G_{s_{max}}$  values showed a positive correlation with the degree of root soil colonisation ( $R_{SA}$ , Fig. 4 A). *A. ferruginea* and *S. molle* obtained higher  $G_s$  given their larger SA per volume of explored soil. Under a low SWC (4–6%), the  $G_{s_{max}}$  values correlated positively with SRL (Fig. 3.4 B). Species such as *C. spinosa* and *P. sprucei* with a high SRL, presented high  $G_s$  values under these SWC conditions. *A. acuminata* showed a similar result, but its  $G_s$  initial was severely reduced. LAR correlated positively with SLA (Fig. 3.4 C). *P. sprucei* and *C. spinosa* showed a lower LAR (LA per  $SM_T$ ) and a lower SLA (LA per

LDW), which indicates that this species' leaves developed a higher degree of sclerophylly. The SRL variable correlated negatively with the LAR variable (Fig. 3.4 D). *C. spinosa* and *P. sprucei* presented higher SRL and lower LAR values. Variables  $R_{SA}$  and  $RL/SM_T$  correlated positively with variable  $D\_RGR$  (Fig. A1; Appendix), and with maximum rooting depth (Table 3.B; Appendix), respectively. The species with the largest SA per volume of explored soil (i.e. a higher  $R_{SA}$ ) also had a higher  $D\_RGR$ , and the species with the highest  $RL/SM_T$  developed higher rooting depth. Some correlations showed a certain tendency ( $P < 0.1$ ; Table 3.B; Appendix.). Variables such as  $RL/SM_T$  and  $D\_RGR$  tended to correlate positively with  $G_{s_{max}}$  under SWC 30–35% ( $r = 0.74$ ,  $p < 0.1$ , Table 3.B; Appendix.), while  $DW_R/DW_S$  tended to correlate positively with  $H_s\_RGR$  ( $r = 0.76$ ,  $p < 0.1$ , Table A2; Appendix). In contrast, SRL tended to correlate negatively with SLA ( $r = -0.73$ ,  $p < 0.1$ , Table 3.B; Appendix).

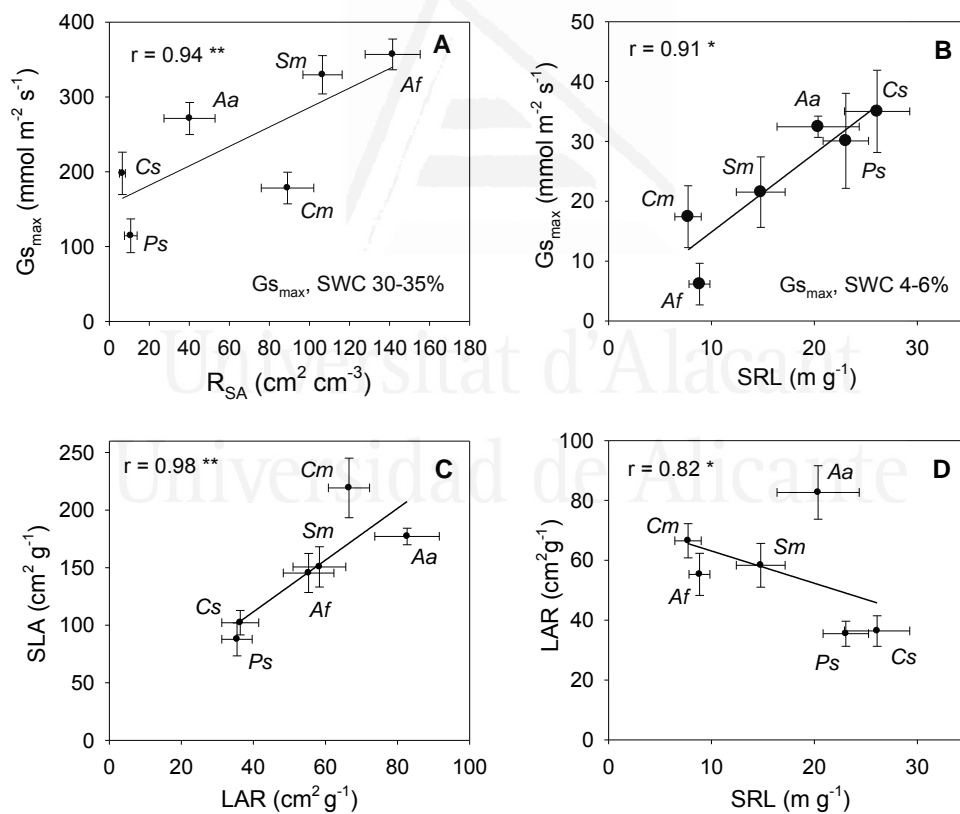


Fig. 3.4. Correlations between morphological and physiological parameters with Pearson's correlation coefficient ( $r$ ) and significance levels (\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ). Abbreviations: maximum stomatal conductance ( $G_{s_{max}}$ ), ratio surface area per volume PVC tube ( $R_{SA}$ ), specific root length (SRL), leaf area ratio (LAR), specific leaf area (SLA), *Cedrela montana* (*Cm*), *Alnus acuminata* (*Aa*), *Podocarpus sprucei* (*Ps*), *Aegiphila ferruginea* (*Af*), *Schinus molle* (*Sm*) and *Caesalpinia spinosa* (*Cs*).  $G_{s_{max}}$  Fig. A, corresponds to  $G_s$  at 12:00 h under SWC 30–35% (Fig. 2A, first drought period), and  $G_{s_{max}}$  Fig. B, corresponds to average  $G_s$  value from 10:00 – 12:00 h under SWC 4–6% in the second drought period.

The principal components analysis (PCA) of the morpho-functional variables and  $G_{S_{max}}$  at 30–35% and 4–6% of SWC, resulted in two axes, which explained 83.1% of total variance (Fig. 3.5). The first axis (PC1) explained 64.1% of total variance and related positively to SRL (0.40),  $DW_{FR}/DW_{TR}$  (0.40) and  $G_{S_{max}}$  at 4–6% of SWC (0.36), and negatively to RL/ $SM_T$  (-0.32), SLA (-0.31), LAR (-0.35) and  $R_{SA}$  (-0.40). The second axis (PC2) explained 19.0%, and separated the species in relation to  $DW_R/DW_S$  and  $G_{S_{max}}$  at 30–35% of SWC. It was positively linked to  $DW_R/DW_S$  (0.69) and  $G_{S_{max}}$  at 30–35% of SWC (0.51). The PCA (Fig. 3.5) divided the species into two groups: on the one hand, grouped *C. spinosa* and *P. sprucei*, compared to another group represented by *A. ferruginea*, *C. montana* and *S. molle*. *A. acuminata* presents that position in Fig. 5 due to its high  $G_{S_{max}}$  value under SWC 30–35% similar to *A. ferruginea* and *S. molle* (Fig. 3.2A), and high SRL values similar to *P. sprucei* and *C. spinosa* (Table 3.3).

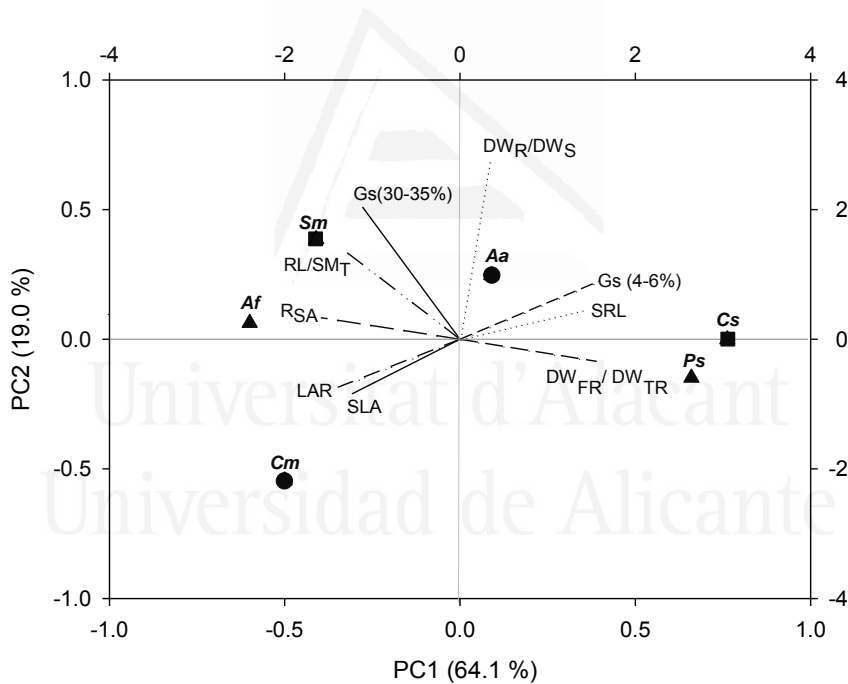


Fig. 3.5 Results of Principal Components Analysis (PCA). Distribution of variables (left and bottom axis) and the studied species (right and top axis) as a function of principal components 1 and 2 resulting from multivariate analysis among morpho-functional traits and gas exchange variable. Abbreviations: root : shoot ratio ( $DW_R/DW_S$ ), tap root dry weight ( $DW_{TR}$ , > 2 mm), fine roots dry weight ( $DW_{FR}$ , < 2 mm), seedling dry weight ( $SM_T$ ), leaf area ratio (LAR), specific leaf area (SLA), root length (RL), Specific root length (SRL), surface area per volume of soil explored ( $R_{SA}$ ), *Cedrela montana* (*Cm*), *Alnus acuminata* (*Aa*), *Podocarpus sprucei* (*Ps*), *Aegiphila ferruginea* (*Af*), *Schinus molle* (*Sm*) and *Caesalpinia spinosa* (*Cs*).  $G_{S_{max}}$  at 30–35% corresponds to  $G_s$  at 12:00 h under SWC 30–35% (Fig. 2A, first drought period), and  $G_{S_{max}}$  at 4–6% corresponds to average  $G_s$  value from 10:00 – 12:00 h under SWC 4–6% in the second drought period.

### 3.4. Discussion

#### 3.4.1. Main morpho-functional characteristics developed by species

Morpho-functional traits varied among species. We found that  $H_s\_RGR$ ,  $D\_RGR$ ,  $LDW$ ,  $DW_{TR}$ ,  $DW_{FR}$ ,  $New\_DW_R$ ,  $LA$ ,  $SLA$  and  $LAR$  showed differences among species in aboveground and belowground fractions (Table 3.2). However, patterns of responses were not the same in the pairs of species for the same vegetation type. High RGR values are related to improved capacity to capture and use resources, and also to seedling development patterns (Galmés et al., 2005). We observed that *A. acuminata*, *A. ferruginea* and *S. molle*, which respectively belong to lower montane evergreen forest, montane cloud forest, and montane dry shrubland, were the species that simultaneously showed high or moderate  $H_s\_RGR$  and  $D\_RGR$  values. We expected that the two species from montane cloud forests, characterised by considerable precipitation and intense shade, would indicate the highest RGR values due to the characteristics of their ecosystem and their specific growth conditions (Pedraza et al., 2003; Ramírez-Marcial et al., 2006). However, exceptions can exist depending on species' growth characteristics and abiotic factors as a result of canopy structure (Gavinet et al., 2015; Granados et al., 2015).

Differences in leaf characteristics and allocation patterns of aboveground biomass were also observed among species. *A. acuminata*, *A. ferruginea*, *S. molle* and *P. sprucei* developed a high  $LDW$  and a large  $LA$ . In the same context, *A. acuminata*, *S. molle* and *C. montana* showed a high values of  $LAR$  and  $SLA$ . However, a larger  $LDW$  was not always related to higher  $LA$  values given the differences in  $SLA$  among species; e.g. *P. sprucei* had the highest  $LDW$  values, but intermediate  $LA$  values due to a higher degree of sclerophylly in its leaves (lowest  $SLA$ ).  $LA$  and  $SLA$  are key traits that have been related to resistance to drought conditions, and also to the ability to capture resources, such as carbon fixation (Hernández et al., 2010; Valencia et al., 2016).

Root allocation patterns and root morphology play a key role in species response to drought (Chirino et al., 2008). Fine root development has been related to intense soil exploration capacity, and sometimes to high gas exchange rates and water flow throughout the root system (Vilagrosa et al., 2003; Hernández et al., 2009, 2010). *A. acuminata* was the species with the highest RGR for height and diameter and also showed a higher  $DW_{FR}/DW_{TR}$  ratio than the other species. However, this was not a

general rule and species like *P. sprucei* or *A. ferruginea* with low or moderate RGR values respectively developed a high  $DW_{FR}/DW_{TR}$  ratio. Species like *C. spinosa* and *S. molle* developed less fine root biomass, but more coarser roots ( $DW_{TR} > 2$  mm). This fact might be related to water limitations in the ecosystem where they live (i.e. montane dry shrubland). In Mediterranean dry ecosystems, species like *Quercus ilex* and *Q. suber* tend to develop a deep root system to reach water reserves in deep soil layers (Tsakalidimi et al., 2005; Chirino et al., 2008). These root types should be coarse so they have the capacity to grow deep in soil and to overcome the mechanical impedance of soils. Deeper soil layers maintain a more stable water content throughout the year (Padilla and Pugnaire, 2007; Chirino et al., 2008), and this species can benefit from these conditions in water shortage periods; e.g., summer drought. In fact, *S. molle* was the species with the maximum rooting depth in the RGC test, with 50 cm over a 45-day period. The other species with a low  $DW_{FR}/DW_{TR}$  ratio, *C. spinosa*, had intermediate values.

Differences among species were also revealed by root morphological traits during the RGC test. Some species showed high root development capacity in length, e.g., *S. molle* with a root length over 8 m. Differences in RL or SA were modulated by SRL. We observed that some species developed extremely fine roots with values that exceeded 20 meters per gram of root dry weight (*C. spinosa*, *P. sprucei* and *A. acuminata*), while others developed coarser roots and SRL values below 9 meters per gram of root dry weight (*C. montana* and *A. ferruginea*). SRL is considered a key plant trait as it has been related with other plant functional traits, such as water transport capacity, soil exploration capacity, gas exchange, etc. (Ostonen et al., 2007; Poorter and Ryser, 2015; Roumet et al., 2016). In relation to water dynamics, several studies have found correlations between SRL and the hydraulic conductivity of roots (Rieger and Litvin, 1999; Hernández et al., 2010), which highlights the role of the root architecture in plant water status. In fact Trubat et al. (2006 y 2012) observed that low nutrient availability promoted thinner roots, higher SRL, and more root junctions. The same authors indicate that these root morphological traits have been related to low water transport capacity and, therefore, to a more moderate use of water under such conditions.

Daily patterns of gas exchange and stomatal sensitivity to water shortage during a drought period also reflected differences among species. The species (*A. acuminata*, *A. ferruginea* and *S. molle*) with high  $G_s$  values at midday under high SWC (Fig. 3.2A), underwent major stomatal closure at midday with lower water availability (Fig. 3.2B

and C). In contrast, those with moderate Gs (*P. sprucei* and *C. spinosa*) maintained similar gas exchange patterns in the daytime with lower stomatal closure at midday (Fig. 3.2B and C). Similar patterns were recorded during the second drought period experiment. Under high SWC conditions (SWC 25-30%), *A. acuminata*, *A. ferruginea* and *S. molle* obtained the highest gas exchange rate, which reflects high capacity for water absorption and transport to leaves. However, they were also the more sensitive species to drought conditions when SWC lowered (Fig. 3.3D). Species with less tolerance to drought conditions show major reductions in stomatal conductance to maintain a stable leaf water content (McDowell, 2011; Vilagrosa et al., 2010). Unfortunately, this experiment does not have available data on water potential or leaf water content. However, variations in soil water content can be considered a good proxy to estimate water availability in relation to the xylem water potential or leaf water content. Moreover, and in agreement with this study, *A. acuminata* has been previously described as a drought-avoider species, which is very sensitive to water deficit, and avoids water deficit stress by dropping its foliage during drought (Esperón-Rodríguez and Barradas, 2015). On the opposite extreme, we find species like *P. sprucei* with low Gs values, with slighter reductions in Gs under drought conditions and relatively high values (i.e. about 30%, Fig. 3.3D) for SWC of 4–6% compared to the initial Gs values. Those species that present low sensitivity to soil drought conditions can be considered drought-tolerant species, according to Levitt (1980). These species had low gas exchange rates, which allow water to be maintained in soil longer, prolonging the water availability for the plant.

Other functional characteristics were related to the root system, e.g., the amount of fine root biomass and SRL, as both traits are related to efficient soil exploration capacity (Hernández et al., 2009; Trubat et al., 2012). These parameters should support exploration and water absorption to maintain gas exchange rates. These previous statements agree with our results. Species as *A. acuminata*, *A. ferruginea*, *S. molle* and *C. montana* showed high RL values in upper soil horizons (Fig. 3.1), high RSA and high gas exchange rates (Fig. 3.4A). Species that adopt an isohydric strategy should be able to sustain high growth rates and productivity during high water availability periods, but their carbon fixation could sharply drop with strong soil water content reductions (McDowell, 2011). This would be the case of *A. acuminata*, *A. ferruginea* and *C. montana*. Recent studies have pointed out that this strategy could be at high risk of suffering severe mortality events due to lack of carbon fixation during the common

drought periods that have occurred in recent years (McDowell, 2011). In fact extensive plant mortality, associated with species' isohydric behaviour, has been reported elsewhere (Allen et al., 2010; Martínez-Vilalta et al., 2011; García de la Serrana et al., 2015). On the opposite extreme, we find *P. sprucei*, with its high fine root biomass values, scleromorphic leaves and low gas exchange rates, but low sensitivity to water shortage, being able to maintain slightly high gas exchange rates under drought conditions. This response pattern reflects some degree of tolerance to drought stress, and is displayed by species with particular adaptations to resist intense drought events, such as high resistance to xylem vulnerability to cavitation (Levitt, 1980; Vilagrosa et al., 2014; Pausas et al., 2016). *S. molle* has been considered a drought-tolerant species (Iponga et al., 2008; Brandt et al., 2014), which agrees with our results. Drought response for *C. spinosa*, *P. sprucei* and *A. ferruginea* has been less studied.

### 3.4.2. Morpho-functional traits and drought resistance

The analysis of the functional relationships showed that some morphological and functional variables were closely related, which indicates associations between form and function, with consequences on the drought resistance of species.  $D\_RGR$  positively correlated with the colonisation of the root system in soil, expressed as  $R_{SA}$  (Fig. 3.A Appendix), and tended to positively correlate with the maximum stomatal conductance rates ( $G_{S_{max}}$ ; Table 3.B; Appendix.).  $G_{S_{max}}$  (SWC 20–25%) was positively correlated to  $R_{SA}$  and showed a tendency to correlate positively with  $RL/SM_T$ , and  $G_{S_{max}}$  (SWC 4–6%) also correlated positively to  $SRL$  (Fig. 3.4 B). This indicates close connections between gas exchange patterns and root growth patterns. In fact root architecture and plant productivity have been related in previous studies (Lynch, 1995; Trubat et al., 2006). In this sense, the results of the present study showed that species with high root growth capacity and high soil colonisation should be able to maintain high  $G_s$  rates and higher  $D\_RGR$ , under optimum SWC.

Other leaf characteristics (e.g.  $LAR$  and  $SLA$ ) correlated positively (Fig. 3.4C), which indicates that the leaves of the plants with a large  $LA$  per dry mass of plant have a lower degree of sclerophylly (high  $SLA$ ).  $SRL$  correlated negatively with  $LAR$  (Fig. 4D), i.e. plants with thinner roots (high  $SRL$ ) had a small total  $LA$  per plant biomass unit ( $LAR$ ). Indeed the results showed that plants with thicker roots (i.e. lower  $SRL$  values) produce

a larger LA. In line with this, it has been observed that thicker roots are able to conduct more water per transverse section unit to shoots than fine roots (Chirino et al., 2008).

Several studies have related the plant functional traits with the plant strategy (i.e. rates of resource acquisition and processing rate; Writh et al., 2004; Reich et al., 2014). According to Zhao et al. (2016), *A. acuminata*, *A. ferruginea*, *S. molle* and *C. montana*, species that showed more shallow roots (Fig. 3.1), and high LAR and SLA (Table 3.2) could be related with an acquisitive strategy under well-watered conditions (i.e. high water consumption, cheap root tissue investment and rapid returns on that investment in aboveground biomass). In contrast, *C. spinosa* and *P. sprucei*, showed lower root biomass, but with a homogeneous vertical root distribution (Fig. 3.1), and low LAR and SLA values (Table 3.2). This pattern of response would be related to a more conservative strategy (i.e. a water saver strategy, more expensive root tissue investment, and lower aboveground biomass allocation).

The analysis of the relationship between the physiological responses of species and their ecological distribution indicated an unclear association in water use terms. In fact previous studies have reported that species with different water use strategies can co-exist in the same ecosystems due to the morpho-functional traits that determine patterns of responses to water limitations (McDowell et al., 2008; Hernandez et al., 2010; Vilagrosa et al., 2014; Pausas et al., 2016). Drought avoidance responses, such as earlier stomatal closure (Levitt, 1980), observed in several species was not related to a specific type of ecosystems, e.g. species considered avoiders, like *A. acuminata* (Esperón-Rodríguez and Barradas, 2015) or *A. ferruginea*, live in different ecosystems, but with high annual precipitation ( $>2.500 \text{ mm}\cdot\text{year}^{-1}$ ). Other species seem to follow a drought-tolerant strategy due to delayed stomatal closure under lower SWC conditions, such as *P. sprucei* or *C. spinosa*, which live in very different ecosystems like montane cloud forest and montane dry shrubland, respectively, which present a clear difference in the annual precipitation (difference  $> 1.500\text{mm}\cdot\text{year}^{-1}$ ).

The PCA analysis also revealed a close relationship among the species that pertain to different ecosystems, and a clear separation among the species that live in similar ones. Indeed a clear separation between *C. spinosa* and *S. molle*, despite them belonging to the same vegetation type (montane dry shrubland), was observed (Fig. 3.5). Similarly, a differentiation was found between *P. sprucei* and *A. ferruginea*, both species living in montane cloud forest; and also between *A. acuminata* and *C. montana* which belong to lower montane evergreen forest. The PCA results grouped *A. ferruginea*, *C. montana*



and *S. molle*, which were related to high and moderate LAR, SLA RL/SM<sub>T</sub> and R<sub>SA</sub> values. These species showed high gas exchange rates for high SWC, but were much less resistant to drought conditions. Another group, represented by *P. sprucei* and *C. spinosa*, was related to high SRL values, but with high and low DW<sub>FR</sub>/DW<sub>TR</sub> ratio respectively. These species showed reduced G<sub>s</sub> to cope with drought stress, and maintained relatively high values compared to the former group. Similarly to the unclear association between species physiological responses and their ecological distribution, we did not find clear patterns for species' leaf habits. *A. acuminata* also showed high sensitivity to drought conditions, but its position in the PCA results figure (Fig. 3.5) is due to its high G<sub>smax</sub> value for SWC 30–35% and high SRL. In fact, it showed a marked stomatal closure at midday (Fig. 3.2) and a sharp drop in G<sub>smax</sub> along with *S. molle* and *C. montana* when SWC lowered (Fig. 3.3).

In summary, the differences in the morpho-functional traits of the studied species determined the response to drought conditions and the ability to maintain slightly high gas exchange rates under suboptimal water availability conditions. Contrary to our hypothesis, the two species that live in dry ecosystem were not the most drought-resistant. Unexpectedly, *P. sprucei*, an evergreen tree from montane cloud forest has been related to drought-resistant species, jointly with *C. spinosa*, a species belonging to montane dry shrubland. Both species have been related to conservative strategy. Species like *A. acuminata*, *A. ferruginea*, *C. montana* and *S. molle* have been related to less resistance to drought conditions and an acquisitive strategy. According to the estimations made of the potential impact of climate change on the establishment of new individuals of the studied species, the results suggest that the species with functional traits related to a conservative water use, an efficient root-soil colonisation, and moderate allocation patterns in favour of aboveground biomass, would be the least vulnerable species to drought. However, caution is recommended because plant response to drought conditions is the result of a wide array of abiotic and biotic factors that interact in ecosystems.

### 3.5 Appendix

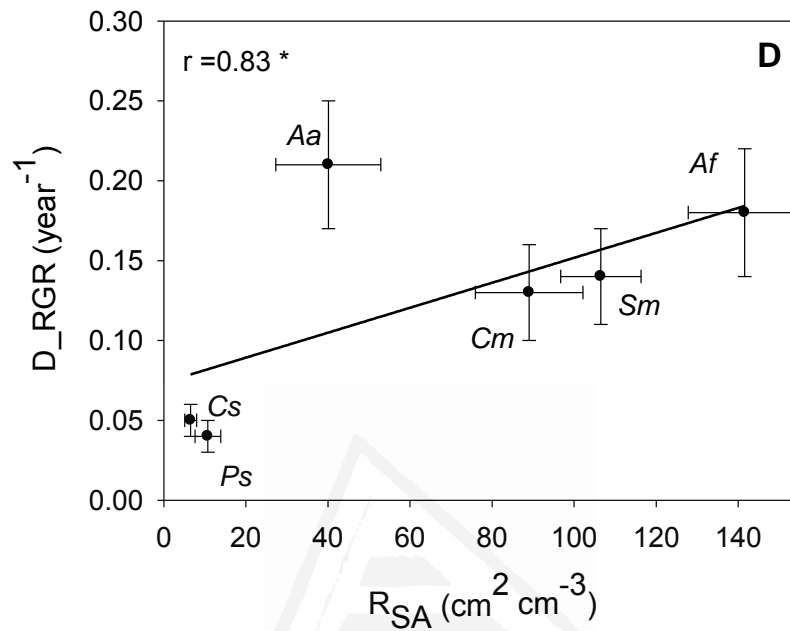
Table 3.A. Seedlings morphological characteristics at the end of the nursery period. Results from one-way ANOVA (Mean  $\pm$  standard error, N = 10; Tukey's HSD *post-hoc* test). The p values in bold indicate significant differences at  $p < 0.05$ . Abbreviations: shoot dry weight ( $DW_S$ ), root dry weight ( $DW_R$ ), seedling dry weight ( $SM_T$ ), *Cedrela montana* (*Cm*), *Alnus acuminata* (*Aa*), *Podocarpus sprucei* (*Ps*), *Aegiphila ferruginea* (*Af*), *Schinus molle* (*Sm*) and *Caesalpinia spinosa* (*Cs*).

Seedlings morphological characteristics		Species						P value
		<i>Cm</i>	<i>Aa</i>	<i>Ps</i>	<i>Af</i>	<i>Sm</i>	<i>Cs</i>	
$DW_S$	g	8.80 $\pm$ 1.40	9.99 $\pm$ 1.20	12.09 $\pm$ 1.15	11.46 $\pm$ 1.44	8.67 $\pm$ 1.17	8.20 $\pm$ 0.78	0.139
$DW_R$	g	3.48 $\pm$ 0.61	5.61 $\pm$ 1.16	5.70 $\pm$ 0.62	5.59 $\pm$ 0.86	4.56 $\pm$ 0.55	4.31 $\pm$ 0.62	0.242
$SM_T$	$g \cdot g^{-1}$	12.38 $\pm$ 1.83	15.60 $\pm$ 1.73	17.79 $\pm$ 1.39	17.04 $\pm$ 2.08	13.22 $\pm$ 1.62	12.52 $\pm$ 1.29	0.089
$DW_R / SM_T$	$g \cdot g^{-1}$	0.30 $\pm$ 0.09	0.34 $\pm$ 0.15	0.33 $\pm$ 0.09	0.33 $\pm$ 0.76	0.35 $\pm$ 0.07	0.34 $\pm$ 0.06	0.738

Table 3.B. Correlation matrix among the main variables analysed in the present study. Pearson's correlation coefficient (r). Significant correlations are indicated by asterisks and r-value in bold (\*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ). Numbers underlined only indicate a tendency to be correlated ( $P \leq 0.1$ ). Abbreviations: maximum stomatal conductance ( $G_{s_{max}}$ ), specific root length (SRL), Leaf Area Ratio (LAR), specific leaf area (SLA), root:shoot ratio ( $DW_R/DW_S$ ), root length (RL), seedling dry weight ( $SM_T$ ), maximum rooting depth (Max\_depth), surface area per volume of soil explored ( $R_{SA}$ ), relative growth rate in height ( $H_s\_RGR$ ), relative growth rate in basal diameter ( $D\_RGR$ ).  $G_{s_{max}}$  correspond to stomatal conductance at 12:00 h under high SWC (30–35%) in Fig. 2A.

	$G_{s_{max}}$	SRL	LAR	SLA	$DW_R/DW_S$	RL/ $SM_T$	Max_depth	$R_{SA}$	$H_s\_RGR$
SRL	-0.45								
LAR	0.34	<b>-0.82*</b>							
SLA	0.26	<u>-0.73</u>	<b>0.98**</b>						
$DW_R/DW_S$	0.43	0.58	-0.41	0.36					
RL/ $SM_T$	<u>0.74</u>	-0.60	0.52	0.40	0.05				
Max_depth	0.73	-0.46	0.49	0.43	0.16	<b>0.92**</b>			
$R_{SA}$	<b>0.94**</b>	-0.61	0.46	0.36	0.27	0.72	0.58		
$H_s\_RGR$	0.43	0.26	0.10	0.21	<u>0.76</u>	-0.05	0.13	0.323	
$D\_RGR$	<u>0.74</u>	-0.54	0.69	0.68	0.26	0.48	0.43	<b>0.83*</b>	0.62

Fig. 3.A. Correlation between ratio surface area per volume PVC tube ( $R_{SA}$ ) and relative growth rate in diameter ( $D\_RGR$ ) with Pearson's correlation coefficient ( $r$ ) and significance level (\*,  $P < 0.05$ ). Abbreviations: *Cedrela montana* (*Cm*), *Alnus acuminata* (*Aa*), *Podocarpus sprucei* (*Ps*), *Aegiphila ferruginea* (*Af*), *Schinus molle* (*Sm*) and *Caesalpinia spinosa* (*Cs*).



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

### 3.6 References

- Agapito, T., Sung, I., 1998. Fitomedicina: 1100 plantas medicinales. Isabel, Lima.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Hogg, E.H., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest EcolManag.* 259, 660-684.
- Alonso-Amelot, M., Oliveros, A., Arellano, E., 2005. Exhaustive extraction of phenolics and tannins from some sun-exposed forbs and shrubs of the tropical Andes. *Ciencia.*13, 429-439.
- Anderson, E., Marengo, J., Villalba, R., Halloy, S., Young, B., Cordero, D., Gast, F., Jaimes, E., Ruiz, D., 2011. Consequences of climate change for ecosystems and ecosystem services in the tropical Andes. In: Sebastian, K., Herzog, S.K., Martínez, R., Jørgensen, P.M., Tiessen, H. (Eds.), Chapter 1: Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. San José dos Campos and Paris, pp. 1-18.
- Baquedano, F.J., Castillo, F.J., 2007. Drought tolerance in the Mediterranean species *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis* and *Juniperus phoenicea*. *Photosynthetica.* 45, 229-238.
- Brandt, R., Lachmuth, S., Landschulz, C., Haß, F., Hensen, I., 2014. Species-specific responses to environmental stress on germination and juvenile growth of two Bolivian Andean agroforestry species. *New Forests.* 45,777-795.
- Brandt, R., Zimmermann, H., Hensen, I., Mariscal, J.C., Rist, S., 2012. Agroforestry species of the Bolivian Andes: an integrated assessment of ecological, economic and socio-cultural plant values. *Agroforest Syst.* 86, 1-16.
- Bréda, N., Peiffer, M., 2014. Vulnerability to forest decline in a context of climate changes: new prospects about an old question in forest ecology. *Ann For Sci.* 71, 627-631.
- Buytaert, W., Cuesta-Camacho, F., Tobón, C., 2011. Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global EcolBiogeogr.* 20, 19-33.
- Chirino, E., Vilagrosa, A., Hernández, E.I., Matos, A., Vallejo, V.R., 2008. Effects of a deep container on morpho-functional characteristics and root colonization in *Quercussuber* L. seedlings for reforestation in Mediterranean climate. *ForestEcolManag.* 256, 779-785.

- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, 192pp.
- De la Cruz, L., 2004. An integral and rational utility of tara (*Caesalpinia spinosa* - *Caesalpinia tinctoria*). Rev. Inst. Investig. Fac. Minas Metal Cienc. Geogr. 7, 64-73.
- Esperón-Rodríguez, M., Barradas, V.L., 2015. Ecophysiological vulnerability to climate change: water stress responses in four tree species from the central mountain region of Veracruz, Mexico. Reg Environ Change. 15, 93-108.
- Galmés, J., Cifre, J., Medrano, H., Flexas, J., 2005. Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms. Oecologia. 145, 21-31.
- García de la Serrana, R., Vilagrosa, A., Alloza, J.A., 2015. Pine mortality in southeast Spain after an extreme dry and warm year: interactions among drought stress, carbohydrates and bark beetle attack. Trees. 29,1791-1804.
- Gavinet, J., Vilagrosa, A., Chirino, E., Granados, M.E., Vallejo, V., Prévosto, B., 2015. Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two Mediterranean sites. Ann For Sci. 72, 999-1008.
- González, P., Neilson, R.P., Lenihan, J.M., Drapek, R.J., 2010. Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. Global Ecol Bio geogr. 19, 755-768.
- Granados, M.E., Vilagrosa, A., Chirino, E., Vallejo, V.R., 2015. Reforestation with resprouter species to increase diversity and resilience in Mediterranean pine forests. Forest Ecol Manag. 362, 231-240.
- Grossnickle, S., 2012. Why seedlings survive: influence of plant attributes. New For. 43, 711-738.
- Hernández, E.I., Vilagrosa, A., Pausas, J.G., Bellot, J., 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. Plant Ecol. 207, 233-244.
- Hernández, E.I., Vilagrosa, A., Luis, V.C., Llorca, M., Chirino, E., Vallejo, V.R., 2009. Root hydraulic conductance, gas exchange and leaf water potential in seedlings of *Pistacia lentiscus* L. and *Quercus suber* L. grown under different fertilization and light regimes. Environ Exp Bot.67,269-276.

- Ibrahim, M.T., Haggag, E. G., 2013. Phenolics from *Schinus molle* stems and their anti-bacterial and anti-microbial activity. *Life Sci. J.* 10, 1931-1937.
- IPCC-Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013. Summary for Policymakers. In: Stocker, T.F., D. Qin, G. K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P.M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Cambridge University Press, Cambridge, UK and NY.
- Iponga, D.M., Milton, S.J., Richardson, D.M., 2008. Superiority in competition for light: a crucial attribute of the invasive alien tree *Schinus molle* (Peruvian pepper tree) in shaping its impact in semi-arid South African savanna. *J. Arid Environ.* 72, 612-623.
- IUCN, 2004. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/details/38135/0>
- IUCN, 2013. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/details/42532/0>
- Levitt, J., 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Volume II. Water, Radiation, Salt, and Other Stresses (2<sup>nd</sup> Ed.). New York, Academic Press.
- López, A., Oré, R., Miranda, C., Trabucco, J., Orihuela, D., Linares, J., Villafani, Y., Ríos, S., María, S., 2011. Capacidad antioxidante de poblaciones silvestres de “tara” (*Caesalpinia spinosa*) de las localidades de Picoy y Santa Fe (Provincia de Tarma, departamento de Junín). *Scient. Agropecu.* 2, 25-29.
- Lynch, J., 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.* 109, 7-13.
- Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Breshears D. D., 2011. Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biol Letters.* 8, 689-691.
- McDowell, N., 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol.* 155, 1051-1059.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Yepez, E., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178, 719-39.
- Mestre, A., De La Cara, J.A., 2009. Impacto del cambio climático en los ecosistemas forestales ibéricos. En: *Predicciones de cambio climático y vegetación. 1er Seminario WCRP-Diversitas (Comités Españoles).*

- Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M.R., Lõhmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A.F.M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M., Brunner, I., 2007. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 141, 426-442.
- Padilla, F.M., Pugnaire, F.I., 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Funct Ecol*. 21: 489–495
- Pausas, J.G., Pratt, R.B., Keeley, J.E., Jacobsen, A.L., Ramirez, A.R., Vilagrosa, A., Paula S., Kaneakua-Pia, I.N., Davis, S.D., 2016. Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytol*. 209, 945-954.
- Pedraza, R.A., Williams-Linera, G., 2003. Evaluation of native tree species for the rehabilitation of deforested areas in a Mexican cloud forest. *New forests*.26, 83-99.
- Poorter, H., Ryser, P., 2015. The limits to leaf and root plasticity: what is so special about specific root length? *New Phytol*. 206, 1188-1190.
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., López-Barrera, F., 2006. Establishment, survival and growth of tree seedlings under successional montane oak forests in Chiapas, Mexico. In Kappelle, M. (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 177-189.
- Reich P. B., 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol*. 102:275-301.
- Rieger, M., Litvin, P., 1999. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. *J Exp Bot*. 50, 201-209.
- Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K., Stokes, A., 2016. Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytol*. 210, 815-826.
- Smith, C., 1960. A revision of *Cedrela* (*Meliaceae*). *Fieldiana Bot*. 29, 295-341.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.P., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings National Academy of Sciences USA (PNAS)*. 102:8245-8250.



- Trubat, R., Cortina, J., Vilagrosa, A., 2012. Root architecture and hydraulic conductance in nutrient deprived *Pistacia lentiscus* L. seedlings. *Oecologia*.170, 899-908.
- Trubat, R., Cortina, J., Vilagrosa, A., 2006. Plant morphology and root hydraulics are altered by nutrient deficiency in *Pistacia lentiscus* ( L .). *Trees*.20, 334-339.
- Tsakaldimi, M., Zagas, T., Tsitsoni, T., Ganatsas, P., 2005. Root morphology, stem growth and field performance of seedlings of two Mediterranean evergreen oaks species raised in different container types. *Plant Soil*. 278, 85-93.
- Urrutia, R., Vuille, M., 2009. Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *J Geophys Res*. 114, D02108.
- Valencia, E., Quero, J.L., Maestre, F.T., 2016. Functional leaf and size traits determine the photosynthetic response of ten dryland species to warming. *J Plant Ecol*. 9, 773-783.
- Vasques, A., Chirino, E., Vilagrosa, A., Vallejo, R., Keizera, J., 2013. The role of seed provenance in the early development of *Arbutus unedo* seedlings under contrasting watering conditions. *J Exp Bot* 96,11-19.
- Vilagrosa, A., Bellot, J., Vallejo, V.R., Gil-Pelegín, E., 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *J Exp Bot* 54, 2015-2024.
- Vilagrosa, A., Hernández, E.I., Luis, V.C., Cochard, H., Pausas, J.G., 2014. Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytol*. 201, 1277-1288.
- Vilagrosa, A., Morales, F., Abadía, A., Bellot, J., Cochard, H., Gil-Pelegín, E., 2010. Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf level processes in two Mediterranean drought-resistant species. *Environ Exp Bot*.69, 233-242.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*. 428,821–827.
- Zhao, T.T., Arshad Ali, A., Yan, E.R., 2016. The plant economics spectrum is structured by leaf habits and growth forms across subtropical species, *Tree Physiol*. 37, 173-185.



**CAPITULO 4.**

**IMPACT OF A HYDROLOGICAL DRY YEAR ON SOIL WATER CONTENT  
AND PLANT COVER CHANGES IN MEDITERRANEAN SHRUBLANDS OF  
SOUTHEAST SPAIN**

Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

## **Impact of a hydrological dry year on soil water content and plant cover changes in Mediterranean shrublands of southeast Spain.**

### **Abstract**

The Mediterranean region of southeast Spain is identified as highly vulnerable to the aridity projected by climate change models. The knowledge of how soil water content can determine vegetation changes as consequence of drought, may contribute to improve our understanding of ecosystem changes to future climate variations. Considering shrublands as one of the main relevant vegetation cover types in drylands, our objectives were focused on to analyze how variation in soil water content will affect the plant cover and identify thresholds of soil water content from which the shrubland begins to be affected with impact on species survival. To achieve these objectives, microclimate and soil moisture records of two hydrological years (2013-14 and 2014-15) were monitored at four experimental sites and compared with shrubland cover changes in each site. Results showed a direct association between vegetation cover reduction with low soil water availability and some environmental variable during the dry year. Vegetation reduction differed significantly between sites and growth form. More than 28% of shrubland cover reduction was found in transition zones from dry to semiarid with a Relative Extractable Water (REW) content lower than 0.2 during several continuous months. The most vulnerable type of growth form was dwarf shrub. Our results also illustrate the value of soil water content for understanding drought-induced shrubland reduction

**Keywords:** Ecosystem functioning, dry systems, Mediterranean shrubland, drought, vegetation cover.

#### 4.1. Introduction

Mediterranean-type ecosystems are characterized by high climatic variability linked to uneven annual rainfall inputs, high temperature and vapour pressure deficit (Di castri 1973; Belmonte et al 1999). Projections of the Intergovernmental Panel of Climate Change (IPCC, 2013 and 2014) pointed out that a significant decrease in annual rainfall and an increase in mean annual air temperature is expected in these zones (Toreti et al 2010; Gozalez Hidalgo et al, 2014). In addition, some large areas are transition zones between dry-subhumid (400-600mm/year, respectively) to semiarid climates (less than 350mm/year). These areas develop a mix of forest and shrublands communities which are on risk of intense land degradation (Maestre et al 2009; Cortina et al 2011). A recent study, in climatic impacts on soil water content, suggests that transition areas from dry-subhumid to semiarid climate at end of the century may experience 62% of the years with less than 200 mm/year of annual rainfall (Touhami et al 2015). Such changes may increase the frequency and intensity of drought events, with impact on the availability of soil water to plant (Bates et al. 2008, Del Cacho and Lloret 2010, Trenberth et al 2014). Plant mortality related to extreme drought has been reported worldwide (Allen et al 2010, 2015) especially well documented in forest of Mediterranean areas (Garcia de la Serrana et al 2015, Herrero et al 2013, Vila Cabrera et al 2013).

Shrubland vegetation-type occupies large areas of the Mediterranean landscapes. They provide many ecosystemic services such as soil protection avoiding soil erosion, controlling surface runoff and favoring infiltration rates (Chirino et al 2006, Bautista et al 2007, Vásquez-Méndez et al 2010). They are also considered key element for community structure, dynamics and species diversity (Maestre and Cortina 2005). One common characteristic is its ability to recovery after disturbances such as wildfires (Hinojosa et al 2012, Alfaro-Sánchez et al 2015). However, the effect of other events at the extremes of the natural climatic variability, such as intense drought has only been studied under controlled conditions or in common gardens (Llorens and Peñuelas, 2003; 2005; Sardans et al 2008; Vilagrosa et al., 2010; 2014) but has not yet been addressed under natural conditions, in native plant communities.

It is widely accepted that vegetation cover affects the hydrological cycling playing key function in the interactions between soil water resource and surface-water systems (Bautista et al 2007, Frank et al 2015). Change in vegetation composition may influence the soil surface protection against the impact of intense rainfall in the short term, but it

may affect the water flux and sediments by changing the albedo, interception, evaporation, and infiltration in the long term (Brochet et al 2006). In these environments the soil water content is one of the main factors affecting the spatio-temporal changes of vegetation cover and provides important information in both hydrological processes and plant community dynamics (Bellot and Escarre 1998, Joshi and Mohanty 2010). In a context of climate change, one key question is how an intense dry year affected soil water content and shrubland cover in drylands?, and what thresholds, related to soil water availability for plants, can determine episodes of plant mortality?. This knowledge will contribute to improve our understanding of vegetation dynamics associated to climate variations and soil water content.

The hydrological 2013/2014 year was an intense drought period (less than 50% of annual rainfall than historical average) occurred in some Mediterranean areas of Southeast Spain. It caused notable tree mortality in several zones between dry-subhumid to semiarid climates (García de la Serrana et al 2015). Considering that shrublands are one of the main relevant vegetation types in this region, our objectives were: (i) analyze changes in species composition as consequence of the intense drought with symptoms of induced plant mortality,(ii) to determine the threshold of soil water content in combination to length of dry period from which the Mediterranean shrubland is affected (i.e decaying processes in plant species), (iii) to identify the main species or functional groups susceptible to drought. This study was performed at four experimental field sites along a climatic gradient in the Alicante province (southeast of Spain), which is considered one of the Iberian Peninsula sites more affected by land degradation and desertification risk.

## **4.2. Materials and methods**

### **4.2.1 Study site**

The present work was conducted, during two hydrological years (Oct 2013/Sep 2014 and Oct 2014/Sep 2015), at four experimental field sites selected along a climatic and altitudinal gradient in Alicante province (southeast Spain) (Fig 4.1, Table 4.1). From the lowest part to the highest, it is “Águilas” (SAG), “Ventós” (VEN), “Cabeçó d'or” (CAB) and “Mela” (MEL) sites (Fig 4.1, Table 4.1). Along the gradient the slope is

raging from 29 to 33% (Table 4.1). Studied vegetation type consists of a low-medium density shrubland patches composed of sclerophyllous scrubland mixed with grasses.

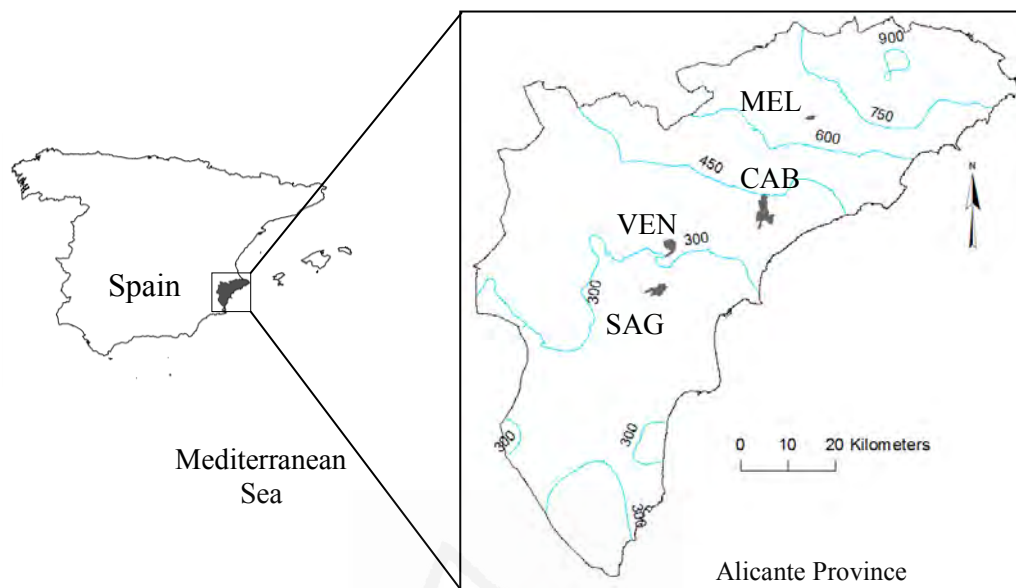


Fig 4.1. Location map of the studied sites in southeast Spain. The blue lines represent isohyets each 100m.

Table 4.1. Geographical details and climatic classification according to Rivas-Martinez (1983) per studied site.

Location	SAG	VEN	CAB	MEL
Latitude (N)	38°23'	38°28'	38° 30'	38°42'
Longitude (W)	0°38'	0°36'	0°24'	0°16'
Elevation (m.a.s.l)	450	550	600	1050
Slope (%)	33.84±2.44	30.50±1.36	31.14±1.73	28.94±1.38
Aspect	NE	NO	NE	SE
Climatic classification	Semiarid	Semiarid	Dry	Subhumid

#### 4.2.2 Climatic data

To compare the climatic conditions during the studied period (2013/2015) with the historical climatic condition per field site, we used the long term climatic series from 1953 to 2013, obtained from the Spanish Meteorological Agency (AEMET network). The reconstruction of the precipitation and temperature in each studied site was performed and their homogeneity was checked in previous works using the Standard Normal Homogeneity Test (SNHT) by Moutahir et al (2014). The data from the nearest meteorological stations to each experimental field site (average distance = 6.8 km) were

used and new time series of precipitation were computed using the inverse distance weighting method. The air temperature was corrected using the mean elevation (m.a.s.l) of each site and applying a lapse rate of 0.5 °C/100 m.a.s.l. The historical reference evapotranspiration was calculated using the reconstructed temperature values and the equation of Hargraves and Samani (1982). Recently, the UNEP has adopted the aridity index ( $0.05 < AI < 0.65$ ) to classify the degree of dryness of the climate at a given location (annual rainfall/reference evapotranspiration (Middleton and Thomas, 1992)), and comprise from a higher aridity level (higher precipitation or small AI) to a lower aridity level (low precipitation or higher AI). We calculated the historical AI for all studied site.

In addition, during the studied period (2013 to 2015), microclimatic variables were monitored in each field site. The continuous records of rainfall (mm) was monitored using a Rain Collector with 0.2 mm resolution (II, Davis Instruments Corp; Hayward, CA, USA) connected to a datalogger (HOBO pendant event Onset Computer Corporation, Inc. Southern MA, USA). Hourly air temperature (°C) and hourly relative air humidity (%) were recorded by two sensors per site (HOBO datalogger U23 Pro v2, Onset Computer Corporation, Inc. Southern MA, USA). Reference evapotranspiration (Eto, mm) was estimated, according to Hargreaves and Samani (1982). This microclimatic data were also used to complete the historical climatic series of each site (from 2013 to 2015).

#### **4.2.3 Soil characterization and soil water content**

With the aim of identify the soil properties, a textural analysis was made by an external laboratory for all sites (Table 4.2). Nine subsamples were collected to a depth of 10 to 30 cm from random spots within the research site. The field capacity and wilting point of each soil were estimated using the results of the textural analyses with the equation proposed by Fuentes and Cruz (1990).

In order to determine the soil water content (SWC), in May 2013 three plots ( $10 \times 10 = 100 \text{ m}^2$ ) were selected per site. Soil moisture (% w/w) was monitored from 0 to 20 cm of soil depth in each plot and during the next two hydrological years. It was periodic measured, using the Time Domain Reflectometry method (TDR100, Campbell scientific, Inc. Logan, Utah, USA) and the Topp equation (Topp et al., 1980) by means



of 6 TDR probes (20 cm long) per plot. A laboratory calibration was carried out for all probes using a soil sample of each site. In each case, we related the soil moisture values obtained by each probe with the soil moisture values obtained with the gravimetric method. Then, we transformed the field soil moisture measurement with the highest possible accuracy between both values.

Soil moisture data were used to calculate the Relative Extractable Water (REW) in each shrubland by means of the equation presented by Bréda et al. (1995) and Granier et al. (1987):  $REW = (\theta_t - \theta_{min}) / (\theta_{max} - \theta_{min})$  (all the variables were expressed in L m<sup>-2</sup> or mm). Where  $\theta_t$  is the actual soil water content,  $\theta_{min}$  is the minimum soil water content observed at midsummer, and  $\theta_{max}$  represent the soil water content at field capacity. Due to differences in depths among sites, the total extractable soil water ( $\theta_{max} - \theta_{min}$ ) was 96.91, 49.62, 68.48 and 106.00 mm in SAG, VEN, CAB and MEL, respectively. REW has been used to identify periods of reduced physiological activity in plants. REW = 0.4 was identified by Granier (1987) and Bréda et al. (1995) as the threshold for soil water deficit for some Mediterranean species.

Table 4.2. Soil properties by studied site

Soil properties	SAG	VEN	CAB	MEL
Textural class	Loam	Clay loam	Clay Loam	Clay loam
Organic matter	5.06	5.08	2.75	5.97
Field capacity (%)	25.19	21.54	22.12	24.00
Wilting point (%)	5.0	4.0	5.0	4.0
Porosity (%)	41.89	41.13	41.15	43.77
Depth (cm)	47.78 ± 3.27	29.5 ± 1.04	40.0 ± 2.1	53.00 ± 5.7

#### 4.2.4 Characterization of changes in vegetation cover

In order to determine the effect of drought on plant communities the species composition and cover structure of each studied site were determined by means of transects. We used the point interception transect method (Floyd and Anderson 1987). Three 35-m long transects per site were selected and extended parallel to the higher slope. The specie contact every 50 cm were identified along each transect. Thus, we obtained a total of 70 points per transect and 210 point per studied site. Transects were carried out twice, first in May-2013 under standard precipitation year, at the end of this sampling all transects were referenced and marked. Second, in spring 2015, the

vegetation characterization was carried out in the same points by using the same method. The second sampling was carried out in Spring 2015 to allow the recovery of plants that were affected by drought but not completely death. On the contrary, we could have considered as die cover, those plants whose could had recovered it vitality. Species were classified according to Raunkiær (1934). We considered three vegetation growth forms: tall shrub (phanerophytes, higher than 0.5m), dwarf shrub (hemicryptophytes and chamaephytes, lower than 0.5m in height) and grasses (herbaceous species with no ligneous tissues and within the groups of hemicryptophytes and chamaephytes). The cover of each growth form was estimated by the total cover of all species within each form. We used these data to evaluate the richness (number of individuals) and Shannon diversity index (Hill, 1973). The soil cover type in each point (bare soil, stone cover or litter) was also identified. We considered dead biomass when the whole plant was dead. To analyze the cover changes, we calculated the relative vegetation cover reduction per growth form (i.e. (cover before the dry year- cover after the dry year)/ cover before the dry year).

#### 4.2.5 Ecophysiological measurements

In order to confirm the effect of drought on the plant communities, water potential measures were performed in all sites. We selected three main species per site. The predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ; 5:00–7:00, solar time) was measured in the hydrological 2013/14 year at the beginning of summer (5:00–7:00, solar time).  $\Psi_{pd}$  was determined by using a Scholander chamber (PMS Instruments, Corvallis, USA). For this, three branches of six individuals per species with similar growth performance were selected. Due to the presence/absence of species in all sites, *Quercus coccifera* and *Rosmarinus officinalis* were selected in all sites. *Globularia alipum* was selected in SAG, VEN and CAB.

#### 4.2.6 Statistical analysis

Statistical analysis was done using the SPSS statistical software, v.13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA). The cover data, expressed as percentages, was previously arcsine-transformed ( $\sqrt{(x\%/100)}$ ). Data were transformed whenever required to meet ANOVA

assumptions. A one-way ANOVA (Tukey's HSD *post hoc* test) was run to compare the long term climatic data and ecophysiological measurements of species by studied site. The vegetation cover by growth form per studied site before the dry year and the relative vegetation cover reduction by growth form after the dry year, were compare by separately with an one way ANOVA (Tukey's HSD *post hoc* test). Pearson's correlation tests were conducted to relate the relative reduction of vegetation cover by growth form with some environmental variables (REW, dry days, mean temperature and AI) during 2013/2014 year. Finally, to determine which environmental variables were most influential in determining the reduction on shrubland cover by growth form in the studied site, a principal components analysis (PCA) was done using a correlation matrix of shrubland relative reduction and the same environmental variables. For this analysis we used the software PRIMER-E Multivariate Statistics for Ecologists (Clarke and Gorley, 2006).

### 4.3. Results

#### 4.3.1 Climatic conditions

Historical average of annual rainfall, temperature and aridity index showed significant differences between sites ( $P < 0.001$ ), reflecting a thermo-pluviometric gradient among studied sites. The mean annual temperature ranged from 12.44 °C in MEL to 17.54 °C in VEN and the average annual rainfall ranged from 651mm in MEL to 299 mm in SAG (Fig 4.2 A, Appendix 4.A, 4.B). In MEL and CAB there are three months (June to August) with water deficit, while there are five months (May to September) with water deficit in SAG and VEN, being both the sites with lower annual rainfall (Appendix 4.A, 4.B).

In relation to the studied period, the total amount of rainfall sharply dropped during the hydrological 2013/2014 year; with values between 33 to 48% lower than the historical average per site. The number of dry days during this year ranged from 213 in the semiarid sites to 297 in MEL. The next hydrological 2014/2015 year presented higher values of total rainfall in all sites but still lowers than the historical average values (Fig 4.2 A). The historical aridity index (AI) ranged from 0.26 in SAG and VEN to 0.76 in

MEL (Fig 4.2 B). Due to the low annual rainfall input, the 2013/2014 year presented the minimum AI in all sites.

The temperatures during the dry 2013/2014 year were significantly hotter than the historical average; especially in MEL, CAB and SAG with increment about 1-5 °C in spring and autumn and an increment ranged between 2-4 °C in April. Only summer months were close to historical average (Fig 4.2 C). The annual reference evapotranspiration during the hydrological 2013/2014 year was higher in the semiarid part of SAG with 1307 mm, while in MEL it was 998 mm.

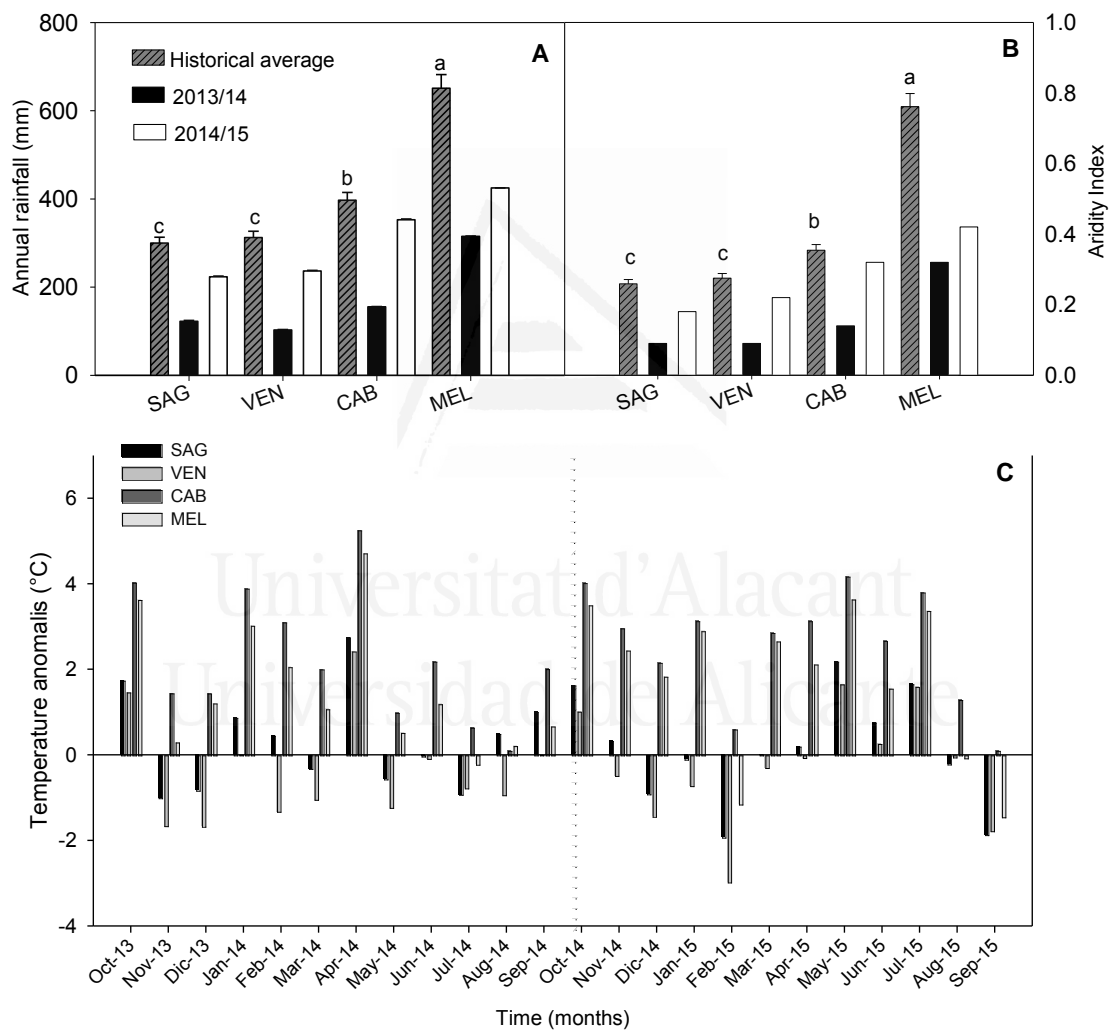


Fig. 4.2. Climatic conditions during the studied period compared to historical values per site. A: Precipitation. B. Aridity Index. C: temperature anomalies (differences between the monthly average during the studied period and the historical average per studied site), positive values correspond to hotter months and negative values to colder months. Dotted line represents the beginning of the second hydrological year.

### 4.3.2 Changes in soil water content

The low annual rainfall recorded during the dry 2013/2014 year, was reflected in a notable diminish of REW in the dry and semiarid sites. The subhumid site (i.e. MEL site) presented higher values of REW in autumn and spring than the other sites but mid-summer values were similar. During this dry year the values of REW were lower to 0.4 (threshold of soil water deficit for Mediterranean species (Bréda et al. 1995; Granier et al. 1987)) during eight continuous months in SAG, VEN and CAB (from February to September) and five continuous months (from May to September) in MEL (Fig 4.3). REW values lower than 0.2 were also registered showing the intensity of drought conditions. In SAG and CAB, thr minimum REW were observed spring and summer months with values lower than 0.2 (a total of six and seven months, respectively), while VEN and MEL sites presented values of REW lower than 0.2 only during summer months (Fig 4.3). During the next 2014/2015 year REW values were above the 0.4 threshold during seven months, and it only was lower than 0.2 during two to four months depending on the site and corresponding to late spring and summer season.

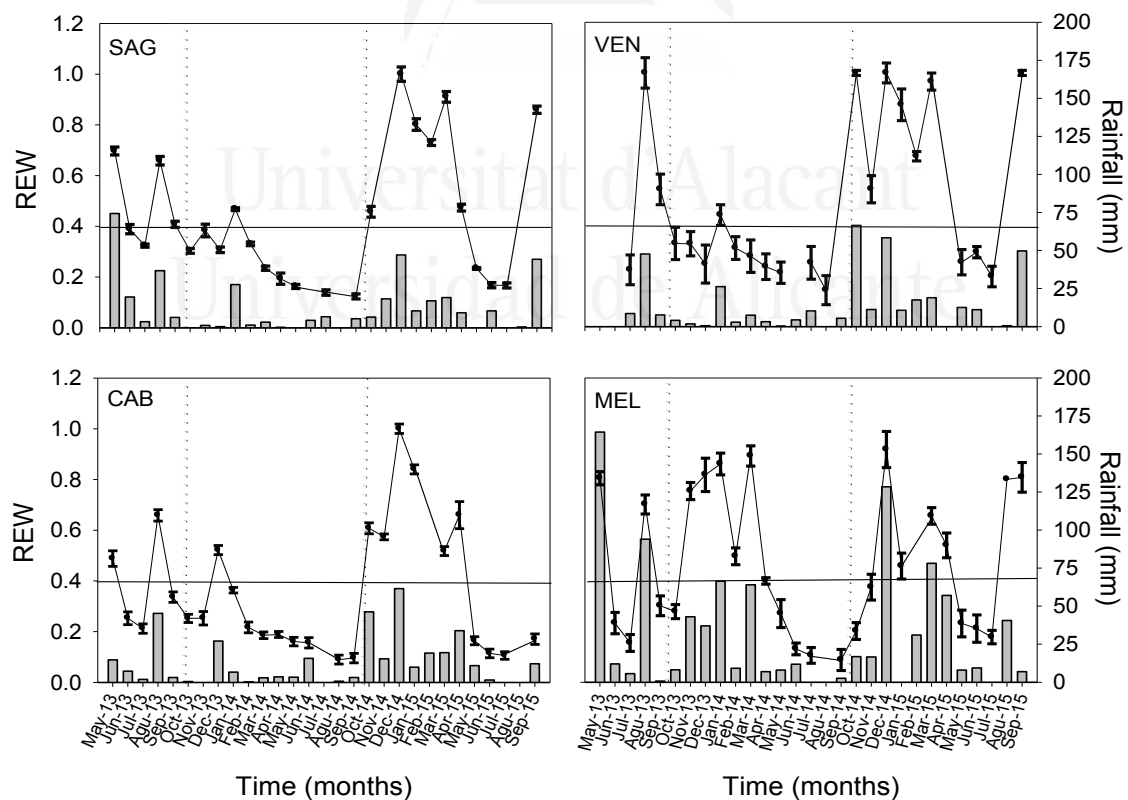


Fig 4.3. Periodic Relative Extractable Water (REW) in each studied site from May 2013 to September 2015. REW=0.4 is the threshold of soil water deficit for Mediterranean species. The dotted line shows the beginning and the end of the 2013/14 year.

### 4.3.3 Composition and structure of vegetation cover among sites

Before the dry and hot 2013/2014 year the tall shrubs' cover ranged from 64 to 19% from MEL to VEN, respectively. Dwarf shrubs no showed differences between sites, and ranged from 26% in SAG to 17% in MEL (Table 4.3). If we consider the global cover of tall + dwarf shrub, there were significant differences among sites, being higher in MEL and lower in VEN (Table 4.3). CAB had the highest cover of grasses (86%) while it ranged from 47 to 67% among the other sites (Table 4.3). Soil cover characteristics also showed differences among sites. VEN had the highest percentage of stones and MEL the highest percentage of litter (Table 4.3). The total amount of bare soil was higher in VEN, while CAB and MEL presented higher total plant cover (Table 4.3). No significant differences were found in species richness and Shannon diversity index, among studied sites (Table 4.3).

**Table 4.3.** Vegetation characteristics by growth form before the dry year, soil cover characteristics and community characteristics by studied site. Mean per plot (100 m<sup>2</sup>) ± Standard error. Different letters indicate significant differences at p<0.005. Differences among vegetation growth form were established by a post hoc Tukey-B test at P<0.05. N = 3 plots per site\*\*\* P<0.001; \*\* P<0.01; \* P<0.05. The species that compose each growth form and their mean cover per site are defined in Appendix 4.C.

Vegetation characteristics by growth form	SAG	VEN	CAB	MEL	F-value
Tall shrubs (%)	35.71±5.15ab	18.57±8.60b	51.90±4.14a	64.28±7.32a	<b>8.69</b> **
Dwarf shrubs (%)	26.19±4.06	21.43±5.77	23.81±3.90	17.14±2.47	0.84 <sup>ns</sup>
Tall +dwarf shrubs (%)	61.90±8.31ab	40.00±12.70b	75.71±2.47ab	81.43±9.30a	<b>4.27</b> *
Grasses (%)	47.14 ±5.71b	50.00±5.01 b	85.71±3.80 a	67.14±5.77 b	<b>12.05</b> **
<b>Soil cover characteristics</b>					
Stone (%)	0.48±0.48c	8.57±1.65a	1.90±0.48bc	6.67±1.90ab	<b>11.65</b> **
Litter (%)	2.86±0.83a	0.00±0.00b	0.00±0.00b	5.72±2.18a	<b>20.94</b> ***
<b>Total bare soil and vegetation cover</b>					
Bare soil (%)	29.53±2.80ab	42.38±8.50a	8.57±1.70b	15.71±3.78ab	<b>9.01</b> **
Total vegetation cover (%)	70.47±3.90ab	57.62±10.18b	91.43±1.65a	84.29±3.30a	<b>7.80</b> **
<b>Community characteristics</b>					
Shannon diversity index (H')	0.80±0.33	0.86±0.10	0.77±0.03	0.69±0.30	1.55 <sup>ns</sup>
Species richness	11.67±1.20	13.67±2.85	13.0±1.53	8.00±0.58	2.09 <sup>ns</sup>

#### 4.3.4. Changes in shrublands composition after the dry 2013/2014 year

After the dry and hot 2013/2014 year, the vegetation cover was reduced in all studied sites. Referring to each growth form, results indicated that tall shrub form in SAG and CAB suffered higher relative reduction (more than 30%) than VEN (almost no relative reduction) and MEL (less than 17%) (Fig 4.4a). In relation to dwarf shrub, SAG and CAB also suffered major relative reduction (55% and 47%, respectively); while no reduction of this growth form was found in MEL (Fig 4.4b). If we consider both relative reduction on the global cover (tall + dwarf shrub), as is expected, SAG and CAB sites were the most affected sites presenting more than 37% of relative cover reduction (Fig 4.4c). Respect to the relative reduction of grasses it was the less affected growth form among site, however SAG suffered almost 30% of reduction in this form (Fig 4.4d). Total cover result presented differences between sites; being SAG the most affected site (Fig 4.4e). The relative increment of bare soil was lower than 36% in VEN and MEL while it ranged between 64 to 90% in SAG and CAB, respectively.

In references to the vulnerability of species by growth form, results indicated that within the tall shrub form: *Osyris lanceolata*, *Cistus albidus*, *Juniperus oxycedrus* *Rosmarinus officinalis* and *Erica multiflora* were the species that suffered major reduction. Respects to dwarf shrub growth form, the most vulnerable species were *Globularia alypum*, *Fumana thymifolia*, *Helichrysum stoechas* and *Thymus vulgaris* L. The mean relative reduction per specie by growth form in each studied site is detailed in Appendix D.

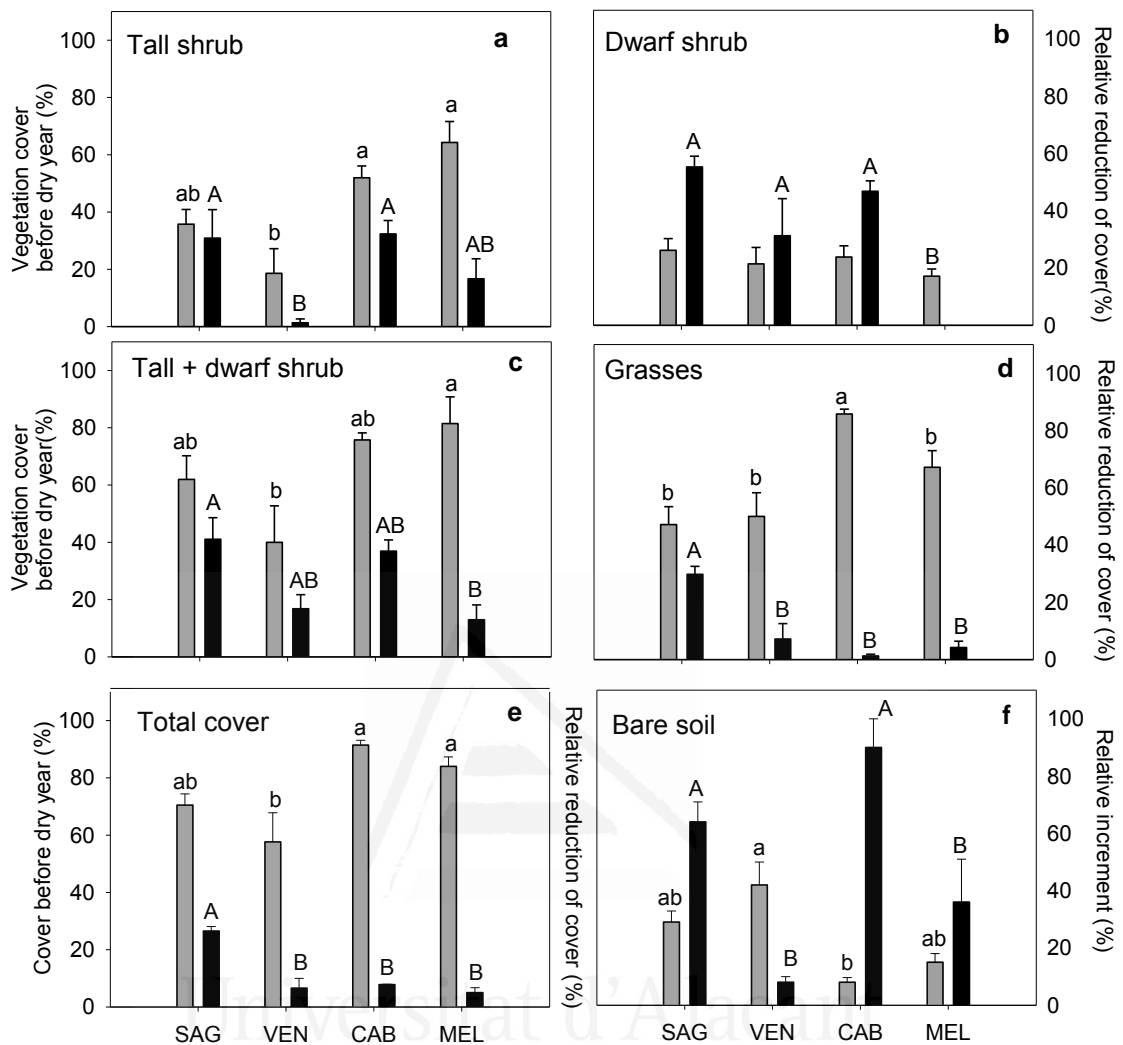


Fig 4.4. Result of I-way ANOVA. Vegetation cover before the dry year and relative reduction of vegetation cover. Gray columns: initial vegetation cover (%) by growth form (May 2013). Black columns: relative reduction of vegetation cover (%) by growth form. Different capital letters indicates significant differences at  $p < 0.005$ . Statistical table in appendix E.

#### 4.3.5 Predawn leaf water potential ( $\psi_{pd}$ )

Results of predawn leaf water potential ( $\psi_{pd}$ ) measured at the beginning of summer 2014 showed an intense drought stress in all species (Fig 4.5). *Q. coccifera* was the specie that presented less water stress showing values between -2 and -4 MPa in all sites (Fig 4.5). *R. officinalis* and *G. alipum* were more stressed in SAG and CAB (-4 to -8 MPa), while in VEN and MEL they showed  $\psi_{pd}$  between -2 and -4 MPa (Fig 4.5).



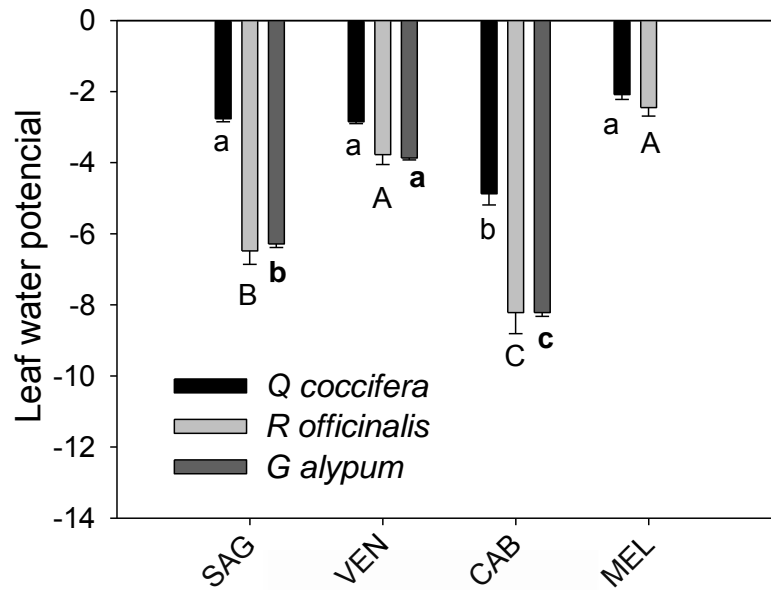


Fig 4.5. Predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) of three species (*Quecus coccifera*, *Rosmarinus officinalis* and *Globularia alipum*), measured in early summer (Jun – July 2014) in each studied sites. Statistical table in appendix 4.F.

#### 4.3.6 Relationships between shrubland cover changes and environmental variables

The Pearson correlation analysis showed that relative reduction of tall shrub was correlated negatively with the REW at 64% level (Fig 4.6, Appendix 4.G). For dwarf shrub reduction, this growth form was correlated positively with the number of dry days and with mean temperature, and it was correlated negatively with the AI and REW (Fig 4.6, Appendix 4.G). Globally, the most affecting factors on cover reduction (tall + dwarf shrub growth forms) were REW (0.78), mean temperature (0.63) and number of dry days (Fig 4.6, Appendix 4.G). These results pointed out that all those environmental variable, during the dry year, were contributors in the relative reduction of vegetation cover and should be retained for the PCA.

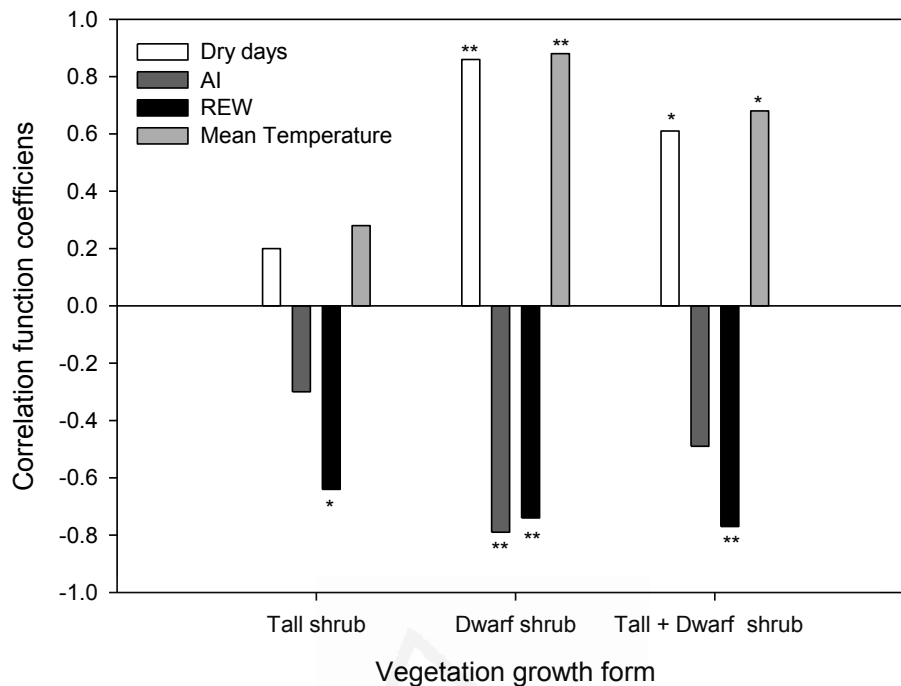


Fig 4.6. Pearson Correlation coefficients on plant growth form reduction and environmental variables (dry days, AI, REW and mean temperature (C°) all of them during the dry hydrological 2013/2014 year. Asterisks indicate significant correlations ( $P < 0.05$ ).

In a PCA all variables are highly loading on the two first PC axes and are considered meaningful since they are higher than 0.45 (Stevens 1992). Our results show that considering the tall shrub and dwarf shrub in the same PCA, 88.1% of variation is explained by the first two PC axes (Fig. 4.7, Table 4.4). All environmental variables are highly loaded but the AI loads highly on PC2 (Table 4.4). These results showed patterns of clustering of SAG plots and CAB plots on the positive side of PC1, while MEL plots were located on the negative side of the same axis. While, VEN plots were located on the positive side of the PC2 (Fig. 4.7). SAG and CAB sites suffered major cover reduction and were located at the same side as the high number of dry days and at the opposite side of high REW and high AI values (Fig. 4.7). MEL with favorable climate conditions and with less relative cover reduction was located on the same side as high values of REW and AI (Fig. 4.7). VEN site with low relative cover reduction showed low correlation with the PC I and was located at the opposite side of aridity index but at the same side of REW (Fig. 4.7).

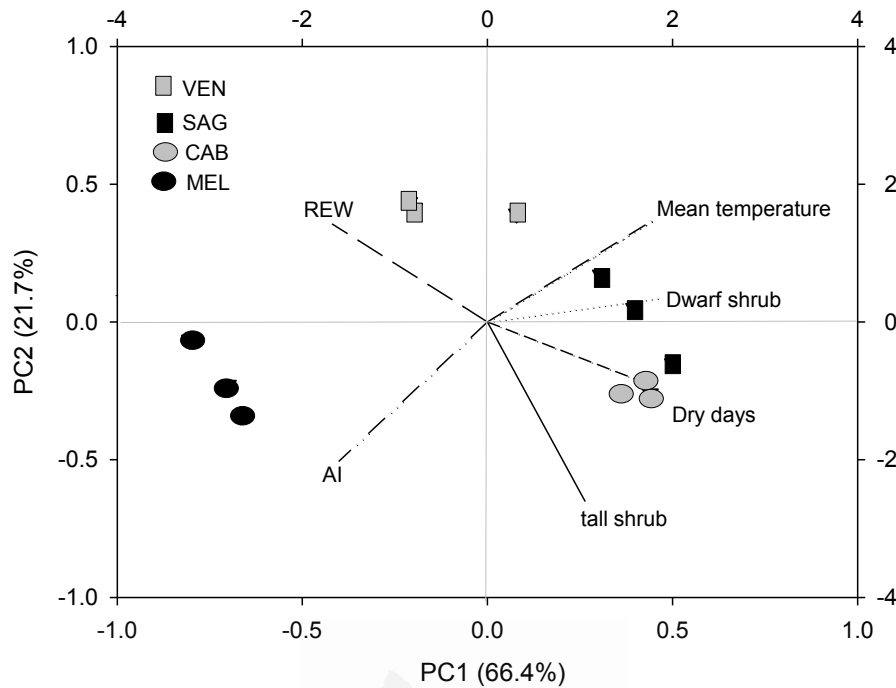


Fig 4.7. PCA-derived loadings for the cover reduction of the tall shrub and dwarf shrub in each plot on the first two principal component axes. Sample points are identified by numbers and plotted on PC1 and PC2.

Table 4.4. Results of a Principal Components analysis (PCA) of the tall shrub + and dwarf shrub reduction and environmental variables (dry days, AI, REW, mean temperature) during the dry year.

Component	Tall and dwarf shrub	
	1	2
% variance explained	66.4	21.7
<b>Variables loading</b>		
Dry days	0.41	-0.22
AI	-0.40	-0.51
REW	-0.42	0.36
Mean temperature	-0.45	0.37

#### 4.5. Discussion

##### *Influence of an intense dry year on soil water content and shrubland cover in drylands*

The structure and functioning of dry ecosystems are very influenced by precipitation patterns; in such environments, changes in rainfall frequency may have strong effects on soil water content and therefore affect plant communities (Pugnaire et al., 2004;

Miranda et al., 2011; Roitberg et al., 2016). In reviewing the literature, there is an urgent need to synthesize data of drought-induced plant mortality in order to predict the impacts at a global and local scale (Greenwood et al 2017). Our result indicated that the precipitation recorded during 2013/2014 year showed strong reduction, ranging from 33 to 48% less than the historical average among the studied site; with low rainfall input in autumn and winter. Mean temperature reflected a warm 2013/2014 year especially in autumn, winter and spring. Those climatic conditions promoted strong reductions on soil water content during several continuous months in all studied site. Several reports have shown that, the effect of hot and dry episodes in southeast Spain as recorded in the 1994 year, summer 2003 and 2014, caused that lot of plant communities suffered severe damage (Peñuelas et al. 2001, Herrero et al 2013, García de la Serrana et al 2015). In concordance, our results indicate that the hydrological 2013/2014 year was dry and hot in southeast Spain affecting survival of vegetation and promoting reductions in shrubland cover.

The studied vegetation was distributed in a mosaic of shrubland patches and bare soil inter-patches as mentioned Brochet et al (2006). After the dry and hot 2013/2014 year our results showed different levels of relative reduction on vegetation cover in all sites, being tall shrub and dwarf shrub the most affected growth forms. Semiarid and dry areas (SAG and CAB) with more than 70% of total vegetation cover before the dry year (Table 4.3), were the highest affected sites after drought with a relative reduction of the global cover (tall + dwarf shrub) about  $41\pm 7\%$  and  $37\pm 4\%$  respectively; being dwarf shrub more affected than tall shrub in both sites. This reduction was highly related with the low soil water content registered during this dry year. In line with our results, other studies in dry shrubland have shown reductions in the species richness and diversity under drier conditions (reductions in water availability) Prieto et al (2009). By the other hand, the sites less affected by dry conditions were MEL (subhumid area) with only small reduction of tall shrub and VEN (semiarid area with 57% of total cover), both with relative reduction of the global cover (tall + dwarf shrub) lower than  $16\pm 5\%$  (Fig 4). A possible explanation for the result obtained in the subhumid site of MEL might be in line with Del Cacho and Lloret (2012) who highlighted that the sub-humid Mediterranean climate presents considerable inter-annual variations, ranging from about 300 mm in dry years to 1000 mm in wet years. Thus, during the dry 2013/2014 year MEL presented an annual rainfall (350 mm) inside the climatic fluctuation that characterized this ecosystem-type. In the case of the semiarid VEN site, it presented

higher reduction of dwarf shrub than tall shrub as happened in SAG and CAB, but, one interesting finding is that in this semiarid area even with low annual rainfall and high temperature, the shrubland cover did not present high reduction respect SAG site with similar climatic conditions. Thus, the shrubland cover (composition and structure) in VEN, was able to support the intense dry period suggesting great resilience of this community, highly adapted to the variability in precipitation regime so characteristic of this semiarid ecosystem (Miranda et al 2011).

In drylands, the adaptation of plants to drought allows them to support water deficit conditions without significant losses of production and survival in some species, but other species are more sensitive (Sardans, 2013). Under these conditions, species tend to adjust their water consumption to avoid  $\psi_{pd}$  values that may produce irreversible damage (Vilagrosa et al. 2003). In this context, our results indicate that  $\psi_{pd}$  measured in early summer 2014 showed water stress in all species reflecting the low soil water content during the dry episode. Especially, plants were more stressed in SAG and CAB sites that presented more cover reduction. Similar plants responses were reported by Peñuelas et al (2004) and Liu et al (2016). Other study by Llorens et al., 2003 found a reduction in transpiration, stomatal conductance, and photosynthetic rates in the main shrub species due to rainfall manipulations. However, more studies are needed that analyze species interactions and spatial pattern of vegetation.

We concluded that the shrubland cover reduction, was positively affected by the studied environmental variables during the dry year (high temperature, low REW consecutive dry days and low AI (i.e. high reference evapotranspiration and low rainfall) being the soil water content one of the most important factors. Thus, sites with similar percentage of relative shrubland reduction showed patterns of clumping due to similarities in the values of climatic variables during the dry year.

*Threshold, related to soil water availability for plants that can determine shrubland mortality*

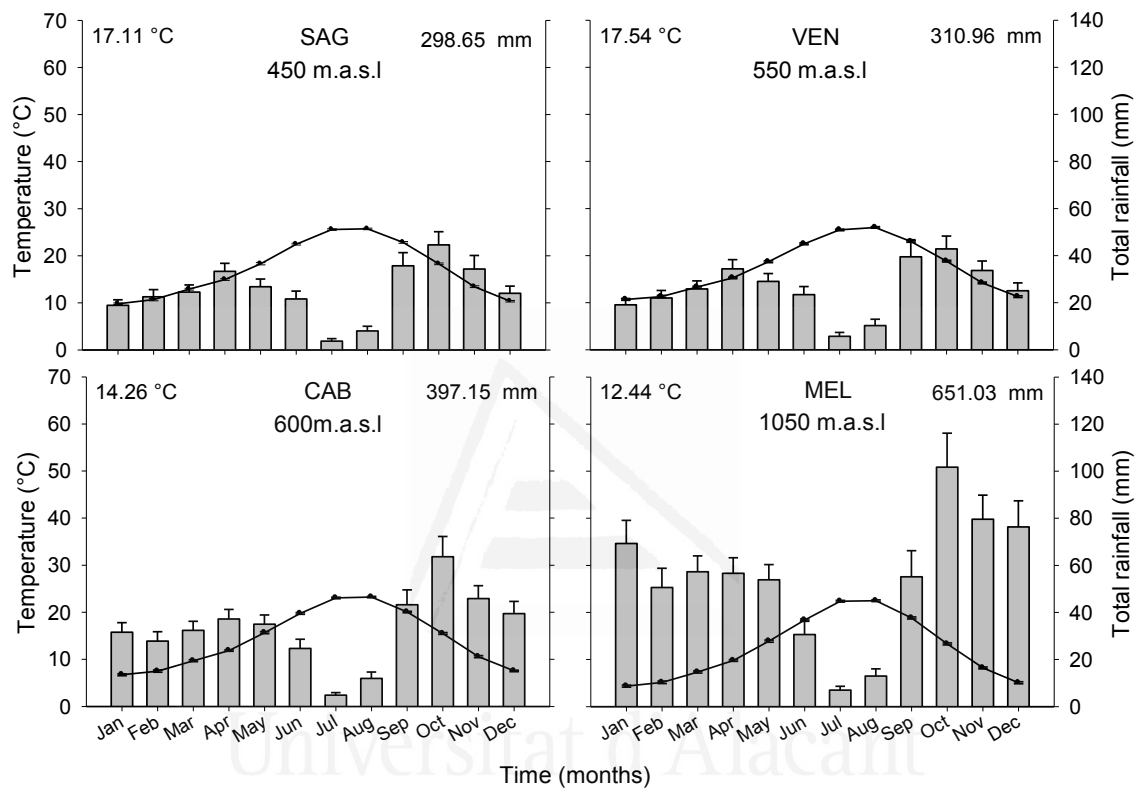
In those water-limited ecosystems, the effects of drought periods and warming are thus related to decreasing the availability of soil water content (Ogaya and Peñuelas 2007; Sardans et al. 2012; Liu et al 2016). Respect to vegetation, Mediterranean shrubland are quite vulnerable to rising temperatures and low water availability (Usodomenech et al.,

1995) and the expected increase in aridity in regions already dry, such as the Mediterranean basin, may have serious consequences (IPCC, 2013 and 2014). Many studies have indicated that drought or large moisture changes were the main factor responsible for plant mortality (Faber-Langendoen and Tester 1996; Greenwood et al 2017). An important objective of this study was to determine the threshold of soil water content in combination to length of dry period from which the Mediterranean shrubland is affected. In this sense, during the dry and hot 2013/2014 year the REW was low in all sites for several months in comparison to the threshold reported by Bréda et al. (1995) and Granier et al. (1987) (0.4) about the soil water deficit for physiological response in Mediterranean species; which represents a soil water content of 40% below field capacity. In fact, In our study there were months with a minimum REW, lower than 0.2 in all sites. In MEL and VEN, the sites with less shrubland reduction, this situation occurred only during summer months. While, in SAG and CAB sites, that suffered major reduction in vegetation cover, the REW was lower to 0.2 during several consecutive month including spring and summer. These results point out the long duration of soil water deficit conditions in the studied sites and its effects on shrubland cover reduction. Our results were higher of those obtained by Prieto et al (2009) who found 17 % of shrubland reduction but under similar drought conditions. Our results also support previous research into this area (Ruiz-Yanetti et al 2016) which indicated mortality in two shrubland species when soil moisture values were lower than 20% of it field capacity during few days. We conclude that Mediterranean shrubland with a high cover (more than 70%) and located in transition zone between dry to semiarid areas, more than four consecutive months with soil water content lower than 20% of it field capacity leads to mortality of vegetation cover.

In summary, our results show that an increase in the duration of dry and hot episodes may produce important change on shrubland cover of south East Spain. To avoid biodiversity lose and maintained ecosystemic services related to water fluxes, environmental management activities should promote the conservation of shrublands, as well as its introduction with restoration activities.

## 4.6 Appendix

**Appendix 4.A** Climatic diagrams of each studied site (1951-2013). Mean monthly temperature (°C) and total monthly rainfall (mm)



**Appendix 4.B** Statistic result of climatic data. Differences among sites were established by a post hoc Tukey-B test at  $P < 0.05$ .  $N = 60$  years \*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ .

Variables	F-Value
Precipitation ( $Lm^2$ )	53.05***
Temperature ( $C^\circ$ )	665.01***
Aridity index	97.85***

**Appendix 4.C** Mean cover (%) of dominant species  $\pm$  standard error, in analyzed vegetation by studied site before the dry year.

	SAG	VEN	CAB	MEL
<b>Shrubs</b>	Mean $\pm$ s.e	Mean $\pm$ s.e	Mean $\pm$ s.e	Mean $\pm$ s.e
<i>Cistus albidus</i>	2.86 $\pm$ 2.86		8.57 $\pm$ 7.95	27.14 $\pm$ 4.29
<i>Cistus clusii</i>			0.48 $\pm$ 0.82	
<i>Erica multiflora</i>	23.81 $\pm$ 7.05	1.90 $\pm$ 3.30	7.62 $\pm$ 0.82	
<i>Juniperus oxycedrus</i>	0.95 $\pm$ 0.82		0.48 $\pm$ 0.82	12.86 $\pm$ 2.47
<i>Osyris lanceolata</i>	3.81 $\pm$ 2.97		0.95 $\pm$ 1.65	
<i>Quercus coccifera</i>		13.81 $\pm$ 8.12	21.90 $\pm$ 5.77	4.76 $\pm$ 4.36
<i>Rhamnus alaternus</i>		0.48 $\pm$ 0.82		
<i>Rhamnus lycioides</i>		2.38 $\pm$ 2.97		
<i>Rosmarinus officinalis</i>	3.71 $\pm$ 2.05		10.48 $\pm$ 0.82	19.52 $\pm$ 6.60
<i>Thymelea hirsuta</i>			1.43 $\pm$ 2.47	
<b>Dwarf shrubs</b>				
<i>Asparagus horridus</i>			0.48 $\pm$ 0.82	
<i>Atractylis humillis</i>	1.43 $\pm$ 1.43		3.81 $\pm$ 2.97	0.95 $\pm$ 0.82
<i>Bupleurum frutescens</i>		1.43 $\pm$ 2.47	0.95 $\pm$ 1.65	1.90 $\pm$ 1.65
<i>Coronilla minima</i>		0.48 $\pm$ 0.82		
<i>Coris monspeliensis</i>		0.95 $\pm$ 1.65	1.43 $\pm$ 1.43	
<i>Fagonia cretica</i>	2.38 $\pm$ 2.18			
<i>Fumana ericoides</i> (Cav.) Gandg.		3.81 $\pm$ 1.65		
<i>Fumana laevipes</i>		0.48 $\pm$ 0.82		
<i>Fumana thymifolia</i> (L.) Spach	8.10 $\pm$ 3.30	1.43 $\pm$ 0.00		
<i>Globularia alypum</i>	10.48 $\pm$ 7.33	1.90 $\pm$ 2.18	12.86 $\pm$ 8.69	
<i>Helichrysum stoechas</i> (L.) Moench	0.95 $\pm$ 0.82	1.43 $\pm$ 0.00		
<i>Ononis minutissima</i>				1.43 $\pm$ 1.43
<i>Matthiola fruticulosa</i>	0.48 $\pm$ 0.82			
<i>Phagnalon rupestre</i>		0.95 $\pm$ 1.65		
<i>Satureja</i> sp.	0.95 $\pm$ 1.65		1.43 $\pm$ 2.47	
<i>Sedum sediforme</i>		1.90 $\pm$ 2.18		0.48 $\pm$ 0.82
<i>Teucrium murcicum</i>		0.48 $\pm$ 0.82		
<i>Teucrium pseudochamaepitys</i>		1.43 $\pm$ 1.43	0.95 $\pm$ 1.65	
<i>Teucrium polium</i>	1.43 $\pm$ 1.43	0.95 $\pm$ 1.65		
<i>Thymus vulgaris</i> L.		3.81 $\pm$ 2.18	1.90 $\pm$ 2.18	12.38 $\pm$ 2.18
<b>Grasses</b>				
<i>Stipa tenacissima</i>	0.95 $\pm$ 1.65	26.67 $\pm$ 7.87	9.52 $\pm$ 4.12	
<i>Brachypodium retusum</i>	38.10 $\pm$ 9.18	18.57 $\pm$ 11.16	73.81 $\pm$ 4.59	67.14 $\pm$ 10.00
<i>Carex humilis</i>	1.43 $\pm$ 1.43	3.81 $\pm$ 5.41	1.90 $\pm$ 2.18	
<i>Carex</i> sp.		0.48 $\pm$ 0.82		
<i>Stipa parviflora</i>	6.67 $\pm$ 2.97	0.48 $\pm$ 0.82	0.48 $\pm$ 0.82	



**Appendix 4. D** Vegetation covers reduction of species  $\pm$  stander error per studied site, after the dry year.

	<b>SAG</b>	<b>VEN</b>	<b>CAB</b>	<b>MEL</b>
	Mean $\pm$ s.e	Mean $\pm$ s.e	Mean $\pm$ s.e	Mean $\pm$ s.e
<b><u>Shrubs</u></b>				
<i>Cistus albidus</i>	66.67 $\pm$ 33.30		43.89 $\pm$ 26.53	33.59 $\pm$ 10.71
<i>Erica multiflora</i>	16.24 $\pm$ 2.90		23.33 $\pm$ 14.53	
<i>Juniperus oxycedrus</i>	66.67 $\pm$ 33.30			
<i>Osyris lanceolata</i>	80.00 $\pm$ 20.00			
<i>Quercus coccifera</i>			16.11 $\pm$ 8.25	
<i>Rhamnus lycioides</i>		12.5 $\pm$ 10.21		
<i>Rosmarinus officinalis</i>			44.64 $\pm$ 15.26	6.06 $\pm$ 6.06
<b><u>Dwarf shrubs</u></b>				
<i>Bupleurum fruticosens</i>			100 $\pm$ 0.00	
<i>Fumana ericoides (Cav.) Gandg.</i>		33.33 $\pm$ 33.30		
<i>Fumana thymifolia (L.) Spach</i>	95.24 $\pm$ 4.76	33.30 $\pm$ 33.30		
<i>Globularia alypum</i>	59.89 $\pm$ 6.84	66.67 $\pm$ 33.33	70.00 $\pm$ 15.28	
<i>Helichrysum stoechas (L.) Moench</i>	66.67 $\pm$ 33.33	33.33 $\pm$ 33.33		
<i>Thymus vulgaris L.</i>		30.56 $\pm$ 19.44	66.67 $\pm$ 27.22	
<b><u>Grasses</u></b>				
<i>Carex humilis</i>			16.67 $\pm$ 13.61	
<i>Stipa parviflora</i>	66.67 $\pm$ 3.33			

**Appendix 4.E.** Statistic result of vegetation by growth form after the dry year. Differences among vegetation growth form were established by a post hoc Tukey-B test at  $P < 0.05$ .  $N = 3$  plots for each shrubland \*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ .

Vegetation by growth form after the dry year	F-value
Tall shrubs (%)	8.38 **
Dwarf shrubs (%)	25.46***
Tall +dwarf shrubs (%)	6.27 *
Grasses (%)	7.05 *
Total cover	
Bare soil	4.28*

**Appendix 4.F** Statistic result for ecophysiological measurement per specie between sites Differences among species were established by a post hoc Tukey-B test at  $P < 0.05$ .  $N = 6$  individual per site \*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ .

Species	F-value
<i>Q. coccifera</i>	41.68***
<i>R officinalis</i>	38.47***
<i>G alypum</i>	19.05***

**Appendix 4.G** Statistic result for Pearson correlation between growth form (Tall shrub, Dwarf shrub, Tall+dwarf shrub) and some environmental variables (dry days, AI, RW and mean temperature). \*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ .

	Dry days	AI	REW	Mean temperature
Tall shrub	0.19	-0.03	-0.64*	0.21
Dwarf shrub	0.86**	-0.79**	-0.74**	0.87**
Tall + dwarf shrubs	0.61*	-0.49	-0.78**	0.63*

#### 4.7 References

- Alfaro-Sanchez R., Sanchez-Salguero R., De las Heras J., Hernandez-Tecles E., Moya D and Lopez-Serrano F.R., 2015. Vegetation dynamics of managed Mediterranean forests 16 yr after large fires in southeastern Spain. *Applied Vegetation Science*. 18:272-282.
- Allen R., Pereira L., Raes D., Smit., M., 2006. *Crop Evapotranspiration: Guidelines for Computing Crop Water Requirements*. Food and Agriculture Organization of the United Nation (FAO), Rome, Italy. p. 56.
- Allen, C.D., Breshears, D.D. & McDowell, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest dieoff from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*. 6: 129.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Semerci, A. et al., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Man.* 259: 660-684.
- Bates B.C., Kundzewicz Z.W., Wu S, Palutikof J.P., 2008. *Climate Change and Water*. Technical Paper of the Intergovernmental Panel of Clima Change, pp 210.
- Bautista S., Mayor A.G., Bourakhouadar J., and Bellot J., 2007. Plant Spatial Pattern Predicts Hillslope Runoff and Erosion in a Semiarid Mediterranean Landscape. *Ecosystems*. doi: 10.1007/s10021-007-9074-3.
- Bellot J, Escarré A., 1998. Stemflow and throughfall determination in a resprouted Mediterranean holm-oak forest, and changes by precipitation trends. *Ann. Sci. For. Paris* 55: 847-865.
- Bellot J., Sánchez J.R., Chirino E., Hernandez N., Abdell F and Martinez J.M., 1999. Effect of different vegetation type cover on the soil water balance in semi-arid areas of south eastern Spain. . *Phys. Chem. Earth* 24:353-357.
- Belmonte S., Díaz-Romero A., Bermúdez F., Laguna-Hernández E., 1999. Óptimo de cobertura vegetal en relación a las pérdidas de suelo por erosión hídrica y las pérdidas de lluvia por interceptación. *Papeles de geografía*. 30: 5-30.
- Bochet E., Poesen J and Rubio J. L., 2006. Runoff and soil loss under individual plants of a semi-arid Mediterranean shrubland: influence of plant morphology and rainfall intensity. *Earth Surf. Process. Landforms* 31:536–549. DOI: 10.1002/esp.1351.

- Bonet A., Peña J., Bellot J., Cremades M., Sánchez J.R., 2001. Changing vegetation structure and landscape patterns in semi-arid Spain. In: Villacampa Y, Brebbia CA, Usó JL (eds) Ecosystems and Sustainable Development III. WIT Press, Southampton, pp 377-386.
- Bréda N., Granier A., Aussenac G., 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations. Transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl). *Tree Physiol.* 15:295–306.
- Chirino E., Bellot J., Sánchez J. R., 2011. Daily sap flow rate as an indicator of drought avoidance mechanisms in five Mediterranean perennial species in semi-arid southeastern Spain. *Trees.* 25:593-606. DOI 10.1007/s00468-010-0536-4.
- Chirino E., Bonet A., Bellot J., Sanchez J.R., 2006. Effects of 30-year-old Aleppo pine plantations on runoff, soil erosion, and plant diversity in a semi-arid landscape in south eastern Spain. *Catena.* 65: 19-29.
- Cortina J., Amat B., Castillo V., Fuentes D., Maestre F.T., Padilla F.M., Rojo L., 2011. The restoration of vegetation cover in the semi-arid Iberian southeast. *Journal of Arid Environments.* 75: 1377-1384. doi:10.1016/j.jaridenv.2011.08.003.
- Cortina, J., Bellot, J., Vilagrosa, A., Caturla, R., Maestre, F., Rubio, E., Martínez, J.M. and Bonet, A., 2004. Restauración en semiárido. In *Avances en el Estudio de la Gestión del Monte Mediterráneo.* (V.R. Vallejo y J.A. Alloza, Eds.). Pp. 345-406. Fundación CEAM, Valencia. ISBN: 84-921259-3-4.
- Clarke K.R., Gorley R.N., 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial.* PRIMER-E, Plymouth, 192pp.
- De Luis M., García-Cano M.F., Cortina J., Raventós J., Gonzales-Hidalgo J., Sanchez J. R., 2001. Climatic trends, disturbances and short-term vegetation dynamic in a Mediterranean shrubland. *Forest Ecology and Management.* 147:25-37.
- Del Cacho M and Lloret F., 2012. Resilience of Mediterranean shrubland to a severe drought episode: the role of seed bank and seedling emergence. *CREAF/Unitat d'Ecologia, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona, Spain Plant Biology* ISSN 1435-8603.
- Di Castri F., 1973. Climatographical comparisons between Chile and the western coast of North America. In: Di Castri F, Mooney HA (eds) *Mediterranean-type ecosystems: origin and structure.* Springer, Berlin.

- EUWI – European Water Initiative: Mediterranean groundwater report, technical report on groundwater management in the Mediterranean and the Water Framework Directive. Produced by the Mediterranean Groundwater Working Group, available at: [www.semide.net/initiatives/medeuwi/JP/GroundWater](http://www.semide.net/initiatives/medeuwi/JP/GroundWater) (last access: 9 April 2014), 2007.
- FAO-ISRIC-ISSS., 1998. World Reference Base for Soil Resources. FAO, Roma. Floyd D.A and Anderson J. E (1987) A comparison of Three Methods for Estimating Plant Cover. *Journal of Ecology*. 75: 221-228.
- Frank, D.C., Poulter, B., Saurer, M., Esper, J., Huntingford, C., Helle, G. et al., 2015. Water-use efficiency and transpiration across European forests during the Anthropocene. *Nat Clim Chan*. 5:579-583.
- Faber-Langendoen D and Tester J., 1996. Oak Mortality in sand savanna following drought in east central Minnesota. *Bulletin of the torrell botanical Club*. 120: 248-246.
- Fuentes Yagüe J., Cruz Roche J., 1990. Curso elemental de riego. In: Ministerio de Agricultura, pesca y Alimentación (eds), *Manuales de Capacitación*. Madrid. pp. 3- 21.
- García de la serrana R., Vilagrosa A., Alloza J. A., 2015. Pine mortality in southeast Spain after an extreme dry and warm year: interactions among drought stress, carbohydrates and bark beetle attack. *Trees*. Doi: 10.1007/s00468-015-1261-9.
- Gonzalez-Hidalgo J.C., Peña-Angulo D., Simolo C., Brunetti M., Cortesi N., 2014. Variación espacial de las tendencias de los promedios estacionales de las máximas y de las mínimas en España (1951-2010). En: Fernández-Montes, S. y Rodrigo, F.S. (Eds). *Cambio climático y cambio global*. Publicaciones de la Asociación Española de Climatología (AEC). Serie A, nº9. Almería. ISBN: 978-84-16027-69-9. pp. 99- 108.
- Granier A., 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol*. 3:309-320.
- Greenwood S., Ruiz-Benito P., Martinez-Vilalta J., Lloret F., Kitzberger T., Allen C, Fensham R., Laughlin D., Kattge J., Bonisch G., Kraft N and Jump A., 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/ele.12748.

- Hargreaves G.H., Samani Z.A., 1982. Estimating potential evapotranspiration. Tech. Note. *J. Irrig. Drain E ASCE*. 108: 225-230.
- Herrero A., Castro J., Zamora R., Delgado-Huertas A. and Querejeta J.I., 2013. Growth and stable isotope signals associated with drought related mortality in saplings of two coexisting pine species. *Oecologia*. 173:1613-1624.
- Hill M. O., 1973. "Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences". *Ecology*. 54: 427–432. doi:10.2307/1934352.
- Hinojosa M.B, Parra A, Ramírez D.A, Carreira J, García-Ruiz R, Moreno J., 2012. Effects of drought on soil phosphorus availability and fluxes in a burned Mediterranean shrubland *Geoderma*. 191:61–69.
- IPCC, (2013): Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp, doi:10.1017/CBO9781107415324.
- IPCC, (2014): Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo principal de redacción, R.K. Pachauri y L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 157 pág.
- Joshi C Mohanty B.P., 2010. Physical controls of near-surface soil moisture across varying spatial scales in an agricultural landscape during SMEX02. *Water Resour. Res.* 46, W12503 <http://dx.doi.org/10.1029/2010WR009152>.
- Le Maitre D., Scott D.F and Colvin C., 1999. A review of information on interactions between vegetation and groundwater. CSIR Division of Water, Environment and Forestry Technology, PO Box 320, Stellenbosch 7599, South Africa.
- Liu D., Joan Llusia J., Ogaya R., Estiarte M., Llorens L., Yangd X., Josep Peñuelas J., 2016. Physiological adjustments of a Mediterranean shrub to long-term experimental warming and drought treatments. *Plant Science*. 252: 53–61.
- Llorens., L and Peñuelas., J., 2005. Experimental evidence of future drier and warmer conditions affecting flowering of two co-occurring mediterranean shrubs. *International Journal of Plant Sciences*. 166:235-245.

- Llorens L., Peñuelas J., Estiarte M., 2003. Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*, to experimentally drier and warmer conditions. *Physiologia Plantarum* 119:231-243.
- Maestre F and Cortina J., 2005. Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica*. 27:161-169.
- Maestre F., Bowker M., Puche M., Hinojosa B., Martínez I., Palacios P., Castillo A., Soliveres S., Luzuriaga A., Sánchez A., Carreira J.A., Gallardo A and Escudero A., 2009. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands *Ecology Letters*. 12: 930–941. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01352.x.
- Middleton, N. J and Thomas, D. S. G., 1992. *World Atlas of Desertification: United Nations Environmental Programme*. Edward Arnold.
- 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. *Journal of Arid Environments*. 75: 1302-1309.
- Moutahir H., De Luis M., Serrano-Notivoli R., Touhami I., Bellot, J., 2014. Análisis de los eventos climáticos extremos en la provincia de Alicante, Sureste de España. En: Fernández-Montes, S. y Rodrigo, F.S. (Eds). *Cambio climático y cambio global*. Publicaciones de la Asociación Española de Climatología (AEC). Serie A, nº9. Almería. ISBN: 978-84-16027-69-9. pp. 457-466.
- Peñuelas J., Filella I., 2001. Phenology: responses to a warming world. *Science*. 294:793–795.
- Peñuelas J., Sardans J., Estiarte M., Ogaya R., Carnicer J., Coll M., Barbeta A., Rivas-Ubach A., Llusà J., Garbulsky M., Filella I., 2013. Evidence of current impact of climate change on life: a walk from genes to the biosphere, *Global Change Biol*. 19 : 2303-2338.
- Prieto P., Peñuelas J., Lloret F., Llorens L and Estiarte M., 2009. Experimental drought and warming decrease diversity and slow down post-fire succession in a Mediterranean shrubland. *Ecography*. 32: 623-636. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05738.x.

- Pugnaire F.I., Armas C., Valladares F., 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*. 15: 85-92.
- Raunkiær (1934) *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford University Press.
- Rivas-Martínez., 1983. Pisos Bioclimáticos de España. *Lazaroa*, 5:33-34.
- Roitberg E., Shoshany M., Agnon Y., 2016. The response of shrubland patterns' properties to rainfall changes and to the catastrophic removal of plants in semi-arid regions predicted by Reaction–Diffusion simulations. *Ecological Informatics*. 32 :156-166.
- Ruiz-Yanetti., Chirino E and Bellot., 2016. Daily whole-seedling transpiration determined by minilysimeters, allows the estimation of the water requirements of seedlings used for dryland afforestation. *Journal of Arid Environments*. 124 : 341-351.
- Sardans J and Peñuelas J., 2013. Plant-soil interactions in Mediterranean forest and shrublands: impacts of climatic change. *Plant Soil* 365:1–33 DOI 10.1007/s11104-013-1591-6.
- Sardans J., Peñuelas J., Estiarte M., Prieto P., 2008. Warming and drought alter C and N concentration allocation and accumulation in a Mediterranean shrubland. *Global Change Biology* 14: 2304-2316.
- Stevens J., 1992. *Applied multivariate statistics for the social sciences*, 2nd edition, Lawrence Erlbaum Associates, Publishers, Hillsdale, New Jersey.
- Topp G.C., Davis J.L., Annan A.P., 1980. Electromagnetic determination of soil water content: measurement in coaxial transmission lines. *Water Res.* 16:574-582.
- Toreti A., Desiato F., Fioravanti G., and Perconti, W., 2010. Seasonal temperatures over Italy and their relationship with low-frequency atmospheric circulation patterns. *Climatic Change*. 99:211-227.
- Touhami I., Chirino E., Andreu J.M., Sánchez J.R., Moutahir H., Bellot J., 2015. Assessment of climate change impacts on soil water balance and aquifer recharge in a semiarid region in south east Spain. *Journal of Hydrology*. 527: 619–629.
- Trenberth K.E., Dai A., Van der Schrier G., Jones P.D., Barichivich J., Briffa K.R., 2014. Global warming and changes in drought. *Nat. Clim. Chan.* 4:17–22.
- Usodomenech J.L., Villacampaesteve Y., Stubingmartinez G., Karjalainen T., Ramo M.P. 1995. MARIOLA: a model for calculating the response of Mediterranean



- bush ecosystem to climatic variations. *Ecological Modelling*. 80: 113-129.
- Vallejo V.R (Ed.) 1997. La restauración de la cubierta vegetal en la comunidad Valenciana. CEAM-Generalitat Valenciana. Valencia. 601pp.
- Vila-Cabrera A., Martínez-Vilalta J., Galiano L. and Retana J., 2013. Patterns of forest decline and regeneration across Scots pine populations. *Ecosystems*. 16:323–335.
- Vilagrosa A., Hernández E.I., Luis V.C., Cochard H., Pausas J.G., 2014. Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytol.* 201; 1277-1288. DOI:10.1111/nph.12584.
- Vilagrosa A., Morales F., Abadía A., Bellot J., Cochard H., and Gil-Pelegrin, E., 2010. Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf level processes in two Mediterranean drought-resistant species. *Environ Exp Bot.* 69: 233-242.
- Wessel W.W, Tietema A, Beier C, Emmett B.A, Peñuelas J, Riis-Nielsen T., 2004. Qualitative ecosystem assessment for different shrublands in western Europe under impact of climate change, *Ecosystems*. 7:662–671.
- West A.G, Dawson T. E, February E. C, Midgley G. F, Bond W. J. and Aston T. L., 2012. Diverse functional responses to drought in a Mediterranean-type shrubland in South Africa *New phytologist* 195: 396–407 doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04170.x.

## **CAPITULO 5.**

**BALANCES HIDRICOS EN EL ÁREA DE RECARGA DE CUATRO  
ACUÍFEROS EN FUNCIÓN DE LA CUBIERTA VEGETAL DE MATORRAL  
MEDITERRANEO Y PINAR DE REPOBLACION.**

Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

## **Balances hídricos en el área de recarga de cuatro acuíferos en función de la cubierta vegetal de matorral mediterráneo y pinar de repoblación.**

### **Resumen**

En el sur este de España, las reservas de agua subterránea están sujetas a una explotación intensiva y poca precipitación anual para su renovación. Esta región ha sido identificada como altamente vulnerable a la aridez proyectada por los modelos de cambio climático. Un futuro sostenible dependerá de la habilidad para manejar las demandas de la población y la estabilidad de los ecosistemas, especialmente en lo referente al manejo del recurso agua y de la vegetación. Este trabajo tiene como objetivo estimar los principales flujos hídricos a escala de parcela en función de dos tipos de cubierta de vegetación (matorral mediterráneo y pinar de repoblación) y su extrapolación a paisaje ó área de recarga de cuatro acuíferos a lo largo de un gradiente climático de la provincia de Alicante. En cada zona de estudio se identificaron las propiedades del suelo y se caracterizó la vegetación. Durante tres años hidrológicos (2012/15) se monitorearon las condiciones climáticas y la humedad del suelo. Con dicha base de datos se evaluó la bondad de ajuste del modelo ecohidrológico HYDROBAL para estimar los flujos hídricos. El modelo se calibro y valido comparando valores de humedad del suelo observados vs valores estimados por el modelo para cada zona. Se logró un excelente ajuste del modelo a escala diaria. Los resultados indicaron que la vegetación ejerce un papel muy importante en la distribución del agua en los ecosistemas. La recarga disminuyó drásticamente en todas las zonas en un año con pocas entradas por precipitación. En un año lluvioso el porcentaje de recarga fue mayor en áreas con menor cobertura de vegetación. En contraste, las zonas con una elevada cobertura, mostraron menor precipitación neta y; en consecuencia menor recarga del acuífero. Situación que podría agravarse dada la aridez proyectada por los modelos de cambio climático para esta región.

**Palabras clave:** Dinámica hídrica, papel de la vegetación, humedad del suelo, recarga de acuíferos, HYDROBAL.

## 5.1. Introducción

En las zonas áridas de la cuenca Mediterránea, en especial del sur este de España, la disponibilidad de agua es fundamental y es un factor limitante tanto para el desarrollo socioeconómico como para la regulación de los procesos naturales. Desafortunadamente, es una de las zonas más vulnerables a la pérdida de biodiversidad y desertificación (Fons-Esteve y Páramo, 2003). Esta región se caracteriza por tener pocas entradas por precipitación combinada con tasas de evapotranspiración que pueden sobrepasar el 80% de la precipitación, lo que conlleva al aumento en el uso intensivo de las reservas de agua subterránea (Andreu et al.2011), que constituyen una fuente importante de agua dulce. La situación actual podría agravarse debido al aumento previsto en la frecuencia e intensidad de sequías en esta región (Barberá et al., 2009; IPCC 2013; Moutahir et al 2014).En este contexto, la estimación del balance hídrico provee información importante en términos del manejo y uso efectivo del recurso agua (Ries et al 2015).

La provincia de Alicante se localiza en la costa Mediterránea al sureste de la península Ibérica, es considerada como uno de los sitios más afectados por la degradación del suelo y en alto riesgo de desertificación (García de la Serrana et al 2015). Su clima se caracteriza por altas temperaturas en verano y escasas precipitaciones durante todo el año, de las cuales una parte importante ocurren de manera torrencial. La precipitación media anual (periodo 1953-2013) varía en la provincia desde más de 850 mm en el Norte a 250 mm en el Sur. Dando lugar a un marcado gradiente climático que va desde subhúmedo pasando por seco hasta semiárido (Rivas-Martínez; 1983). En esta región, la escasez de las precipitaciones impide la existencia de una cobertura vegetal continua, por el contrario, predominan las formaciones abiertas con manchas de vegetación dispuestas en una matriz de suelo desnudo (Puigdefábredas 1996). La cubierta de vegetación es mayor al Norte y va disminuyendo hacia el Sur, representada por vegetación nativa formada por parches de matorral esclerófilo de densidad baja-media, espartales dominados por *Stipa tenacissima* (Bonet et al., 2001) y grandes extensiones de superficie forestal caracterizadas por repoblaciones monoespecíficas de pino Carrasco (*Pinus halepensis Miller*) (Vallejo, 1996; Cortina et al., 2004).

En las zonas áridas, tanto la variabilidad climática como el tipo de cubierta de vegetación tienen un efecto combinado muy importante en la regulación de los principales flujos hídricos y en la recarga de acuíferos (Bellot et al, 1999; Scanlon et al.,

2006; Mishra y Singh, 2010), siendo la vegetación un factor importante en la regulación del agua que llega al suelo. Sin embargo, una elevada cubierta de vegetación con gran estratificación, puede incrementar las pérdidas de lluvia por interceptación y como consecuencia disminuir el flujo de los ríos y la recarga de los acuíferos (Birod and Vallejo, 2011). Se requiere una cubierta de vegetación que proteja al suelo contra la erosión (Yildiz y Barros, 2007), evite fuertes escorrentías, y a la vez favorezca la infiltración del agua en el suelo. En este contexto, las plantaciones con pino han sido cuestionada en diversos estudios (Bellot 2001; Derak et al., 2014). Su efecto favorable en cuanto a la protección del suelo es justificable pero el estudio de su impacto en la dinámica hídrica especialmente en la recarga de los acuíferos, aun es abordado (Bellot et al., 1999, Chirino, 2003; Vallejo et al 2012). En materia de gestión sostenible y planificación de los recursos hídricos en estas zonas, una de las principales preocupaciones consiste en, lograr la estabilidad entre las demandas de la población (agua proveniente de acuíferos y manantiales (*Blue Water*)) y la estabilidad de los sistemas naturales (agua retenida y utilizada por la vegetación (*Green Water*)) (Vilagrosa et al, 2008; Bellot et al, 2004; David et al., 2011). Para ello, es necesario considerar los flujos hídricos influenciados por la estructura de la vegetación, tales como la interceptación (Molina and del Campo, 2012, Del campo et al., 2014) y la evapotranspiración (Ungar et al., 2013).

Hoy en día, va en incremento el número de estudios que utilizan modelos hidrológicos tanto para comprender los flujos del ciclo hidrológico y para predicción en hidrología, como para analizar la distribución espacial y temporal de la humedad en el suelo y evaluar el estrés hídrico de la vegetación, entre otros (Delgado et al., 2010; Wang et al. 2012). Sin embargo, los flujos hídricos son normalmente difíciles de estimar, debido a la necesidad de un conjunto de variables específicas, referentes a clima, geología, geomorfología, vegetación, propiedades y usos del suelo de la localidad (Aguilera and Murillo 2009). Las estimaciones pueden hacerse tanto a escala diaria (Arnold et al., 1998; Bellot et al., 1999, 2001; Chirino, 2003; Arnold and Fohrer, 2005; Samper et al., 2007) como mensual (Andreu et al, 2010; Martínez-Santos and Andreu, 2010). En zonas áridas dado que la recarga de acuíferos es pequeña y alcanza volúmenes considerables únicamente en años muy lluviosos (precipitación total > promedio histórico) se considera conveniente la modelización de los flujos hídricos a escala diaria (Healy and Scanlon 2010).

Como contribución al creciente interés en el conocimiento de las zonas áridas Mediterráneas, tan frágiles y en riesgo de desertificación, a partir de los antecedentes descritos, nos preguntamos si ¿existen diferencias en los flujos hídricos, entre zonas de la provincia de Alicante, como consecuencia del gradiente pluviométrico?. Bajo la hipótesis de que diferentes tipos de cubierta de vegetación determinan los flujos del balance hídrico a escala de parcela. Y que de dichos flujos, la recarga también es determinada por el volumen de agua que entra al sistema por precipitación. Este estudio se plantea estimar el balance hídrico a escala de parcela en función de dos tipos de cobertura, el matorral mediterráneo y el pinar de repoblación antigua y su extrapolación a paisaje ó área de recarga de cuatro acuíferos, a lo largo de un gradiente climático en la provincia de Alicante. Para ello se utilizó el modelo HYDROBAL. Dicho modelo ha sido aplicado con éxito durante la última década y validado en estudios previos mediante la comparación con datos observados de humedad del suelo (Touhami et al., 2013; 2014; Chirino 2015; Manrique et al., 2017). Este estudio es importante porque documenta claramente como el agua es distribuida en función de dos tipos de vegetación a diferentes escalas temporal y espacial, lo cual es relevante para el manejo de dicho recurso en la zona.

## **5.2. Material y métodos**

### **5.2.1 Área de estudio**

El área de estudio está localizada en la provincia de Alicante (Sur este de España) (Fig. 5.1). Para representar los diferentes acuíferos de la provincia, se seleccionaron cuatro zonas experimentales, cada una de ellas, ubicada en el área de infiltración de un acuífero kárstico que proveen de agua a los pueblos cercanos (Tabla 5.1). Las cuatro zonas se localizan a lo largo de un gradiente climático que se extiende desde semiárido a subhúmedo (300mm y 610mm de precipitación media anual, respectivamente (Rivas-Martínez, 1983)) (Tabla 5.1). Dichas zonas son conocidas con el nombre de “Ventós”, “Águilas”, “Cabeçó d'or” y “Mela” (Fig. 5.1, Tabla 5.1).

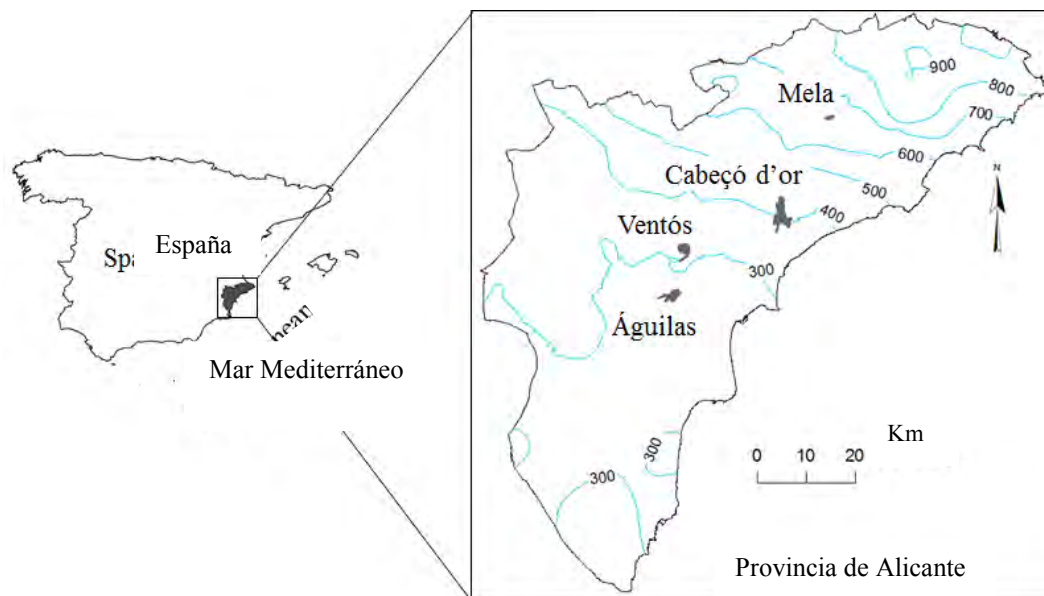


Fig 5.1. Mapa de localización de las áreas de estudio en la provincia de Alicante. Las líneas azules representan isoyetas cada 100 mm. Precipitación media anual para el período 1953-2012.

La zona donde se registra la mayor precipitación media anual es MEL con 651 mm seguida por CAB, VEN y SAG con 397, 311 y 299 mm respectivamente (período de 1961 a 2013) (Fig. 5.2). La precipitación presenta gran variación mensual en las cuatro zonas. VEN y SAG presentan cinco meses bajo déficit hídrico, mientras CAB y MEL presentan tres meses (Fig. 5.2). En relación a la temperatura media anual en MEL y CAB se registran valores de 12.44 °C y 14.26 °C, respectivamente; mientras en SAG y VEN la temperatura media anual es mayor a 17 °C (Tabla 5.1, Fig. 5.2). De los cuatro acuíferos, CAB presenta la mayor superficie del área de infiltración (993 ha) y MEL la menor (Tabla 5.1).

**Tabla 5.1.** Caracterización geográfica y climática (Rivas-Martínez, 1983) para cada zona de estudio.

Nombre del acuífero	Ventós-Castellar	Águilas	Cabeço d'or	Beniardà-Polop norte
Abreviación	VEN	SAG	CAB	MEL
Latitud (N)	38°28'	38°23'	38° 30'	38°42'
Longitud (W)	0°36'	0°38'	0°24'	0°16'
Pueblo más cercano	Agost	Alcoraia	Busot	Abdet
Altitud (m.s.n.m)	550	450	600	1050
Clasificación climática	Semiárido	Semiárido	Seco	subhmedo
Temperatura media anual(°C)	17.5	17.1	14.3	12.4
Precipitación media anual (mm)	310	298	397	651
Superficie de la zona de infiltración (ha)	493.32	383.88	993.19	124.21



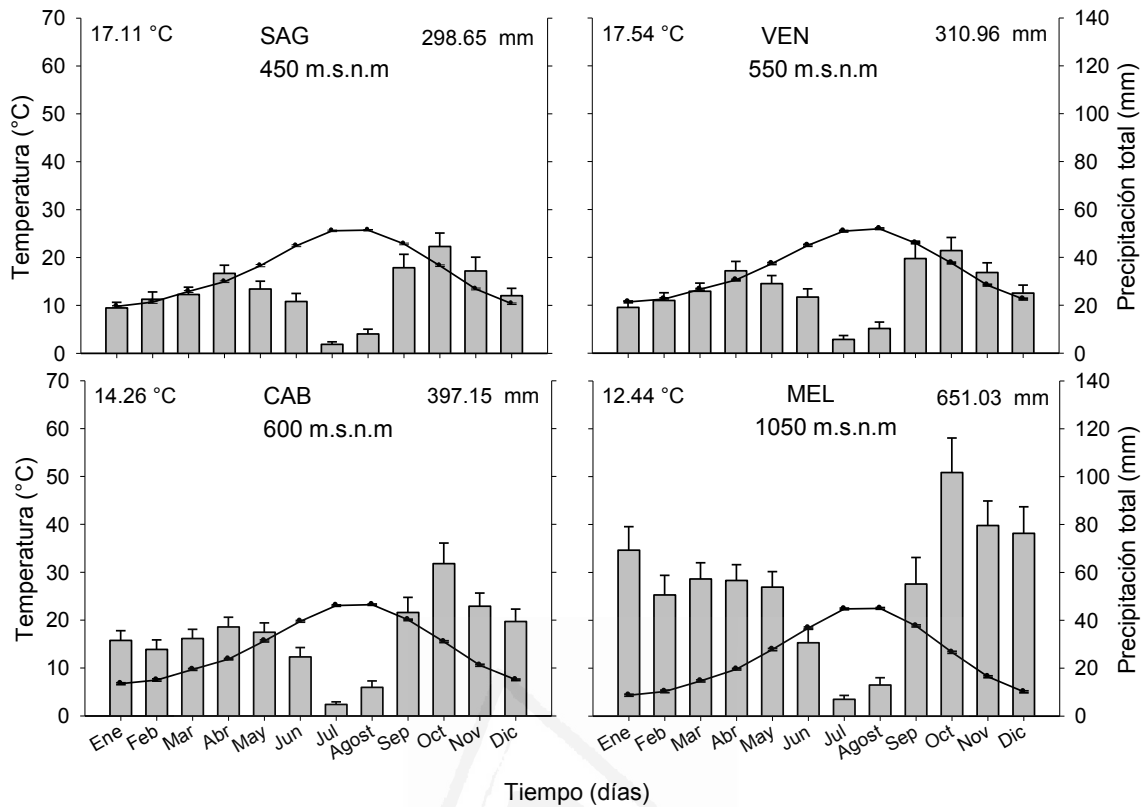


Fig. 5.2. Diagramas climáticos de las cuatro zonas de estudio. Valores medios anuales de Temperatura y Precipitación para el periodo 1951-2013.

## 5.2.2 Dinámica hídrica (modelo, datos, parámetros y validación)

### 5.2.2.1 Modelo HYDROBAL

Con el propósito de estimar las magnitudes de los principales flujos hídricos en cada zona de estudio, se utilizó el modelo ecohidrológico HYDROBAL (Hydrological Balance) de Bellot y Chirino (2013). Para ello, en cada zona se consideró a escala de parcela, la cobertura de matorral mediterráneo y pinar antiguo de reforestación, y su extrapolación a paisaje ó área de recarga, bajo las condiciones climáticas de tres años hidrológicos (octubre 2012 - septiembre 2015).

HYDROBAL, es un modelo determinístico con resolución diaria que permite integrar procesos climáticos, características de la cobertura de vegetación y propiedades del suelo para estimar balances hídricos. Las variables de entrada al modelo son la precipitación diaria (mm), temperatura diaria del aire (media, mínima, máxima, °C),

parámetros del suelo (capacidad de campo (%), punto de marchitez permanente (%), porosidad total ( $\text{cm}^3$ ), profundidad (mm), humedad inicial y humedad máxima durante el período de estudio (%)), y características de la vegetación (especies dominantes, cobertura (%) y estructura vertical). Como variables de salida el modelo estima: la interceptación (Int, mm), precipitación neta (Pnt, mm), la evapotranspiración de referencia ( $ET_o$ , mm), la diferencia en el contenido de agua en el suelo ( $Das$  = humedad inicial-humedad final, %), evapotranspiración real ó actual ( $ET_a$ , mm), escorrentía superficial ( $E_s$ , mm) y percolación profunda que se considera como recarga del acuífero (R,mm) (Fig. 5.3). Con dichas salidas del modelo, se estimó el *Green water* (GW) que hace referencia a la fracción de agua de lluvia correspondiente a los flujos de vapor emitidos a la atmosfera. Dichos flujos de vapor están compuesto por la transpiración de la vegetación y la evaporación, bien sea por evaporación directa desde el suelo o evaporación del agua que queda atrapada en la vegetación ó Int (Falkenmark and Rockström, 2005). Por otra parte, se calculó el *Blue Water* (BW) definida como la fracción de agua de lluvia formada por la  $E_s$  y la percolación profunda o que es considerada como R (Biroty Gracia, 2011).

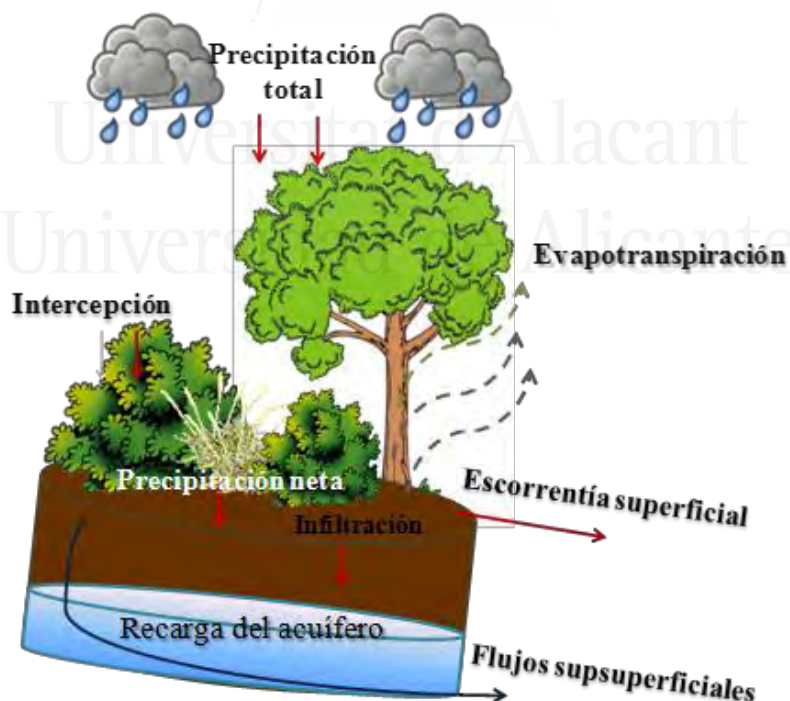


Fig. 5.3. Esquema de los principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL

El modelo HYDROBAL a partir de la precipitación total, considerando el porcentaje de cobertura y estructura de la vegetación, estima la cantidad de precipitación que es interceptada por la vegetación (Int) y que se evapora directamente, mientras que otra parte del agua llega al suelo por escorrentía cortical y transcolación a través de la vegetación. Para ello, utiliza ecuaciones obtenidas en estudios previos y reportadas por Derouiche (1996), Belmonte and Romero (1998), Abdelli (1999) y Bellot and Chirino (2013). Partiendo de dicho flujo se estima la fracción de la precipitación que llega al suelo (Pnt).

Tomando en cuenta el volumen de Pnt, el modelo calcula la  $E_s$  y la infiltración rápida y directa que contribuye a la R. A partir del contenido de agua disponible en el suelo, se estiman las salidas de agua por  $ET_a$  (agua evaporada desde suelo más el agua utilizada por las plantas). El modelo permite utilizar diferentes datos para su calibración y validación (Véase apartado 2.2.6), en este estudio se utilizan datos de humedad del suelo bajo cada tipo de cubierta. El esquema funcional del modelo se presenta en la Fig 5.4 y una descripción detallada se encuentra en Bellot y Chirino (2013).

Las estimaciones de los flujos hídricos se realizan a escala de parcela (10x10), y se expresan para  $1 \text{ m}^2$  de superficie ocupada por cada tipo de vegetación estudiado. Para las estimaciones a escala de paisaje, se utiliza la función HYDROBAL-WATERSHED. Esta función realiza el cálculo para toda la superficie de recarga del acuífero utilizando la media ponderada de los flujos estimados a escala de parcela para cada tipo de cobertura, suelo y condiciones ambientales en función de la superficie que ocupa cada tipo de vegetación en dicha área de recarga del acuífero.

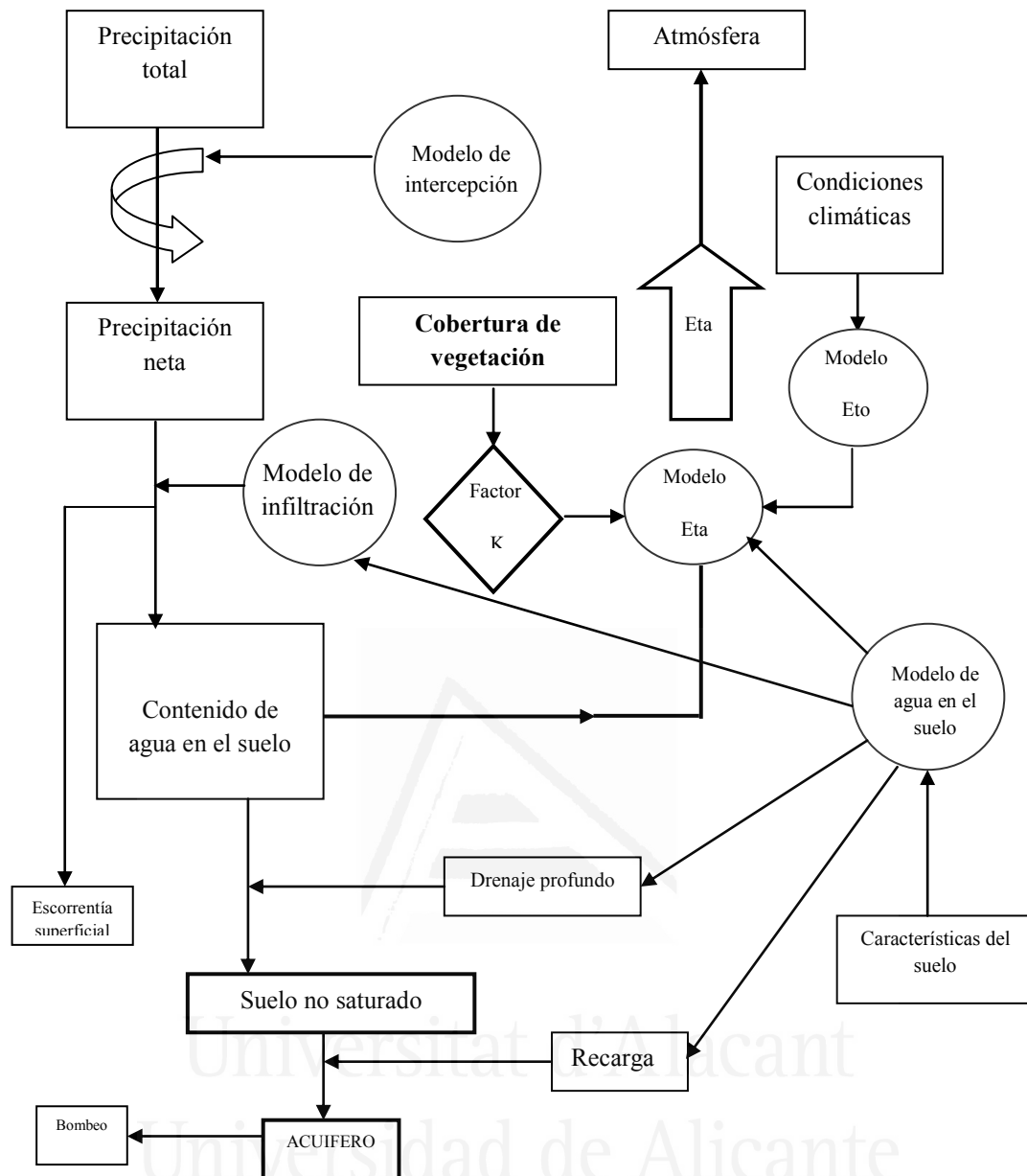


Fig 5.4. Esquema funcional del modelo ecohidrológico HYDROBAL (adaptado de Bellot et al 1999; Bellot y Chirino 2013).

### 5.2.2.2 Datos climáticos

Con el fin de proporcionar al modelo los datos climáticos de entrada, se realizó un registro del clima local en cada zona durante el periodo de estudio (tres años hidrológicos 2012-2015). Para ello, se realizó un seguimiento de la precipitación con un pluviómetro (II, Davis Instruments Corp; Hayward, CA, USA) conectado a un datalogger (HOBO pendant event Onset Computer Corporation, Inc. Southern MA,

USA). Cada hora se registró la temperatura del aire (°C) y humedad relativa del aire (%) con dos sensores por zona (HOBO datalogger U23 Pro v2, Onset Computer Corporation, Inc. Southern MA, USA). La evapotranspiración de referencia ( $ET_0$ ) se calculó con la ecuación propuesta por Hargraves y Samani (1982). En algunos casos fue necesario completar la base de datos, utilizando datos de temperatura y precipitación de la Agencia Estatal Meteorológica (AEMET), correspondientes a la estación meteorológica más cercana a cada zona de estudio (Anexo 5.A).

### 5.2.2.3 Parámetros del suelo

Con el objetivo de proporcionar al modelo los parámetros del suelo necesarios, se determinaron las propiedades físicas del suelo (clase textural, materia orgánica, densidad aparente y porosidad total) bajo cada matorral y pinar en cada zona. Para ello, se realizó, en un laboratorio externo (Laboratorio ESCUREDO), un análisis textural de una muestra compuesta, representativa de cada suelo. La capacidad de campo se estimó utilizando los resultados de dicho análisis textural mediante la ecuación de Fuentes y Cruz (1990), apropiada para suelos cálcicos de zonas semiáridas. El punto de marchitez se consideró como la humedad del suelo mínima registrada durante los años de medida. En la Tabla 5.2 se presentan los parámetros del suelo que fueron utilizados en el modelo y que regulan su capacidad de almacenamiento de agua para cada tipo de vegetación y zona en estudio.

Tabla 5.2. Parámetros del suelo utilizados en el modelo, correspondiente a las principales propiedades del suelo en las zonas de estudio y tipos de cubierta de vegetación. Abreviaciones: Cc: Capacidad de campo; Pm: Punto de marchitez, P: Porosidad, Prof: profundidad, MO: materia orgánica.

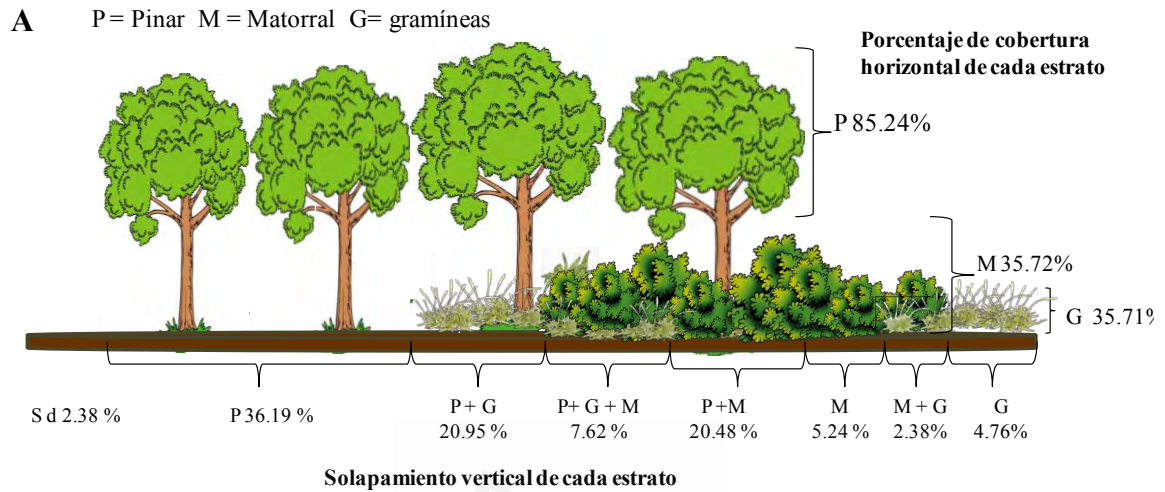
Propiedades del suelo	VEN		SAG		CAB		MELA	
	matorral	pinar	matorral	pinar	matorral	pinar	matorral	pinar
Clase textural	Franca arcillosa	Franca-arcillosa	Franca	Franca	Franca – arcillosa	Franca-arcillosa	Franca arcillosa	Franca-arcillosa
Cc (%)	22	21	25	20	22	20	24	30
Pm (%)	3.0	4.0	5.0	5.0	5.0	5.0	4.0	8.0
P (%)	41.13	41.50	41.89	47.50	41.15	46.04	43.77	46.08
Prof (cm)	29.5 ± 1.0	29.5 ± 1.1	47.78 ± 3.3	47.8 ± 3.3	40.0 ± 2.1	30 ± 2.1	53.00 ± 5.7	53 ± 5.7
MO	5.08	4.79	5.06	5.97	2.75	6.18	5.97	7.46

#### 5.2.2.4 Datos de humedad del suelo

Con el propósito de ajustar y validar el modelo, se determinó la humedad del suelo en parcelas de matorral y pinar en cada zona de estudio. Durante el periodo de estudio se monitorizó la humedad del suelo ( $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ ) entre 0-20cm de profundidad usando dos métodos: (1) medidas periódicas con el método TDR (Time Domain Reflectometer) (TDR100, Campbell scientific, Inc. Logan, Utah, USA) mediante la instalación de 6 sondas por parcela. (2) medidas horarias mediante monitoreo en continuo usando 8 sensores (10HS Decagon devices, Inc. Pullman, WA, USA) por zona, conectados a un registrador de datos (EM50 Decagon devices, Inc. Pullman, WA, USA). Para tener una medida integral en ambos tipos de cubierta se midió la humedad del suelo bajo parches de vegetación (matorral y pinar) y entre los parches (fuera de cubierta vegetal). En los pinares las medidas de humedad del suelo iniciaron en Octubre 2012 mientras que en áreas de matorral iniciaron en mayo 2013.

#### 5.2.2.5 Parámetros de la composición y estructura de la vegetación

Las estimaciones de los principales flujos hídricos, se realizaron en función de dos tipos de formaciones vegetales: (1) matorral mediterráneo y (2) pinares de antiguas repoblaciones de “Pino Carrasco” (*Pinus halepensis* Miller) con un sotobosque de matorral. En primavera de 2012, en las cuatro zonas de estudio definidas por el gradiente climático (Tabla 5.1), se delimitaron tres parcelas de  $100 \text{ m}^2$  ( $10 \times 10$ ) en cada matorral y pinar. Con el fin de caracterizar cada tipo de cobertura, en cada parcela se definió un transecto de 15 m de largo sobre su diagonal. A lo largo de cada transecto se realizó un inventario de especies y se determinó la estructura vertical y horizontal la vegetación (Fig 5.5 A). Los datos de la caracterización de la vegetación (composición de especies y porcentaje de cobertura) fueron utilizados como parámetros del modelo hidrológico para estimar los flujos hídricos a escala de parcela (Fig. 5.5 B), y su extrapolación al área de recarga. Sin embargo, para el área de recarga, las características de otros usos del suelo presentes (espartales, cultivos abandonados, suelo desnudo), se definieron en base a resultados reportados por Chirino (2003). La superficie ocupada por matorral y pinar en el área de recarga se estimó utilizando los mapas del Sistema de Información sobre Ocupación del Suelo de España (SIOSE, 2005) para cada zona de estudio.



**B**

Bare Soil:	2.38
Especie	Cobertura
Grass	4.76
Shrub	5.24
Jo	2.86
Pl	0.48
Ro	1.90
Shrub+Grass	2.38
Ro+Grass	2.38
Pine	36.19
Pine+Grass	20.95
Pine+Shrub	20.48
Ph+Em	2.38
Ph+Jo	9.52
Ph+Pl	2.38
Ph+Qc	0.95
Ph+Ro	4.76
Ph+Tv	0.48
Pine+Shrub+Grass	7.62
Ph+Em+Grass	0.48
Ph+Jo+Grass	1.90
Ph+Pl+Grass	2.86
Ph+Ro+Grass	1.90
Ph+Tv+Grass	0.48
<b>Total general</b>	<b>97.62</b>

Bare soil = suelo desnudo  
Grass = Gramíneas  
Shrub = Matorral  
Pine = pinar  
Jo = *Juniperus oxycedrus*  
Em = *Erica multiflora*  
Ro = *Rosmarinus officinalis*  
Pl = *Pistacia lentiscus*  
Tv = *Thymus vulgaris*  
Qc = *Quercus coccifera*

Fig. 5.5. A. Ilustración de la estructura vertical y horizontal de la vegetación. B. Esquema que ejemplifica como se utilizan los datos de la caracterización en el modelo HYDROBAL.

### 5.2.2.6 Calibración y validación del modelo

Una asunción importante del modelo HYDROBAL, consiste en la determinación de un indicador de la capacidad de transpiración de cada tipo de cubierta vegetal en función de la cobertura, estructura, y disponibilidad de agua en el suelo. Dicho indicador es llamado coeficiente de evaporación ó factor "k" y se usa para ajustar y calibrar el modelo (Bellot and Chirino 2013). El factor "k" es un parámetro empírico, que integra las características estructurales y ecofisiológicas de la vegetación (Specht et al., 1972; 1993). En HYDROBAL es un factor dinámico que cambia diariamente en un rango que va desde un valor mínimo ( $K_{\min}$ ) para los días más secos y un valor máximo ( $K_{\max}$ ) para los días más húmedos. En este trabajo, se definió el factor k ( $K_{\min}$  y  $K_{\max}$ ), como los valores que produjeron el mejor ajuste entre los datos estimados por el modelo y los datos de humedad del suelo observados. Esta operación se repitió para cada tipo de vegetación y zona de estudio hasta conseguir el mínimo error de predicción. El modelo realiza dicho proceso mediante simulaciones de Montecarlo minimizando el error cuadrático medio (ECM) entre ambos valores (Estimados y observados). Dadas las diferencias en el inicio de toma de datos de humedad del suelo en ambos tipos de cobertura, para los matorrales la serie de datos utilizada para calibración comprende el periodo Mayo 2013- Septiembre 2014 (17 meses). Para los pinares se utilizaron los datos correspondientes del período Octubre 2012-Septiembre 2014 (24 meses). La validación del modelo se realizó para ambos tipos de cobertura en cada zona, comparando los datos de humedad del suelo simulados con los datos de humedad del suelo observados que no se utilizaron en el paso de calibración (Octubre 2014 - Septiembre 2015). El rendimiento del modelo se evaluó mediante el cálculo de dos índices: El coeficiente de eficiencia del modelo de Nash-Sutcliffe (NSE) (Nash y Sutcliffe, 1970) (ecuación 1) y El ratio de La Raíz del Error Cuadrático Medio (RECM) con observaciones de la desviación estándar (RSR) desarrollado por Moriasi et al., (2007) (ecuación 2).

- El coeficiente de eficiencia del modelo de Nash-Sutcliffe (NSE) (Nash y Sutcliffe, 1970); ecuación (1):

$$NSE = 1 - \frac{\sum_{t=1}^T (\theta_o^t - \theta_s^t)^2}{\sum_{t=1}^T (\theta_o^t - \bar{\theta}_o)^2} \quad (1)$$



Donde:  $\bar{\theta}_o$  es la media diaria observada de humedad del suelo,  $\theta_o^t$  es media de humedad del suelo observada en un tiempo t y  $\theta_s^t$  es la humedad del suelo simulada en el tiempo t.

NSE tiene un rango de  $-\infty$  a 1, siendo el valor optimo NSE =1. Valores entre 0.0 y 1.0 son generalmente reconocidos como niveles aceptables de ajuste (Moriasi et al., 2007).

- El ratio de la RECM con observaciones de la desviación estándar (RSR) desarrollado por Moriasi et al. (2007). Es un modelo estadístico usado para estandarizar la RECM usando observaciones de la desviación estándar; ecuación 2:

$$RSR = \frac{RMSE}{STDEV_o} = \frac{\sqrt{\sum_{t=1}^T (\theta_o^t - \theta_s^t)^2}}{\sqrt{\sum_{t=1}^T (\theta_o^t - \bar{\theta}_o)^2}} \quad (2)$$

Donde:  $STDEV_o$  es la desviación estándar,  $\bar{\theta}_o$  es la media diaria observada de humedad del suelo,  $\theta_o^t$  es la humedad del suelo observada en un tiempo t y  $\theta_s^t$  es la humedad del suelo simulada en el tiempo t. Este índice tiene un rango de 0 a  $+\infty$ , siendo RSR =0 el valor optimo. Los valores próximos a 0 indican buen ajuste (Moriasi et al, 2007).

### 5.2.3 Análisis estadístico

Los datos climáticos tanto históricos como durante el periodo estudiado y los datos de cobertura de vegetación de ambos tipos de formación, se compararon entre las cuatro zonas estudiadas con un ANOVA de un factor utilizando el programa estadístico SPSS, v.13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA). Los principales flujos hídricos estimados por el modelo (Pnt, Int, E<sub>s</sub>, D<sub>AS</sub>, E<sub>t</sub>a y R), se analizaron de varias maneras: 1. ANOVA de un factor para cada flujo (Media±error típico; N=3 años; test a posterior Tukey's HSD. 2. Regresiones lineales entre la Pt y los resultados de las estimaciones de los flujos hídricos de interes. 3. Análisis de componentes principales (PCA), tomando como factores, la pluviometria de cada año, las 4 zonas de estudio y la cobertura total de ambos tipos de vegetación. Para este ultimo análisis se utilizó el programa PRIMER - E Multivariate Statistics for Ecologists (Clarke and Gorley, 2006).

## 5.3 Resultados

### 5.3.1. Estructura y composición de la vegetación

#### 5.3.1.1 Vegetación a escala de parcela

La cobertura del matorral varió entre las zonas de estudio, los resultados indicaron diferencias estadísticamente significativas en el porcentaje de cobertura total y suelo desnudo entre los matorrales a lo largo del gradiente ( $p < 0.01$ ). La menor cobertura de vegetación se encontró en las zonas semiáridas de SAG y VEN con cobertura total de 70 y 57 % respectivamente, mientras que CAB y MEL presentaron cobertura total mayor a 87% (Tabla 5.3). El suelo desnudo ocupó entre 30 y 42 % en VEN y SAG, respectivamente y su porcentaje disminuyó hacia las zonas de CAB y MEL con valores menores a 16% (Tabla 5.3). Respecto a los pinares, los resultados indicaron diferencias significativas ( $p < 0.001$ ) en el porcentaje de cobertura total, cobertura de pinos, cobertura del sotobosque y suelo desnudo a lo largo del gradiente (Tabla 5.3). La cobertura total del pinar con sotobosque fue menor a 89% en CAB y SAG, 93% en VEN, mientras MEL presentó la mayor cobertura total con 98% (Tabla 5.3). La cobertura únicamente de pinos fue mayor en MEL (85%) y menor en VEN (49%). Los pinares estuvieron acompañados de un sotobosque compuesto por una porción pequeña de matorral con gramíneas y herbáceas. En este sentido, el sotobosque de los pinares presentó mayor cobertura en VEN (43%) y CAB (31%) mientras que en MEL ocupó un 12% (Tabla 5.3). CAB y SAG presentaron mayor proporción de suelo desnudo mientras que VEN y MEL su cobertura fue menor a 6% (Tabla 5.3 y 5.4)

Tomando en cuenta el solapamiento de los distintos estratos que existen en cada tipo de vegetación estudiada, se obtuvieron 16 posibles combinaciones que representaron la estructura vertical y horizontal de los pinares y 8 posibles combinaciones que representaron la estructura vertical y horizontal de los matorrales en las zonas de estudio (Tabla 5.4). En el Anexo 5.B y Anexo 5.C se desglosa la cobertura de los matorrales y pinares, respectivamente, en función de la composición de especies y estructura, que se utilizó con el modelo HYDROBAL.

Tabla 5.3. Características de la cubierta de vegetación en el matorral y pinar de cada zona. Resultados del ANOVA de un factor, (media  $\pm$  error típico, N= 3). Los asteriscos indican diferencias significativas en \*\*\* P<0.001; \*\*P<0.01; \*P<0.05.

Características de cada tipo de cubierta / zonas de estudio	VEN	SAG	CAB	MEL	Valor-F
<b>Matorral</b>					
Cobertura total (%)	57.62 $\pm$ 10.18b	70.47 $\pm$ 3.90ab	91.43 $\pm$ 1.65a	84.29 $\pm$ 3.30a	<b>7.80**</b>
Suelo desnudo (%)	42.38 $\pm$ 8.50a	29.53 $\pm$ 2.80ab	8.57 $\pm$ 1.70b	15.71 $\pm$ 3.78ab	<b>9.01**</b>
<b>Pinar</b>					
Cobertura total (%)	93.34 $\pm$ 0.47ab	89.05 $\pm$ 1.72bc	87.14 $\pm$ 1.43c	97.62 $\pm$ 0.47a	<b>16.03***</b>
Cobertura de pinos (%)	49.53 $\pm$ 3.43b	60.48 $\pm$ 5.85b	55.71 $\pm$ 1.65b	85.24 $\pm$ 4.15a	<b>14.85***</b>
Cobertura del sotobosque (%)	43.81 $\pm$ 3.33a	28.57 $\pm$ 5.02ab	31.43 $\pm$ 2.18a	12.38 $\pm$ 4.23b	<b>11.34**</b>
Suelo desnudo (%)	6.66 $\pm$ 0.48bc	10.95 $\pm$ 1.0ab	12.86 $\pm$ 1.3a	2.38 $\pm$ 0.37c	<b>16.03***</b>

Tabla 5.4. Parámetros de vegetación utilizados por el modelo. Los valores corresponden a las 15 posibles combinaciones que representan la estructura vertical de cada tipo de vegetación (matorral y pinar) en cada zonas de estudio.

Clases	Matorral				Pinar			
	VEN	SAG	CAB	MEL	VEN	SAG	CAB	MEL
1-Pinar	-	-	-	-	7.14	11.90	17.14	36.19
2-Pinar + matorral	-	-	-	-	10.48	3.33	8.10	20.48
3-Pinar + gramíneas	-	-	-	-	0.48	1.43	7.62	-
4-Pinar + herbáceas	-	-	-	-	14.29	35.71	10.00	20.95
5-Pinar + gramíneas + herbáceas	-	-	-	-	-	1.43	3.81	-
6-Pinar + matorral + herbáceas	-	-	-	-	16.67	6.19	6.67	7.62
7-Pinar + matorral + gramíneas	-	-	-	-	0.46	-	2.38	-
8-Pinar + matorral + herbáceas + gramíneas	-	-	-	-	-	0.48	-	-
9- Matorral	12.86	22.90	11.43	17.14	20.95	5.24	10.48	5.24
10-Matorral + gramíneas	2.38	0.48	0.95	-	0.95	0.48	3.81	-
11-Matorral + herbáceas	11.90	21.90	48.10	48.57	11.43	5.24	2.38	2.38
12-Matorral + gramíneas + herbáceas	0.48	2.38	1.43	-	-	-	0.95	-
13-Gramíneas	20.48	-	5.24	-	2.38	0.48	12.38	-
14-Herbáceas	6.19	21.43	22.38	18.57	6.67	17.14	0.95	4.76
15-Herbáceas + gramíneas	3.33	-	1.90	-	1.43	-	-	-
16-Suelo desnudo	42.38	30.95	8.57	15.71	6.67	10.95	13.33	2.38
Cobertura total	57.62	70.47	91.43	84.29	93.33	89.05	87.14	97.62

### 5.3.1.2 Vegetación a escala de paisaje ó área de recarga de los acuíferos.

En referencia a la superficie de infiltración que permite la recarga de los acuíferos, CAB presentó la mayor área y MEL la menor (Tabla 5.5, Fig 5.6). Con respecto a los diferentes usos del suelo en cada área de recarga, existen zonas de Pinar, Matorral, Espartal y Otros usos como cultivos abandonados y canteras. En VEN y SAG, dominó el espartal (66-71%), la superficie cubierta por matorral y pinar ocuparon menos del 17 % (Tabla 5.5, Fig 5.6). En CAB, dominó el matorral (75%) mientras que el pinar y espartal ocuparon menos del 7% cada uno. En MEL el matorral ocupó 59% y el pinar 38%. La zona con mayor superficie destinada a otros usos fue CAB (16%) mientras en MEL fue menor al 3% e incluso inexistente en SAG y VEN.

Tabla 5.5. Superficie del área de recarga de cada acuífero y cobertura (%) de cada comunidad de vegetación (pinar, matorral, espartal y otros usos) en dicha superficie.

	VEN		SAG		CAB		MEL	
	ha	%	ha	%	ha	%	ha	%
Pinar	59.20	12	65.26	17	69.52	7	47.20	38
Matorral	83.86	17	61.42	16	744.89	75	73.28	59
Espartal	350.26	71	253.36	66	19.86	2	-	-
Otros usos	-	-	-	1	158.91	16	3.73	3
Total	493.32	100	383.88	100	993.19	100	124.21	100

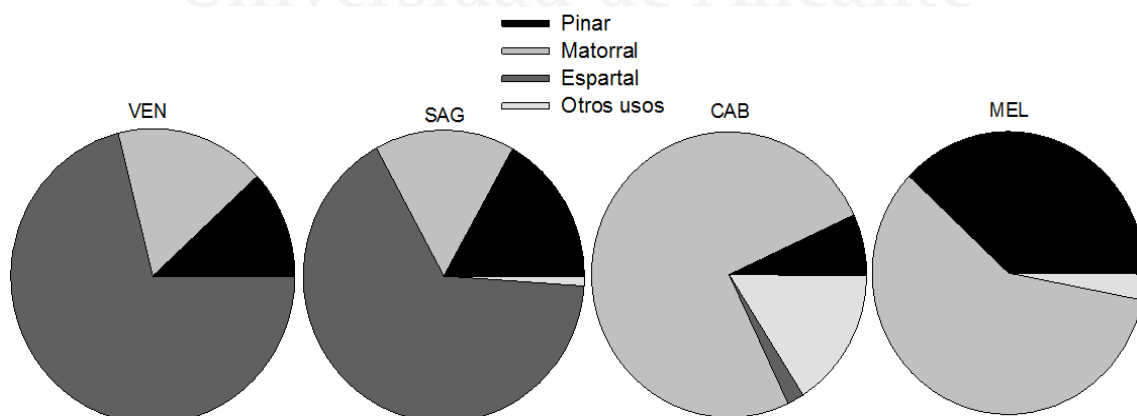


Figura 5.6. Representación de la superficie ocupada por cada tipo de vegetación en el área de recarga de cada zona de estudio (valores en tabla 5.5).

### 5.3.2 Condiciones climáticas respecto a temperatura y precipitación

Los resultados presentaron diferencias significativas en la temperatura ( $p < 0.001$ ) y precipitación media anual ( $p < 0.001$ ) entre las zonas estudiadas indicando que existe un gradiente termo-pluviométrico. La precipitación media anual fue mayor en la zona subhúmeda de MEL y menor en VEN y SAG, CAB presentó valores intermedios (Fig. 5.7 A). La temperatura media anual fue mayor en VEN y SAG y menor en MEL (Fig. 5.7 B).

El clima presentó grandes variaciones de un año a otro en las zonas estudiadas. Durante el periodo estudiado se observó que las zonas presentaron características pluviométricas distintas con gran variación interanual (Fig. 5.7 C). El primer año de estudio (2012/13) fue lluvioso, con una precipitación total entre 30 y 40% mayor que la media histórica en VEN, SAG y MEL, (407, 383 y 894 mm, respectivamente), mientras en CAB fue más cercana a su media histórica con 404 mm (Fig. 5.7 C). Los eventos de precipitación con máximo volumen se registraron durante este primer año con 74.1, 49.5, 42.8 y 82 mm en VEN, SAG, CAB y MEL, respectivamente. Las temperaturas durante el primer año se mantuvieron cercanas al promedio histórico de cada zona (Fig. 5.7 D).

El segundo año (2013/14) fue seco y caliente en todas las zonas, La precipitación total disminuyó entre 33 y 48 % respecto a la media histórica (Tabla 5.1); registrándose una precipitación total de 123 mm en la parte semiárida, 155 mm en CAB y 315 mm en MEL (Fig. 5.7 C). La temperatura media durante este año aumentó entre 1 y 2°C en VEN, SAG y MEL mientras que en CAB fue 3°C mayor (Fig. 5.6 D).

El tercer año de estudio (2014/15) presentó valores más cercanos a los promedios históricos de precipitación y temperatura para cada zona (Fig. 5.7 C y D). Sin embargo, las precipitaciones fueron menores al promedio histórico con volúmenes menores a 236 mm en VEN y SAG, 353 mm en CAB y 425 mm en MEL (Fig. 5.67C).

Respecto al total de eventos de precipitación ocurridos en cada sitio durante el periodo estudiado, un 80, 76 y 73% de los eventos fueron menores a 5 mm en las zonas semiáridas, CAB y MEL, respectivamente. Un 12% de los eventos estuvieron entre 5 y 10 mm en VEN, SAG y CAB, y un 4% en MEL. Sólo el 2% de los eventos fueron mayores a 20 mm en VEN y SAG, porcentaje que aumentó hacia CAB (4%) y MEL (8%).

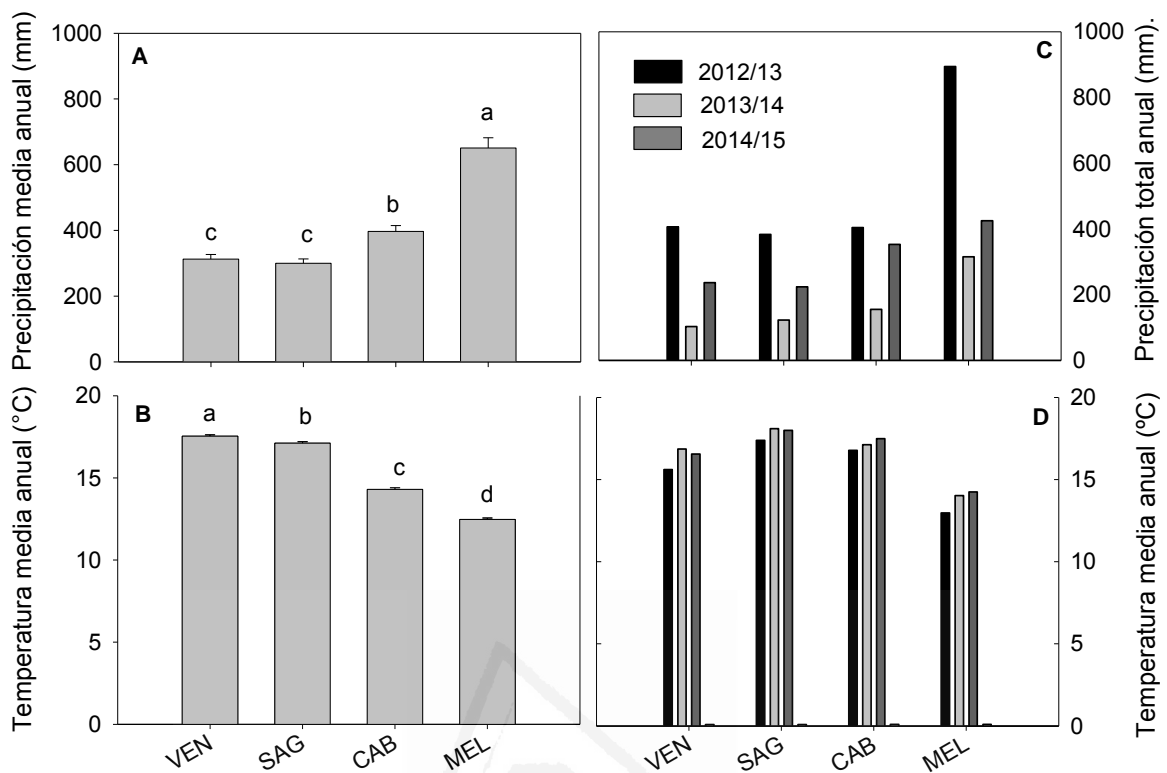


Fig. 5.7. Condiciones climáticas históricas y registradas durante los años estudiados. A y B Precipitación promedio anual (mm) y Temperatura promedio anual (mm) de cada zona, respectivamente. C y D. Precipitación total anual y Temperatura media anual (°C) para los tres años hidrológicos (Septiembre 2012 – Octubre 2015), respectivamente.

### 5.3.3 Humedad en el suelo

La humedad del suelo registrada en las parcelas de matorral y pinar siguió una dinámica lógica reflejando la distribución mensual de la precipitación y llegando a sus valores máximos en las primeras lluvias de la primavera en cada año (Fig. 5.8). Durante los tres años de estudio, los valores medios de humedad para los cuatro matorrales se situaron entre 5 % y 25 %, llegando excepcionalmente a valores mayores a 25% en VEN y MEL. En los pinares los valores de humedad del suelo estuvieron entre 10% y 28%. Durante el año seco (2013/2014) se registraron valores menores de 5% en la mayoría de los casos excepto en el pinar de CAB y MEL (Fig. 5.8). En referencia al matorral y pinar de cada zona, en VEN ambos tipos de coberturas presentaron valores similares de humedad en el suelo, destacando únicamente que durante el año seco (2013/14), después de periodos

de precipitación como diciembre y octubre 2013, la humedad en el suelo del pinar se mantuvo entre un 2 y 5% mayor que en el matorral (Fig. 5.8). En SAG se aprecia de forma continuada en todo el periodo de estudio, que el matorral tiene mayor humedad en el suelo (Fig. 5.8). En CAB bajo ambas coberturas la humedad fue similar durante periodos de precipitación pero en los meses de poca lluvia, el pinar presentó en torno a un 3-4% más de humedad que el matorral (Fig. 5.8). En MEL, durante los tres años, se observa una diferencia más notable en humedad del suelo bajo ambas coberturas. Superando la humedad del suelo del pinar a la del matorral entre un 2y un 7% (Fig. 5.8).

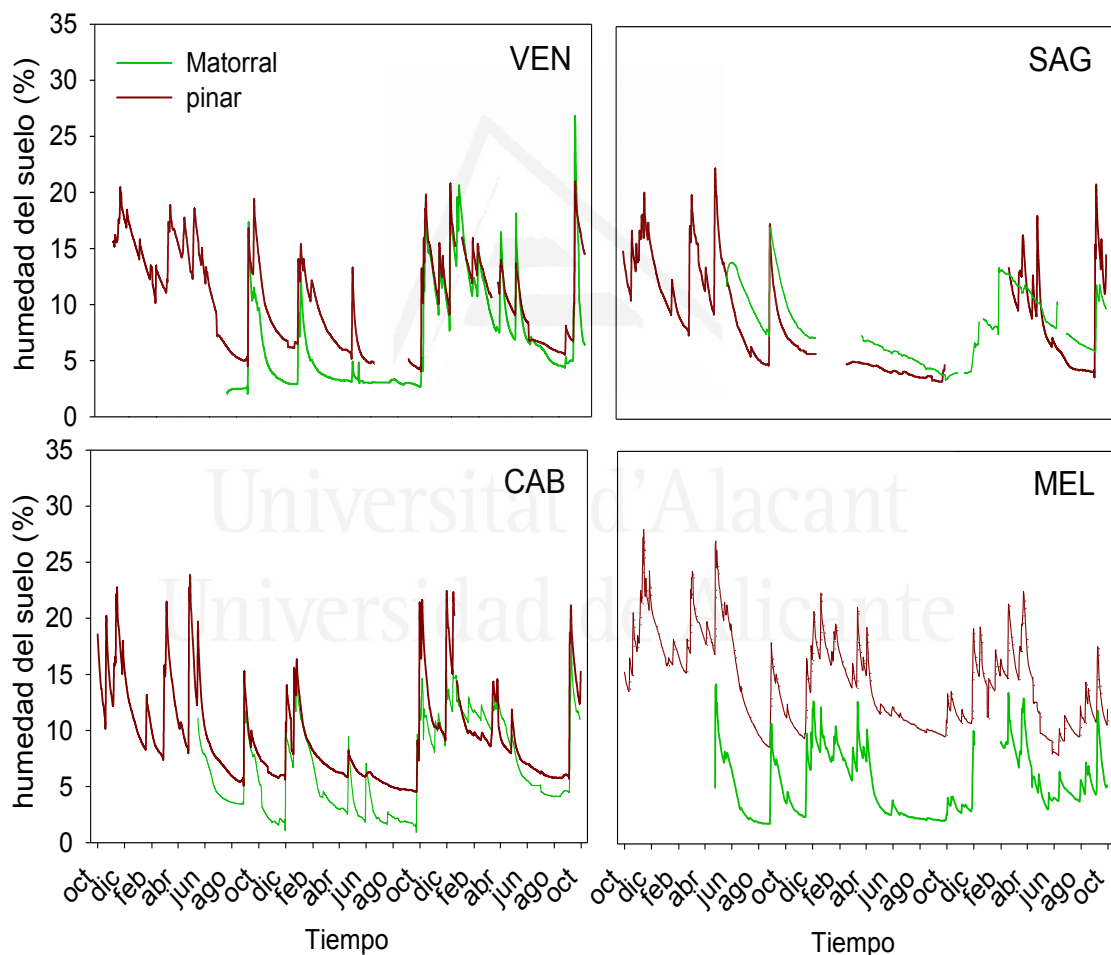


Fig. 5.7. Dinámica temporal de la humedad del suelo para el matorral (línea verde) y pinar (línea roja) de cada localidad. En el eje x se representa el primer día de cada mes con el nombre del mes.

### 5.3.4 Calibración y validación del modelo HYDROBAL

El proceso de calibración permitió estimar para cada zona y tipo de vegetación valores del factor  $k$  ( $k_{\min}$  y  $k_{\max}$ ) que produjeron el mejor ajuste entre los datos estimados por el modelo y los datos observados de humedad del suelo (Tabla 5.6 A, Fig. 5.9). En la Fig. 5.10 se presenta un ejemplo del mejor ajuste logrado en el proceso de calibración con los datos del pinar de MEL; las líneas grises representan múltiples simulaciones realizadas para ajustar el factor “ $k$ ” en un rango entre “ $k$ ” mínimo ( $k_{\min}$ ) y “ $k$ ” máximo ( $k_{\max}$ ).

Los resultados de la validación del modelo indicaron un buen ajuste entre los valores estimados por el modelo y observados de humedad en el suelo, para cada tipo de vegetación y zona, a excepción de algunos picos de humedad (Fig. 5.9). Respecto a la verificación de la eficiencia del modelo; el índice de NSE (Nash –Sutcliffe) indicó niveles aceptables de simulación para todas las zonas, con su mínimo valor para el pinar de SAG y valores entre 0.53 y 0.70 para las demás zonas (Tabla 5.6 B). El índice RSR mostro valores bajos en todas las zonas (entre 0.56 y 0.95) indicando un ECM pequeño y una buena simulación (Tabla 5.6 B).

Tabla 5.6. A. Valores de  $k_{\min}$  y  $k_{\max}$  estimados en el proceso de calibración para ambos tipos de cubierta de vegetación en las cuatro zonas. B. Índices de evaluación de eficiencia del modelo: Nash y Sutcliffe (NSE), Raíz del Error cuadrático medio y RSR (Moriassi et al., 2007) obtenidos para los dos tipos de cobertura en las 4 zonas.

Sitios\ tipo de cobertura	VEN		SAG		CAB		MEL	
	matorral	pinar	matorral	pinar	matorral	pinar	matorral	pinar
<b>A. Calibración</b>								
$k_{\min}$	0.004	0.007	0.001	0.006	0.009	0.007	0.009	0.005
$k_{\max}$	0.09	0.03	0.02	0.02	0.003	0.07	0.085	0.055
<b>B. Índices de verificación</b>								
NSE	0.53	0.68	0.56	0.34	0.58	0.70	0.65	0.57
RECM	2.65	2.14	2.69	3.97	2.16	2.22	2.06	1.98
RSR	0.62	0.57	0.95	0.82	0.65	0.56	0.83	0.63



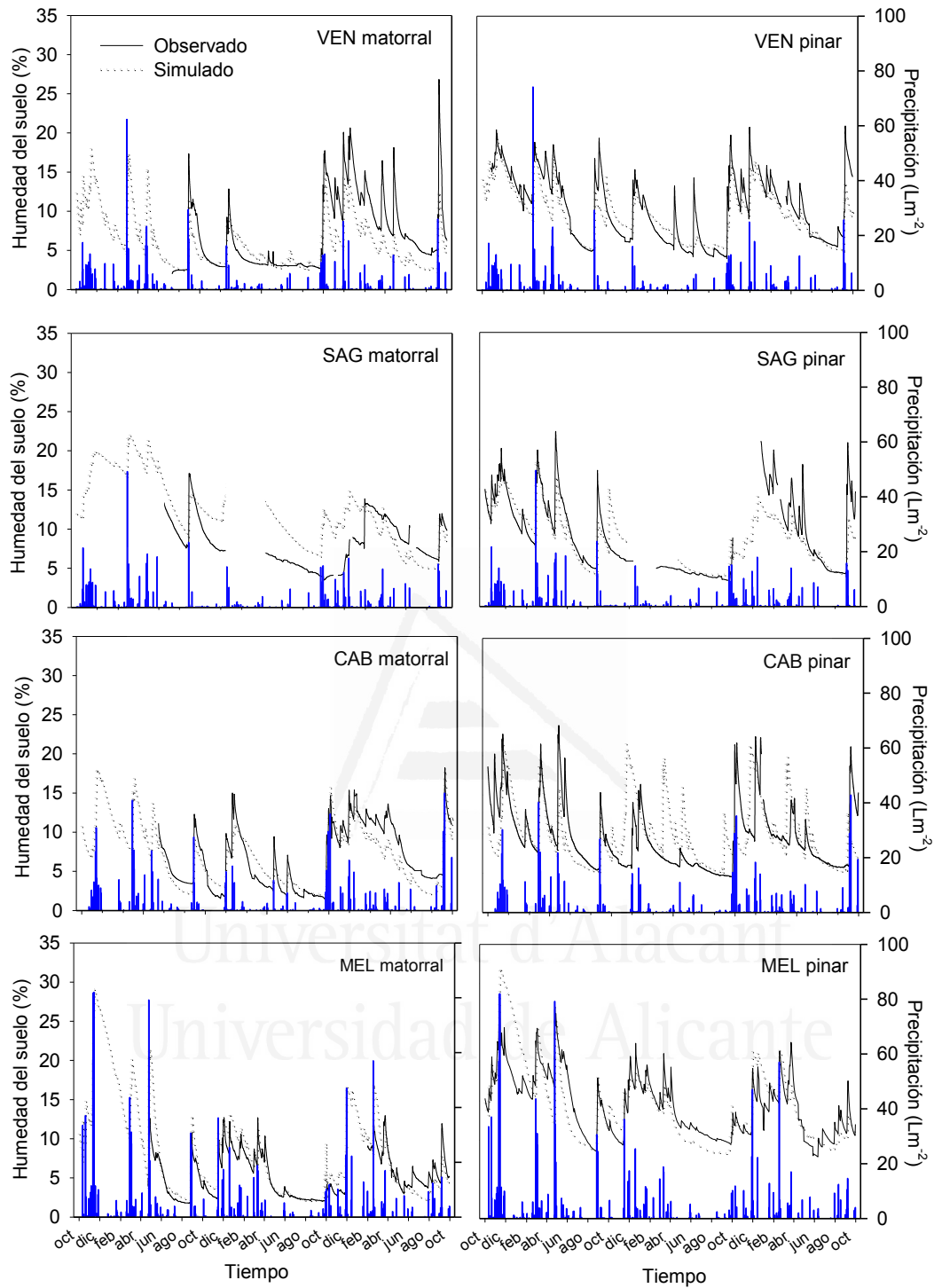


Fig. 5.9. Datos de humedad del suelo estimados por el modelo Vs observados en cada tipo de vegetación y zona de estudio para el periodo de estudio; correspondientes a los resultados del proceso de calibración (datos de los años hidrológicos 2012/13 y 2013/14) y validación (datos del año hidrológico 2014/15). En el eje x se representa el primer día de cada mes con el nombre del mes.

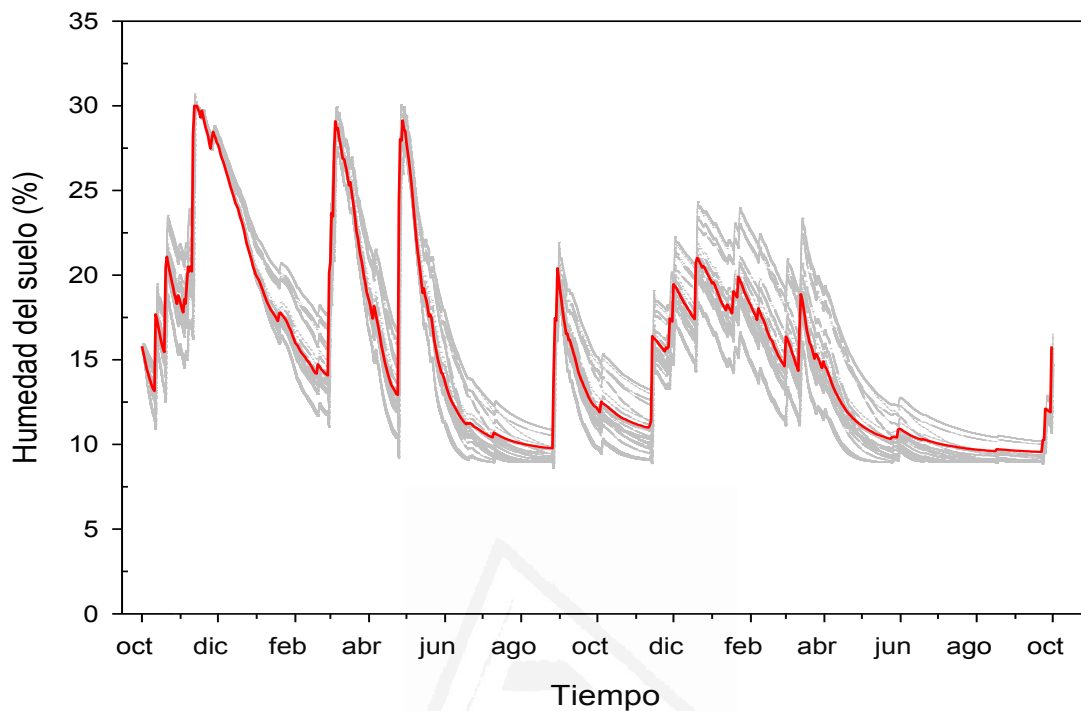


Fig. 5.10 Ajuste del factor “k” en el pinar de MEL. Las líneas grises representan la humedad del suelo estimada por el modelo múltiples veces con diferentes “k” seleccionados aleatoriamente. La línea roja representa el mejor ajuste. En el eje x se representa el primer día de cada mes con el nombre del mes.

### 5.3.5 Balances hídricos a escala de parcela en función del matorral mediterráneo y pinar de repoblación

Las estimaciones realizadas con el modelo a escala de parcela de matorral y pinar, para las cuatro zonas del gradiente durante los tres años hidrológicos, proporcionan resultados para los principales flujos hídricos (Fig. 5.13; Tabla. 5.7 y 5.8). En la Fig. 5.11 y 5.12, se presenta un balance hídrico promedio de los tres años, respecto a un 100% de Pt, para los matorrales y pinares, respectivamente.

La dinámica hídrica en los matorrales, indicó diferencias significativas en la Int promedio de los tres años entre las zonas (Fig 5.11). En CAB y MEL, con cobertura de matorral mayor a 84%; la Int fue mayor, reteniendo entre un 31% (48 mm en CAB) y

17% (156 mm en MEL) de la Pt (Fig. 5.11; 5.13 A, Tabla 5.7). En consecuencia, también hubo diferencias significativas en la Pnt promedio entre zonas. CAB y MEL presentaron valores entre 5 y 10% menores que en VEN y SAG donde la cobertura de matorral fue menor a 70% (Fig.5.13 A, Tabla 5.1 y 5.7). La Es representó un flujo muy pequeño en todas las zonas con valores entre 0.4 % y 0.7% de la Pt (5.13 A, Tabla 5.7). La Eta promedio de los tres años, representó un porcentaje muy importante con diferencias significativas entre las zonas (Fig.5.11), Este flujo fue levemente mayor en VEN y SAG probablemente debido a que estas zonas presentaron mayor superficie de Sd (30-42%) y son zonas donde el porcentaje de eventos menores a 5mm, que tienden a evaporarse rápidamente, fue cercano al 80%. Este flujo estuvo entre un 54 y 66% en las zonas de SAG, CAB y MEL, representando entre 170 mm (MEL) y 252 mm (SAG). En contraste en VEN con una cobertura menor a 58%, la Eta represento entre 65% (66.8mm) y 80% (188.4mm) de la Pt (Fig.5.13 A, Tabla 5.7).

La R promedio de los tres años no presentó diferencias significativas entre los matorrales de las zonas estudiadas (Fig. 5.11, Tabla 5.7). Sin embargo, su comportamiento anual varió entre las zonas (Fig.5.13 A, Tabla 5.7). Durante el año lluvioso, la cobertura de vegetación en VEN, SAG y CAB permitió valores de R similares, cercanos a 24%, mientras en el año más seco la R en estas zonas disminuyó drásticamente a porcentajes entre 2 y 4%, respecto a la Pt (Fig.5.13 A, Tabla 5.7). En MEL con entradas de Pt que duplican a las otras zonas, los porcentajes de R fueron mayores entre un 37% (336 mm) en el año lluvioso y un 10% (31 mm) en el año seco, respecto a la Pt (Fig.5.13 A, Tabla 5.7). En las demás zonas el porcentaje de recarga presento valores similares entre 21 y 24% durante el año lluvioso. Sin embargo, durante el año promedio en VEN y SAG la R disminuyo hasta 2 y 4 % mientras en CAB alcanzo un 19%. El porcentaje de GW en las zonas semiáridas estuvo entre 82 y 94% de la Pt, mientras que en MEL no supero el 81%. CAB presento porcentajes intermedios de GW. VEN y CAB aportaron el porcentaje máximo de BW (24 y 25%) respecto a las demás zonas (Fig.13 C, Tabla 5.7).

Flujos hídricos	Promedio por zona (%)				p-valor
	VEN	SAG	CAB	MEL	
Pnt	84.4±2.2a	77.4±2.1ab	72.6±1.9b	77.0±2.8ab	0.04
Int	15.5±2.2b	22.5±2.1ab	27.3±1.9a	22.9±2.8ab	0.04
Es	0.5±0.1	0.5±0.03	0.5±0.03	0.6±0.04	0.33
Eta	71.5±4.3a	59.0±3.4ab	53.3±2.1b	52.4±2.6b	0.01
R	12.1±6.4	10.9±5.3	15.4±6.3	21.2±8.4	0.72

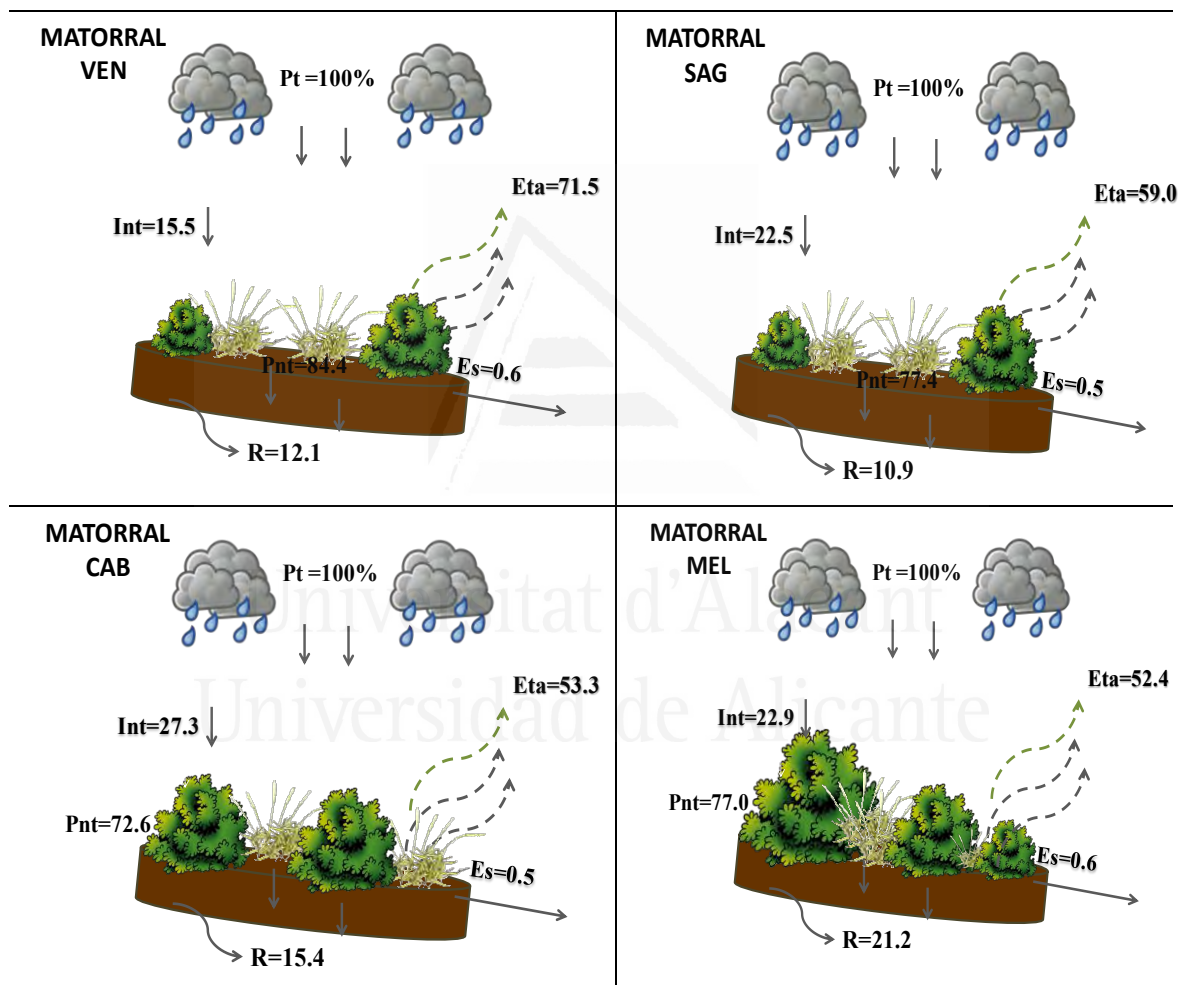


Fig. 5.11 Arriba: Resultados del ANOVA de un factor para los flujos hídricos de los matorrales por zona (Media±error típico; N=3; test a posterior Tukey's HSD; valores seguidos de letra diferente indican diferencia significativa). Abajo: Esquemas de los principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL en función de la cobertura de matorral mediterráneo en cada zona de estudio. Valores promedio en porcentaje (%) respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), recarga (R).

Tabla 5.7. Principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL en función de la cobertura de matorral. Arriba: valores en mm. Abajo: valores en % respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: evapotranspiración potencial (Eto), precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), reserva de agua el suelo (Das), recarga (R), agua azul (BW = Es + R), agua verde (GW = Int + Eta).

	VEN			SAG			CAB			MEL		
	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15
<b>datos en mm</b>												
Eto	1033	1122	1096	1321	1308	1274	1060	1074	1091	921	998	1011
Pt	407	103	236	383	123	223	404	155	353	894	315	425
Pnt	356.9	82.5	201.7	312.4	91.5	170.4	306.1	107.5	257.7	738.0	231.1	319.7
Int	50.0	20.3	34.7	70.9	31.1	53.1	97.9	47.7	95.2	156.0	83.9	105.3
Es	2.2	0.4	1.1	2.1	0.6	0.9	2.3	0.8	1.9	6.2	1.7	2.4
Eta	285.1	66.8	188.4	252.1	66.9	127.0	230.2	77.3	187.8	423.0	170.0	238.5
R	96.4	1.8	26.1	81.7	5.0	16.0	97.6	4.8	67.1	336.1	31.7	67.3
Das	-26.8	13.5	-14.0	-23.5	19.1	26.4	-23.9	24.5	0.8	-27.3	27.7	11.6
BW	98.6	2.2	27.2	83.8	5.6	16.9	99.9	5.6	69.0	342.3	33.4	69.6
GW	335.1	87.1	223.2	323.0	98.0	180.1	328.0	125.0	283.1	579.0	253.9	343.8
GW/BW	3.4	40.1	8.2	3.9	17.4	10.6	3.3	22.1	4.1	1.7	7.6	4.9
<b>datos en %</b>												
Pnt	87.7	80.2	85.3	81.5	74.6	76.2	75.8	69.2	73.0	82.6	73.4	75.2
Int	12.3	19.8	14.7	18.5	25.4	23.8	24.2	30.8	27.0	17.4	26.6	24.8
Es	0.5	0.4	0.5	0.5	0.5	0.4	0.6	0.5	0.5	0.7	0.5	0.6
Eta	70.1	65.0	79.7	65.8	54.5	56.8	57.0	49.8	53.2	47.3	54.0	56.1
R	23.7	1.8	11.0	21.3	4.1	7.2	24.1	3.1	19.0	37.6	10.1	15.8
Das	-6.6	13.1	-5.9	-6.1	15.5	11.8	-5.9	15.8	0.2	-3.1	8.8	2.7
BW	24.2	2.1	11.5	21.9	4.6	7.6	24.7	3.6	19.5	38.3	10.6	16.4
GW	82.4	84.8	94.4	84.3	79.9	80.6	81.2	80.5	80.2	64.8	80.6	80.9

La dinámica hídrica en los pinares, indicó diferencias significativas en la Int y Pnt promedio de los tres años entre las zonas (Fig.5.12). La Int fue mayor en el pinar de VEN y MEL donde la combinación de pinos con sotobosque ocupan más de 93%, llegando a retener entre 35% (312 mm en MEL) y 50% (51.5 mm en VEN) de la Pt (Fig.5.13 B, Tabla 5.8). En consecuencia en estas zonas la Pnt fue menor en comparación con CAB y SAG, donde la cobertura total de vegetación es mayor a 87% y la Pnt represento entre 64% (99.1mm en CAB) y 82% (315.4mm en SAG) de la Pt, respectivamente (Fig.5.13 B, Tabla 5.1 y 5.8). La Es en los pinares de todas las zonas presentó valores bajos entre 0.2 % y 0.5% de la Pt (Fig.5.13 B, Tabla 5.8). La Eta promedio presento diferencias significativas entre las zonas. Este flujo fue mayor en CAB y SAG para todos los años entre 53% y 80%, equivalentes a 82.3mm y 99mm (Fig.5.13 B, Tabla 5.8). En contraste, en VEN y MEL con una cobertura total mayor a 93%, la Eta represento entre un 39% (343.9mm en MEL) y 58% (60 mm en VEN) de la Pt (Fig.5.13 B, Tabla 5.8).

La R promedio de los tres años, no presentó diferencias significativas entre los pinares de las zonas estudiadas (Fig. 5.12). Sin embargo, como en el caso de los matorrales su comportamiento anual también varió entre zonas (Fig. 5.13 B, Tabla 5.8). Durante el año lluvioso, la cobertura del pinar en VEN, SAG y CAB permitió valores de R similares, entre 18% (73.3mm en CAB) y 22% (85.1mm en SAG), mientras en los años con poca Pt, la R en estas zonas disminuyó a porcentajes entre 2 y 16%, respecto a la Pt (Fig.5.13 B, Tabla 5.8). En MEL los porcentajes de R fueron mayores entre un 9% (27.2mm) en el año más seco y un 28% (251mm) en el año más lluvioso, respecto a la Pt (Fig.5.13 B, Tabla 5.8). Los porcentaje de GW y BW en las zonas semiáridas (VEN y SAG) y CAB presentaron valores similares entre 83- 95% y 2-23% de la Pt, respectivamente. Mientras que en MEL el GW presentó valores entre 73 y 88% y el BW entre 9-29% (Fig.5.13 C, Tabla 5.8).

Flujos hídricos	Promedio por zona (%)				p-valor
	VEN	SAG	CAB	MEL	
Pnt	56.8±4.0b	75.9±3.0a	66.6±1.5ab	59.4±2.9b	0.01
Int	43.1±3.6a	24.1±2.8b	33.36±1.5ab	40.6±3.1a	0.01
Es	0.29±0.05	0.31±0.03	0.36±0.01	0.40±0.04	0.29
Eta	51.67±3.69ab	69.0±6.70a	54.01±0.6ab	43.79±2.76b	0.02
R	11.94±5.35	13.28±4.49	13.0±4.36	15.9±6.13	0.94

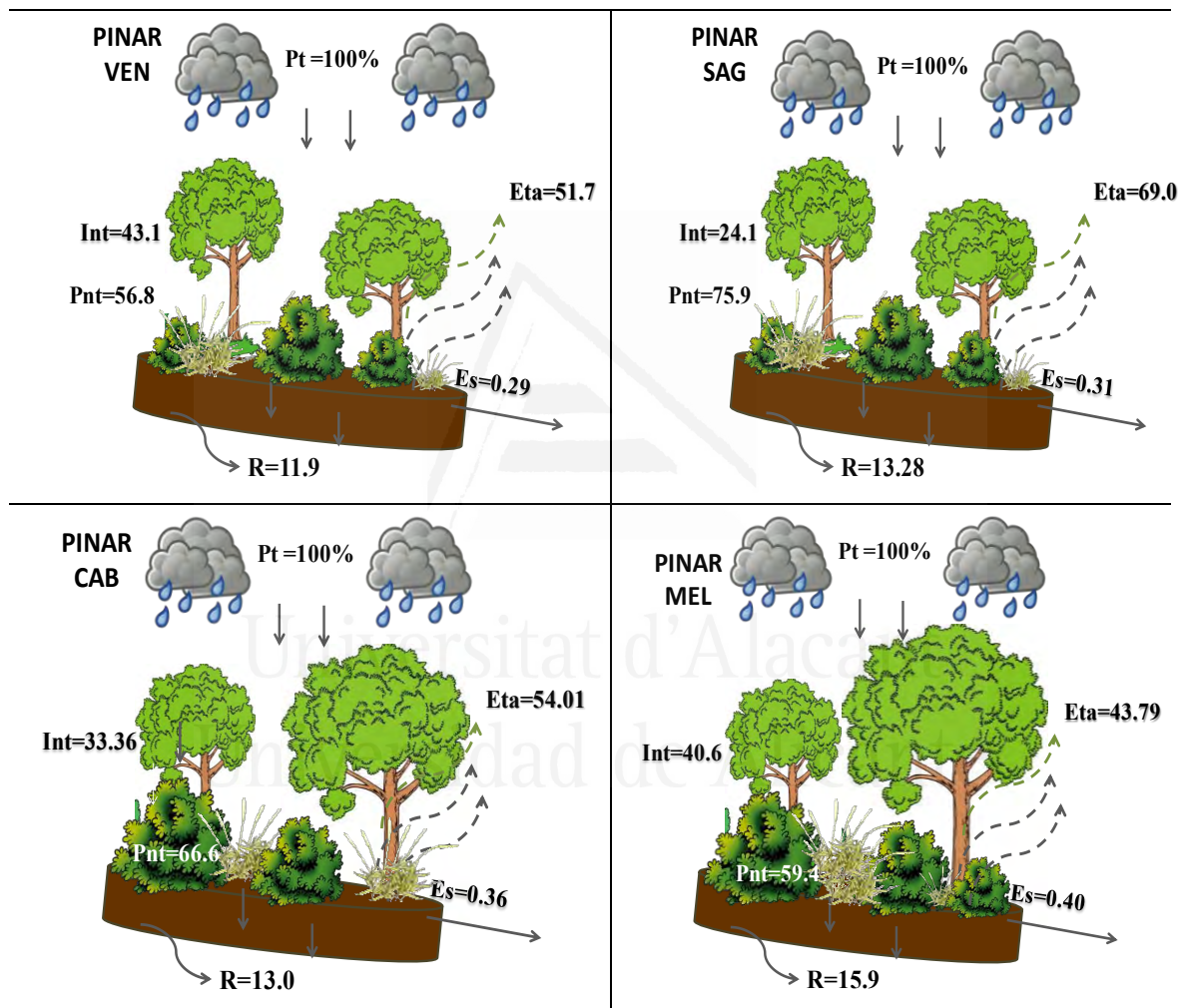


Fig. 5.12 Arriba: Resultados ANOVA de un factor para los flujos hídricos de los pinares por zona (Media±error típico; N=3; test a posterior Tukey's HSD; valores seguidos de letra diferente indican diferencia significativa). Abajo: . Esquema de los principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL en función de la cobertura de pinar de repoblación en cada zona de estudio. Valores promedio en porcentaje (%) respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), recarga (R).

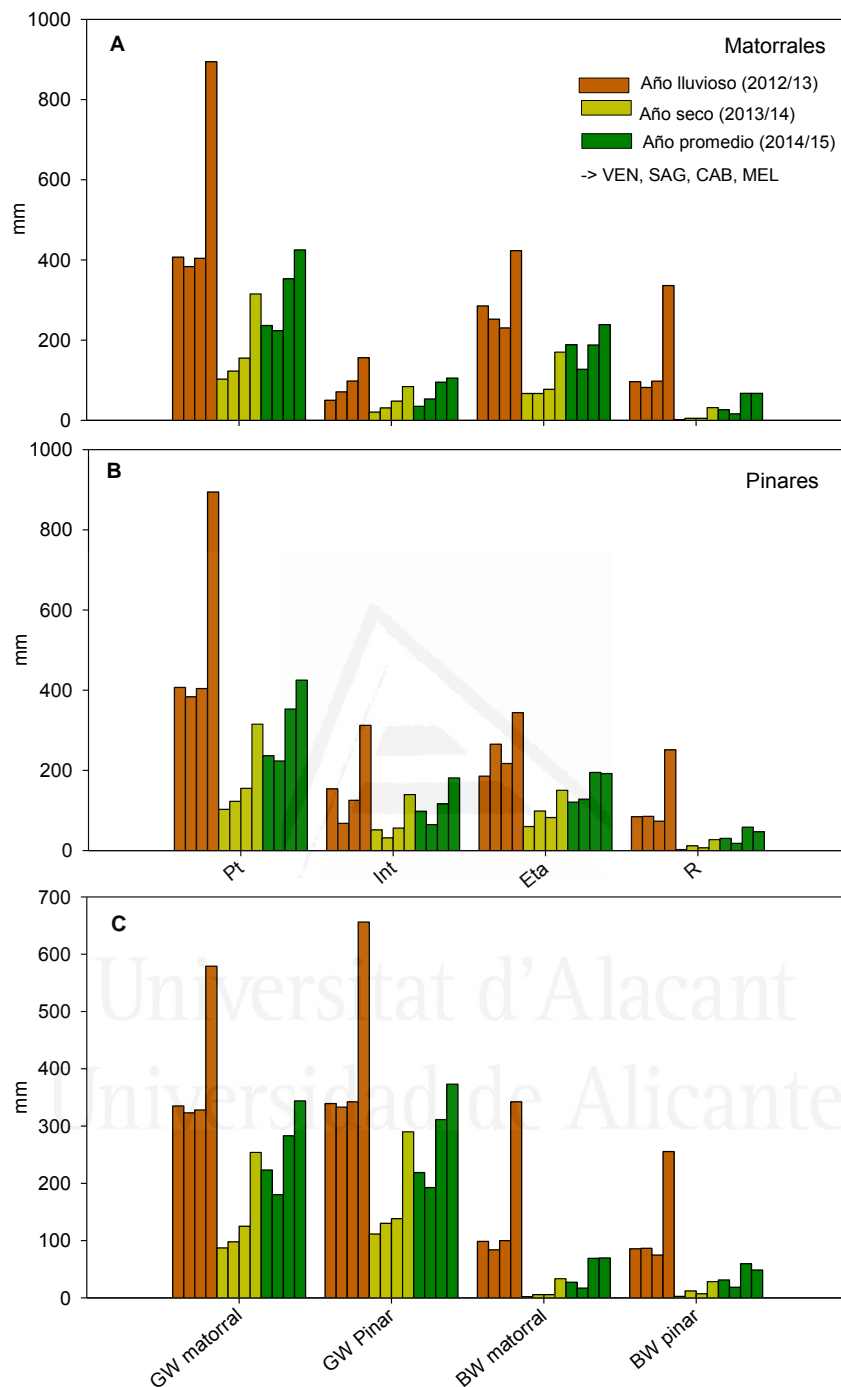


Fig. 5.13. Principales flujos hídricos en mm (Precipitación total (Pt), intercepción (Int), evapotranspiración real (Eta) y percolación profunda o recarga (R)), estimados por el modelo HYDROBAL Para el periodo estudiado (tres años hidrológicos). A. En función de la cobertura de matorral (B) En función de la cobertura de pinar (C) "Green water" y "Blue water" en las zonas de estudio expresadas por las columnas, de izquierda a derecha ->VEN, SAG, CAB y MEL.



Tabla 5.8. Principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL en función de la cobertura de pinar. Arriba: valores en mm. Abajo: valores en % respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: evapotranspiración potencial (ETo), precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), reserva de agua el suelo (Das), recarga (R), agua azul (BW = Es + R), agua verde (GW = Int + Eta).

	VEN			SAG			CAB			MEL		
	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15
<b>datos en mm</b>												
Eto	1033	1122	1096	1321	1308	1274	1060	1074	1091	921	998	1011
Pt	407	103	236	383	123	223	404	155	353	894	315	425
Pnt	253.2	51.3	138.3	315.4	91.2	158.9	278.9	99.1	236.5	581.9	175.5	244.0
Int	153.7	51.5	98.1	67.9	31.5	64.6	125.1	56.1	116.4	312.1	139.5	181.0
Es	1.4	0.2	0.8	1.4	0.4	0.6	1.6	0.5	1.3	4.2	1.1	1.6
Eta	185.6	60.0	120.6	265.1	98.7	128.0	217.1	82.3	194.9	343.9	150.3	192.0
R	84.2	2.3	30.5	85.1	11.8	17.9	73.3	6.7	58.4	251.2	27.2	46.9
Das	-18.0	-11.2	-13.5	-36.2	-19.7	12.4	-13.1	9.6	-18.1	-17.4	-3.1	3.5
BW	85.6	2.5	31.2	86.5	12.2	18.5	74.8	7.2	59.6	255.4	28.3	48.5
GW	339.3	111.5	218.7	333.0	130.1	192.6	342.2	138.4	311.3	656.0	289.8	373.0
GW/BW	4.0	44.6	7.0	3.8	10.7	10.4	4.6	19.1	5.2	2.6	10.2	7.7
<b>datos en %</b>												
Pnt	62.2	49.9	58.5	82.3	74.3	71.1	69.0	63.9	67.0	65.1	55.7	57.4
Int	37.8	50.1	41.5	17.7	25.7	28.9	31.0	36.1	33.0	34.9	44.3	42.6
Es	0.3	0.2	0.3	0.4	0.3	0.3	0.4	0.3	0.4	0.5	0.4	0.4
Eta	45.6	58.4	51.0	69.2	80.5	57.3	53.7	53.1	55.2	38.5	47.7	45.2
R	20.7	2.2	12.9	22.2	9.6	8.0	18.1	4.3	16.5	28.1	8.6	11.0
Das	-4.4	-10.9	-5.7	-9.5	-16.1	5.6	-3.2	6.2	-5.1	-2.0	-1.0	0.8
BW	21.0	2.4	13.2	22.6	9.9	8.3	18.5	4.7	16.9	28.6	9.0	11.4
GW	83.4	108.5	92.5	86.9	106.1	86.2	84.7	89.2	88.2	73.4	92.0	87.8

### 5.3.6 Balance hídrico a escala de paisaje ó área de recarga de los acuíferos

Las estimaciones realizadas a escala de paisaje en el área de recarga de las cuatro zonas con la función HYDROBAL-WATERSHED, proporcionan resultados para los principales flujos hídricos (Fig. 5.15, Tabla. 5.9). En la Fig. 5.14, se presenta un balance hídrico promedio de los tres años, respecto a un 100% de Pt para cada zona de estudio. Los resultados indicaron diferencias significativas en los porcentajes promedios de Int, Pnt y Es entre zonas (Fig. 5.14). Respecto a los valores anuales de los flujos, la Int fue mayor durante el año seco en todas las zonas (Fig. 5.15 A y B). En porcentaje respecto a la precipitación total, este flujo se mantuvo entre 14-23% en VEN y SAG, mientras CAB presentó el mayor porcentaje de Int (36-42%). Consecuentemente, la menor Pnt se registró en zonas de mayor cobertura como CAB y MEL. La Es representó un flujo muy pequeño que disminuyó a medida que la cobertura de vegetación aumentó. Así mientras en SAG su porcentaje alcanza valores cercanos al 3%, en MEL no supera el 0.80 %. La Eta presentó valores similares en VEN, SAG y CAB en un rango de 81mm en el año seco y 228 en el año lluvioso (Fig. 5.15, Tabla 5.9). En contraste, en MEL este flujo fue mayor entre 175 y 275 mm (Fig. 5.15, Tabla 5.9).

La R promedio de los tres años no presentó diferencias significativas a escala de paisaje (Fig. 5.14). Sin embargo, su comportamiento cada año varió entre zonas (Fig. 5.12, Tabla 5.9). En el año húmedo el mayor porcentaje de R se obtuvo en VEN (36 %) y MEL (34%) correspondiente a 145 mm. y 302mm, respectivamente. Durante el año seco la R disminuyó notablemente en todas las zonas y durante el año promedio en VEN y SAG el porcentaje de R estuvo en torno al 24 y 20%, respectivamente. Mientras que en CAB y MEL no superó el 15 %.

El porcentaje de GW durante el año lluvioso fue mayor en CAB (85%) y cercano al 68% en VEN y MEL (Fig. 5.15 B, Tabla 5.9). Durante el año seco con mayor ETo, el GW superó el 90% en todos los acuíferos y el BW estuvo entre un 1 y 10% de la precipitación total. Durante el año promedio, el GW varió entre 80% -90 en VEN y MEL, respectivamente. CAB y SAG presentaron valores intermedios (Fig. 5.15 B, Tabla 5.9).

Flujos hídricos	Promedio por zona (%)				p-valor
	VEN	SAG	CAB	MEL	
Pnt	81.7±2.6a	81.5±2.0a	61.1±1.6b	68.1±2.8b	0.001
Int	18.2±2.5b	18.4±2.3b	38.8±1.6a	31.8±2.8a	0.001
Es	1.6±0.2b	2.6±0.3a	1.2±0.1bc	0.67±0.1c	0.001
Eta	64.4±7.5	64.3±2.6	49.5±2.7	51.3±4.7	0.12
R	22.0±8.5	20.9±4.7	12.8±4.6	19.8±7.1	0.75

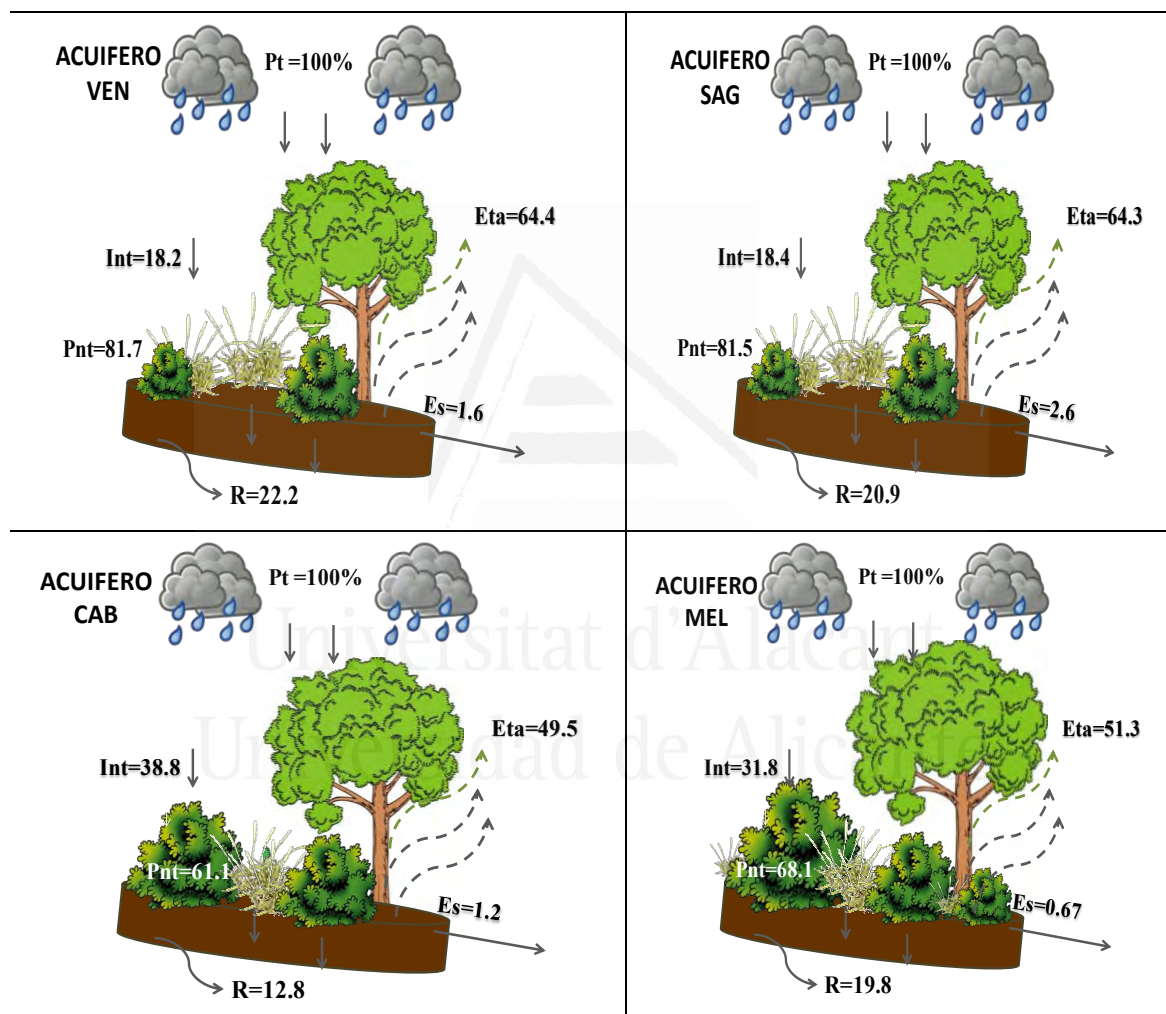


Fig. 5.14 Arriba: Resultados ANOVA de un factor para los flujos hídricos a escala de paisaje (Media±error típico; N=3; test a posterior Tukey's HSD; valores seguidos de letra diferente indican diferencia significativa). Abajo: Esquemas de los principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL a escala de paisaje en cada zona de estudio. Valores promedio en porcentaje (%) respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), recarga (R).

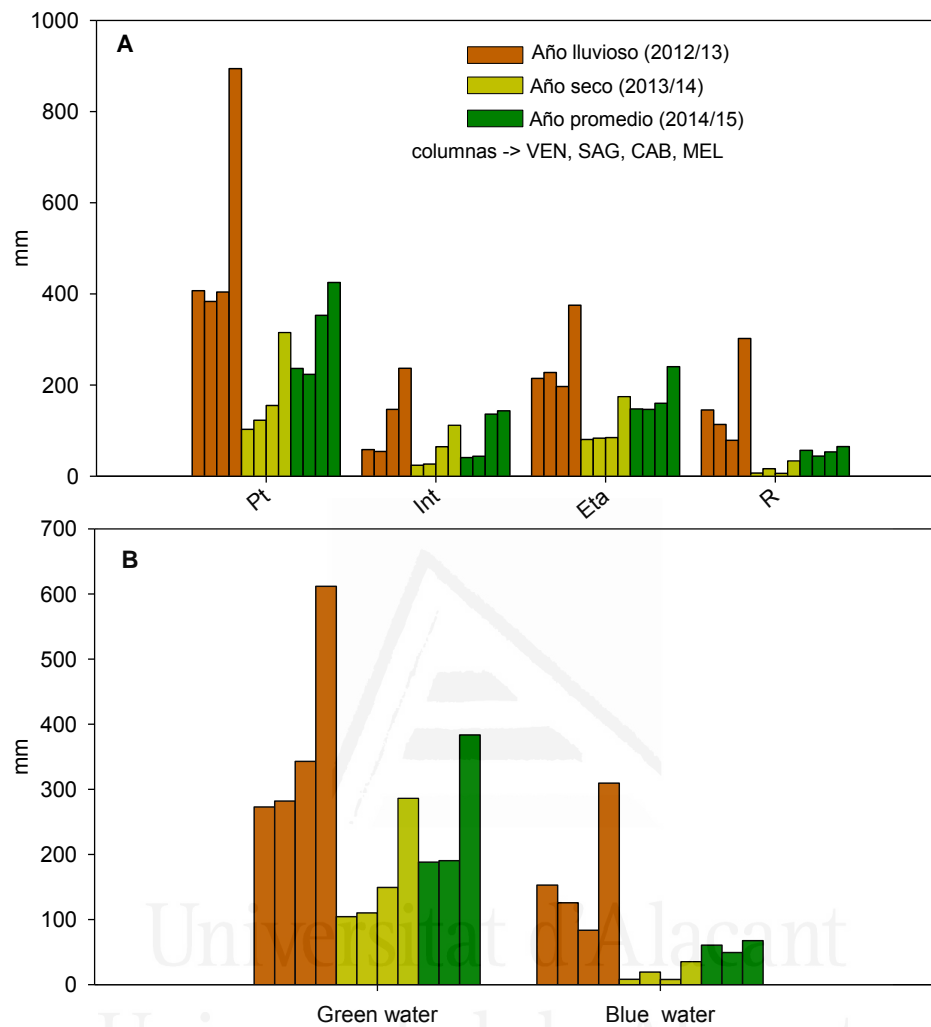


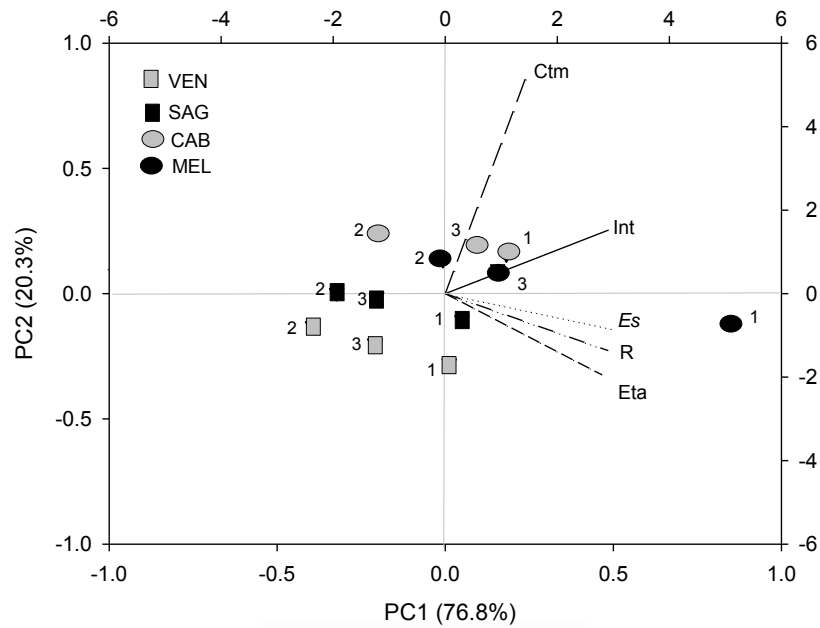
Fig. 5. 15. Principales flujos hídricos (Precipitación total, intercepción, evapotranspiración real y percolación profunda o recarga), "Green Water" y "Blue Water", a escala de paisaje en función de la cobertura de matorral y pinar en las cuatro zonas de estudio expresadas por cada columna, de izquierda a derecha en cada flujo, VEN, SAG, CAB y MEL. Para tres años hidrológicos.

Tabla 5.9. Principales flujos hídricos estimados por el modelo HYDROBAL-WATERSHED a escala de paisaje. Arriba: valores en mm. Abajo: valores en % respecto a la precipitación total anual (Pt). Abreviaturas: evapotranspiración potencial (ETo), precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), escorrentía superficial (Es), evapotranspiración real (Eta), reserva de agua el suelo (Das), recarga (R), agua azul (BW = Es + R), agua verde (GW = Int + Eta).

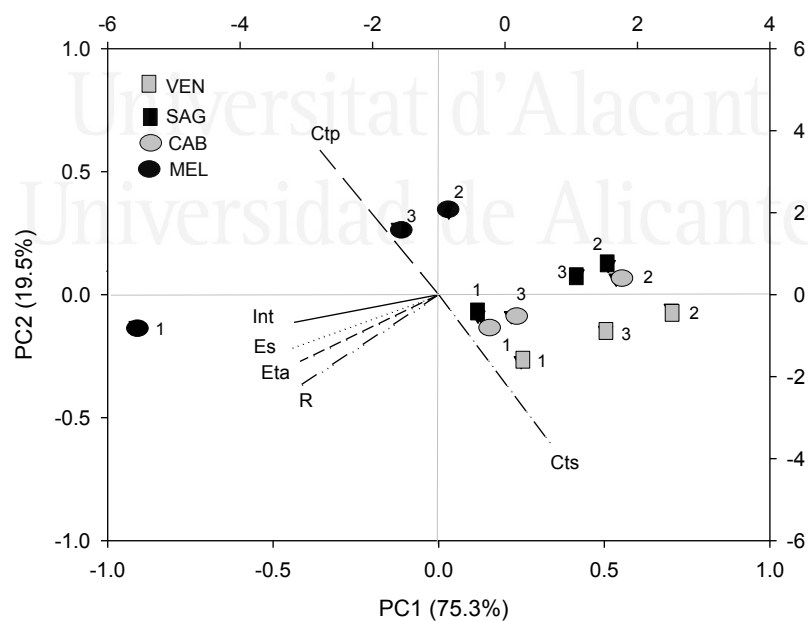
mm	VEN			SAG			CAB			MEL		
	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15	2012/13	2013/14	2014/15
<b>datos en mm</b>												
Eto	1033	1122	1096	1321	1308	1274	1060	1074	1091	921	998	1011
Pt	407	103	236	383	123	223	404	155	353	894	315	425
Pnt	348.6	79.0	195.6	329.1	96.0	179.7	257.6	90.5	216.9	657.3	203.3	281.7
Int	58.3	23.8	40.8	54.3	26.6	43.8	146.4	64.7	136.0	236.7	111.7	143.3
Es	7.7	1.3	4.0	12.0	2.9	5.0	5.1	1.7	4.4	7.3	1.8	2.6
Eta	214.5	80.6	147.3	227.6	83.5	146.6	196.5	84.6	160.0	375.0	174.5	240.3
R	145.1	6.7	56.5	113.6	16.3	44.1	78.4	6.2	53.3	302.1	33.5	64.8
Das	-18.7	-9.6	-12.3	-24.1	-6.8	-16.0	-22.4	-2.0	-0.7	-27.0	-6.5	-25.9
BW	152.8	8.0	60.5	125.6	19.3	49.1	83.5	7.9	57.6	309.4	35.3	67.4
GW	272.8	104.4	188.2	281.8	110.1	190.4	342.9	149.3	296.0	611.6	286.2	383.5
GW/BW	1.8	13.0	3.1	2.2	5.7	3.9	4.1	19.0	5.1	2.0	8.1	5.7
<b>datos en %</b>												
Pnt	85.7	76.8	82.7	85.8	78.3	80.4	63.8	58.3	61.5	73.5	64.5	66.3
Int	14.3	23.2	17.3	14.2	21.7	19.6	36.2	41.7	38.5	26.5	35.5	33.7
Es	1.9	1.2	1.7	3.1	2.4	2.2	1.3	1.1	1.2	0.8	0.6	0.6
Eta	52.7	78.4	62.3	59.4	68.1	65.6	48.6	54.5	45.3	41.9	55.4	56.5
R	35.7	6.6	23.9	29.6	13.3	19.7	19.4	4.0	15.1	33.8	10.6	15.2
Das	-4.6	-9.3	-5.2	-6.3	-5.5	-7.2	-5.6	-1.3	-0.2	-3.0	-2.1	-6.1
BW	37.6	7.8	25.6	32.8	15.7	22.0	20.7	5.1	16.3	34.6	11.2	15.9
GW	67.0	98.0	79.6	73.5	89.8	85.2	84.9	96.2	83.9	68.4	90.9	90.2

### 5.3.7 Relación entre los principales flujos hídricos, la cobertura de vegetación y la precipitación total a ambas escalas (parcela y paisaje)

El análisis de componentes principales (PCA) sobre los principales flujos hídricos estimados a escala de parcela para los matorrales (Int, Es, Eta y R) explicó, en sus primeros dos eje (PC1 y PC2), el 97.1% de la variación acumulada (Fig. 5.16). El primer eje principal (PC1) explicó el 76.8 % de la variación, relacionándose positivamente con la Int, Es, Eta y R. Este eje separó las zonas de derecha a izquierda respecto al aumento en la precipitación total de cada año (es decir, seco (2), promedio (3) y lluvioso (1)) (Fig. 5.16). El segundo eje principal (PC2) explicó el 20.3 %, se relacionó positivamente con la cobertura total de la vegetación (Ct) y separo las zonas en relación a su posición en el gradiente climático y su cobertura total situándose de abajo hacia arriba VEN, SAG, MEL y CAB (Fig. 5.16). Con respecto a la cobertura, las zonas con menor cobertura de matorral (VEN y SAG) se relacionaron en su mayoría con una mayor R, elevada Eta y Es. Por el contrario la mayor Int se relacionó con zonas como CAB y MEL con mayor cobertura. Respecto a los pinares, el análisis de componentes principales (PCA) explicó el 94.8% de la variación acumulada en los primeros dos eje (Fig. 5.17). El primer eje principal (PC1) explicó el 75.3 % de la variación, se relacionó positivamente con la cobertura total del sotobosque (Cts) y negativamente con Int, Es, Eta y R, separando las zonas de izquierda a derecha respecto al incremento de precipitación total en los años estudiados (es decir, seco (2), promedio (3) y lluvioso (1)) (Fig. 5.17). El segundo eje principal (PC2) explicó el 19.5 % , se relacionó positivamente con la cobertura total de pinos (Ctp) y negativamente con la cobertura total de sotobosque (Cts), distribuyendo las zonas de abajo hacia arriba de acuerdo al incremento en la Ctp ( VEN, CAB, SAG, MEL) (Fig. 5.17). Con respecto a la cobertura, MEL con mayor Ctp que Cts, en la mayoría de los casos presentó una menor R a excepción del año lluvioso debido a la gran cantidad de precipitación en dicha zona. Mientras que menor Int y mayor R se relacionaron con VEN y CAB que presentan menor cobertura de pinar y sotobosque (Fig. 5.17). Por otra parte, las relaciones entre la Pt y los flujos hídricos a ambas escalas, en la mayoría de los casos, mostraron buen ajuste para la Pnt, Eta, Es y R ( $R^2 > 0.79$ ). Sin embargo, la Es a escala de paisaje presentó el menor ajuste ( $R^2=0.20$ ) y la Int presentó un ajuste bueno pero menor al de los demás flujos en todos los casos ( $R^2$  entre 0.50 y 0.68) (Anexo 5.D)



**Fig. 5.16.** Resultados del análisis de componentes principales (PCA). Distribución de los flujos hídricos a escala de parcela en los matorrales a lo largo del gradiente durante los tres años estudiados, en función de los componentes principales 1 (PC1) y 2 (PC2). Abreviaciones: 1=año lluvioso (2012/13). 2=año seco (2013/14). 3=año promedio (2014/15). Int: intercepción, Es: Escorrentía superficial, Eta: Evapotranspiración, R: Recarga, Ctm: cobertura de matorral.



**Fig. 5.17.** Resultados del análisis de componentes principales (PCA). Distribución de los flujos hídricos a escala de parcela en los pinares a lo largo del gradiente durante los tres años estudiados, en función de los componentes principales 1 (PC1) y 2 (PC2). Abreviaciones: 1=año lluvioso (2012/13). 2=año seco (2013/14). 3=año promedio (2014/15). Int: intercepción, Es: Escorrentía superficial, Eta: Evapotranspiración, R: Recarga, Ctp: cobertura de pinar, Cts: cobertura de sotobosque.

A escala de paisaje, en referencia al área de recarga de cada zona de estudio, los resultados del análisis de componentes principales mostraron que el 89.3% de la variación existente entre los flujos hídricos en los cuatro acuíferos para los tres años es explicada por los ejes principales 1 y 2 (PC1 57.8% y PC2 31.5%) (Fig. 5.18). El eje PC1 se relacionó positivamente con la superficie ocupada por pinar (Cp) y negativamente con el resto de variables. El eje PC2 se relacionó positivamente con la Int y la superficie ocupada por matorral (Cm) y negativamente con los flujos hídricos (Eta, Pnt, Int, R y Es) y la superficie ocupada por otros usos (Co). Considerando la disminución de las entradas por precipitación en cada año, de izquierda a derecha en la Fig.5.18 se observa la agrupación de las zonas desde el año lluvioso 2012/13 a la izquierda luego el año promedio (2014/15) y a la derecha el año más seco (2013/14); observándose menores distancias entre sitios en el año seco, lo que refleja que este año las diferencias entre los flujos en las zonas fueron menores. En sentido vertical puede observarse que la organización de cada zona se corresponde con las coberturas de los diferentes usos del suelo (matorral, pinar, espartal y otros usos) en las zonas estudiadas, comenzando de abajo hacia arriba con VEN y SAG donde la superficie ocupada por pinar y matorral ocupa entre un 12 y 17% para cada tipo y la superficie ocupada por espartal es mayor a 71%, terminando en la parte superior con CAB y MEL donde existe mayor superficie ocupada por matorral (mayor a 59%), mientras que la superficie ocupada por otros usos en estas zonas es mucho menor llegando a un 1% en MEL (Fig.5.18). Con respecto a los flujos hídricos, VEN y SAG se relacionan con una mayor R durante el año lluvioso y promedio pero también con una mayor Eta (Fig.5.18). El acuífero de CAB con mayor superficie ocupada por matorral de elevada cobertura y el acuífero de MEL con 59 y 38% de matorral y pinar, respectivamente, pequeña superficie ocupada por otros usos y sin espartal; ambos con entradas de precipitación más favorables, en los tres años se encuentran localizados en el mismo lado de alta Int y Eta, consecuentemente menor Pnt y R (Fig.5.18).



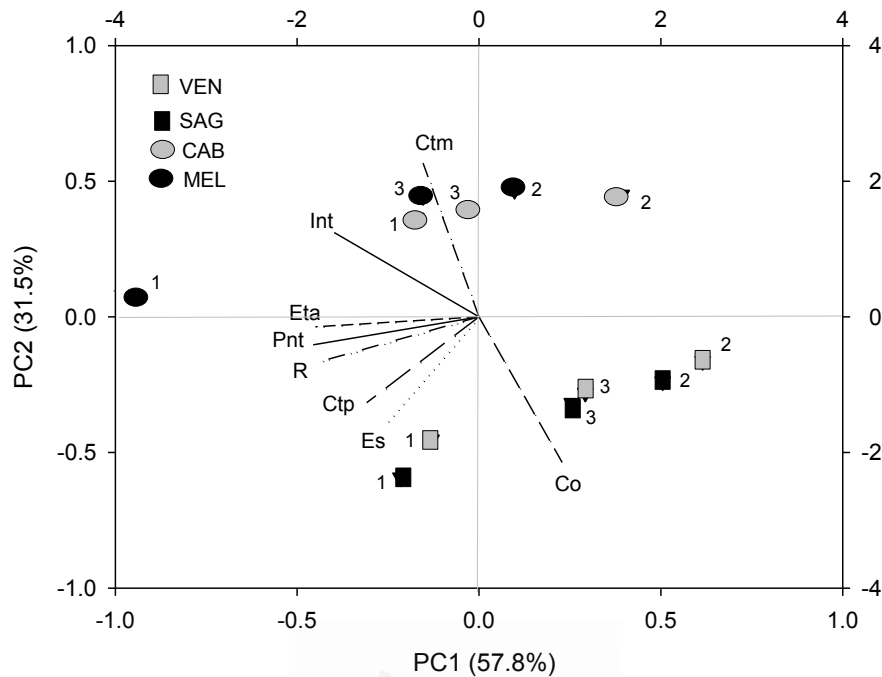


Fig. 5.18. Resultados PCA en los ejes principales 1 y 2 (PC1 y PC2), para los flujos hídricos (Int, Pnt, Es, Das, R y ETa ) y las coberturas de los diferentes usos del suelo (Cp = cobertura de pinar; Cm=cobertura de matorral y Co= cobertura de espartal y otros usos) en cada zona de estudio (VEN, SAG, CAB y MEL) en los tres años (1=año lluvioso (2012/13). 2. año seco (2013/14).3.año promedio (2014/15)

#### 5.4. Discusión

La estimación de los principales flujos hídricos, entre ellos, la recarga de acuíferos (Nativ et al. 1995; Andreo et al. 2008; Chenini and Mammou, 2010; Andreu et al. 2011; Velazques et al., 2015), no es una tarea fácil pero es muy necesaria para comprender la importancia de algunos flujos hídricos, la respuesta del sistema ante diferentes condiciones, el papel de la vegetación a diversos niveles, así como para proponer políticas de manejo que garanticen el mantenimiento del recurso agua (Ataroff y Silva 2005; Martos-Rosillo et al., 2013; Gabarrón et al 2013). En este sentido, en las últimas décadas, los modelos de balance hídrico son una de las metodologías más utilizadas. Touhamid et al., 2013 comparó los resultados obtenidos por varios modelos hidrológicos, incluyendo VISUAL BALAN y GIS-BALAN (Samper et al., 2007), HYDROBAL (Bellot et al., 1999, 2001; Chirino, 2003) y SWAT (Arnold et al., 1998; Arnold and Fohrer, 2005), e indicó que el modelo HYDROBAL presentó el mejor ajuste, resaltando el importante rol que desempeña la cobertura de vegetación. En

concordancia, nuestros resultados mostraron muy buen ajuste entre los datos observados de humedad del suelo y estimados por el modelo HYDROBAL. El modelo consiguió estimar satisfactoriamente los principales flujos hídricos, obteniéndose un  $R^2$  entre 0.70 y 0.90 y un índice de Nash (Nash and Sutchcliffe, 1970) de 0.53-0.70 en la mayoría de los casos (Tabla 5.6 B). Estos resultados confirmaron la capacidad del modelo para simular el comportamiento hidrológico.

Los estudios precedentes relacionados con recarga de acuíferos en medios áridos (Llorens 1997; Domingo et al. 1998; Bellot 1999; Stothoff et al., 1999; Gallart et al., 2002, Calder et al., 2003; Nagase y Dunnet 2012; Gabarrón-Galeote et al., 2013; Bellot y Chirino, 2013; Schlesinger y Jasechko 2014), coinciden en señalar el efecto de la composición y estructura de la vegetación sobre la dinámica hídrica. Los resultados de este estudio, sugieren que tanto las diferencias estructurales en los matorrales y pinares a lo largo del gradiente; como la variación interanual de la precipitación total (Eckhardt y Ulbrich, 2003), condicionaron los principales flujos hídricos en las zonas de estudio. En este sentido, durante los años de estudio, el efecto de la vegetación fue más notable en el año lluvioso (2012/13) (Touhamid et al 2013). Mientras que durante el año seco (2013/14) la recarga (R) disminuyó de manera drástica, particularmente en zonas semiáridas donde la precipitación no supero los  $123 \text{ mm.año}^{-1}$ . La aridez proyectada por los modelos de cambio climático para esta región (IPCC 2013) podría reducir la duración del periodo de recarga. En este contexto, los planes de gestión de aguas subterráneas deberían proponer límites de uso aun más estrictos en años secos a manera de garantizar la estabilidad entre las demandas poblacionales y la estabilidad de los flujos hídricos en estos ecosistemas (David et al., 2011).

La intercepción (Int) es uno de los flujos hídricos más importantes debido a la limitación que este supone en la llegada del agua al suelo (Manrique et al 2015). A escala de parcela, en los matorrales su porcentaje respecto a la Pt estuvo entre un 24% y 30% en el año seco y lluvioso, respectivamente (Tabla 5.7). La mayor Int ocurrió en las zonas con cobertura de matorral mayor a 84%. Bellot y Chirino (2013) en un matorral en VEN reportaron porcentajes de Int mayores para un año lluvioso (18.26%) y un año seco (22.95%), siendo este flujo también mayor en el año seco. Las repoblaciones de pino Carrasco estudiadas, redujeron la cantidad de agua que llega a la superficie del suelo entre 36% y 50% de la Pt (Tabla 5.8). La mayor Int ocurrió en zonas donde la combinación de pinos con sotobosque ocupó más de 93%. Dichos resultados para Int en pinares, estuvieron en el mismo rango de magnitud que los reportados en estudios

previos ( $15\pm 1.0$ - $35\pm 1.24\%$ ) (Bellot et al., 1999; Chirino et al., 2001; Llorens and Domingo, 2007, con la excepción de que en este estudio para el año seco los porcentajes de Int alcanzaron un 50% en zonas de clima semiárido y 44% en la zona subhúmeda (Tabla 5.8). A escala de paisaje, la Int fue menor (18% de la Pt) en zonas ocupadas por pinares y matorrales de baja cobertura con gran superficie de espartal, llegando a un 39% en zonas con elevada cobertura y estratificación con poca superficie de espartal (Tabla 5.9). Los altos montos de intercepción obtenidos durante el año seco en las zonas seca y semiáridas del gradiente, pueden explicarse debido a que en estas zonas más del 90% de los eventos de precipitación fueron menores a 10mm, y probablemente gran parte del agua fue interceptada. Con un dosel seco la Int suele ser mayor, mientras que a medida que existen eventos de precipitación que superan los 10 mm, el dosel se humedece y los valores de Int tienden a disminuir (Bellot 2004). En concordancia con otros estudios (Ataroff 2005; Alcalá et al., 2011; Birot and Gracia, 2011), la Int dependió tanto de la complejidad estructural del dosel como de las precipitaciones, así una cobertura de vegetación más compleja tuvo mayor Int que otras más simples a medida que las precipitaciones aumentaron.

Consecuentemente, la alta Int en zonas de elevada cobertura determinó una baja precipitación neta cuyo porcentaje respecto a la Pt, a escala de parcela, resultó estar en un rango de 73-88% en los matorrales, 50-82% en los pinares y 62-86% a escala de paisaje. Dichos resultados, indicaron que bajo condiciones de sequía, como fue el año 2013/14, se produjeron condiciones de mayor estrés hídrico del suelo bajo coberturas forestales, como consecuencia de la reducción de los aportes de agua al suelo provocada por una mayor Int del agua de lluvia en las zonas donde la vegetación tuvo mayor porte (Llorens et al 2003).

El tamaño y estructura de la vegetación también influyó significativamente en el flujo de escorrentía superficial (Es). La Es fue un componente muy pequeño del balance hídrico y ocurrió solo durante eventos extraordinarios de precipitación. A escala de parcela, en función de la cobertura de matorral y pinar este flujo estuvo en un rango de 0.3-0.7% de la Pt y en la zona de recarga estuvo en un rango de 0.6 -3.1%; siendo mayor en zonas con poca cobertura de vegetación y mayor superficie de suelo desnudo. Algunos estudios reportan valores en el mismo rango de magnitud que los nuestros para matorrales y pinares. En este sentido, Gabarrón-Galeote et al (2013), y Bellot and Chirino (2013) reportaron porcentajes bajos de Es respecto a la Pt, en un rango de 0.64-

0.61 %. Wilcox et al 2006 para una zona de matorral semiárido en Texas obtuvieron porcentajes aun menores que los nuestros, equivalentes al 0.1% de la Pt.

Normalmente, la cobertura de vegetación en un ecosistema forestado es grande en comparación con otros, como los matorrales y los pastizales. En estos sistemas forestados la evaporación directa desde el suelo es menor si se compara con la de zonas más ventiladas y expuestas a la radiación. Sin embargo la transpiración puede ser mayor que la de zonas con menor cubierta. La suma de los flujos de transpiración y evaporación directa del suelo se estimó con HYDROBAL como evapotranspiración real (Eta). Nuestras estimaciones de Eta tanto a escala de parcela de matorral y pinar (44-69%) como a escala de paisaje (53-78%) fueron menores a las reportadas por otros estudios en ecosistemas forestados y en matorrales, donde la Eta representó desde un 70% a valores máximos que superaron el 90 % de la Pt (Domingo et al 2001). Sin embargo, Wilcox et al (2006) para una zona semiárida de matorral reportaron valores anuales de Eta similares a los nuestros y Chirino (2003) para una zona semiárida de repoblación reportó valores de Eta (58%) en el rango promedio obtenido en este estudio. Las tasas de Eta suelen ser diferentes para un año lluvioso y un año seco, siendo el porcentaje de Eta sobre la Pt, menor en un año húmedo para repoblaciones y matorrales (Ungar 2013). Consecuentemente en este estudio para el año seco se obtuvieron los porcentajes máximos de Eta respecto a la Pt, con valores en un rango de 50-65% para los matorrales, 48-80% en pinares y entre 56- 80% en el área de recarga; llegando a sus valores máximos en zonas de poca cobertura. En contraste, en el año lluvioso, la Eta incremento a medida que la cobertura de vegetación fue mayor (Alcalá et al., 2011). La demanda evaporativa de la atmósfera, en estas zonas áridas puede, llegar a duplicar la precipitación, conduciendo a altos valores de Eta como los obtenidos en este estudio.

El interés en el estudio del agua utilizada por la vegetación o "GW" ha crecido en los últimos años, especialmente en zonas áridas donde este flujo es uno de los que domina el ciclo hidrológico (Biroty Gracia, 2011); Nuestros resultados respecto al GW indicaron en los matorrales una variación entre 75 -87%. Mientras que en los pinares este rango aumenta entre un 85-95%. En el área de recarga este flujo estuvo en un rango de 67-98%. En algunos casos las superficies con menor cobertura e Int, presentaron mayor Eta. Esto sucede debido a que en zonas con menor cobertura la evaporación del suelo y las demandas hídricas de la vegetación en algunos momentos pueden ser elevadas. En este sentido, En un estudio realizado en Reino Unido por Nisbet (2005) afirmó que la cantidad de agua utilizada de forma individual por un árbol o arbusto

aislados tiende a ser mayor y mas variable que la de una masa forestal uniforme, debido a que un individuo aislado normalmente tiene una mayor biomasa que sostener y estará afectado por una mayor evapotranspiración potencial.

Los doseles de elevada cobertura y estratificación reducen la disponibilidad de agua en el suelo lo cual puede ser crucial en zonas áridas al comprometer tanto la colonización por otras especies, el éxito de las repoblaciones ecológicas y la infiltración del agua en el suelo (Derak et al 2014). Esto es particularmente importante dado que muchas personas creen que las zonas con mayor cobertura como las forestadas, incrementan la disponibilidad de agua (Calder, 2007). De manera general, debido a la composición de la vegetación y a las características climáticas de las zonas estudiadas, con pocos eventos de precipitación anual capaces de generar precipitaciones efectivas, se obtuvieron bajas tasa de recarga (R), así como un periodo seco de poca alimentación equivalente a un ciclo anual (Andreu et al., 2002 y 2006). En este sentido, no se encontraron grandes diferencias en los promedios de R para los tres años, en función de la vegetación estudiada ni entre las área de recarga. Las mayores diferencias de R ocurrieron respecto a la precipitación total cada año. Los resultados reflejaron a escala de parcela para los matorrales y pinares, como en un año lluvioso y promedio de precipitación, el porcentaje de R respecto a la Pt fue mayor en áreas donde existe menor cobertura de vegetación. Mientras que en el año seco, las zonas con mayor cobertura de vegetación mostraron aprox. un 4% más de R. El estudio de Bellot y Chirino 2013 reporta para los matorrales y pinares porcentajes de R similares a los nuestros, indicando un 22% de R en un año lluvioso y 6% en un año seco. Rodríguez et al 2009, estimaron aporte de R (30%) mayores a los nuestros en una cuenca con un 89% de su superficie ocupado por *Eucalyptus globulus*.

A escala de paisaje, respecto al área de recarga, los flujos hídricos estuvieron condicionados por los diferentes usos del suelo en las zonas estudiadas. Así, los resultados reflejaron como en años con mayores aportes de precipitación, el porcentaje de R respecto a la Pt fue mayor en zonas con un 16% de superficie ocupada por matorrales y pinares de baja cobertura y poco estratificados, combinados con gran extensión de espartal. Mientras que la evapotranspiración y la escorrentía fueron menores en zonas con mayor cobertura de vegetación. Particularmente, nuestro resultados sobre el porcentaje de recarga promedio para el acuífero de VEN (33% de la Pnt) coinciden con los reportados por Touhamid et al (2008). Andreu et al 2012 también reportan resultados similares para el acuífero VEN en años secos con una tasa promedio

de R del 8%. En acuíferos localizados en zonas subhúmedas -semiáridas del Mediterráneo Alcalá et al, (2011) reporta valores de recarga total que varían desde menos de 5% en años secos al 20% de la precipitación total en años con mayor precipitación, estos valores se encuentran dentro del rango obtenido en este estudio (mínimo de 4% en el año seco y un máximo de 35% en el año lluvioso). Las diferencias obtenidas en la magnitud de los flujos hídricos y recarga respecto a estudios previos, podrían estar relacionadas con las características pluviométricas (volumen, intensidad y duración) de los años estudiados.

En términos generales, se observó gran relación entre el porcentaje de cobertura y los aportes anuales de precipitación con los principales flujos hídricos. De modo que los suelos bajo elevada cobertura y gran estratificación suelen retener menos agua y aportar menos a la recarga (Gallart *et al.*, 2002), disminuyendo la recarga de los acuíferos (Calder et al., 2003). Se observó que la R se comportó de manera diferente en años secos y húmedos. En años lluviosos el porcentaje de recarga incremento en áreas con menor cobertura. En años secos, el porcentaje de recarga se vio muy afectado debido a la disminución de la precipitación total. Estos aspectos deben ser considerados en el manejo de las reservas de agua, especialmente en años en donde se prevé disminución de los aportes de precipitación. Considerando las características del pinar en la zona de MEL y del Matorral en la zona de CAB, sería interesante proponer un plan de gestión, para reducir la cobertura y contribuir así a una mayor recarga del acuífero. HYDROBAL es una potente herramienta de modelización hidrológica que puede ser muy útil para la toma de decisiones por parte de los organismos de las cuencas hidrológicas.

## 5.5 Anexos

**Anexo 5.A.** Localización de la estación meteorológica más cercana a cada zona de estudio y distancia (km). Variables utilizadas: Precipitación “Pp”, temperatura “T”.

Lugar	Código de la estación	Longitud	Latitud	Altitud (m)	Distancia (km)	Variable
VEN	8021A	-0.64°	38.43°	376	2.9	Pp and T
SAG	8014I	-0.72°	38.37°	250	6.1	Pp
	8013	-0.77°	38.38°	241	10.5	T
CAB	8029	-0.50°	38.54°	415	9.9	Pp and T
	8029A	-0.50°	38.54°	450	10.2	Pp
	8033	-0.31°	38.58°	429	9.2	Pp
	8033E	-0.28°	38.56°	260	10.1	Pp
MELA	8060	-0.33°	38.67°	739	5.7	Pp and T
	8063	-0.35°	38.72°	545	7.4	Pp

**Anexo 5.D.** Coeficientes de las regresiones lineales entre la precipitación anual y los flujos hídricos en función del matorral, pinar y área de recarga. Abreviaciones: Precipitación neta (Pnt), Intercepción (Int), Escorrentía superficial (Es), Evapotranspiración (Eta) y Recarga (R).

		Coeficientes de regresión lineal ( $y = ax + b$ )		
		a	b	R <sup>2</sup>
Pnt	Pinar	0.672	-5.512	0.90
	Matorral	0.801	-6.408	0.97
	Área de recarga	0.72	3.04	0.87
Int	Pinar	0.327	5.512	0.68
	Matorral	0.198	6.424	0.66
	Área de recarga	0.28	-3.04	0.51
Es	Pinar	0.004	-0.183	0.98
	Matorral	0.006	-0.242	0.99
	Área de recarga	0.013	0.46	0.29
Eta	Pinar	0.47	20.18	0.83
	Matorral	0.611	-1.884	0.90
	Área de recarga	0.46	28.62	0.92
R	Pinar	0.23	-24.13	0.79
	Matorral	0.29	-37.76	0.88
	Área de recarga	0.29	-25.67	0.64

**Anexo 5.B.** Composición de especies y estructura de la Vegetación (%) a escala de parcela de matorral utilizada con el modelo HYDROBAL para cada zona. Las abreviaciones representan las diferentes especies Em: *Erica multiflora*, Pl: *Pistacia lentiscus*, Ro: *Rosmarinus officinalis*, St (Alpha grass): *Stipa tenacissima*, Ph: *Pinus halepensis*, Jo: *Juniperus oxycedrus*, Qc: *Quercus coccifera*, Tv: *Thymus vulgaris*.

Águilas matorral		Ventos matorral		Cabeço d'or matorral		Mela matorral	
Bare Soil: 30.95		Bare Soil: 42.38		Bare Soil: 8.57		Bare Soil: 15.71	
Especie	Cobertura	Especie	Cobertura	Especie	Cobertura	Especie	Cobertura
<b>Grass</b>	21.43	<b>Grass</b>	6.19	<b>Grass</b>	22.38	<b>Grass</b>	<b>18.57</b>
<b>Shrub</b>	21.90	<b>Alpha-Grass</b>	20.48	<b>Alpha-Grass</b>	5.24	<b>Shrub</b>	<b>17.14</b>
Em	15.24	<b>Alpha_Grass+Grass</b>	3.33	<b>Alpha_Grass+Grass</b>	1.90	Ro	6.19
Pl	6.19	<b>Shrub</b>	12.86	<b>Shrub</b>	11.43	Jo	3.33
Jo	0.48	Qc	5.24	Pl	9.52	Pl	2.86
<b>Shrub+Grass</b>	21.90	Em	4.29	Em	1.43	Qc	1.90
Em+Grass	12.86	Pl	2.38	Qc	0.48	Em	1.90
Pl+Grass	7.14	Tv	0.95	<b>Shrub+Grass</b>	48.10	Tv	0.95
Tv+Grass	0.48	Ro	0.00	Qc+Grass	20.95	<b>Shrub+Grass</b>	<b>48.57</b>
Jo+Grass	0.48	<b>Shrub+Alpha_Grass</b>	2.38	Pl+Grass	10.48	Pl+Grass	18.57
Ro+Grass	0.95	St+Em	0.95	Ro+Grass	9.52	Ro+Grass	11.90
<b>Shrub+Alpha_Grass</b>	0.48	St + Ro	0.48	Em+Grass	5.71	Jo+Grass	8.57
Pl+St	0.48	St + Qc	0.48	Tv+Grass	0.95	Tv+Grass	3.81
<b>Shrub+Alpha_Grass+Grass</b>	0.48	St + Tv	0.48	Jo+Grass	0.48	Em+Grass	2.86
Pl+St+Grass	0.48	<b>Shrub+Alpha_Grass+Grass</b>	0.48	<b>Shrub+Alpha_Grass</b>	0.95	Qc+Grass	2.86
Shrub+Grass	0.95	St+Tv+Grass	0.48	Qc+St	0.48	<b>Cobertura total</b>	<b>84.29</b>
Ph+Pl+Grass	0.95	<b>Shrub+Grass</b>	<b>11.90</b>	Pl+St	0.48		
<b>Cobertura total</b>	<b>66.19</b>	Qc + Grass	7.62	<b>Shrub+Alpha_Grass+Grass</b>	1.43		
		Em + Grass	2.86	Em+St+Grass	0.48		
		Tv + Grass	0.48	Pl+St+Grass	0.48		
		St+Grass+Qc	0.48	Ro+St+Grass	0.48		
		Pl + Grass	0.48	<b>Cobertura total</b>	<b>91.43</b>		
		Ro + Grass	0.00				
		<b>Cobertura total</b>	<b>57.62</b>				



**Anexo 5.C.** Composición de especies y estructura de la Vegetación (%) a escala de parcela de pinar, utilizada con el modelo HYDROBAL para cada zona. Las abreviaciones representan las diferentes especies Em: *Erica multiflora*, Pl: *Pistacia lentiscus*, Ro: *Rosmarinus officinalis*, St (Alpha grass): *Stipa tenacissima*, Ph: *Pinus halepensis*, Jo: *Juniperus oxycedrus*, Qc: *Quercus coccifera*, Tv: *Thymus vulgaris*.

Águilas pinar		Ventos pinar		Cabeçó d'or pinar		Mela pinar	
Bare Soil:	10.95	Bare Soil:	6.67	Bare Soil:	13.33	Bare Soil:	2.38
Especie	Cobertura	Especie	Cobertura	Especie	Cobertura	Especie	Cobertura
<b>Grass</b>	<b>17.14</b>	<b>Grass</b>	<b>6.67</b>	<b>Grass</b>	<b>0.95</b>	<b>Grass</b>	<b>4.76</b>
<b>Alpha_Grass</b>	<b>0.48</b>	<b>Alpha_Grass</b>	<b>2.38</b>	<b>Alpha_Grass</b>	<b>12.38</b>	<b>Shrub</b>	<b>5.24</b>
<b>Shrub</b>	<b>5.24</b>	<b>Alpha_Grass+Grass</b>	<b>1.43</b>	<b>Shrub</b>	<b>10.48</b>	Jo	2.86
Em	0.48	<b>Shrub</b>	<b>20.95</b>	Pl	4.76	Pl	0.48
Pl	3.81	Em	5.24	Ro	5.71	Ro	1.90
Ro	0.00	Pl	5.71	<b>Shrub+Grass</b>	<b>2.38</b>	<b>Shrub+Grass</b>	<b>2.38</b>
Jo	0.95	Ro	10.00	Pl+Grass	0.95	Ro+Grass	2.38
<b>Shrub+Grass</b>	<b>5.24</b>	<b>Shrub+Grass</b>	<b>11.43</b>	Ro+Grass	1.43	<b>Pine</b>	<b>36.19</b>
Em+Grass	0.48	Em+Grass	5.71	<b>Shrub+Alpha_Grass</b>	<b>3.81</b>	<b>Pine+Grass</b>	<b>20.95</b>
Pl+Grass	3.81	Pl+Grass	0.95	Pl+St	2.38	<b>Pine+Shrub</b>	<b>20.48</b>
Ro+Grass	0.48	Ro+Grass	4.76	Ro+St	1.43	Ph+Em	2.38
Jo+Grass	0.48	<b>Shrub+Alpha_Grass</b>	<b>0.95</b>	<b>Shrub+Alpha_Grass+Grass</b>	<b>0.95</b>	Ph+Jo	9.52
<b>Shrub+Alpha_Grass</b>	<b>0.48</b>	Ro+St	0.95	Ro+St+Grass	0.95	Ph+Pl	2.38
Ro+St	0.48	<b>Pine</b>	<b>7.14</b>	<b>Pine</b>	<b>17.14</b>	Ph+Qc	0.95
<b>Pine</b>	<b>11.90</b>	<b>Pine+Grass</b>	<b>14.29</b>	<b>Pine+Grass</b>	<b>10.00</b>	Ph+Ro	4.76
<b>Pine+Grass</b>	<b>35.71</b>	<b>Pine+Alpha_Grass</b>	<b>0.48</b>	<b>Pine+Alpha_Grass</b>	<b>7.62</b>	Ph+Tv	0.48
<b>Pine+Alpha_Grass</b>	<b>1.43</b>	Ph+St	0.48	<b>Pine+Alpha_Grass+Grass</b>	<b>3.81</b>	<b>Pine+Shrub+Grass</b>	<b>7.62</b>
<b>Pine+Shrub</b>	<b>3.33</b>	<b>Pine+Shrub</b>	<b>10.48</b>	<b>Pine+Shrub</b>	<b>8.10</b>	Ph+Em+Grass	0.48
Ph+Em	0.48	Ph+Em	1.43	Ph+Pl	3.33	Ph+Jo+Grass	1.90
Ph+Pl	2.38	Ph+Pl	6.19	Ph+Qc	0.95	Ph+Pl+Grass	2.86
Ph+Jo	0.48	Ph+Ro	2.86	Ph+Ro	3.81	Ph+Ro+Grass	1.90
<b>Pine+Shrub+Grass</b>	<b>6.19</b>	<b>Pine+Shrub+Grass</b>	<b>16.67</b>	<b>Pine+Shrub+Grass</b>	<b>6.67</b>	Ph+Tv+Grass	0.48
Ph+Pl+Grass	4.76	Ph+Em+Grass	1.43	Ph+Pl+Grass	5.24	<b>Cobertura total</b>	<b>97.62</b>
Ph+Ro+Grass	0.48	Ph+Jo+Grass	0.48	Ph+Qc+Grass	0.48		
Ph+Em+Grass	0.95	Ph+Pl+Grass	11.90	Ph+Ro+Grass	0.95		
<b>Pine+Alpha_Grass+Grass</b>	<b>1.43</b>	Ph+Ro+Grass	2.86	<b>Pine+Shrub+Alpha_Grass</b>	<b>2.38</b>		
<b>Pine+Shrub+Alpha_Grass+Grass</b>	<b>0.48</b>	<b>Pine+Shrub+Alpha_Grass</b>	<b>0.48</b>	Ph+Pl+St	0.95		
Ph+Pl+St+Grass	0.48	Ph+Ro+St	0.48	Ph+Ro+St	1.43		
<b>Cobertura total</b>	<b>89.05</b>	<b>Cobertura total</b>	<b>93.33</b>	<b>Cobertura total</b>	<b>86.67</b>		

## 5.6 Referencias bibliográficas

- Ataroff M y Silva J. F. 2005. Las investigaciones sobre dinámica hídrica de la Red Interamericana de Cooperación Andes y Sabanas (RICAS). *Dinámica hídrica en Sistemas Neotropicales*. ICAE. Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela. Pp, 1-3.
- Ataroff M., 2005. Estudios de dinámica hídrica en la selva nublada de la Mucuy, andes de Venezuela. *Dinámica hídrica en Sistemas Neotropicales*. ICAE. Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela. Pp, 1-3.
- Abdelli F., 1999. Análisis comparativo de distintas comunidades vegetales a la distribución del agua de lluvia, a la conservación del agua en el suelo y a la recarga de acuíferos en medios semiáridos. M.Sc. thesis dissertation, Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza (IAMZ). p. 160.
- Alcalá F., Cantón Y., Contreras S., Serrano-Ortiz A., Puig de fábregas A., Solá-Benet A., Custodio E and Domingo F., 2011. Diffuse and concentrated recharge evaluation using physical and tracer techniques: results from a semiarid carbonate massif aquifer in southeastern Spain *Environ Earth Sci.* 62:541–557 DOI 10.1007/s12665-010-0546-y.
- Aguilera, H. and Murillo, J.M., 2009. The effect of possible climate change on natural groundwater recharge based on a simple model: a study of four karstic aquifers in SE Spain. *Environmental Geology.* 57:963–974.
- Andreu JM, Martínez-Santos P, Pulido-Bosch A, García-Sánchez E. 2010. Resources assessment of a small karstic Mediterranean aquifer (South-Eastern, Spain). In *Advances in Research in Karst Media*, Andreo B et al. (eds). Springer; 257. DOI:10.1007/978-3-642-12486-0.
- Andreu, J.M., et al., 2011. Recharge to mountainous carbonated aquifers in SE Spain: different approaches and new challenges. *J Arid Environ*, 75:1262–1270.
- Andreu J. M., Touhami I, Bellot J, Sánchez J. R., Pulido-Bosch A, Martínez-Santos P., García-Sánchez E y Chirino E., 2012. El papel del suelo y la vegetación en la estimación de la recarga del acuífero del Ventós (Alicante). *GEOGACETA*, 51.
- Andreo, B., Vías, J., Durán, J. J., Jiménez, P., López-Geta, J. A., and Carrasco, F., 2008. Methodology for groundwater recharge assessment in carbonate aquifers: application to pilot sites in southern Spain, *Hydrogeol. J.* 16: 911–925.

- Arnold JG, Fohrer N. 2005. SWAT2000: Current capabilities and research opportunities in applied watershed modelling. *Hydrological Processes*. 19: 563–572.
- Arnold JG, Srinivasan R, Muttiah RS, Williams JR. 1998. Large-area hydrologic modelling and assessment: Part I. Model development. *Journal of the American Water Resources Association*. 34: 73–89.
- Bellot, J., Lledó, M.J., Piñol, J. Y Escarré, A., 1992. Hydrochemical budgets, nutrient cycles Mathy., Jeffers (eds.), *Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes*. Elsevier, London, pp. 389-396.
- Bellot, J., Sanchez, J. R., Chirino, E., Hernandez, N., Abdelli, F., & Martinez, J. M., 1999. Effect of different vegetation type cover on the soil water balance in semi-arid areas of south eastern Spain. *Physics and Chemistry of the Earth, Part B: Hydrology, Oceans and Atmosphere*, 24(4), 353-357.
- Bellot, J., Bonet, A., Sánchez, J.R., Chirino, E., 2001. Likely effects of land use changes on the runoff aquifer recharge in a semiarid landscape using a hydrological model. *Landscape Urban Plan*. 778:1–13.
- Bellot J, Maestre F, Chirino E, Hernández N and Urbina J., 2004. Afforestation with *Pinus halepensis* reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. *Acta Oecologica*. 25: 7–15.
- Bellot, J., Chirino, E., 2013. Hydrobal: An eco-hydrological modelling approach for assessing water balances in different vegetation types in semi-arid areas. *Ecological Modelling*. 266.
- Belmonte, F., Romero, A., 1998. A simple technique for measuring rainfall interception by small shrub: "interception flow collection box". *Hydrol. Process*. 12, 471-481. doi:10.1002/(SICI)1099-1085(19980315)12:3<471.
- Birot, Y., Vallejo, R., 2011. Green water to sustain forest ecosystems processes and their functions. In: Birot, Y., C. Gracia., M. Palahí (eds.), *Water for forests and people in Mediterranean region. A challenging balance. What science can tell us #1*. European Forest Institute, Joensuu, pp. 67-71.
- Birot, Y., Gracia, C., 2011. Una visión general del ciclo del hidrológico: agua verde y agua azul. In: Birot, Y., C. Gracia., M. Palahí (eds.), *Water for forests and people in Mediterranean region. A challenging balance. What science can tell us #1*. European Forest Institute, Joensuu, pp. 17-21.

- Boer M., 1999. Assessment of Dryland Degradation. Linking Theory and Practice Through Site Water Balance Modelling. Ph.D. Dissertation. Department of Physical Geography, Utrecht University, The Netherland.
- Boer, M.M., Puigdefabregas, J., 2003. Predicting potential vegetation index values as a reference for the assessment and monitoring of dryland condition. *Int. J. Remote Sens.* 24:1135–1141.
- Bonet A, Peña J, Bellot J, Cremades M, Sánchez J.R., 2001. Changing vegetation structure and landscape patterns in semi-arid Spain. In: Villacampa Y, Brebbia CA, Usó JL (eds) *Ecosystems and Sustainable Development III*. WIT Press, Southampton, pp 377–386.
- Calder, I., Reid, I., Nisbet, TR., Green, JC., 2003. Impact of lowland forests in England on water resources: Application of the Hydrological Land Use Change (HYLUC) model. *Water Resour. Res.* 39: 19-39. doi: 10.1029/2003WR002042.
- Chenini I and Mammou A., 2010. Groundwater recharge study in arid region: An approach using GIS techniques and numerical modeling. *Computers & Geosciences.* 36:801–817.
- Chirino, E., 2003. Influencia de las precipitaciones y de la vegetación en el balance hídrico superficial y la recarga de acuíferos en clima semiárido. PhD Dissertation, Universidad de Alicante, Spain.  
<http://rua.ua.es/dspace/handle/10045/3386>.
- Clarke, KR, Gorley, RN, 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, 192pp.
- Cortina, J., Bellot, J., Vilagrosa, A., Caturla, R.N., Maestre, F.T., Rubio, E., Ortiz De Urbina, J.M., Bonet, A., 2004. Restauración en semiárido. In Vallejo, V.R., Alloza, J.A. (eds.), *Avances en el estudio de la gestión del monte mediterráneo* Valencia, Spain: Fundación CEAM, pp. 345-406.
- David, J.S., Bellot, J.; Birot, Y.; David, T.S., 2011. Water fluxes in forests. In: Birot, Y., C. Gracia., M. Palahí (eds.), *Water for forests and people in Mediterranean region. A challenging balance. What science can tell us #1*. European Forest Institute, Joensuu, pp. 37-42.
- Del Campo, A.D., Fernandes, T. J. G., Molina, J.A., 2014. Hydrology-oriented (adaptive) silviculture in a semiarid pine plantation: How much can be modified the water cycle through forest management?. *Eur. J. For. Res.* 133, 879-894. doi: 10.1007/s10342-014-0805-7.

- Derak M and Cortina J., 2014. Multi-criteria participative evaluation of *Pinus halepensis* plantations in a semiarid area of southeast Spain. *Ecological Indicators*. 43:56–68.
- Derouiche, A., 1996. Estimation et modelisation des composantes du bilan hydrique chez différentes formations arborees, arbustives et herbacees mediterraneennes. M.Sc. Thesis Dissertation, Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza (IAMZ), Departamento de Ecología. Universidad de Alicante. 158 pp.
- Derak M and Cortina J., 2014. Multi-criteria participative evaluation of *Pinus halepensis* plantations in a semiarid area of southeast Spain. *Ecological Indicators* 43: 56–68.
- Domingo F, Sánchez G, Moro MJ, Brenner AJ, Puig de fábregas J., 1998. Measurement and modelling of rainfall interception by three semiarid canopies. *Agric For Meteorol.* 91:275–292.
- Domingo F., Villagarcía L., Boer M. M., Alados-Arboledas L., Puigdefábregas J. 2001. Evaluating the long-term water balance of arid zone stream bed vegetation using evapotranspiration modelling and hillslope runoff measurements *Journal of Hydrology*. 243: 17–30.
- Falkenmark, M., Rockström, J., 2005. Balancing water for humans and nature: the new approach in Ecohydrology. Earthscan.
- Floyd D.A and Anderson J. E., 1987. A comparison of Three Methods for Estimating Plant Cover. *Journal of Ecology*. 75: 221-228.
- Fuentes Yagüe J, Cruz Roche J., 1990. Curso elemental de riego. In: Ministerio de Agricultura, pesca y Alimentación (eds), *Manuales de Capacitación*. Madrid. pp. 3- 21.
- Fons-Esteve, J., Páramo, F., 2003. Mapping sensitivity to desertification (DISMED). European Environmental Agency. European Topic Center. Terrestrial Environment. Internal Report.
- Gabarrón-Galeote M, Martínez-Murillo J. F., Quesada M. A., and Ruiz-Sinoga J. D., 2013. Seasonal changes in the soil hydrological and erosive response depending on aspect, vegetation type and soil water repellency in different Mediterranean microenvironments. *Solid Earth*, 4:497–509. doi:10.5194/se-4-497-2013.
- Gallart, F., Llorens, P., Latron, J., Regüés, D., 2002. Hydrological processes and their seasonal controls in a small Mediterranean mountain catchment in the Pyrenees. *Hydrol. Earth Syst. Sc.* 6, 527 - 537. doi:10.5194/hess-6-527-2002.

- García de la serrana R, Vilagrosa A, Alloza J. A., 2015. Pine mortality in southeast Spain after an extreme dry and warm year: interactions among drought stress, carbohydrates and bark beetle attack. *Trees*. Doi: 10.1007/s00468-015-1261-9.
- Hargreaves, G.H. and Samani, Z.A., 1982. Estimating reference evapotranspiration. Tech. Note. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, ASCE, 108: 225–230.
- Healy, R.W. and Scanlon, B.R., 2010. Estimating groundwater recharge. Cambridge. ISBN 9780521863964.
- IPCC 2013. (2013). Climate change 2013: the Physical Science Basis. In: Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor MMB, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds) Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, p 986.
- Llorens P., 1997. Rainfall interception by *Pinus sylvestris* forest patch overgrown in a Mediterranean mountainous abandoned area II. Assessment of the applicability of Gah's analytical model. *J Hydrol*. 240:131–144.
- Llorens, P., Domingo, F., 2007. Rainfall partitioning by vegetation under Mediterranean conditions. A review of studies in Europe. *J. Hydrol*. 335, 37– 54. doi:10.1016/j.jhydrol.2006.10.032
- Llorens P, Latron J y Gallart F. 2003. Dinámica espacio-temporal de la humedad del suelo en un área de montaña mediterránea. Cuencas experimentales de vallecobre (alto llobregat). *Estudios de la Zona No Saturada del Suelo Vol. VI*. J. Álvarez-Benedí y P. Marinero. Pp 71-76.
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J., 2003. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs under semi-arid climate?. *For. Ecol. Manage*. 176: 147–160.
- Manrique-Alba, A., Ruiz-Yanetti, S., Moutahir, H., Novak, N., De Luis, M., Bellot, J., 2017. Soil moisture and its role in growth-climate relationships across an aridity gradient in semiarid *Pinus halepensis* forests. *Science of the Total Environment*. 574: 982–990.
- Manrique-Alba, A., Ruiz-Yanetti, S., Chirino, E., Moutahir, H., González, C., & Bellot, J., 2015. El balance hídrico en el suelo de 4 pinares (*Pinus halepensis*) de repoblación de la provincia de Alicante. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*. 41: 183–194.

- Martínez-Santos P, Andreu JM. 2010. Lumped and distributed approaches to model natural recharge in semiarid karst aquifers. *Journal of Hydrology*. 388: 389–398. DOI:10.1016/j.jhydrol.2010.05.018.
- Martos-Rosillo S., Rodríguez-Rodríguez M., Pedrera A., Cruz-San Julián J., Carlos Rubio J., 2013. Groundwater recharge in semi-arid carbonate aquifers under intensive use: the Estepa Range aquifers (Seville, southern Spain). *Environ Earth Sci*. doi 10.1007/s12665-013-2288-0.
- Moriasi, D. N., Arnold, J. G., Van Liew, M. W., Bingner, R. L., Harmel, R. D and Veith, T. L., 2007. Model evaluation guidelines for systematic quantification of accuracy in watershed simulations. *Transactions of the ASABE*. 50:885-900.
- Moutahir, H., De Luis, M., Serrano-Notivoli, R., Touhami, I and Bellot, J., 2014. Análisis de los eventos climáticos extremos en la provincia de Alicante, Sureste de España. En: Fernández-Montes, S. y Rodrigo, F.S. (Eds). *Cambio climático y cambio global*.
- Molina, J.A and del Campo, A.D., 2012. The effects of experimental thinning on throughfall and stemflow: A contribution towards hydrology-oriented silviculture in Aleppo pine plantations. *For. Ecol. Manage.* 269: 206– 213. doi:10.1016/j.foreco.2011.12.037.
- Moutahir, H., Bellot, J., Monjo, R., Bellot, P., Garcia, M., Touhami, I., 2017. Likely effects of climate change on groundwater availability in a Mediterranean region of Southeastern Spain. *Hydrological Processes*. 31:161-176.
- Nagase A and Ayako A., 2012. Amount of water runoff from different vegetation types on extensive green roofs: Effects of plant species, diversity and plant structure. *Landscape and Urban Planning*. 104: 356– 363.
- Nash, J. E., and Sutcliffe, J. V., 1970. River flow forecasting through conceptual models part I-A discussion of principles. *Journal of hydrology*. 10: 282-290.
- Nisbet, T., 2005. Water use by tree. *Forestry Commission*. Edinburgh. <http://www.forestry.gov.uk/>.
- Pérez Cueva A.J. (coordinador) (1994). *Atlas Climático de la Comunidad Valenciana*, Consejería de Obras Públicas, Urbanismo y Transporte, Generalitat Valenciana. 208 pp.
- Ries F., Lange S., Schmind H and Sauter M., 2015. Recharge estimation and soil moisture dynamics in a Mediterranean, semi-arid karst region. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 19: 1439–1456. doi:10.5194/hess-19: 1439-2015.

- Rivas-Martínez., 1983 Pisos Bioclimáticos de España. *Lazaroa* 5, 33-34.
- Ruiz-Yanetti, S., Manrique-Alba, A., Moutahir, H., Chirino, E., Lledó, MJ., Maturano, A. and Bellot, J., 2015. Soil water conservation and deep percolation in Mediterranean shrublands in a climatic gradient of southeast Spain. In Breil, P., (Ed). *Measuring, Modeling and Managing of the natural processes related to water flows - Social values of the linked ecosystem services*. Book of abstracts of the international conference Ecohydrology, Lyon. France.
- Rodríguez-Suarez, J.A., Soto, B. y Díaz-Fierros, F. 2009. Aplicación del modelo HMV/IHMS en la determinación del aporte de la zona no saturada al caudal de una cuenca forestal. *Estudios en la Zona no Saturada del Suelo*. Vol IX, O. Silva et al. Barcelona.
- Samper J, Alvares D, Pisani B, García Vera MA. 2007. Evaluation of climate change impacts on water resources of Ebre River Basin with GIS-BALAN. In: XXXV AIH Congress (Lisboa): Groundwater and Ecosystems, 11.
- Schlesingera W, Jasechkob S., 2014. Transpiration in the global water cycle. *Agricultural and Forest Meteorology*.189–190.
- Specht, R.L., 1972. Water use by perennial evergreen plant communities in Australia and Papua New Guinea. *Aust. J. Bot.* 20: 273–299.
- Specht, A., Specht, R.L., 1993. Species richness and canopy productivity of Australian plant communities. *Biodivers. Conserv.* 2: 152–167.
- Stothoff, S.A., Or, D., Groeneveld, D.P., Jones, S.B., 1999. The effect of vegetation on infiltration in shallow soils underlain by fissured bedrock. *J. Hydrol.* 18, 169–190 doi: 10.1016/S00221694(99)00038-4.
- Touhami, I., Andreu, J.M., Chirino, E., Sánchez, J.R., Moutahir, H., Pulido-Bosch, A., Martínez-Santos, P., Bellot, J., 2013. Recharge estimation of a small karstic aquifer in a semiarid Mediterranean region (southeastern Spain) using a hydrological model. *Hydrological Processes*. 27: 165-174.
- Touhami, I., Andreu, J. M., Chirino, E., Sánchez, J. R., Pulido-Bosch, A., Martínez-Santos, P., Moutahir, H., & Bellot, J., 2014. Comparative performance of soil water balance models in computing semi-arid aquifer recharge. *Hydrological Sciences Journal*. 59: 193-203.
- Touhami, I., Chirino, E., Andreu, J.M., Sánchez, J.R., Moutahir, H., Bellot, J., 2015. Assessment of climate change impacts on soil water balance and aquifer



- recharge in a semiarid region in south east Spain. *Journal of Hydrology*. 527: 619-629.
- Ungar, E.D., Rotenberg, E., Raz-Yaseef, N., Cohen, S., Yakir, D., Schiller, G., 2013. Transpiration and annual water balance of Aleppo pine in a semiarid region: Implications for forest management. *For. Ecol. Manage.* 298: 39-51. doi:10.1016/j.foreco.2013.03.003.
- Vallejo, V. R., 1996. *La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana*. Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterraneo - CEAM. Valencia, España. 601 pp.
- Vallejo, V.R., Smanis, A., Chirino, E., Fuentes, D., Valdecantos, A., Vilagrosa, A., 2012. Perspectives in dryland restoration: approaches for climate change adaptation. *New Forests*. 43: 561-579.
- Velázquez, P., García-Arostegui, J., Molina González, J.L., Pulido-Velazquez, M., 2015. Assessment of future groundwater recharge in semi-arid regions under climate change scenarios (Serral-Salinas aquifer, SE Spain). Could increased rainfall variability increase the recharge rate?. *Hydrological Processes*. 29:828-844. doi:10.1002/hyp.10191.
- Wang, Y.Q., et al., 2012. Regional spatial pattern of deep soil water content and its influencing factors. *Hydrological Sciences Journal*. 57: 265–281.
- Wilcox B. P., Dowhower S. L., Teague W.R, and Thurow T.L. 2006. Long-Term Water Balance in a Semiarid Shrubland. *Rangeland Ecol Manage.* 59:600–606.
- Yildiz O., Barros, A.P., 2007. Elucidating Vegetation Controls on the Hydroclimatology of a Mid-Latitude Basin. *J. Hydrol.* 333: 431-448.



**CAPITULO 6.**

**RESUMEN DE RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

## 6.1 Resumen de resultados y discusión

El agua es un elemento básico y fundamental en diversos procesos biológicos y determinante para el funcionamiento de los ecosistemas, "especialmente en zonas áridas donde una gota de agua es sinónimo de vida". El rol hidrológico que desempeña la vegetación ha sido definido como un elemento clave para un mejor entendimiento de la dinámica hídrica tanto en ecosistemas limitados por el agua como en aquellos donde se prevé aumento en la frecuencia e intensidad de sequías, y es considerado en la mejora de las prácticas de manejo del recurso agua (Abrahams and Parsons 1994; Lubczynski 2009). Ante condiciones de sequía, la vegetación desarrolla diferentes adaptaciones y estrategias como: obtener agua de capas profundas del suelo, cerrar estomas, retener agua, entre otras, que le permiten obtener el agua necesaria para la transpiración y fotosíntesis (Noy-Meir 1973; Porporato et al. 2001). Por ello, las estrategias de consumo de agua por las plantas y su tasa de transpiración es uno de los componentes fundamentales de la dinámica hidrológica que influyen la disponibilidad de agua en suelos y recarga de acuíferos (Lubczynski and Gurwin 2005; Lubczynski 2009). En este contexto, se realizaron dos estudios referentes a la evaluación de los requerimientos hídricos de especies de diferentes ecosistemas contrastados (árido y tropical) ante condiciones de sequía.

Haciendo referencia a ecosistemas áridos, en este estudio se determinó y evaluó la dinámica temporal de la tasa de transpiración (whole seedling transpiration rate,  $E_{w-s}$ ) en brinzales de tres especies mediterráneas (*Pinus halepensis*, *Pistacia lentiscus* y *Quercus coccifera*) utilizadas para la restauración del semiárido español, bajo dos condiciones de humedad del suelo: alta humedad y un ciclo de sequía. Los resultados bajo ambas condiciones indicaron que *Q. coccifera* tuvo la mayor  $E_{w-s}$  ( $0.90-1.33 \text{ L m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ), *P. lentiscus* presentó valores intermedios ( $0.50-0.75 \text{ L} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ) y *P. halepensis* mostró la tasa más baja ( $0.37-0.44 \text{ L} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ). Las relaciones obtenidas entre  $E_{w-s}$  y las variables microclimáticas (radiación, déficit de presión de vapor y evapotranspiración potencial) a lo largo del día, permitieron tanto explicar la respuesta de las especies antes el estrés del mediodía, como evaluar sus estrategias de consumo de agua. Así, *P. halepensis* y *P. lentiscus* mostraron un mecanismo ahorrador de agua. Mientras *Q. coccifera* presentó un mecanismo derrochador de agua.

Las plantas poseen mecanismos de regulación estomática que les permiten reducir las pérdidas de agua ante condiciones de sequía (Vilagrosa et al. 2003a; Galmés et al.

2007). En este estudio, *Q. coccifera* mantuvo la mayor  $E_{w-s}$  diaria bajo condiciones de sequía. En concordancia con Baquedano and Castillo (2006), Peguero-Pina et al. (2008) y Chirino et al. (2011) dicha respuesta, indicó en *Q. coccifera* una estrategia de tolerancia al estrés hídrico mediante un mecanismo derrochador de agua. Esta especie presentó el mayor peso seco de raíz, lo que concuerda con una característica de especies muy adaptadas a condiciones semiáridas, con un sistema radical profundo que le permite llegar a reservas de agua subsuperficiales (Baquedano y Castillo; 2007). Dicha característica podría justificar su alta conductancia estomática ante condiciones de sequía.

Numerosos estudios indican que *P. lentiscus* tiende a reducir la conductancia estomática ante condiciones de sequía, considerándose una especie evasora del estrés hídrico con un mecanismo ahorrador de agua (Vilagrosa 2003a, 2003b; Trubat et al. 2006). Sin embargo, en este estudio, *P. lentiscus* consumió el agua rápidamente, lo que puede estar relacionado con los altos valores obtenidos para esta especie respecto al peso seco de la raíz principal y finas ( $< 2\text{mm}$ ). Ambos rasgos morfo-funcionales favorecen la pérdida de agua a través de las hojas y justifican un secado rápido del suelo. *Q. coccifera* y *P. lentiscus* mantuvieron una alta  $E_{w-s}$  cuando el suelo estaba lleno de agua y bajo déficit hídrico, este patrón concuerda con el comportamiento atribuido por Moshelion et al. (2014) a plantas anisohídricas.

*P. halepensis* ha sido descrita como una especie con excelente control estomático, adaptada a condiciones de sequía. (Baquedano and Castillo 2007). En este estudio, *P. halepensis* mantuvo la menor  $E_{w-s}$  diaria permitiendo un secado más lento del suelo. En concordancia con los trabajos realizados por Baquedano and Castillo (2006), y Chirino et al. (2011) *P. halepensis* ha sido clasificada como una especie evitadora del estrés hídrico mediante un mecanismo ahorrador de agua. Dada su regulación en la transpiración aún con valores altos de humedad en el suelo, Moshelion et al., 2014 considera a *P. halepensis* una especie isohídrica con gran regulación estomática para enfrentar el déficit hídrico.

Las variables climáticas y la humedad del suelo suelen relacionarse con la tasa de transpiración de las plantas (Mereu et al. 2009; Wallach et al. 2010). En este contexto, las curvas horarias de la  $E_{w-s}$ , permitieron evaluar la estrategia de consumo de agua de las especies estudiadas. *P. halepensis* presentó su  $E_{w-s}$  horaria máxima antes del mediodía, indicando el cierre estomático para evitar la pérdida de agua ante las condiciones de máxima radiación y déficit de presión de vapor al mediodía. En

contraste, *Q. coccifera* y *P. lentiscus* tuvieron su máxima  $E_{w-s}$  al mediodía y a principios de la tarde, respectivamente, demostrando que no activaron el mecanismo de regulación estomática para reducir la pérdida de agua y evitar el estrés hídrico.

En referencia a otros ecosistemas de los Andes Ecuatorianos, las diferencias en los rasgos morfo-funcionales de las especies estudiadas (*Alnus acuminata*, *Cedrela montana*, *Podocarpus sprucei*, *Aegiphila ferruginea*, *Schinus molle*, *Caesalpinia spinosa*), determinaron la respuesta ante condiciones de alta humedad del suelo y déficit hídrico. Una tasa de crecimiento baja, una superficie foliar y área foliar específica pequeñas, y un mayor tamaño específico de raíz, se relacionaron con especies resistentes a la sequía como fueron *P. sprucei* y *C. spinosa*. Por el contrario, una tasa alta o intermedia de crecimiento, mayor área foliar y biomasa de raíz, y un tamaño específico de raíz menor, estuvo relacionado con especies de menor resistencia a condiciones de sequía como fueron *A. ferruginea*, *S. molle* y *C. montana*. *A. acuminata* presentó mayor tamaño específico de raíz y mostró ser una especie sensible a la sequía. En relación a la distribución ecológica de las especies y su respuesta fisiológica, no encontramos una relación clara en términos de consumo del agua. Siendo la respuesta de las especies estudiadas ante condiciones de sequía, independiente de su hábitat. Por ejemplo: *P. sprucei*, (bosque nublado montano) presentó mayor resistencia a la sequía respecto a *S. molle* (matorral seco montano).

Los patrones diarios de conductancia estomática (Gs) presentaron diferencias entre las especies. *A. acuminata*, *A. ferruginea* y *S. molle* presentaron mayor Gs al mediodía bajo condiciones de alta y baja humedad del suelo; indicando una alta capacidad de absorción y transporte del agua hacia las hojas. Estas especies fueron las más sensibles a la sequía. Mientras, *P. sprucei* y *C. spinosa* mantuvieron patrones similares de Gs durante el día con poco cierre estomático al mediodía. En concordancia, McDowell, 2011 y Vilagrosa et al., 2010 indican que las especies más sensibles a la sequía presentan mayor reducción de la Gs para mantener estable el contenido de agua en la hoja. *A. acuminata* ha sido considerada en estudios previos como una especie muy sensible al déficit hídrico, evitándolo mediante la caída de sus hojas en el período seco (Esperón-Rodríguez and Barradas, 2015). Las especies como *P. sprucei* que muestran ser poco sensibles a condiciones de sequía, pueden considerarse como tolerantes al estrés hídrico (Levitt 1980). Esta estrategia les permite prolongar la disponibilidad de agua en el suelo.

Respecto a los rasgos morfo-funcionales, estudios previos hacen referencia a la relación existente entre la arquitectura de la raíz y la productividad de las plantas (Lynch, 1995; Trubat et al., 2006). En este sentido, nuestros resultados indicaron que las especies con gran capacidad de crecimiento radicular deberían ser capaces de mantener una alta  $G_s$  y alta tasa de crecimiento relativo del diámetro bajo condiciones de alta humedad en el suelo. Los resultados también indicaron que las plantas con raíces gruesas desarrollaron mayor superficie foliar. Numerosos estudios indican la relación que existe entre los rasgos funcionales de las plantas y sus estrategias de consumo de agua (Writh et al., 2004; Reich et al., 2014). De acuerdo a Zhao et al. (2016), *A. acuminata*, *A. ferruginea*, *S. molle* y *C. montana*, con raíces más profundas, mayor ratio de área foliar (área foliar/peso seco del individuo) y mayor área foliar específica podrían relacionarse con una estrategia adquisitiva (derrochadora de agua) bajo condiciones de alta humedad del suelo. Mientras, *C. spinosa* y *P. sprucei*, con menor biomasa de raíces, y valores bajos del ratio de área foliar y área foliar específica, se relacionarían con una estrategia más conservativa (ahorradora de agua).

En relación a la distribución ecológica de las especies, McDowell et al., 2008; Hernandez et al., 2010 y Pausas et al., 2016 indican que especies con diferentes estrategias de consumo de agua pueden coexistir en el mismo ecosistema debido a rasgos morfo-funcionales que determinan sus patrones de respuesta a la disponibilidad hídrica. En concordancia, en este estudio *A. acuminata* y *A. ferruginea* se consideran evitadoras del estrés hídrico y viven en ecosistemas distintos pero con precipitación anual  $>2.500\text{mm}\cdot\text{año}^{-1}$ . Especies como *P. sprucei* y *C. spinosa* con una estrategia de tolerancia al estrés hídrico, habitan en ecosistemas cuya precipitación anual difiere por más de  $1500\text{mm}\cdot\text{año}^{-1}$ .

Aunque los estudios en campos experimentales, informan sobre la resistencia de las especies a los ciclos de sequía, es necesario obtener datos en condiciones naturales y con individuos adultos de las especies de interés, sobre mortalidad de la vegetación inducida por condiciones de sequía, con la finalidad de predecir su impacto actual y futuro tanto a escala local como global (Greenwood et al 2017). En este contexto se evaluó el impacto de la sequía en la cubierta de vegetación de matorral Mediterráneo en cuatro zonas de un gradiente climático de la provincia de Alicante. Los resultados indicaron que el año hidrológico 2013/14 fue muy seco y caliente en el Sur este de España, con reducciones de precipitación anual entre 33 y 58% respecto al promedio histórico de las zonas estudiadas y con una temperatura especialmente alta en otoño,

invierno y primavera. Bajo estas condiciones, el contenido de agua en el suelo disminuyó durante varios meses consecutivos en todas las zonas.

Los resultados también mostraron gran relación entre la reducción de la cubierta de vegetación de los cuatro matorrales estudiados, con la disminución de la disponibilidad de agua en el suelo y con las condiciones ambientales durante dicho año seco. La reducción de la vegetación presentó diferencias entre las formas de vida estudiadas (matorral alto, matorral bajo y gramíneas), siendo el matorral bajo la forma de vida que presentó mayor vulnerabilidad a la sequía. Se encontró más del 28% de reducción en zonas de transición con clima seco y semiárido donde se registró un contenido relativo de agua extraíble (Relative Extractable Water, REW) menor a 0.2 durante varios meses consecutivos. Estas zonas presentan condiciones más limitantes para matorrales con cobertura mayor a 70%, lo que pone en riesgo la cobertura de vegetación en un futuro debido a la variabilidad climática prevista en la región.

En este sentido, la zona semiárida y seca que presentaron más de 70% de cobertura de vegetación antes del año seco, fueron las más afectadas presentando una reducción relativa de la cobertura global (matorral bajo y matorral alto) entre  $41\pm 7\%$  y  $37\pm 4\%$  respectivamente; siendo el matorral bajo la forma de vida más afectada en ambas zonas. En concordancia con Prieto et al 2009, esta reducción de cobertura, que pudiera afectar la riqueza y diversidad de especies, estuvo altamente correlacionada con las condiciones de sequía registradas durante el año 2013/14. Mientras la zona subhúmeda y otra zona semiárida pero que presentó 57% de cobertura antes del año seco, fueron menos afectadas con una reducción relativa de la cobertura global menor a  $16\pm 5\%$ . En el caso de la parte subhúmeda, la baja reducción encontrada puede deberse a que la variación de la precipitación en el año seco ( $350 \text{ mm año}^{-1}$ ) estuvo dentro del rango de variabilidad interanual ( $300 \text{ mm año}^{-1}$  en años secos y  $1000 \text{ mm año}^{-1}$  en años húmedos) que caracteriza este ecosistema (Del Cacho and Lloret; 2012). En el caso de la parte semiárida menos afectada, la composición y estructura de este matorral fue capaz de soportar el periodo intenso de sequía sugiriendo gran resiliencia de esta comunidad, bien adaptada a variabilidad respecto al régimen de precipitación, característica del ecosistema semiárido (Miranda et al 2011).

La sequía o periodos largos de cambio en la humedad del suelo suelen ser los principales factores responsables de la mortalidad de la vegetación (Faber-Langendoen and Tester 1996; Greenwood et al 2017). En concordancia, los resultados indicaron que el tiempo durante el cual el REW se mantuvo por debajo del umbral de déficit hídrico



descrito por Bréda et al. (1995) and Granier et al. (1987) (0.4, es decir, 40% e la capacidad de campo) para respuesta fisiológica en las plantas, fue determinante en la reducción relativa de la cobertura de los matorrales estudiados. En este sentido, las zonas más afectadas (mayor reducción relativa de la cobertura de vegetación) estuvieron sometidas a más de cinco meses con REW menor a 0.2 (20% de la capacidad de campo). Esto indica la posibilidad de que con contenidos de agua menores al 20% de la capacidad de campo del suelo, puede ocurrir mortalidad en cubiertas de matorral mediterráneo. Prieto et al (2009) reporta menores porcentajes de mortalidad en matorrales bajo condiciones similares de sequía. Los resultados obtenidos en el estudio descrito en el Capítulo 2 (Ruiz-Yanetti et al 2016), también indicaron mortalidad en dos especies de matorral mediterráneo, en su estadio de brinzal y bajo condiciones controladas, cuando la humedad del suelo disminuyó por debajo de un 20 % de su capacidad de campo durante varios días.

A una escala más amplia, hoy en día, para proponer políticas de manejo que garanticen el mantenimiento del recurso agua (Ataroff y Silva 2005), también se requiere una mayor comprensión de los mecanismos que controlan los flujos hídricos del ecosistema y la generación natural de la recarga de acuíferos (Kovalevskii, 2007). Para ello, los modelos son una de las herramientas más utilizadas. En este contexto, nuestros resultados mostraron muy buen ajuste entre los datos observados de humedad del suelo y estimados por el modelo HYDROBAL, permitiendo estimar los principales flujos hídricos a escala de parcela en función de la cubierta de matorral mediterráneo y pinar de repoblación y su extrapolación a escala de paisaje o área de recarga. Esto, a lo largo del gradiente climático subhúmedo - semiárido de la provincia de Alicante. El modelo consiguió estimar satisfactoriamente los principales flujos hídricos, obteniéndose un  $R^2$  entre 0.70 y 0.90 y un índice de Nash (Nash and Sutchcliffe, 1970) de 0.53-0.70 en la mayoría de los casos.

Los resultados de este trabajo, indicaron que tanto las diferencias estructurales en los matorrales y pinares a lo largo del gradiente climático; como la variación interanual de la precipitación total, condicionaron los principales flujos hídricos en las zonas de estudio. En concordancia con Touhamid et al (2013) en este estudio, el efecto de la vegetación fue más notable en el año lluvioso (2012/13). Mientras que durante el año seco (2013/14) la recarga (R) disminuyó de manera drástica, particularmente en zonas semiáridas donde la precipitación no supero los 123 mm.año<sup>-1</sup>. Dada la aridez

proyectada para esta región (IPCC 2013), los planes de gestión del recurso aguas deberían proponer límites de uso en años secos.

La intercepción (Int) es uno de los flujos hídricos que depende tanto de la complejidad estructural del dosel como de las precipitaciones, así una cobertura de vegetación más compleja suele tener mayor Int que otras más simples a medida que las precipitaciones aumentan (Ataroff 2005; Alcalá et al., 2011; Birot and Gracia, 2011). En concordancia, los resultados obtenidos a escala de parcela indicaron que en los matorrales el porcentaje de Int respecto a la Pt estuvo entre un 24% y 30% siendo mayor en las zonas con cobertura de matorral mayor a 84%. Las repoblaciones de pino Carrasco, redujeron la cantidad de agua que llega al suelo entre 36% y 50% de la Pt; siendo mayor en zonas donde la combinación de pinos con sotobosque ocupó más de 93%. A escala de paisaje, la Int fue menor (18% de la Pt) en zonas ocupadas por pinares y matorrales de baja cobertura, llegando a un 39% en zonas con elevada cobertura. Dichos resultados, indicaron que bajo condiciones de sequía, se produjeron condiciones de mayor estrés hídrico del suelo bajo cubiertas forestales, como consecuencia de la reducción de los aportes de agua al suelo, provocada por una mayor Int del agua de lluvia en las zonas donde la vegetación tuvo mayor porte (Llorens et al 2003).

La Escorrentía superficial (Es) fue un componente muy pequeño del balance hídrico. En función de la cobertura de matorral y pinar este flujo estuvo en un rango de 0.3-0.7% de la Pt y a escala de paisaje estuvo en un rango de 0.6 -3.1%; siendo mayor en zonas con mayor superficie de suelo desnudo (Gabarrón-Galeote et al, 2013; Wilcox et al 2006).

La suma de los flujos de transpiración y evaporación directa del suelo se estimó con HYDROBAL como evapotranspiración real (Eta). Las estimaciones de este flujo indicaron un porcentaje de Eta entre 44-69% de la Pt a escala de parcela de matorral y pinar y entre 53-78% a escala de paisaje. Las tasas de Eta suelen ser diferentes para un año lluvioso y un año seco (Ungar 2013). En este estudio para el año seco se obtuvieron los porcentajes máximos de Eta, con 50-65% para los matorrales, 48-80% en pinares y entre 56- 80% en el área de recarga. En contraste, en el año lluvioso, la Eta incremento a medida que la cubierta de vegetación fue mayor, coincidiendo con lo reportado por Alcalá et al (2011).

Los doseles de elevada cubierta y estratificación reducen la disponibilidad de agua en el suelo lo cual puede ser crucial en zonas áridas al comprometer la infiltración de agua en el suelo (Derak et al 2014). Los resultados obtenidos en parcelas de matorral y pinar, reflejaron como en un año lluvioso y promedio de precipitación, el porcentaje de R

respecto a la Pt fue mayor en áreas donde existe menor cubierta de vegetación. Mientras que en el año seco, las zonas con mayor cubierta mostraron aprox. un 4% más de R. A escala de paisaje, los resultados reflejaron como en años con mayores aportes de precipitación, el porcentaje de R respecto a la Pt fue mayor en zonas con un 16% de superficie ocupada por matorrales y pinares de baja cobertura y poco estratificados, combinados con gran extensión de espartal. Mientras que la escorrentía fue menor en zonas con mayor cubierta de vegetación.

En términos generales, se observó gran relación entre el porcentaje de cubierta de vegetación y los aportes anuales de precipitación con las estimaciones de los principales flujos hídricos. Los suelos bajo elevada cobertura de vegetación y gran estratificación suelen retener menos agua y aportar menos a la recarga de acuíferos. En años lluviosos el porcentaje de recarga incremento en áreas con menor cobertura. En años secos, el porcentaje de recarga se vio muy afectado debido a la disminución de la precipitación total. Estos aspectos deben ser considerados en el manejo de las reservas de agua, especialmente en años en donde se prevé disminución de los aportes de precipitación. Finalmente, HYDROBAL es una potente herramienta de modelización hidrológica que puede ser muy útil para la toma de decisiones por parte de los organismos de las cuencas hidrológicas.

## 6.2 Referencias bibliográficas

- Ataroff M y Silva J. F. 2005. Las investigaciones sobre dinámica hídrica de la Red Interamericana de Cooperación Andes y Sabanas (RICAS). Dinámica hídrica en Sistemas Neotropicales. ICAE. Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela. Pp, 1-3.
- Ataroff M., 2005. Estudios de dinámica hídrica en la selva nublada de la Mucuy, andes de Venezuela. Dinámica hídrica en Sistemas Neotropicales. ICAE. Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela. Pp, 1-3.
- Abrahams, A.D. and A.J. Parsons 1994. Geomorphology of deserts environments in Geomorphology of Deserts Environments, edited by A.D Abrahams and A.J. Parsons, p. 1 12. Chapman & Hall, London; New York.
- Alcalá F., Cantón Y., Contreras S., Serrano-Ortiz A., Puig de fábregas A., Solá-Benet A., Custodio E and Domingo F., 2011. Diffuse and concentrated recharge evaluation using physical and tracer techniques: results from a semiarid carbonate massif aquifer in southeastern Spain Environ Earth Sci. 62:541–557 DOI 10.1007/s12665-010-0546-y.
- Baquedano F.J., Castillo F.J., 2006. Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders *Quercus coccifera* and *Quercus ilex*. Trees. 20:689–700.
- Baquedano F.J., Castillo F.J., 2007. Drought tolerance in the Mediterranean species *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis* and *Juniperus phoenicea*. Photosynthetica. 45:229–238.
- Birot, Y., Gracia, C., 2011. Una visión general del ciclo del hidrológico: agua verde y agua azul. In: Birot, Y., C. Gracia., M. Palahí (eds.), Water for forests and people in Mediterranean region. A challenging balance. What science can tell us #1. European Forest Institute, Joensuu, pp. 17-21.
- Bréda N., Granier A., Aussenac G., 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations. Transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl). Tree Physiol. 15:295–306.
- Chirino E., Bellot J and Sánchez J.R., 2011. Daily sap flow rate as an indicator of drought avoidance mechanisms in five Mediterranean perennial species in semiarid southeastern Spain. Trees .25:593-606.doi 10.1007/s00468-010-0536-4.

- Del Cacho M and Lloret F., 2012. Resilience of Mediterranean shrubland to a severe drought episode: the role of seed bank and seedling emergence. CREAM/Unitat d'Ecologia, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona, Spain Plant Biology ISSN 1435-8603.
- Derak M and Cortina J., 2014. Multi-criteria participative evaluation of *Pinus halepensis* plantations in a semiarid area of southeast Spain. Ecological Indicators. 43:56–68.
- Esperón-Rodríguez M., Barradas V.L., 2015. Ecophysiological vulnerability to climate change: water stress responses in four tree species from the central mountain region of Veracruz, Mexico. Reg Environ Change. 15:93-108.
- Faber-Langendoen D and Tester J., 1996. Oak Mortality in sand savanna following drought in east central Minnesota. Bulletin of the torrey botanical Club. 120: 248-246.
- Gabarrón-Galeote M, Martínez-Murillo J. F., Quesada M. A., and Ruiz-Sinoga J. D., 2013. Seasonal changes in the soil hydrological and erosive response depending on aspect, vegetation type and soil water repellency in different Mediterranean microenvironments. Solid Earth, 4:497–509. doi:10.5194/se-4-497-2013.
- Galmés J., Flexas J., Savé R and Medrano H., 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. Plant Soil. 290:139–155. doi: 10.1007/s11104-006-9148-6.
- Greenwood S., Ruiz-Benito P., Martínez-Vilalta J., Lloret F., Kitzberger T., Allen C., Fensham R., Laughlin D., Kattge J., Bonisch G., Kraft N and Jump A., 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. Ecology Letters. doi: 10.1111/ele.12748.
- Hernández E.I., Vilagrosa A., Pausas J.G., Bellot, J., 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. Plant Ecol. 207:233-244.
- IPCC 2013. (2013). Climate change 2013: the Physical Science Basis. In: Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor MMB, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds) Contribution of Working Group I to the Fifth

- Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, p 986.
- Kovalevskii V S., 2007. Effect of climate changes on groundwater. *Water Resour.* 34:140–152.
- Levitt J., 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Volume II. Water, Radiation, Salt, and Other Stresses (2<sup>nd</sup> Ed.). New York, Academic Press.
- Lubczynski, M. and J. Gurwin 2005. Integration of various data sources for transient groundwater modeling with spatio-temporally variable fluxes-Sardon study case, Spain. *Journal of Hydrology.* 306:71-96.
- Lubczynski, M.W. 2009. The hydrogeological role of trees in water limited environments. *Hydrogeology Journal.* 17:247-259.
- Lynch J., 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.* 109:7-13.
- McDowell N., 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol.* 155:1051-1059.
- Llorens P, Latron J y Gallart F. 2003. Dinámica espacio-temporal de la humedad del suelo en un área de montaña mediterránea. cuencas experimentales de valcebre (alto llobregat). *Estudios de la Zona No Saturada del Suelo Vol. VI.* J. Álvarez-Benedí y P. Marinero. Pp 71-76.
- McDowell N., Pockman W.T., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Yezpe E., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New Phytol.* 178: 719-39.
- Mereu S., Salvatori E., Fusaro L., Gerosa G., Muys B and Manes F., 2009. A whole plant approach to evaluate the water use of Mediterranean maquis species in a coastal dune ecosystem. *Biogeosciences.* 6:1713–1746. In: [www.biogeosciences-discuss.net/6/1713/2009/](http://www.biogeosciences-discuss.net/6/1713/2009/).
- 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. *Journal of Arid Environments* 75: 1302-1309.
- Moshelion M., Halperin O., Wallach R., Oren R., Way D.A., 2014. Role of aquaporins in determining transpiration and photosynthesis in water-stressed plants: crop water-use efficiency, growth and yield. *Plant Cell and Environ.* doi: 10.1111/pce.12410.

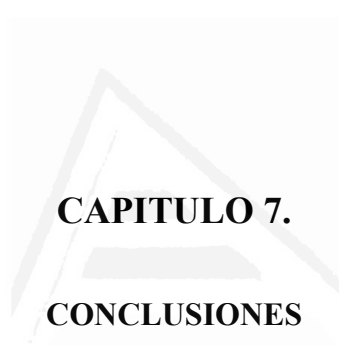
- Nash, J. E., and Sutcliffe, J. V., 1970. River flow forecasting through conceptual models part I-A discussion of principles. *Journal of hydrology*, 10: 282-290.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4:25-51.
- Pausas J.G., Pratt R.B., Keeley J.E., Jacobsen A.L., Ramirez A.R., Vilagrosa A., Paula S., Kaneakua-Pia, I.N., Davis, S.D., 2016. Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytol.* 209:945-954.
- Peguero-Pina J.J., Morales F., Flexas J., Gil-Pelegrín E and Moya, I., 2008. Photochemistry, remotely sensed physiological reflectance index and depoxidation state of the xanthophyll cycle in *Quercus coccifera* under intense drought. *Tree Physiol.* 27:793–803.
- Porporato, A., F. Laio, L. Ridolfi and I. Rodriguez-Iturbe 2001. Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and response to water stress: III. Vegetation water stress. *Advances in Water Resources*. 24:725-744.
- Prieto P., Peñuelas J., Lloret F., Llorens L and Estiarte M., 2009. Experimental drought and warming decrease diversity and slow down post-fire succession in a Mediterranean shrubland. *Ecography* 32: 623-636. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05738.x.
- Prieto P., Peñuelas J., Lloret F., Llorens L and Estiarte M., 2009. Experimental drought and warming decrease diversity and slow down post-fire succession in a Mediterranean shrubland. *Ecography* 32: 623-636. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05738.x.
- Reich P. B., 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol.* 102:275–301.
- Ruiz-Yanetti S., Chirino E and Bellot., 2016. Daily whole-seedling transpiration determined by minilysimeters, allows the estimation of the water requirements of seedlings used for dryland afforestation. *Journal of Arid Environments* .124 : 341-351.
- Touhami, I., Andreu, J.M., Chirino, E., Sánchez, J.R., Moutahir, H., Pulido-Bosch, A., Martínez-Santos, P., Bellot, J., 2013. Recharge estimation of a small karstic aquifer in a semiarid Mediterranean region (southeastern Spain) using a hydrological model. *Hydrological Processes*. 27: 165-174.

- Trubat R., Cortina J., Vilagrosa A., 2006. Plant morphology and root hydraulics are altered by nutrient deficiency in *Pistacia lentiscus* (L.) Trees. 20: 334–339. doi: 10.1007/s00468-005-0045-z.
- Trubat R., Cortina J., Vilagrosa A., 2006. Plant morphology and root hydraulics are altered by nutrient deficiency in *Pistacia lentiscus* ( L .). Trees.20:334–339.
- Ungar, E.D., Rotenberg, E., Raz-Yaseef, N., Cohen, S., Yakir, D., Schiller,G., 2013. Transpiration and annual water balance of Aleppo pine in a semiarid region: Implications for forest management. *For. Ecol. Manage.* 298: 39-51. doi:10.1016/j.foreco.2013.03. 003.
- Vilagrosa A., Bellot J., Vallejo R and Gil-Pelegrín, E., 2003b. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought.J ExpBot 54:2015-2024. doi: 10.1093/jxb/erg221.
- Vilagrosa A., Cortina J., Gil P and Bellot J., 2003a. Suitability of Drought-Preconditioning Techniques in Mediterranean Climate. *Restor Ecol.* 11: 208-216.
- Vilagrosa A., Morales F., Abadía A., Bellot J., Cochard H., Gil-Pelegrin E., 2010. Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf level processes in two Mediterranean drought-resistant species. *Environ Exp Bot.*69:233-242.
- Wallach R., Da-Costa N., Raviv M and Moshelion M., 2010. Development of synchronized, autonomus, and self-regulated oscillations in transpiration rate of a whole tomato plant under water stress. *J Exp Bot.* 61: 3439-3449.
- Wilcox B. P., Dowhower S. L, Teague W.R, and Thurow T.L. 2006.Long-Term Water Balance in a Semiarid Shrubland. *Rangeland Ecol Manage* 59:600–606.
- Wright IJ., Reich P.B., Westoby M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature.* 428,821–827.
- Zhao T.T., Arshad Ali A., Yan E.R., 2016. The plant economics spectrum is structured by leaf habits and growth forms across subtropical species, *Tree Physiol.* 37:173-185.





Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

## 7.1 Conclusiones

1. El uso de minilímetros resultó ser un método efectivo para determinar con precisión la tasa de transpiración diaria en brinzales completos y analizar su dinámica temporal bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo: alta y baja.
2. En tres especies mediterráneas comúnmente utilizadas en proyectos de restauración, las relaciones obtenidas entre la tasa de transpiración y las variables microclimáticas permitieron explicar la respuesta de las especies para enfrentarse al estrés del mediodía y evaluar sus estrategias de consumo de agua bajo condiciones contrastantes de humedad en el suelo.
3. Especies con un mecanismo derrochador de agua, como *Q. coccifera*, mostraron la mayor tasa de transpiración diaria bajo condiciones de alta y baja humedad del suelo. Contrariamente, *P. halepensis* con un mecanismo ahorrador de agua, tuvo la menor tasa de transpiración diaria en todas las condiciones. En este estudio, esta especie fue la más resistente a condiciones de sequía. Mientras *P. lentiscus* mantuvo tasas de transpiración intermedias.
4. Las diferencias en los rasgos morfo-funcionales en las seis especies estudiadas de los Andes ecuatorianos, determinaron la respuesta a condiciones de sequía y su habilidad para mantener tasas de intercambio gaseoso relativamente altas en condiciones de poca disponibilidad de agua en el suelo.
5. La respuesta de las especies estudiadas ante condiciones de sequía, fue independiente de su hábitat. Los resultados indicaron que, contrariamente a lo que se esperaba, las especies que viven en ecosistema secos no fueron las más resistentes a condiciones de sequía. *P. sprucei* y *C. spinosa*, de ecosistemas distintos, se relacionaron con una estrategia conservadora. Especies como *A. acuminata*, *A. ferruginea*, *C. montana* y *S. molle* fueron menos resistentes a la sequía con una estrategia adquisitiva.

6. Los resultados de las estimaciones realizadas, a escala individual, sobre el impacto potencial de la sequía en el establecimiento de nuevos individuos, sugieren que las especies con rasgos funcionales relacionados con un uso conservador del agua, una colonización eficiente de las raíces, y patrones moderados de distribución que favorecen a la biomasa subterránea, serán las especies menos vulnerables a la sequía. Sin embargo se debe tener precaución ya que la respuesta de plantas a la sequía es el resultado de un amplio conjunto de factores bióticos y abióticos que interactúan en el ecosistema.
7. Se observo gran relación entre los patrones de conductancia estomática vinculados a la distribución de biomasa y a la morfología del sistema radical, especialmente al tamaño de la raíz, con las diferencias en la vulnerabilidad de las especies de plantas a la sequía.
8. A escala de comunidad, los resultados obtenidos mostraron que la cobertura de vegetación puede reducirse notablemente en matorrales mediterráneos del sur este español, afectando su composición como consecuencia de un año muy seco. En este sentido, se obtuvo una relación directa entre la reducción de la vegetación y las condiciones ambientales durante un episodio de sequía.
9. Las zonas de clima semiárido y seco presentan condiciones más limitantes para comunidades de matorral de elevada cobertura, lo que pondría en riesgo la cobertura de este tipo de vegetación en el futuro debido a la variabilidad climática prevista. En este sentido, los matorrales con porcentaje de cobertura superior a 70%, ubicados en zonas de transición climática entre seco y semiárido que experimenten más de cuatro meses consecutivos con un contenido relativo de agua en el suelo menor al 20% de su capacidad de campo pueden presentar elevadas tasas de mortalidad.
10. A lo largo del gradiente estudiado (semiárido-subhúmedo), las especies más susceptibles a la sequía estuvieron localizadas en la zona semiárida pertenecientes a la forma de vida de matorral bajo, entre ellas, *globularia alypum*, *fumana thymifolia*, *helichrysum stoechas* y *thymus vulgaris* L. Del matorral alto, *Osyris lanceolata*, *Cistus albidus*, *Juniperus oxycedrus*

*Rosmarinus officinalis* y *Erica multiflora* fueron las especies que sufrieron mayor reducción.

11. Un incremento en la duración de episodios secos y calientes puede producir cambios importantes en la cobertura de matorral en el Sur Este de España. Para evitar la pérdida de biodiversidad y preservar los servicios ecosistémicos relacionados con los flujos hídricos, las actividades de manejo ambiental deberían promover la conservación de los matorrales así como su reintroducción en programas de restauración.
12. La aplicación del modelo de balance hídrico del suelo HYDROBAL permitió estimar los principales flujos hídricos y su extrapolación al área de recarga en las zonas estudiadas, además de establecer la importancia que juega la cobertura de vegetación y las condiciones hídricas que presenta el suelo a escala diaria. Por ello, se considera a HYDROBAL como una potente herramienta de modelización hidrológica que puede ser muy útil para la toma de decisiones por parte de los organismos de las cuencas hidrológicas.
13. La cobertura vegetal interviene y modifica de manera directa y sustancial los flujos de agua a través del dosel y en consecuencia la dinámica hídrica del ecosistema. Consecuentemente, la vegetación es un factor relevante en la estimación de la evapotranspiración, el contenido de agua en el suelo y percolación profunda que contribuye a la recarga de acuíferos.
14. Respecto a la dinámica hídrica en el matorral mediterráneo y pinar de repoblación, los resultados indicaron que bajo condiciones de sequía se producen condiciones de mayor estrés hídrico del suelo bajo cubiertas forestales, como consecuencia de la reducción de los aportes de agua al suelo provocada por una mayor Int del agua de lluvia por la vegetación de mayor porte. En años secos el porcentaje de "*Green water*" aumenta siendo el pinar la cobertura que presenta mayor consumo del agua en estos periodos. Esta situación pudiera acentuarse debido a las predicciones de los modelos de cambio climático.

15. Se observó que la recarga se comporto de manera diferente en años secos y húmedos. En años lluviosos el porcentaje de recarga fue mayor en áreas con menor cobertura. En años secos, le porcentaje de recarga disminuyó notablemente debido a la disminución de la precipitación total. Estos aspectos deben ser considerados en el manejo de las reservas de agua en el suelo durante periodos de sequía.
  
16. En ecosistemas áridos existe una relación inversa entre la cobertura de vegetación y la recarga de los acuíferos. A mayor cobertura de vegetación menor cantidad de agua llega al suelo, menor recarga y menor escorrentía superficial. Considerando la elevada cobertura de vegetación, sería interesante proponer un plan de gestión en el pinar de MEL y matorral de CAB, para contribuir a una mayor recarga.



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

